

ПРОВ. 98

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДENA ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

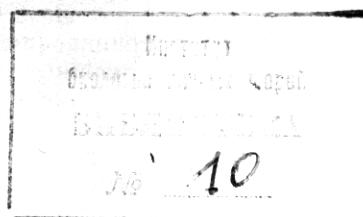
БИОЛОГИЯ МОРЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 42

ДИНАМИКА ПОВЕДЕНИЯ
И ЭЛЕМЕНТЫ БАЛАНСА ВЕЩЕСТВА
И ЭНЕРГИИ В СООБЩЕСТВАХ МОРСКИХ
ОРГАНИЗМОВ



КІЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1977

Т. М. Ковалева

ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРОВ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ВОДОРОСЛЕЙ НА ПОТРЕБЛЕНИЕ ИХ КОПЕПОДАМИ

В настоящей статье представлены результаты экспериментального исследования питания и суточных рационов черноморского веслоногого рака *Acartia clausi* Giesbr. при кормлении разными видами водорослей, различающихся морфологией и размерами клеток. Получение количественных характеристик питания очень важно с теоретической точки зрения, в частности, для оценки роли ракообразных в трансформации вещества и энергии в экосистемах. Практический интерес работы определяется тем, что акарция — массовая форма зоопланктона, хорошо размножающаяся и размножающаяся в лабораторных условиях, может служить объектом для интенсивного культивирования кормов. Поэтому выявление водорослей, наиболее эффективно используемых в качестве пищи этим раком, — одна из насущных задач.

Материал и методика. Зоопланктон отлавливали сетью Джеди в Севастопольской бухте в слое 0—10 м. В лаборатории из проб отбирали 60—70 половозрелых самок и помещали их на сутки в двухлитровые сосуды с профильтрованной морской водой для адаптации к лабораторным условиям. В этот период раков кормили смешанной культурой водорослей. Перед опытом в течение двух часов их выдерживали в чистой профильтрованной морской воде без пищи с целью освобождения их кишечников. При подготовке животных к эксперименту и в эксперименте использовали воду, профильтрованную через мембранный фильтр № 6. Опыты проводили в сосудах объемом 0,5 л, помещенных в терморегулирующую установку [10] при температуре 18, 19° С. Освещение естественное без прямых солнечных лучей. В качестве пищи использовали семь видов перидиниевых водорослей: *Exuviaella cordata* Ostf., *Gymnodinium kowalevskii* Pitz., *G. pajadeum* Schill., *Glenodinium foliacium* Stein., *Prochlorocentrum micans* Ehrbg., *Peridinium trochoideum* (Steih.) Lemm., *Gyrodinium fissum* (Lev.) Kof. et Sw. и три вида диатомовых водорослей: *Thalassionema nitschioides* Grun., *Chaetoceros curvisetus* Cl., *Ditylum brightwellii* (West) Grun.* Клетки перидиниевых водорослей овальные, одиночные. Диатомовые водоросли по своей морфологии и размерам разные. У *T. nitschioides* клетки палочковидные, соединенные в колонии. Небольшие клетки *Ch. curvisetus*, имеющие форму барабанчиков, соеди-

* Автор выражает свою признательность Л. А. Ланской и Л. С. Марковой за предоставленные культуры водорослей.

Суточный рацион и удельная скорость выедания *Acartia clausi* Giesbr.

| Вид пищи | Размер клеток, мкм | Масса клеток, мг | Начальная концентрация живых водорослей, x_0 | | Конечная концентрация живых и мертвых водорослей, z | |
|--------------------------------|--------------------|--------------------|--|------|---|------|
| | | | кл/мл | г/м³ | кл/мл | г/м³ |
| <i>Exuviaella cordata</i> | 12·10 | $4 \cdot 10^{-7}$ | 265 | 0,11 | 68 | 0,02 |
| <i>Gymnodinium kowalevskii</i> | 15·8 | $4 \cdot 10^{-7}$ | 251 | 0,10 | 227 | 0,09 |
| <i>Glenodinium foliacum</i> | 26·21 | $3 \cdot 10^{-6}$ | 226 | 0,68 | 26 | 0,07 |
| <i>Prochlorocentrum micans</i> | 30·25 | $63 \cdot 10^{-7}$ | 219 | 1,38 | 109 | 0,68 |
| <i>Peridinium trochoideum</i> | 34·25 | $12 \cdot 10^{-6}$ | 244 | 2,92 | 126 | 1,51 |

П р и м е ч а н и е. K —среднесуточная удельная скорость деления водорослей; K' —среднесуточная культура с учетом размножения и гибели их; q —среднесуточная удельная скорость выедания водорослей.

нены в цепочки с характерными удлиненными щетинками. *D. brightwellii* в культуре представлена довольно крупными одиночными цилиндрическими клетками. Опыты с каждым видом корма проводили в трехкратной повторности. В двух сосудах содержали по 25 раков, третий сосуд был контрольным, в котором определяли темп размножения и отмирания водорослей без выедания. Исходная плотность водорослей во всех трех сосудах была одинаковой. Концентрацию перидиниевых водорослей составляли в двух вариантах: в первом случае все виды имели одинаковую численность (213—265 кл/мл) (табл. 1); во втором — плотность культуры для каждого вида была одинаковой по биомассе (3 г/м³) (табл. 2). Диатомовые водоросли использовали только в концентрации 3 г/м³. Расчет скоростей размножения и отмирания водорослей, а также выедания их раками и определение общего количества потребленной пищи проводили по равенствам и дифференциальным уравнениям [9].

Результаты. В эксперименте темп деления перидиниевых и диатомовых водорослей при 18—19° С был невысоким (табл. 1, 2). Это можно объяснить тем, что при смене температуры содержания культуры водорослей от 24—28 до 18—19° С у перидиниевых клеток снижается скорость физиологических процессов, в том числе и размножения. Известно, например, что тропические виды, долго развивающиеся при температуре 25° С, вообще прекращают рост в опыте при 15—16° [12]. Особенно низкий темп деления отмечен у перидиниевых при больших плотностях культур (3 г/м³) (табл. 2). Не исключено, однако, что невысокий темп деления водорослей связан и с возрастом культуры, которая, возможно, находилась в фазе уменьшения относительного роста [11].

Используя данные по скорости размножения и отмирания растительных клеток при соответствующей концентрации в среде, определены удельная скорость выедания водорослей (q) и суточные рационы *A. clausi*. Отмечено, что при одинаковой численности и разной биомассе разноразмерных перидиниевых водорослей мгновенная удельная скорость выедания характеризовалась близкими величинами: 1,176—1,939, и лишь при потреблении *G. kowalevskii* она равнялась 0,379 (табл. 1). Увеличение биомассы указанных видов фитопланктона до 3 г/м³ привело к снижению удельной скорости выедания в 1,6—5,2 раза (табл. 2).

Величины суточных рационов в процентах массы тела при разных концентрациях водорослей представлены в табл. 1, 2. Суточные рационы возрастили с увеличением размеров планктонных водорослей, несмотря на одинаковую численность их в среде. Особенно низкий рацион отмечен при потреблении мелких *E. cordata* и *G. Kowalevskii*. При увеличении концентрации водорослей в среде до 3 г/м³ суточные рационы колебались от 45 до 185% массы тела животных в зависимости от вида водорослей и наблюдалось увеличение рациона по мере укрупнения водорослей. Наиболь-

Таблица 1

при потреблении перидиниевых водорослей (концентрация 219—265 кл/мл)

| $\frac{x_0+z}{2}$ | | K_0 | K' | K | q | Суточный рацион | | |
|-------------------|------------------|-------|-------|-------|-------|-----------------|---------|--------------|
| кл/мл | г/м ³ | | | | | кл/экз | мг/экз | % массы тела |
| 166 | 0,07 | 0,020 | 0,030 | 0,053 | 1,707 | 4159 | 0,00166 | 5,0 |
| 239 | 0,10 | 0,294 | 0 | 0,294 | 0,379 | 1836 | 0,00073 | 2,2 |
| 126 | 0,38 | 0,114 | 0,030 | 0,144 | 1,939 | 4117 | 0,01223 | 37,4 |
| 164 | 1,00 | 1,118 | 0,046 | 0,164 | 1,314 | 3102 | 0,01860 | 57,0 |
| 185 | 2,22 | 0,171 | 0,041 | 0,213 | 1,176 | 2679 | 0,03215 | 97,4 |

удельная скорость естественной гибели водорослей; K_0 — результирующая скорость деления водорослей в Масса *A. clausi* — 0,033, 0,039 мг.

Суточный рацион и удельная скорость выедания *Acartia clausi* Giesbr. при

| Вид пищи | Размер клеток, мкм | Масса клеток, мг | Начальная концентрация живых водорослей x_0 | | Конечная концентрация живых и мертвых водорослей z | |
|--|--------------------|--------------------|---|------------------|--|------------------|
| | | | кг/мл | г/м ³ | кл/мл | г/м ³ |
| <i>Exuviaella cordata</i> | 12·10 | $4 \cdot 10^{-7}$ | 7450 | 3,0 | 5395 | 2,1 |
| <i>Gymnodinium kowalevskii</i> | 17·8 | $56 \cdot 10^{-8}$ | 5416 | 3,0 | 4533 | 2,5 |
| <i>Gymnodinium najadeum</i> | 20·14 | $2 \cdot 10^{-6}$ | 1546 | 3,0 | 1095 | 2,2 |
| <i>Glerodinium foliaceum</i> | 28·20 | $3 \cdot 10^{-6}$ | 998 | 3,0 | 716 | 2,1 |
| <i>Prorocentrum micans</i> | 31·22 | $63 \cdot 10^{-7}$ | 460 | 2,8 | 317 | 1,9 |
| <i>Peridinium trochoideum</i> | 34·25 | $12 \cdot 10^{-6}$ | 238 | 2,8 | 145 | 1,7 |
| <i>Gyrodinium fissum</i> | 39·28 | $16 \cdot 10^{-6}$ | 171 | 2,7 | 117 | 1,8 |
| <i>Per i</i> | | | | | | |
| <i>Thalassionema nitzschio-</i> <i>ides *</i> | 98·5 | $13 \cdot 10^{-7}$ | 2706 | 3,5 | 2127 | 2,7 |
| <i>Chaetoceros curvisetus</i> | 16·15 | $26 \cdot 10^{-7}$ | 1156 | 3,0 | 908 | 2,4 |
| <i>Ditylum brightwellii</i> | 101·57 | $26 \cdot 10^{-5}$ | 13 | 3,3 | 2,5 | 0,6 |
| <i>Diato</i> | | | | | | |

* Результаты одного опыта.

шая величина рациона получена при кормлении крупной водорослью *D. brightwellii*, наименьшая — мелкой *G. kowalevskii*.

Следует отметить, что при потреблении *T. nitzschiooides* и *Ch. curvisetus* рацион раков был высоким, несмотря на небольшие размеры клеток. Однако, по-видимому, и в этом случае «срабатывает» эффект размеров пищевых объектов, поскольку водоросли *T. nitzschiooides* соединены в колонии, как правило, по две клетки, а *Ch. curvisetus* — в цепочки из четырех клеток.

Все предложенные виды водорослей, несмотря на размерные и морфологические различия, оказались доступными для *A. clausi*, но процесс их поедания был неодинаков. Анализ содержимого переднего отдела кишечника раков показал, что относительно мелкие овальные клетки (*E. cordata*, *P. trochoideum*) заглатывались целыми, крупные же (*D. brightwellii*) предварительно разламывались и в кишечнике встречались их обломки (25—40 мкм). Шипы этих водорослей длиной 42 мкм не сломаны. Цепочки колониальных водорослей (*Ch. curvisetus*) перед поеданием разрушались. Однако в большинстве случаев не представлялось возможным найти границы отдельных цепочек. Только у единичных раков удалось обнаружить цепочки из двух, трех и четырех клеток. Щетинки *Chaetoceros* предварительно разламывались на части до 34 мкм длиной (целая щетинка *Ch. curvisetus* достигает длины 100 мкм).

Обсуждение результатов. Для объяснения обнаруженных в рационах различий данных пока еще мало. Возрастание рациона раков с увеличением размеров водорослей может быть связано с особенностями строения ротового аппарата, приспособленного к захватыванию относительно крупных пищевых частиц от 20 до 60 мкм и больше [1, 6]. Большинство водорослей длиной 12—15 мкм улавливалось акарцией хуже, так как у нее расстояние между шипиками-волосками на дистальных щетинках максиллы 16 мкм, на срединных — 10 мкм и проксимальных — 6 мкм. Мелкие клетки задерживаются лишь срединными и проксимальными щетинками максилл, поэтому большая часть водорослей, вероятно, проскаивает и не захватывается. Просмотр кишечников акарций, содержащихся при низких концентрациях мелких *G. kowalevskii*, показал, что в ряде случаев кишечники были пусты или же заполнены частично. Не

Таблица 2

потребления перидиниевых и диатомовых водорослей (концентрация 3 г/м³)

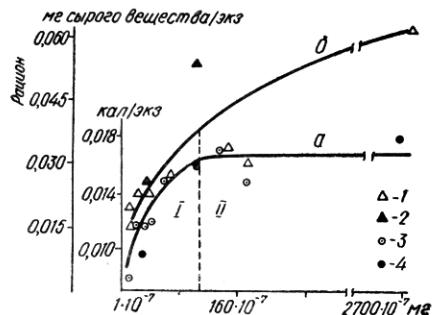
| $\frac{x_0+z}{2}$ | | K_0 | K' | K | q | Суточный рацион | | |
|-------------------|------------------|-------|-------|-------|-------|-----------------|---------|--------------|
| кл/мл | г/м ³ | | | | | кл/экз | мг/экз | % массы тела |
| <i>dinea</i> | | | | | | | | |
| 6422 | 2,5 | 0,058 | 0 | 0,058 | 0,485 | 49979 | 0,01999 | 60,0 |
| 4974 | 2,7 | 0,067 | 0 | 0,067 | 0,236 | 26629 | 0,01491 | 45,0 |
| 1319 | 2,6 | 0,048 | 0 | 0,048 | 0,383 | 11166 | 0,02233 | 67,6 |
| 861 | 2,5 | 0,040 | 0,001 | 0,041 | 0,372 | 7375 | 0,02308 | 69,6 |
| 388 | 2,4 | 0,018 | 0,078 | 0,098 | 0,458 | 3698 | 0,02518 | 76,3 |
| 197 | 2,2 | 0,024 | 0,072 | 0,096 | 0,495 | 2293 | 0,02752 | 83,3 |
| 144 | 2,3 | 0,163 | 0,009 | 0,172 | 0,680 | 1644 | 0,02630 | 79,6 |
| <i>teae</i> | | | | | | | | |
| 2416 | 3,1 | 0,168 | 0,014 | 0,183 | 0,499 | 20181 | 0,02624 | 79,5 |
| 1033 | 2,6 | 0,615 | 0,038 | 0,653 | 0,837 | 20977 | 0,05450 | 139,0 |
| 7,8 | 1,9 | 0,207 | 0 | 0,207 | 1,648 | 235 | 0,06110 | 156,6 |

исключено, однако, что различия в рационах обусловлены и неодинаковым расходом энергии на добывание мелких и крупных подвижных растительных клеток. Для проверки этого предположения проведены наблюдения за движением акарии при кормлении перидиниевыми водорослями — мелкой *G. kowalevskii* и крупной *P. trochoideum* — в случае одинаковой их биомассы. При концентрации 3 г/м³ численность их в среде соответственно была равна 5 тыс. кл/мл и 240 кл/мл.

Установлено, что при более низкой численности крупных клеток животные были активнее (средняя скорость скачкообразного движения — 11,5 мм/с), чем при высокой концентрации мелких клеток (средняя скорость такого же движения — 6,2 мм/с). У раков, вероятно, происходит увеличение затрат энергии на движение, связанное с поисками редкой, хотя и более крупной пищи, которое возмещается более высокими рационами, полученными в опытах. Различия в скорости движения растительных клеток, возрастающей с увеличением массы и размеров водорослей [5], могут также, очевидно, влиять на расход энергии, затрачиваемой раками на поимку пищевых частиц. Этот вопрос требует дальнейшего изучения.

Более высокие рационы, полученные при кормлении раков диатомовыми водорослями, по сравнению с перидиниевыми при одинаковой биомассе, можно объяснить различной их пищевой ценностью. Используя данные по химическому составу черноморского фитопланктона [3, 4, 7] с применением коэффициентов физической калорийности белков, жиров и углеводов [2], мы рассчитали энергетическую ценность потребляемых водорослей. 1 мг сырого вещества диатомовых водорослей содержит 0,273—0,300 кал, 1 мг сырого вещества перидинеи — 0,521—0,600 кал. Возрастание рациона, выраженного в калориях (рисунок, участок I кривой а) и в миллиграммах сырого вещества (рисунок, участок I кривой б), прямо пропорционально изменению сырой массы водорослей в пределах от $4 \cdot 10^{-7}$ до $10 \cdot 10^{-6}$ мг. При дальнейшем увеличении массы водорослей рацион, выраженный в калориях (участок II кривой а) оставался постоянным, а рацион, выраженный в миллиграммах сырого вещества (участок II кривой б), возрастал. При кормлении диатомеями *Ch. curvisetus*, *D. brightwellii* и крупными перидинеями *P. trochoideum*,

P. micans количество потребленного корма (соответственно 0,017 и 0,016 кал/экз в сутки) практически одинаково, несмотря на то, что объем клеток диатомовых был такой же или больше, чем перидиниевых. Это связано с тем, что диатомовые характеризуются высоким содержанием минеральных веществ — от 51,2 до 62,8%. У перидиниевых же содержание золы в клетках в два раза меньше [4]. В результате этих различий рацион, выраженный в сырой массе вещества, при потреблении диатомовых водорослей более высокий. Следовательно, рацион, измеренный в разных единицах, характеризует отчасти и степень доступности корма и является показателем его пищевой ценности.



Зависимость рациона *A. clausi* от массы и калорийности растительных клеток при их концентрации 3 г/м³: 1, 2 — сырая масса, 3, 4 — калорийность перидиниевых и диатомовых водорослей соответственно.

Сопоставление суточных рационов с данными по потреблению кислорода *Acartia* [8] свидетельствует о том, что раки удовлетворяют свои энергетические потребности при питании разной пищей с биомассой не ниже 0,68 г/м³.

Выводы. 1. Суточные рационы *A. clausi* возрастают по мере увеличения размеров водорослей, что, очевидно, определяется, с одной стороны, строением ротового ловчего аппарата *A. clausi*, а с другой, — увеличением затрат энергии на поимку редких крупных и более подвижных клеток.

2. Изменение суточных рационов, выраженных в калориях и в миллиграммах сырого вещества, прямо пропорционально возрастанию сырой массы растительных клеток от $4 \cdot 10^{-7}$ до $10 \cdot 10^{-6}$ мг при постоянной их биомассе (3 г/м³). С дальнейшим увеличением массы водорослей (более $10 \cdot 10^{-6}$ мг) количество поглощенной пищи, выраженное в калориях, остается на постоянном уровне, а в миллиграммах сырого вещества — продолжает увеличиваться, что может быть связано с различиями в химическом составе водорослей.

3. Относительно мелкие овальные клетки заглатываются целыми, крупные одиночные диатомовые водоросли перед потреблением разламываются. Цепочки из небольшого числа клеток (2—4) воспринимаются как крупные одиночные водоросли.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях. — Зоол. журн., 1954, 33, № 6, с. 1210—1231.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.
- Виноградова З. А., Ковбасюк О. С., Кривошей Е. Е., Лисовська В. І., Мазуренко Є. А. Біохімічний склад і калорійність фіто-зоопланктону Чорного моря. — Наук. зап. Одеської біол. ст., 1963, вип. 4, с. 17—29.
- Ланская Л. А., Пшенина Т. И. Содержание белка, жира, углеводов и золы в некоторых массовых планктонных водорослях Черного моря, выращенных в культурах. — Тр. Севаст. биол. ст. АН УССР, 1961, 19, с. 294—304.
- Павлова Е. В. Движение перидиниевых водорослей. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). К., 1971, с. 143—157.
- Петина Т. С. Питание веслоногого рака *Acartia clausi* Giesbr. — Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, 1959, 11, с. 72—100.
- Петина Т. С., Сажина Л. И., Делала Е. П. Кормовая база тепловодных и холодноводных рыб в Черном море. — В кн.: Исследования планктона Черного и Азовского морей. К., 1965, с. 69—84.
- Петина Т. С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих раков *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latiselosa* Kritcz. — Зоол. журн., 1966, 14, № 3, с. 363—370.
- Петина Т. С., Тен В. С. Исследование культур водорослей для изучения питания животных и выяснения взаимосвязи между процессами элиминации и продуцирования. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). К., 1971, с. 168—177.

10. Сажина Л. И., Долгинцев В. К., Базанов С. И. Стационарная автоматическая терморегулирующая установка для содержания зоопланктеров.—Гидробиол. журн., 1974, 10, № 3, с. 108—109.
11. Финенко З. З., Ланская Л. А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды.—В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). К. 1971, с. 22—49.
12. Thomas W. H. Effects of Temperature and Illuminance on Cell Division Rates of Three Species of Tropical Oceanic Phytoplankton.—J. Phycol., 1966, 2, N 1, p. 14—22.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редакцию
15.IV 1976 г.

УДК 591.53:594.(062.5) (066.2)

Г. Н. Миронов

О СОСТАВЕ СОДЕРЖИМОГО ЖЕЛУДКОВ МОЛОДЫХ СТАДИЙ THECOSOMATA (MOLLUSCA, PTEROPODA) ИЗ ТРОПИЧЕСКИХ ЗОН ОКЕАНОВ

Изучение компонентов пищи планктонов имеет существенное значение для выяснения пищевых взаимоотношений и понимания процессов трансформации вещества в планктонном сообществе. Массовые формы планктона в этом направлении изучаются достаточно интенсивно, что же касается второстепенных, то наши знания о них менее обширны. К таким второстепенным формам относятся крылоногие моллюски, состав пищи которых известен только в самых общих чертах. Поэтому нам представляются интересными как наблюдения над возможно большим числом видов этой группы, так и детальное определение состава их пищи.

Первые сведения о пище Pteropoda Thecosomata даны в работах [1, 2]. Thecosomata sp. sp. питаются мелкими Thecosomata, очень мелкими Limacina, личиночными стадиями и мелкими взрослыми Copepoda. В холодных водах в их пище преобладают Dinoflagellata [1], в теплых водах встречаются Radiolaria, Globigerina, другие Foraminifera; как в теплых, так и в холодных водах встречаются Diatomeae, Coccolithinae, Tintinninea. Затем было уточнено, что Spiratella * bulimoides питается Foraminifera и Radiolaria [4]. Появилось сообщение о питании двух видов подотряда Thecosomata: Corolla spectabilis и Cavolinia tridentata [3]. Компонентами пищи первого вида найдены Diatomeae и мелкие Copepoda, второго — мелкие Bivalvia. Пищей Limacina helicina являются Diatomeae и Dinoflagellata [5, 6].

К сожалению, эти авторы определяют состав пищи в очень крупных таксонах (типы, классы) и лишь очень редко в более мелких таксономических единицах. Кроме того, они не указывают, каким образом и на каких размерных группах изучался материал, где и когда он был собран.

Исследовали содержимое желудков моллюсков, взятых из шести проб на следующих станциях:

1. 12°30'8" — 12°27' с. ш., 48°05'3" — 48°11'3" в. д.; проба 270; глубина места 2000 м; слой 300—200 м до поверхности; 13.XI 1963 г., 11 ч 45 мин; ихтиопланктонная сетка; НИС «Академик А. Ковалевский».

2. Море Сула, 3-й полигон, ст. 6490, проба 6; 8°22'6" с. ш., 120°23'4" в. д.; слой 50—0 м; 22.VI 1971 г.; от 13 до 16 ч; сетка Джеди большая; НИС «Витязь».

3. Тихий океан, 4-й полигон, ст. 6493; 13°31' с. ш., 139°58' в. д.; слой 50—0 м; 4.VII 1971 г.; 0 ч 35 мин; сетка Джеди большая; НИС «Витязь».

* В работах американских авторов род Limacina называют Spiratella.