

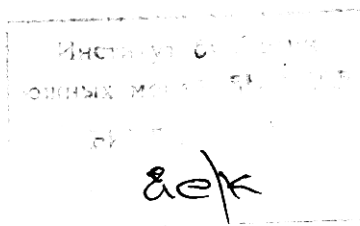
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Экология моря

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1980 г.

Выпуск 6



ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИИ И ГРУПП

УДК 591.5:519.2:595.3

В. И. ХОЛОДОВ

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОТОКОВ УГЛЕРОДА ЧЕРЕЗ ОРГАНИЗМЫ ГАРПАКТИЦИД *TIGRIOPUS BREVICORNIS* МЕТОДАМИ МАТЕМАТИЧЕСКОГО ПЛАНИРОВАНИЯ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Параметры потоков вещества (энергии), протекающих через популяцию, могут быть использованы для оценки роли популяции в трансформации вещества либо в переносе энергии в сообществе. Известно, что сведения о численности либо биомассе организмов дают неточные представления относительно участия популяции в обменных процессах внутри сообщества [3]. Некоторые исследователи предлагают использовать параметры потоков, в частности интенсивность выведения углерода из тканей тела животных, для определения энергообмена и продукции животных [7, 8]. Так как процесс трансформации вещества связан с условиями окружающей среды, возникает задача определения зависимостей параметров потока вещества от факторов среды.

В работе предпринята попытка расчета по экспериментальным данным параметров потока углерода (скорости переноса, интенсивности потребления, размера обменного фонда углерода в организме, времени оборота) через организм рачка *Tigriopus brevicornis*, обитающего в супралиторальных ваннах Баренцева моря. Исследуется зависимость интенсивности выведения углерода из тканей тела от температуры и солености морской воды, типа кормового субстрата, количества намеченных водорослей в экспериментальном сосуде. Такое исследование облегчает получение адекватных оценок трансформации вещества в естественных условиях и, кроме того, способствует решению вопроса о применимости показателей выведения углерода из тела для расчета энергообмена и продукции этих животных.

Материал и методы. Экспериментальную часть работы выполнили в аквариальной Мурманского морского биологического института АН СССР (ст. Дальние Зеленцы). Рачков отлавливали в супралиторальных ваннах и перед опытом отмывали от остатков водорослей и детрита профильтрованной морской водой. Тигриопусы хорошо переносят содержание в лаборатории и размножаются в лабораторных условиях. К условиям эксперимента рачков предварительно адаптировали в течение 3 сут. Опыты проводили в сосудах емкостью 1 л. Воду для опытов профильтровывали через мембранный фильтр № 2. В качестве источников углерода использовали меченную по ^{14}C зеленую многоклеточную водоросль *Enteromorpha* sp., в изобилии произрастающую в местах обитания тигриопусов. Моделью растворенного органического вещества (РОВ) морской воды служил кислотный гидролизат общемеченных по ^{14}C макрофитов. Гидролизат готовили из смеси шести массовых видов макрофитов, взятых в следующих соотношениях: *Rhodomenia palmata* — 2 г; *Monostroma* sp. — 1,5; *Laminaria saccharina* — 2; *Ascophyllum nodosum* — 1,5; *Polysiphonia* sp. — 1,5; *Holosaccion* sp. — 1,5 г сырой массы. Продукты кислотного гидролизата водорослей содержат соединения с молекулярной массой, не превышающей

600—800 [5]. Накопление отдельных компонентов РОВ морской воды изучали с использованием органических веществ промышленного изготовления: глицина — ^{14}C , мочевины — ^{14}C , общемеченного гидролизата белка — ^{14}C .

После завершения экспериментальной экспозиции животных на меченом субстрате аликвоты воды с тигриопусами профильтровывали через мембранный фильтр № 6. Рачков промывали на фильтре нерадиоактивной морской водой, затем слегка пресной водой. Отмытых животных гомогенизировали в дистиллированной воде, и препарат переносили на металлические планшеты в количестве, не превышающем 1 мг сухой массы препарата на 1 см² планшета, что позволяло не учитывать самопоглощение слоем препарата. Препараты высушивали в сушильном шкафу при температуре 90°C и просчитывали их радиоактивность на торцовом счетчике СБТ-13. В некоторых случаях по величинам удельных радиоактивностей препарата и использованного в опыте меченого пищевого субстрата рассчитывали ориентировочные значения количества накопленного животными меченого субстрата.

Масса препарата на планшете в среднем составляла 1,5 мг. Учитывая, что сухая масса тигриопуса равна 0,014 мг [5], найдем, что для изготовления одной пробы использовали 107 рачков. Большое количество животных, участвующих в радиометрической обработке, позволило значительно снизить вариацию величин радиоактивностей препаратов.

Результаты и обсуждение. На рисунке приведены экспериментальные результаты по исследованию кинетики накопления тигриопусами углерода ^{14}C из энтероморфы и глицина, а также выведения радиоуглерода из тканей тела животных при содержании их на немеченом субстрате. Анализ экспериментальных кривых выполним, используя положения камерного анализа — математического метода, предназначенного для исследования потоков вещества в биологических системах.

Поток субстрата через организм животного представляет собой процесс переноса субстрата, характеризующийся скоростью переноса, интенсивностью обмена субстрата в данной структуре и временем оборота субстрата в отдельных компонентах экосистемы (как внутри организма, так и вне его). Скорость переноса (скорость оборота) — количество субстрата, переносимое в единицу времени. Интенсивность обмена или постоянная скорости переноса — часть обменного компонента организма, замещаемая в единицу времени.

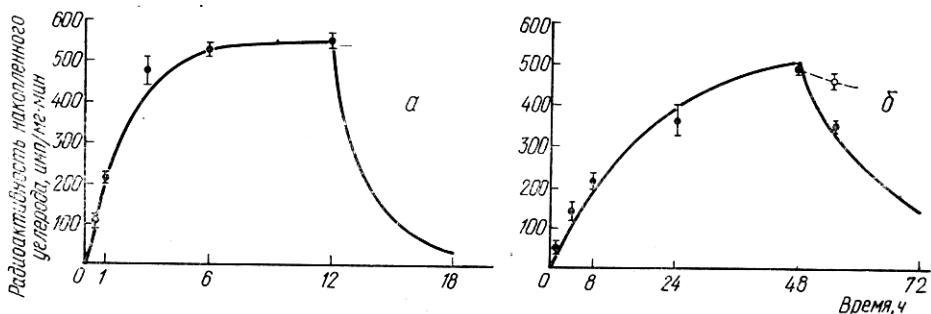
Время оборота субстрата в компоненте экосистемы — интервал времени, в течение которого через компонент переносится количество вещества, равное его объему. Определения скорости переноса, интенсивности обмена, времени оборота близки к определениям, приводимым Р. Ж. Коновером и В. Франсисом [8]; их пояснение приводится ниже.

В связи с тем что поток субстрата протекает через различные ткани организма с существенно разной интенсивностью, представление организма в виде однородной, равномернообмениваемой ткани является слишком упрощенным. Такое упрощение может привести к значительным ошибкам в оценках времени оборота субстрата либо интенсивности обмена [8]. Более реальной моделью организма представляется система из нескольких компонентов тканей («камер»), каждый из которых обменивается с определенной интенсивностью. Таким образом, камера — кинетически однородная часть организма, которая, как правило, не имеет четких морфологических либо биохимических границ внутри организма [4].

Если в качестве подопытных животных используются нерастущие (взрослые) особи или продолжительность экспериментов такова, что ростом животных можно пренебречь, то организм животного можно представить в виде одной камеры, через которую протекает вещество.

и масса которой значительно меньше массы организма. С физиологической точки зрения данная камера в основном состоит из «функциональных белков», тогда как двухкамерные модели позволяют выделять быстрообменивающиеся функциональные и медленнообменивающиеся структурные ткани [8].

Рассмотрим поток субстрата через камеру с постоянной массой, в которую непрерывно поступает субстрат и выделяется из нее. С по-



Накопление и выведение тигриопусами углерода ^{14}C из меченой водоросли — энтероморфы (а) и растворенного глицина (б). Пунктиром показано выведение тигриопусами ^{14}C в среде, не содержащей немеченую энтероморфу.

мощью меченого субстрата, количество которого в камере изменяется во времени, можно определить параметры потока субстрата. Скорость изменения количества меченого субстрата в камере равна разности между количеством поступившего в камеру и выделенного из нее меченого субстрата:

$$\frac{dP}{dt} = kF - kP = k(F - P), \quad (1)$$

где P — количество меченого субстрата в камере; k — постоянная скорости потребления либо выведения субстрата; F — масса камеры.

Решение уравнения (1)

$$P(t) = F(1 - e^{-kt}) \quad (2)$$

представляет собой экспоненциальную функцию, обладающую свойством насыщения при $P = F$. В связи с тем что процессы потребления меченого субстрата и его выделения из камеры протекают одновременно, экспериментатор может наблюдать только результирующий процесс — накопление субстрата в камере. Накопление субстрата следует отличать от его потребления — процесса переноса субстрата из среды в камеру, без учета его выведения. Продифференцировав (2), получим уравнение зависимости скорости накопления от продолжительности опыта:

$$\frac{dP}{dt} = kFe^{-kt}. \quad (3)$$

Уравнение (3) отражает тенденцию изменения скорости накопления в процессе эксперимента от максимальной величины в начальный момент до нуля при выходе кривой накопления на плато. Это уравнение отчетливо демонстрирует неправомотность описания процессов накопления субстратов линейной зависимостью с постоянной скоростью накопления. Отсюда следует, что для расчета потребления корма животными необходимо располагать кривой накопления, так как по одной экспериментальной точке невозможно определить потребление.

Максимальное значение скорости накопления при $t=0$ равно скорости потребления, которая не изменяется во времени:

$$V_p = kF.$$

Скорость потребления (скорость оборота), являясь валовой величиной, характеризует скорость переноса субстрата через данный компонент экосистемы.

На рисунке сплошными линиями изображены теоретические кривые накопления и выведения радиоуглерода, накопленного тигриопусами из двух различных форм пищи: оформленной — энтероморфы и растворенной — глицина. Зависимости накопления ^{14}C -энтероморфы и последующего выведения ^{14}C из тканей животных при содержании их на нерадиоактивном субстрате соответственно имеют вид

$$P(t) = 560(1 - e^{-0,500t}); \quad P(t) = P_0 e^{-0,500t},$$

где P_0 — количество накопленного углерода перед началом его выведения.

В данном опыте экспериментально выведение ^{14}C не определяли, это выполнено в последующих опытах.

Накопление и выведение радиоуглерода глицина описываются уравнениями (концентрация глицина 5 мг/л)

$$P(t) = 550(1 - e^{-0,052t}); \quad P(t) = P_0 e^{-0,052t}.$$

Из сопоставления численных значений показателя k , отражающего интенсивность потребления углерода, следует, что углерод из энтероморфы поступает в ткани организма и выводится из них на порядок интенсивнее, чем углерод глицина.

Для ориентировочного сравнения размеров камер в теле тигриопусов для углерода обоих типов субстратов размеры камер, измеренные в импульсах, выразим, используя значения удельных активностей субстратов, через массы. Получим, что масса камеры для углерода энтероморфы равна 2,34 мкг, что составляет 16,7% массы тела взрослого рачка. Для углерода глицина эти значения составляют соответственно 0,179 мкг и 1,3%. Согласно определению, время оборота углерода камеры или время оборота обменного фонда углерода в теле животных равно

$$T = \frac{F}{kF} = \frac{1}{k}$$

и составляет для углерода, поступающего из энтероморфы, 2 ч, а из глицина — 19,3 ч.

Скорости потребления субстратов, рассчитанные по формуле $V = kF$, равны по энтероморфе 28,08 мкг/экз·сут, или 200,8% массы тела, а по глицину — 0,223 мкг/экз·сут, или 1,6% массы тела.

Таким образом, скорость поступления в организм углерода из энтероморфы в 126 раз превышает скорость поступления углерода из глицина. Такое высокое различие в скоростях связано, во-первых, со сравнительно низкой интенсивностью ассимиляции углерода из растворенного в морской воде глицина, во-вторых, с незначительным объемом структур, способных накапливать углерод глицина. Некоторыми исследователями установлено, что характер включения углерода в морфологические структуры и биохимические компоненты тела животных существенно зависит от физической и химической природы кормового субстрата [5, 6, 9]. По-видимому, это обстоятельство и явилось при-

чиной различий в скоростях потребления обоих типов субстратов и в особенностях кинетики накопления этих субстратов. Кроме того, как следует из рисунка, выведение углерода из тканей определяется не только природой кормового субстрата, но и условиями окружающей среды. Так, при помещении меченных радиоуглеродом глицина животных в морскую воду с немеченой энтероморфой наблюдается выведение субстрата, близкое к расчетному (сплошная кривая). Если же в опытном сосуде вместо энтероморфы находится растворенный немеченый глицин, то выведение углерода протекает медленнее (пунктир).

В связи с предложениями [7, 8] об использовании данных по выведению радиоуглерода из тканей животных для определения энергообмена животных представляется важным определение зависимости интенсивности выведения метки от факторов среды. В ваннах, в которых обитают тигриопусы, широко варьируют физико-химические факторы среды, в частности соленость и температура. Как отмечалось выше, интенсивность выведения углерода зависит от типа субстрата и от количества нерадио-

активной энтероморфы, помещенной в экспериментальный сосуд с животными, выделяющими ^{14}C . Интересно оценить эффекты влияния этих факторов (температуры, солености, типа источника углерода, количества немеченой энтероморфы в сосуде) на интенсивность выведения углерода мечеными тигриопусами. Так как в число перечисленных факторов входит качественный — тип меченого субстрата, то для решения данной задачи применили сложный план, представляющий собой комбинацию латинского прямоугольника 2×4 и полного факторного эксперимента ПФЭ 2^3 [1, 2] (табл. 1). Такой план позволяет исследовать влияние одного качественного фактора на четырех уровнях и трех количественных факторов на двух уровнях.

Латинский прямоугольник 2.4 представляет собой половину латинского квадрата 4.4. Как известно, латинским квадратом $n \times n$ называется квадратная таблица из n букв, такая, что каждая из них встречается в точности один раз в каждой строке и в каждом столбце [1, 2]. Расположение элементов квадрата оптимально в том смысле, что каждый элемент встречается только один раз в каждой строке и в каждом столбце. Как видно из табл. 1, это свойство у прямоугольников не соблюдается. Однако расположение элементов (букв) в прямоугольнике таково, что с каждым уровнем количественного фактора сочетаются все уровни качественного фактора. Равным образом с каждым уровнем качественного фактора сочетаются все уровни всех количественных факторов. Поэтому каким бы ни было влияние источников неоднородностей, оно в равной мере скажется при подсчете итогов по любому фактору. Опыт выполнен в трех повторностях. Факторы варьировались на следующих уровнях: x_1 — количество немеченой энтероморфы в опытном сосуде 10; 100 мг сухой массы; x_2 — соленость воды 25; 34 $^{\circ}/_{\text{оо}}$; x_3 — температура воды 7; 10 $^{\circ}\text{C}$; x_4 — тип субстрата, которым метились животные; A — гидролизат водорослей; B — мочевины; C — энтероморфа; D — глицин.

Каждая из восьми ячеек прямоугольника (табл. 1) представляет собой экспериментальный сосуд объемом 1 л.

Таблица 1
Сложный план для одного качественного фактора, варьируемого на 4 уровнях, и трех количественных факторов, варьируемых на 2 уровнях *

Фактор	$x_1 (+1)$		$x_1 (-1)$	
	$x_2 (+1)$	$x_2 (-1)$	$x_3 (+1)$	$x_3 (-1)$
$x_3 (-1)$	1 A**	2 B	3 C	4 D
$x_3 (+1)$	5 D	6 C	7 B	8 A

* Здесь и в табл. 2, 3: x_1 — количество энтероморфы в опытном сосуде; x_2 — соленость воды в сосуде; x_3 — температура воды; латинская буква — тип кормового субстрата, которым метились животные.

** Выделен латинский прямоугольник 2.4.

Таблица 2

Расчетная матрица и результаты эксперимента, поставленного по сложному плану

№	x_0	x_1^*	x_2	x_3	x_1x_2	x_1x_3	x_2x_3	$x_1x_2x_3$	x_4	Y
1	+1	+1	+1	-1	+1	-1	-1	-1	A	0,363
2	+1	+1	-1	-1	-1	-1	+1	+1	B	0,573
3	+1	-1	+1	-1	-1	+1	-1	+1	C	0,531
4	+1	-1	-1	-1	+1	+1	+1	-1	D	0,072
5	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	D	0,079
6	+1	+1	-1	+1	-1	+1	-1	-1	C	0,573
7	+1	-1	+1	+1	-1	-1	+1	-1	B	0,590
8	+1	-1	-1	+1	+1	-1	-1	+1	A	0,259

* Выделен план полного факторного эксперимента ПФЭ 2^3 .

Таким образом, например, вторая ячейка нижней строки прямоугольника соответствует опытному сосуду № 6, в который помещены тигриопусы, предварительно помеченные энтероморфой. В сосуде находится 100 мг сухой массы энтероморфы: соленость 25‰, температура 10°C. Экспериментальные результаты (средние арифметические) вместе с планом эксперимента ПФЭ 2^3 и с вектор-столбцами для расчета уравнения регрессии приведены в табл. 2. При проверке условий смешиваемости эффектов количественных факторов с качественным выяснилось, что с качественным фактором смешаны все парные взаимодействия количественных факторов. Свободными являются линейные эффекты и эффект тройного взаимодействия. Проверка воспроизводимости опытов по критерию Кохрена дала положительный результат.

Уравнение регрессии, рассчитанное по данным табл. 2, имеет вид

$$Y = 0,380 + 0,017x_1 + 0,011x_2 - 0,005x_3 - 0,187x_1x_2 - 0,062x_1x_3 - 0,052x_2x_3 - 0,019x_1x_2x_3.$$

Проверку значимости коэффициентов уравнения регрессии выполняли по критерию Стьюдента. Установлено, что линейные эффекты для второго и третьего фактора незначимы, поэтому окончательный вид уравнения регрессии не включает в себя коэффициенты для факторов x_2 и x_3 :

$$Y = 0,380 + 0,017x_1 - 0,187x_1x_2 - 0,062x_1x_3 - 0,052x_2x_3 - 0,019x_1x_2x_3.$$

Как следует из данного уравнения, количество вносимой в сосуд энтероморфы (фактор x_1) непосредственно ведет к увеличению интенсивности выведения радиоуглерода из тканей животных, причем линейный эффект составляет 9% среднего значения (свободного члена). Изменения температуры и солености воды в выбранных пределах непосредственно не сказываются на интенсивности выведения, однако парные взаимодействия всех количественных факторов довольно значительны, что, по-видимому, объясняется влиянием качественного фактора, эффект которого смешан с эффектами всех парных взаимодействий. Отрицательное тройное взаимодействие свидетельствует о том, что все три количественных фактора, взятых на верхних уровнях, приводят к снижению интенсивности выведения метки, а на нижних — напротив, увеличивают интенсивность выведения метки из тела рачков. Следует подчеркнуть, что, несмотря на статистическую значимость эффектов количественных факторов, они слишком малы в сравнении с эффектом качественного фактора (табл. 2), роль которого определим, выполнив дисперсионный анализ экспериментальных результатов. В табл. 3 представлены данные опытов по форме, необходимой для проведения дисперсионного анализа.

Т а б л и ц а 3

Результаты исследования по сложному плану влияний четырех факторов на интенсивность выведения тигриопусами радиоуглерода

Фактор	$x_1 (+1)$		$x_1 (-1)$	
	$x_2 (+1)$	$x_2 (-1)$	$x_2 (+1)$	$x_2 (-1)$
$x_2 (-1)$	0,346; 0,379 0,363	0,525; 0,590 0,604	0,517; 0,545 0,531	0,084; 0,0637 0,068
$x_2 (+1)$	0,082; 0,082 0,073	0,516; 0,592 0,611	0,597; 0,579 0,594	0,248; 0,269 0,261

Результаты дисперсионного анализа представлены в табл. 4, в которой по величине критерия Фишера отражается степень влияния каждого фактора, а также двух взаимодействий факторов. В данном случае критерии Фишера, рассчитанные как отношения средних квадратов факторов к среднему квадрату внутри ячейки (ошибке воспроизводимости), использовали для проверки гипотезы о значимости всех линейных эффектов и двух парных взаимодействий. Критическое значение критерия Фишера при 95%-ном уровне значимости доверительной вероятности при степенях свободы $f_1=1$ и $f_2=16$ равно 4,5. Таким образом, значимыми оказываются эффекты типа кормового субстрата и парного взаимодействия первых двух факторов.

Из сравнения результатов регрессионного и дисперсионного анализа следует, что регрессионный анализ — более чувствительный метод, позволяющий оценивать сравнительно слабые эффекты. Вместе с тем отчетливо проявляется влияние качественного фактора, или источника радиоуглерода, на интенсивность выведения углерода из тканей тела. Эффект этого фактора превосходит эффект фактора x_1 , т. е. наиболее мощного количественного фактора, в 145 раз. Полученные результаты, а также более ранние исследования [5, 6, 9] четко свидетельствуют о том, что при изучении пластического и энергетического обмена животных по данным кинетики выведения (накопления) компонентов пищи нельзя игнорировать физическую и химическую природу этой пищи.

По ранговому критерию Дункана [1] наиболее интенсивно выводится из тканей тигриопусов углерод, поступивший из энтероморфы и мочевины $k=0,55$. Интенсивности выведения углерода других субстратов ниже и статистически различимы: гидролизата водорослей — 0,31; глицина — 0,075.

Если интерпретация эффекта качественного фактора не вызывает больших трудностей, то механизмы влияния энтероморфы на интенсивность выведения ^{14}C из тканей меченых животных не представляются достаточно четкими. Поэтому объяснение эффекта количества энтероморфы на интенсивность выведения углерода тигриопусами можно выполнить лишь в предположительном плане. В условиях эксперимента энтероморфа является практически единственным видом корма, так как перифитона и бактерий в опытных сосудах мало. Поэтому полное отсутствие энтероморфы как источника органического вещества должно привести к замедлению пластического и энергетического обмена. При малых количествах энтероморфы возможно лимитирование по доступной пище, хотя пищи как таковой во всех экспериментах было достаточно. При дальнейшем увеличении массы энтероморфы отсутствует лимитирование по доступной пище, но, возможно, имеет место лимитирование по территории, поскольку тигриопусы большей частью находятся на поверхности энтероморфы.

Таблица 4

Сводные данные результатов дисперсионного анализа сложного плана, полученного совмещением плана 2^3 и 2×4 латинским прямоугольником

Источник дисперсии	Число степеней свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера
Количество энтероморфы в сосуде, x_1	2—1	0,00691	0,239
Соленость, x_2	2—1	0,00276	0,095
Температура воды, x_3	2—1	0,00053	0,018
$x_1 x_2$	(2—1) (2—1)	0,83750	28,940
$x_1 x_3$	(2—1) (2—1)	0,10524	3,636
Тип кормового субстрата	(2—1)	1,00632	34,770
Ошибка внутри ячейки	$8(k^*-1)$	0,02890	—

* k — число повторов.

Такая гипотетическая интерпретация механизма влияния данного фактора нуждается в дальнейшей экспериментальной проверке, что мы выполнили в однофакторном эксперименте, в котором количество немеченой энтероморфы в сосудах варьировало на четырех уровнях: 0; 10; 100; 1000 мг сухой массы. Опыты по выведению ^{14}C из тела животных, предварительно помеченных радиоуглеродом энтероморфы, ставили в сосудах емкостью 1 л, при температуре морской воды 11°C и солености 34‰ . Интенсивность выведения составила в соответствии с уровнями варьируемого фактора: 0,19; 0,26; 0,46; $0,50 \text{ ч}^{-1}$. Следовательно, количество энтероморфы, равное 100 мг сухой массы на 1 л воды, является достаточным для обеспечения потребностей тигриопусов. В меньших количествах энтероморфа оказывает лимитирующее влияние на обменные процессы тигриопусов.

Выводы. С использованием двух меченных по ^{14}C субстратов экспериментально определены характеристики потока углерода через популяцию тигриопусов: скорость переноса углерода, размеры обменных фондов углерода в теле, время оборота углерода в обменных фондах, интенсивность потребления корма. Установлено, что на интенсивность обмена углерода тигриопусов, являющихся эврибионтами, не оказывает влияния изменение температуры в пределах $7\text{--}10^\circ\text{C}$ и солености в пределах $25\text{--}34\text{‰}$. Однако обмен углерода протекает нормально только в присутствии достаточных количеств в опытных сосудах зеленой многоклеточной водоросли — энтероморфы, произрастающей в изобилии в биотопах тигриопусов.

Результаты данной работы позволяют утверждать, что интенсивность выведения углерода из тела тигриопусов, а также накопление углерода тканями тела из кормовых субстратов в значительной мере определяются физической и химической природой источника углерода. Литературные и собственные данные, полученные на других видах беспозвоночных, подтверждают этот вывод. Поэтому для использования параметров процесса выведения углерода из тела животных с целью определения их обмена и продуктивности возникает необходимость в проведении предварительной работы по выбору адекватного меченого кормового субстрата. Необходимо также выявить факторы, влияющие на интенсивность выведения углерода, энергообмен и продуктивность и проводить исследование с учетом влияния этих факторов.

1. Маркова Е. В. Руководство по применению латинских квадратов при планировании эксперимента с качественными факторами. — Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 1971. — 144 с.
2. Маркова Е. В., Лисенков А. Н. Планирование эксперимента в условиях неоднородностей. — М.: Наука, 1973. — 217 с.
3. Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.

4. Попов Б. В. Определение параметров многокамерных моделей. — В кн.: Комплексообразование и метаболизм радиоактивных изотопов. Свердловск, 1976, с. 99—108. (Тр. Ин-та экологии растений и животных; Т. 103).
5. Хайлов К. М., Ерохин В. Е. Вопросы утилизации растворенных органических веществ раками *Tigriopus brevicornis* и *Calanus finmarchicus*. — Океанология, 1971, 11, вып. 1, с. 117—126.
6. Холодов В. И. Ассимиляция различных форм пищи морскими ежами *Strongylocentrotus droebachiensis*. — Гидробиол. журн., 1975, 11, вып. 6, с. 41—46.
7. Чмыр В. Д., Шадрин Н. В. Перспективы применения радиоуглеродного метода для определения продукции и обмена зоопланктона в условиях естественной популяции. — Биология моря, Киев, 1976, вып. 39, с. 25—38.
8. Conover R. J., Francis V. The use of radioactive isotopes to measure the transfer of materials in aquatic food chains. — Mar. Biol., 1973, 18, N 4, p. 272—283.
9. Ferguson J. C. An autoradiographic study of the utilization of free exogenous amino acids by starfishes. — Biol. Bull., 1967, 133, N 2, p. 317—329.

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

Поступила в редколлегию
02. 10. 79

V. I. KHOLODOV

STUDIES IN CARBON FLOWS THROUGH THE TIGRIOPUS BREVICORNIS ORGANISMS BY THE METHODS OF MATHEMATICAL PLANNING OF EXPERIMENTS

Summary

The paper deals with the determination of flow characteristics for ^{14}C contained in solid form of food — multicellular alga enteromorpha and in its dissolved form — glycine and passing through the body of *tigriopus* inhabiting supralittoral baths of the Barents Sea coast. It is established that the intensity of glycine is 10 times as low as that for enteromorpha carbon. The mass of metabolic pool accumulating enteromorpha carbon is 14 times as high as that of metabolic pool of glycine carbon. More detailed studies in the dependence of carbon uptake intensity on the substrate nature are fulfilled by means of four types of substrates with varying temperature, salinity and quality of unlabelled enteromorpha placed into an experimental vessel.

The parameters of the process of carbon elimination from the *tigriopus* body may be employed for determining their metabolism and productivity. For this purpose it is necessary to select beforehand an adequate food substrate and to reveal the factors affecting the intensity of carbon removal as well as the energy exchange and *tigriopus* production.

УДК 595.3:577.11:519.2(26)123

В. Н. ЕГОРОВ, В. Н. ИВАНОВ

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ КИНЕТИКИ ОБМЕНА ЦИНКА-65 И МАРГАНЦА-54 У МОРСКИХ РАКООБРАЗНЫХ ПРИ НЕПИЩЕВОМ ПУТИ ПОСТУПЛЕНИЯ РАДИОНУКЛИДОВ

Непищевой путь поступления и выведения химических веществ у морских организмов играет важную роль в биогеохимических циклах элементов в морской среде. Некоторые авторы отводят ему преобладающее значение (по сравнению с пищевым) в биогенной миграции тяжелых металлов микроэлементов или их радионуклидов [2, 5]. Существует, однако, и противоположная точка зрения [3, 4].

Количественное описание кинетики обмена химических элементов, поступающих в гидробионты непосредственно из воды, позволит оценить поток элемента через отдельные организмы, популяции, биогеоценозы, которые лишь косвенно регулируются трофическими взаимо-