

ПРОВ 2010

ПРОВ. 1979

ПРОВ 98

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

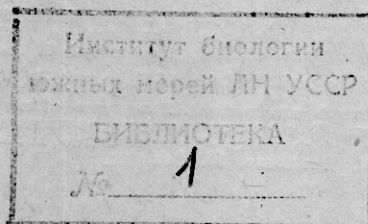
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 49

ЭКОСИСТЕМЫ ПЕЛАГИАЛИ
АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА И МОРЕЙ
СРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО БАССЕЙНА



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1979

DETERMINATION OF ENERGY EQUIVALENTS OF BODY MASS
IN PLANKTONIC ANIMALS

Summary

The article deals with new data on energy equivalents of the body mass for some planktonic organisms of the Mediterranean Sea and south-western part of the Atlantic Ocean. The relation is traced between the energy equivalent of the body weight of the animals and their linear sizes; it is shown that just the latter are determinant for the energy equivalent.

УДК 595.34 : 577.3(269.4)

Т. В. Павловская, О. В. Косихина

**БАЛАНС ЭНЕРГИИ У МАССОВЫХ ВИДОВ КОПЕПОД
ЮЖНО-АТЛАНТИЧЕСКОГО
АНТИЦИКЛОНИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА**

Интенсификация и углубление исследований морских экосистем поставили перед исследователями ряд проблем, из которых изучение количественных закономерностей трансформации вещества и энергии различных источников пищи основными экологическими группами внутри сообщества является одной из наиболее важных. Известно [3, 6], что многие планктонные животные наряду с живым кормом могут потреблять мертвое органическое вещество. Поэтому оценка степени потребления и утилизации как легко окисляемой фракции взвеси, так и стойкого, медленно окисляющегося органического вещества массовыми видами ракообразных стала основной задачей наших исследований в юго-западном секторе Южно-Атлантического антициклонического круговорота. Кроме того, изучалось влияние температуры на скорость прохождения пищи по кишечнику и энергетический баланс копепод Средиземного моря и Атлантического океана.

Материал и методика. Время переваривания пищи определяли у шести видов копепод. В южной Атлантике проведены опыты с *Clausocalanus mastigophorus* при температуре 12°C, в Средиземном море с *Clausocalanus furcatus* при 16–17°C и в тропической зоне Атлантического океана с *Calanus minor*, *Undinula vulgaris*, *Scolecithrix danae* и *Candacia rochydactyla* при 26–30°C.

Исследованные виды относятся к двум трофическим группам — фильтраторам и животным с селективным способом питания. Однако те и другие интенсивно потребляют водоросли [3, 7]. В наших опытах в качестве пищи использованы одноклеточные водоросли в концентрации 4 кал·л⁻¹, превышающей точку «трофического насыщения», что позволяет избежать эффекта условий питания на скорость переваривания пищи.

Использованы метод Ю. И. Сорокина [11] и модифицированный вариант этого метода [1]. В обеих сериях животных содержали в течение одного-двух часов на меченой пище. В опытах, проведенных первым методом, животных отмывали от меченого корма и через каждые 5–10 мин переносили в новые сосуды с немечеными водорослями. После пересадки животных воду пропускали через мембранные фильтры (сынпор 3) и определяли активность оставшихся на фильтре фекалий. В серии экспериментов с применением модифицированного метода животных после отмывки от меченой пищи содержали в одном сосуде и через определенные отрезки времени отбирали фекалии под биноклем. Затем фекалии также осаждали на мембранные фильтры

и определяли их активность. Время переваривания определяли по исчезновению C^{14} в фекалиях.

Балансовые эксперименты проводили методом Ю. И. Сорокина [11] по схеме, описанной ранее [3, 4, 8].

Результаты и обсуждение.

Время переваривания пищи у копепод. Характер кривых, отражающих динамику метки в фекалиях копепод при температурах 12—17°C и 26—30°C, различался (рис. 1). В диапазоне температур 12—17°C (см. рис. 1, а, б) в течение 10—40 мин после пересадки животных с меченого корма на немеченый активность метки возрастала, после чего постепенно снижалась. Как показали эксперименты, время прохождения пищи по кишечнику животных при температуре 12°C составило 150—180 мин, а при 16—17°C — около 60 мин. В тропиках уже через 5 мин после пересадки животных на немеченый корм достигалась максимальная активность экскретов, в последующие 20—25 мин шло постепенное ее снижение и при экспозиции 30—35 мин радиоактивность в фекалиях практически исчезала (см. рис. 1, в—е). Наличие первого участка кривой при низких температурах, вероятно, связано с задержкой фекалий в кишечнике животных. Возможно такое же явление имеет место и при высоких температурах, но в связи с ускорением всех физиологических процессов при этих температурах оно было настолько кратковременным, что нам не удалось его зарегистрировать.

Ранее [1, 9] была показана зависимость скорости прохождения пищи по кишечнику животных от вида пищи и ее концентрации. Мы попытались проследить изменение

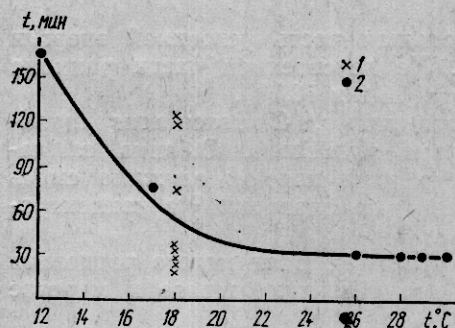


Рис. 2. Влияние температуры на время прохождения пищи по кишечнику копепод:

1 — данные Е. Б. Арашкевич, 2 — наши данные.

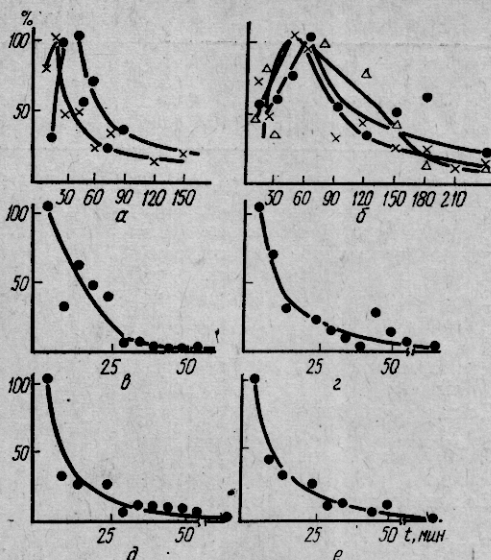


Рис. 1. Время прохождения пищи по кишечнику копепод: а — *Clausocalanus furcatus* ($t=16\div17^\circ\text{C}$), б — *Clausocalanus mastiophorus* ($t=12^\circ\text{C}$), в — *Candacia pachyactila* ($t=26\div30^\circ\text{C}$), г — *Scolecithrix danae* ($t=26^\circ\text{C}$), д — *Calanus minor* ($t=26^\circ\text{C}$), е — *Undinula vulgaris* ($t=30^\circ\text{C}$).

зависимости скорости прохождения пищи по кишечнику животных от вида пищи и ее концентрации. Мы этой величины у копепод в зависимости от температуры. По данным Е. Б. Арашкевич [1] и нашим материалам, установлено, что с увеличением температуры от 12 до 17—19°C время прохождения пищи по кишечнику копепод уменьшалось от 150—180 мин до 30—35 мин, дальнейшее увеличение температуры не влияло на скорость этого процесса (рис. 2).

Баланс энергии у ракообразных. Средиземноморские копеподы интенсивно потребляли одноклеточные водоросли (см. таблицу). Суточные рационы¹ у *Centropages typicus* и *Clausocalanus furcatus* при кормлении *Peridinium trochoideum*

Показатели пищевого баланса массовых видов копепод

Потребитель	Корм	t°, C	Число животных в опыте	Энергетический эквивалент массы тела, кал·экз, —1	C_r корма, 10^{-4} кал·имп ⁻¹
Calanus minor	Детрит	$11,5 \pm 0,5$	43	0,062	1,50
	Gyrodinium fissum		41		0,43
Clausocalanus mastigophorus (день)	Детрит	12,0	100	0,078	1,50
	Prorocentrum micans		100		0,36
Clausocalanus mastigophorus (ночь)	Детрит	$11,0 \pm 1,0$	100	0,078	1,50
	Prorocentrum micans		71		0,36
Pleuromamma gracilis	Детрит	12,0	21	0,110	1,50
	Gyrodinium fissum		15		0,42
Calanus simillimus (день)	Детрит	11,5	17	0,590	1,50
	Gyrodinium fissum		18		0,44
Calanus simillimus (ночь)	Детрит	11,5	16	0,590	1,50
	Gyrodinium fissum		17		0,44
Calanus carinatus	Детрит	10,0	9	1,060	1,50
	Gyrodinium fissum		13		0,42
Eucalanus elongatus	Детрит	12,0	5	1,500	1,50
	Gyrodinium fissum		5		0,42
Undinula vulgaris	Детрит	21,0	20	0,578	1,50
	Peridinium trochoideum		18		0,23
Centropages typicus	Peridinium trochoideum	16,0	43	0,180	0,44
Clausocalanus furcatus	Peridinium trochoideum	15,0	32	0,044	0,44

Примечание. C_r — удельная активность корма, C_d — накопление в теле, R_d — жидкие

при температуре $15-16^{\circ}C$ составляли соответственно 10,0 и 29,2% энергетического эквивалента массы тела. Эффективность усвоения водорослей — 67,6 и 62,0%. Сопоставление отдельных элементов баланса, в особенности накопления в теле (C_d) и трат на дыхание (R_c) корректно в случае соблюдения определенных требований к эксперименту. Известно, что соотношение между этими величинами в ходе эксперимента изменяется в зависимости от продолжительности содержания животных на немеченом корме. Сравнение величин C_d и R_c возможно при постоянном соотношении времени прохождения пищи по кишечнику и длительности содержания их на немеченом корме. В наших опытах это условие соблюдалось, что дало возможность сопоставить величины C_d и R_c .

У средиземноморских копепод большая часть усвоенной энергии накапливалась в теле (57,2—63,0%). Из неусвоенной части рациона на долю жидких выделений приходилось 13,2 и 18,8%.

Атлантическим копеподам *Calanus minor*, *Clausocalanus mastigophorus*, *Pleuromamma gracilis*, *Calanus simillimus*, *Calanus carinatus*, *Eucalanus elongatus* и *Undinula vulgaris* кормом служила смесь из одноклеточных водорослей и детрита динофлагеллат² в концентрации 4 кал·л⁻¹ каждого вида пищи.

В южной Атлантике всех исследованных копепод можно разделить на две группы. Первая — животные, потребляющие живое и мертвое

¹ Расчет рационов для мигрирующих животных производили с учетом суточного ритма питания. Поскольку часть опытов проводилась только в период наиболее интенсивного питания, то для отрезка времени с меньшей активностью был принят коэффициент 0,5 [5].

² Одноклеточные водоросли были предоставлены Л. С. Марковой, детрит — К. М. Хайловым, определение планктонных животных проведено Л. И. Сажинной, за что авторы приносят им благодарность.

Атлантического океана и Средиземного моря

$10^{-4} \text{ кал. экз.}^{-1} \text{ час}^{-1}$		$a, \%$	$C_d/A, \%$	$R_d/A, \%$	$C, 10^{-4} \text{ кал. экз.}^{-1}$		Масса тела, %	
A	C				Ночь	День	$C_{\text{сут}}$	$\Sigma C_{\text{сут}}$
1,74	7,70	29,4	18,6	4,6	111,5	33,3	23,3	55,9
3,64	10,30	36,3	42,1	1,4	155,4	46,6	32,6	
1,15	4,07	29,1	49,5	73,2		48,8	7,2	41,7
4,34	6,23	69,2	46,4	24,4		74,9	34,5	
0,39	0,78	55,6	58,7	10,6	8,1		7,2	
12,74	15,80	80,0	29,0	20,1	194,3		34,5	
6,53	10,55	61,9	18,3	17,2	158,0	47,2	18,6	41,7
4,69	12,60	34,8	24,4	3,6	196,5	58,6	23,1	
11,15	19,61	56,3	54,7	14,7	297,3		6,4	13,7
7,56	18,16	42,8	42,0	4,1	278,7		7,3	
5,12	8,78	58,5	40,0	13,3		85,5	6,4	
7,72	16,75	45,6	47,4	0,8		156,2	7,3	
13,45	23,13	57,1	29,5	24,5	411,6	123,3	5,0	8,1
5,26	16,59	31,1	42,1	2,4	253,5	76,0	3,1	
21,50	41,60	56,4	51,1	17,2	503,4	187,2	4,6	7,5
5,19	22,53	24,1	46,2	2,8	338,1	101,4	2,7	
51,34	88,98	57,1	48,6	1,4	1066,8	533,4	27,2	29,2
6,40	7,11	89,7	11,2	33,8	76,2	38,3	2,0	
6,76	10,00	67,6	63,0	18,8	120,0	60,0	10,0	
3,49	6,02	62,0	57,2	13,2	78,1	39,1	29,3	

экскреты, A — усвоенная пища, C — рацион, a — усвояемость.

органическое вещество в сопоставимых количествах. К этой группе относятся большинство животных (*C. minor*, *P. gracilis*, *C. carinus*, *C. simillimus* и *E. elongatus*). В рационе второй группы преобладали живые водоросли.

В первой группе наибольшие относительные суточные рационы отмечены у *C. minor* (55,9% массы тела), наименьшие — у *E. elongatus* (7,5%). Живой корм составлял 40—60% рациона (см таблицу). В большинстве случаев детрит усваивался несколько лучше водорослей, хотя различия, составляющие несколько процентов, были не существенны. Лишь у *C. carinatus* и *E. elongatus* усвояемость детрита и водорослей различалась в 1,8—2,3 раза. Следует отметить, что величина усвояемости детрита во всех опытах, за исключением *C. minor*, была довольно высокой и постоянной (48,6—58,5%). *C. minor* усваивал детрит на 29,4%. Эффективность усвоения живых водорослей была менее стабильной (24,1—45,6%). Усвоенная энергия у большинства животных при потреблении водорослей довольно равномерно распределялась между накоплением в теле и дыханием, лишь у *P. gracilis* основная ее часть расходовалась на дыхание. В случае потребления детрита не обнаружено четкой закономерности в распределении энергии между этими элементами баланса. Твердые остатки (R_d) составляли существенную долю неусвоенной пищи у всех копепоид на обоих видах корма (95,9—99,2% на живых водорослях и 75,5—95,4% на детрите).

Во второй группе (*C. mastigophorus*) водоросли в суточном рационе составляли 82,7%, ночью — до 96%, днем — до 60,5%. Эффективность утилизации водорослей была также выше, чем детрита. Распределение энергии между отдельными элементами баланса изменялось в течение суток. Ночью большая часть ассимилированной энергии во-

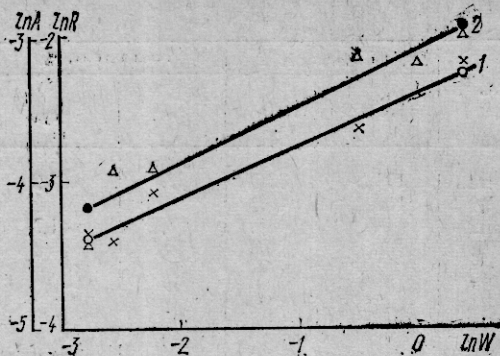


Рис. 3. Зависимость потребления R (1) и усвоения A (2) пищи от массы тела копепод при 10–12°C.

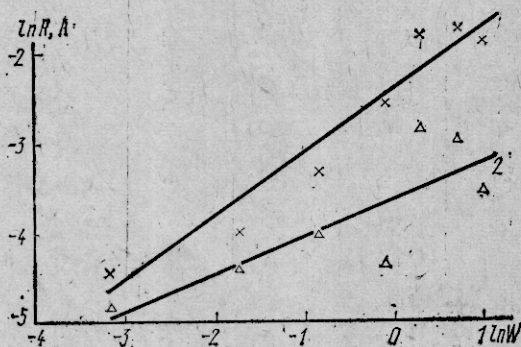


Рис. 4. Зависимость потребления R (1) и усвоения A (2) пищи от массы тела копепод при 14–16°C.

потребленных водорослей в основном расходовалась на дыхание животных. В отличие от копепод, обитающих при температуре 10–12°C, у *U. vulgaris* доля непереваренных остатков водорослей в виде жидких выделений была значительно выше, чем при кормлении детритом (соответственно 33,8 и 1,4%).

Для расчета энергетических потребностей на дыхание ракообразных и сопоставления их с величинами рационов использовали уравнение [2] обмена у копепод при 17–20°C:

$$R = 0,83 W^{0,73}$$

и «нормальную кривую» Крога [12]. Расчеты показали, что обмен (R) при 10–12°C понижался от 18,7 до 3,2% с увеличением массы тела животных от 0,062 до 1,5 кал·экз⁻¹, а для усвоенной энергии (A) от 24,3 до 3,3% массы тела (см. таблицу). При 14–16°C величины R и A составляли соответственно 9,6–14,8% и 6,8–18,1%, а при 21°C у *V. vulgaris* $R=11,6\%$, $A=21,4\%$, то есть почти во всех случаях количество ассимилированной энергии превышало траты на дыхание животных. Таким образом, практически все исследованные копеподы удовлетворяют пищевые потребности за счет растительной пищи.

Сравнение данных из разных районов Мирового океана показало, что в олиготрофных районах при малом количестве фитопланктона большинство копепод являются всеядными, но удовлетворяют свои пищевые потребности только в том случае, если получают достаточное количество животной пищи. В эвтрофных районах апвеллингов копепо-

дорослей шла на дыхание, а днем равномерно распределялась между величинами C_d и R_c . При питании детритом не отмечено существенных различий между накоплением в теле и тратами на дыхание в течение суток. Неусвоенная часть рациона на живых водорослях состояла в основном из твердых остатков, на протяжении суток жидкие экскременты составляли около 20–30%. На детритном корме соотношение величин R_s и R_d существенно изменялось в течение суток. Ночью жидкие экскременты составляли 11% неусвоенной энергии, днем — до 73%.

В балансовых экспериментах, проведенных в тропической Атлантике при 21°C, *U. vulgaris* в основном потребляла детрит. Из суммарного суточного рациона, составляющего 29,2% массы тела, на долю детрита приходилось 27,2%. Однако усвояемость его (57,1%) была ниже утилизации водорослей (89,1%). При питании детритом величина накопления в теле и траты на дыхание были близкими. Усвоенная энергия

ды способны удовлетворить дыхательные потребности за счет фитопланктона [3, 5, 7]. Биомасса фитопланктона в зоне стыка вод Бразильского и Фоклендского течений была высокой — до $3,9 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ [10]. Как показали наши эксперименты, количество ассимилированной пищи копеподами в этой зоне была выше их дыхательных потребностей, следовательно, животные могли удовлетворить пищевые потребности только за счет первичных продуцентов.

Полученные нами данные по усвояемости пищи свидетельствуют о значительной ее вариабельности в эвтрофных участках океана. Величина усвояемости «а» во фронтальной зоне изменялась в широких пределах (от 24 до 80%). У большинства копепод «а» составляла 40—60%. Подобная картина была отмечена ранее при изучении питания копепод в районе апвеллинга у берегов Африки [3].

На основании материалов наших исследований в 30- и 27-м рейсах НИС «Михаил Ломоносов» [3], а также литературных данных [7], сделана попытка проанализировать связь между рационами, количеством ассимилированной пищи копепод и их массой при различных температурах. Рассчитанные зависимости имели следующий вид:

$$C = 0,090 W^{0,353}, A = 0,040 W^{0,383}$$

($n=6$; $0,062 \leq W \leq 1,5 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1}$) при $10-12^\circ\text{C}$ (рис. 3),

$$C = 0,090 W^{0,717}, A = 0,026 W^{0,419}$$

($n=7$; $0,044 \leq W \leq 2,87 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1}$) при $14-16^\circ\text{C}$ (рис. 4).

Для тропических копепод эти зависимости были описаны уравнениями

$$C = 0,318 W^{0,523}, A = 0,196 W^{0,798}$$

($n=6$; $0,065 \leq W \leq 1,4 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1}$) [5]. Показатели степени при W в уравнениях, отражающих зависимость потребленной и ассимилированной пищи от массы тела копепод, были аналогичны и находились в пределах 0,353—0,798. Это согласуется с данными Л. М. Сушени [13] для некоторых представителей класса ракообразных. Коэффициенты пропорциональности, рассчитанные нами, были несколько выше, чем в уравнениях Л. М. Сушени [13].

Приведенные уравнения следует рассматривать как ориентировочные, и для уточнения полученных зависимостей необходимо дальнейшее продолжение работ в более широком диапазоне температуры и массы животных.

Выводы. Таким образом, установлено, что время прохождения пищи по кишечнику животных уменьшалось от 150—180 мин до 30—35 мин с повышением температуры от 12 до $26-30^\circ\text{C}$.

Исследования основных элементов энергетического баланса массовых видов зоопланктона показали, что в зонах с высоким содержанием фитопланктона животные могут удовлетворять дыхательные потребности только за счет растительной пищи. Большинство копепод потребляли и эффективно усваивали как живое, так и мертвое органическое вещество. Суммарные суточные рационы уменьшались от 55,9 до 7,5% с возрастанием энергетического эквивалента массы тела от 0,062 до $1,5 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1}$. Величина усвояемости растительной пищи колебалась от 24 до 80%, у большинства копепод она составляла 40—60%.

Отмечены существенные различия в соотношениях отдельных элементов энергетического баланса при питании водорослями и детритом. У большинства животных усвоенная энергия фитопланктона равномерно распределялась между накоплением в теле и дыханием. Неусвоенные жидкие остатки составляли незначительную часть непереваренной пищи на обоих видах корма (0,8—4,1% на водорослях и 4,6—24,5% на детрите).

Связь рациона и количества ассимилированной пищи с энергетическим эквивалентом массы тела копепод описана следующими уравнениями:

$$C=0,090 W^{0,353}, A=0,040 W^{0,383} \quad (t=10-12^{\circ}\text{C}),$$

$$C=0,090 W^{0,717}, A=0,026 W^{0,419} \quad (t=14-16^{\circ}\text{C}).$$

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арашкевич Е. Б. Продолжительность переваривания пищи у морских копепод. — В кн.: Экосистемы пелагиали Тихого океана. М.: Наука, 1975, с. 351—358.
2. Ивлева И. В., Аболмасова Г. И., Ракицкая Л. В. Скорость обмена у массовых видов зоопланктона из умеренных и тропических вод Атлантического океана. — В кн.: Экспедиционные исследования в южной Атлантике и Средиземном море. Киев: Наук. думка, 1975, с. 192—209.
3. Павловская Т. В.; Павлютин А. П., Африкова С. Г., Царева Л. В. Питание и трансформация энергии потребленной пищи у массовых форм тропического планктона. — В кн.: Экспедиционные исследования в южной Атлантике и Средиземном море. Киев: Наук. думка, 1975, с. 181—192.
4. Петина Т. С., Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. Изучение питания массовых форм планктона тропической области Тихого океана радиоуглеродным методом. — М.: Наука, 1971.
5. Петина Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. Питание и баланс энергии у тропических копепод. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наук. думка, 1974, с. 136—153.
6. Петина Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. Роль детрита и гумуса в питании веслоногого рачка *Undinula darvini* Scott. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наук. думка, 1974, с. 153—160.
7. Петина Т. С., Монаков А. В., Сорокин Ю. И., Волошина Г. В., Кукина И. В. Баланс вещества и энергии у веслоногих раков (Copepoda) в тропических апвеллингах. — В кн.: Экосистемы пелагиали Тихого океана. М.: Наука, 1975, с. 335—351.
8. Печень-Финенко Г. А., Павловская Т. В. Сравнительная оценка роли детрита и водорослей в питании мизиды *Neomysis mirabilis* (Czerniansky). — Гидробиол. журн., 1975, 11, № 2, с. 39—43.
9. Печень-Финенко Г. А., Павловская Т. В., Дубилевич Л. Г. Время переваривания пищи и количественная оценка выделенных экскретов при питании *Acartia clausi* (Giesbr). В кн.: Биодинамические процессы в пелагиали моря. Киев: Наук. думка, 1975, с. 71—80.
10. Роухиянен М. И., Белогорская Е. В. Некоторые особенности развития фитопланктона в морях Средиземноморского бассейна и южной Атлантики. — См. настоящей сб., с. 47—55.
11. Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. — Тр. Ин-та биологии внутр. вод., 1966, вып. 12, с. 75—119.
12. Суценья Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. — Киев: Наук. думка, 1972. — 196 с.
13. Суценья Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. — Минск: Наука и техника, 1975. — 206 с.

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

Поступила в редколлегию
04.04.78

T. V. Pavlovskaya, O. V. Kosikhina

ENERGY BALANCE IN MASS SPECIES OF COPEPODS OF THE SOUTH ATLANTIC ANTICYCLONIC CIRCULATION

Summary

The energy balance main elements were studied in mass species of copepods depending on the food kind and temperature. It is shown that most animals of the southern part of the Atlantic Ocean fed on living unicellular algae and phyto-genic detritus in comparable amounts. Total diurnal rations decreased from 55.9 to 7.5% with an increase in the energy equivalent of the body mass from 0.062 to 1.5 cal·sample⁻¹. The value of alga and detritus assimilability was 40-60% on the whole. The relation of the ration and amount of the assimilated food to the copepod body mass for 10-12°C is described by the equations: $C=0.090 W^{0,353}$, $A=0.040 W^{0,383}$, and for 14-16°C: $C=0.090 W^{0,717}$, $A=0.026 W^{0,419}$