

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ

1871



ИНБЮМ

15
—
1983

LIPIDS, GLYCOGEN, FREE AMINO ACIDS IN GONADS,
EMBRYOS AND LARVAE OF CERTAIN BLACK SEA FISHES

Summary

It is determined that mature sex products of saurel, mullet, turbot, rock perch, bullhead from the Black Sea contain various amount of energy substances. Energy metabolism indices should be taken into account when determining periods of safe fasting and the time for larva transition to external nutrition.

УДК 595.2.34+578.087.73

Л. С. СВЕТИЧНЫЙ

ВЫЧИСЛЕНИЕ БИОМАССЫ ПЛАНКТОННЫХ КОПЕПОД ПРИ ПОМОЩИ КОЭФФИЦИЕНТОВ ПРОПОРЦИОНАЛЬНОСТИ МЕЖДУ ОБЪЕМОМ И ЛИНЕЙНЫМИ РАЗМЕРАМИ ТЕЛА

Определение индивидуальной массы тела у зоопланктонных организмов, необходимое при оценке биопродуктивности моря, обычно связано с методическими трудностями, которые обуславливают низкую точность результатов. Существующие методы: прямое взвешивание [3, 4, 6, 15, 28]; вычисление массы по эмпирической зависимости ее от размеров тела [8, 11, 16, 19], выражаемой обычно уравнением регрессии

$$P = qL^b, \quad (1)$$

где P — масса; L — длина тела; q и b — коэффициенты; вычисление объема тела по формулам подобных геометрических фигур или увеличение моделей [15, 25, 32], не позволяют вычислять биомассу копепод с погрешностью, меньшей $\pm 20-30\%$ [1, 11, 32]. Первые два метода связаны с необходимостью нахождения видоспецифичных величин массы на всех стадиях развития организмов или коэффициентов пропорциональности между их массой и длиной тела, которые, как оказалось, зависят от района обитания, температуры воды и других факторов, поэтому расхождение массы на одной и той же стадии развития может достигать 50% и больше [4, 11, 22]. Объемный метод позволяет учесть вариации общей длины и пропорций тела рачков и в принципе может освободить от необходимости учета систематических особенностей организмов. Как показал Л. Л. Численко [32], для вычисления объема рачков достаточно знать длину и основные пропорции их тела. В построенных им номограммах копеподы представлены 46 фигурами, позволяющими определять объем (или массу) большей части копепод. Допускаемая при этом погрешность определяется различием формы и строения тела натурального организма и его модели, а также неточностью оценки пропорций тела копепод при подборе в номограммах соответствующих им фигур [20].

В настоящей работе предлагается новый метод определения объема тела отдельных особей копепод с точностью $\pm 5-10\%$ и делается попытка улучшить объемный метод определения массы планктонных копепод. Для этого рассматриваются различные формулы связи объема с линейными размерами тела, полученные на основе собственных инструментальных измерений и с использованием обширных литературных данных. Связь объема с линейными размерами тела исследуется при помощи коэффициентов объемного наполнения в приведенных ниже формулах, в основу которых положена кубическая зависимость объема от размеров тела

$$W = K_L L^3, \quad (2)$$

$$W = K_d L d_c^2, \quad (3)$$

где L — общая длина всего тела; d_c — наибольшая ширина цефалоторакса,

$$W = K_c l_c d_c, \quad (4)$$

где l_c — длина цефалоторакса.

Всего проведено 358 инструментальных определений объема тела отдельных особей половозрелых копепод, которые относятся к 24 видам Calanoida и Cyclopoidea, собранным в Черном и Средиземном морях, а также в Атлантическом океане (см. таблицу). Для каждого вида и пола средние значения коэффициентов объемного наполнения определены по выборке из семи и более разноразмерных особей. Коэффициенты вариации коэффициентов объемного наполнения в пределах выборки не превышали 0,5%. В анализе использованы данные о массе 74 видов копепод, полученные другими авторами [5, 9—11, 13, 14, 23—25, 29—31]. В качестве переходного коэффициента между массой и объемом принята величина 1,05, близкая среднему значению плотности тела большинства морских копепод [26]. Объем отдельных особей копепод определяли взвешиванием в воде и масле по формуле

$$W = \frac{P_m - P_v}{\rho_v - \rho_m}, \text{ где } P_m \text{ — масса рачка в масле; } P_v \text{ — масса в воде;}$$

ρ_v и ρ_m — плотность воды и масла. Массу рачка в жидкости определяли при помощи модифицированных весов Сальвиони [12], где адекватной мерой массы является величина упругой деформации тонкого стеклянного стержня, к концу которого подвешивается организм.

Калибровочные испытания весов производились с помощью навесок из различных материалов с известной плотностью и объемом, полученными различными способами. Погрешность взвешивания не превышает 5%. После помещения организма в масло внесенная с ним вода отсасывалась тонкой капиллярной трубкой под бинокулярным микроскопом. Остатки воды, собирающиеся между конечностями рачков, отсасывали более тонким капилляром. Чрезмерное обсушивание рачка можно контролировать по проникновению в его тело капелек масла. Для контрольной проверки этого метода у шести особей *Pachos punctatum*, отличающихся наиболее «водянистым телом», а следовательно, и являющихся наиболее неудобными объектами для обсушивания, произвели прямое определение объема. Для этого приготовили раствор индустриального масла и тетрахлорэтилена с плотностью, равной плотности воды. В него поместили капельку воды, которая, зависая в толще раствора, образовывала идеальный шарик. После удаления лишней воды рачка подносили к водяному шарiku с диаметром, близким к длине его тела. При соприкосновении с шариком рачок целиком захватывался водой. По измерению диаметра водяного шарика рассчитывали объем захваченного им организма. Объем каждой особи определяли в трех повторностях. Максимальное расхождение величин при повторных обсушиваниях составило 15%, среднее — 6%.

При взвешивании шести разноразмерных особей *Pachos punctatum* коэффициент формы K_d , рассчитанный по формуле (3), оказался равным $0,265 \pm 0,0033$; при прямом методе — $0,266 \pm 0,0067$. Совпадение результатов более чем удовлетворительное. Широкому применению прямого метода на копеподах препятствуют длинные выступающие части тела рачков, из-за которых приходится брать относительно большую каплю воды, что увеличивает погрешность метода.

Соотношение между объемом и общей длиной тела. Связь объема и куба длины тела копепод исследовали по коэффициентам пропорциональности K_L в формуле (2).

В таблице приведены значения K_L для большого числа видов и по большому массиву данных, чем у В. В. Крылова [18], что позволяет сравнивать результаты четырех-пяти авторов. Как оказалось, различие K_L половозрелых особей одного вида независимо от применявшейся методики в среднем составило 20—30%. Только у трех видов

Коэффициенты объемного наполнения
 $K_L \cdot 10^{-2}$, $K_d \cdot 10^{-1}$, $K_c \cdot 10^0$

Род и вид	Самка			Самец			Источник
	K_L	K_d	K_c	K_L	K_d	K_c	
<i>Calanus finmarchicus</i>	2,40 2,34			2,80 2,33			[5] [14]
<i>C. helgolandicus</i>	2,25 2,97 2,59	4,61 4,59	0,58 0,58	3,28 2,55	5,22 4,91	0,68 0,64	[14] [25] Наши данные
<i>C. tenuicornis</i>	1,46 1,45	2,66	0,34*	2,03 2,43	4,02	0,52	[11] [30]
<i>C. glacialis</i>	2,44 3,30			3,00			[14] [24]
<i>Neocalanus gracilis</i>	3,26 3,67 3,58 2,99 3,98			2,59			[14] [11] [9] [30]
		4,27 5,42	0,52 0,67	4,12	4,87	0,62	Наши данные
<i>N. robustior</i>	3,67 3,99			3,67			[11] [9]
<i>Calanus hyperboreus</i>	2,37 2,50						[14] [5]
<i>Nannocalanus minor</i>	4,25 3,83 5,15			3,73 3,21			[14] [11] [9]
<i>Calanoides carinatus</i>	4,89 3,07 2,47	6,57	0,84*	3,77 3,74	4,86	0,62	[30] [14] [9]
<i>Undinula vulgaris</i>	4,08 4,15 4,11 4,05						[14] [11] [9]
		4,68	0,61				Наши данные
<i>U. darvinii</i>	4,60			4,57			[9]
<i>Eucalanus elongatus</i>	1,76 1,62 2,40	2,83	0,32	1,02	1,65	0,16	[14] [30] [11]
<i>E. crassus</i>	3,71 3,80 4,20			2,94 4,75			[14] [9] [11]
<i>E. monachus</i>	2,89 2,60						[14] [11]
<i>E. pileatus</i>	3,00						[11]
<i>E. attenuatus</i>	2,00 1,33						[11] [9]
<i>E. pseudoattenuatus</i>	2,00 1,57			3,25			[11] [9]
<i>E. subtenuis</i>	2,20 2,65						[11] [9]
<i>E. subcrassus</i>	4,06			4,62			[9]
<i>E. giesbrechti</i>	5,86			8,65			[9]
<i>Rhincalanus nasufus</i>	1,38 2,19 1,10 1,67						[14] [9] [30]
		2,72 3,53	0,32 0,42				Наши данные
<i>Rhincalanus cornutus</i>	2,00 2,54 1,70			2,91			[23] [9] [11]
<i>Mecynocera clausi</i>	2,41 2,20	4,92 5,57	0,61 0,68				[30] Наши данные
<i>Paracalanus parvus</i>	4,01 4,12 3,85	4,99 3,82	0,65 0,47	3,50 2,65 3,63	3,70 3,58	0,52 0,48	[14] [30] [25]

Род и вид	Самка			Самец			Источник
	K_L	K_d	K_c	K_L	K_d	K_c	
var.	3,67	4,47	0,58	3,92	5,05	0,65	[30]
P. aculeatus	4,41						[14]
	4,06						[11]
	3,34	4,21	0,54				[30]
P. nanus	3,36	4,38	0,56	3,47	5,17	0,67	[30]
P. pigmeus	4,12	4,99	0,64	3,01	3,69	0,45	[30]
Microcalanus pygmeus	2,35			2,03			[14]
Calocalanus pavo	4,88	6,22	0,78*				[30]
C. plumulosus	2,71	4,89	0,61				[30]
C. pavoninus	3,85	4,66	0,54				[30]
C. contractus	4,37	8,81	1,05*				[30]
C. styliremis	7,81	4,54	0,53				[30]
Clausocalanus arcuicornis	3,00						[11]
	3,68			3,12			[14]
	2,97	4,09	0,56	4,03	4,82	0,67	[30]
C. furcatus	2,47						[14]
	3,13	4,47	0,62	2,96	3,58	0,51	[30]
	2,94						[11]
C. paululus	4,93	4,68	0,63	7,68	5,56	0,82	[30]
Acrocalanus pavo	5,01						[9]
Acrocalanus longicornis	2,90			3,40			
Pseudocalanus elongatus	2,83	4,76	0,67	3,89	4,98	0,71	[25]
P. elongatus	2,57	4,55	0,67	3,12	4,55	0,64	Наша данные
	3,20						[24]
	3,00						[5]
P. minutus	2,33			2,30			[14]
P. sp.	2,17			2,82			[14]
Ctenocalanus vanus	2,71			2,68			[14]
	3,61	4,89	0,64	2,36	3,68	0,53	[25]
Spinocalanus abyssalis	2,57						[14]
S. magnus	2,49			2,49			[14]
Aetideus armatus	4,37			3,32			[14]
	3,84	5,06	0,64	2,83	4,19	0,55	[30]
	3,99						[11]
Euaetideus gisbrechti	3,87						[11]
E. acutus	3,74						[11]
E. bradyi	3,43						[11]
Gaidius affinis	4,34						[14]
Gaetanus pileatus	3,71						[14]
	5,08						[11]
G. minor	3,73						[11]
G. miles	2,94						[11]
Euchirella rostrata	6,50			4,21			[14]
	7,09						[11]
E. messinensis	4,01			2,48			[14]
	4,17						[11]
	4,35	4,94	0,61	3,79	4,23	0,53	[30]
E. curticauda	5,9						[23]
Euchirella curticauda	4,14						[11]
E. brevis	7,88						[11]
E. intermedia	4,31						[11]
	3,35						[14]
E. slendes	5,01			3,51			[11]
E. pulchra	4,54						[11]
Pseudochirella superba	3,80						[14]
Chirundina streetsi	4,09						[14]
Undeuchaeta plumosa	3,79						[14]
	3,70						[11]
U. major	3,56			3,39			[14]
	4,40			3,10			[11]
Euchaeta marina	3,14			3,16			[14]
	2,63			2,57			[11]

Род и вид	Самка			Самец			Источник
	K_L	K_d	K_c	K_L	K_d	K_c	
	3,68 3,30	4,40 3,51	0,59 0,50	2,45 2,38	3,73 3,44	0,52 0,49	[30] Наши данные
	3,46 3,50						[9] [25]
<i>E. concinna</i>	2,42 3,16			2,28			[14] [9]
<i>E. acuta</i>	2,05 1,85	3,48	0,50				[11] [30]
<i>E. pubera</i>	3,49						[11]
<i>E. norvegica</i>	2,00			1,9			[5]
<i>E. paraconcina</i>	2,30						[11]
<i>E. spinosa</i>	2,80 2,31						[11] [30]
<i>E. media</i>	1,94	3,75	0,51	2,15	3,83	0,54	[11]
<i>Euchaeta hebes</i>	2,42 2,73			2,37 2,90			[11] [30]
<i>Chirundina streetsi</i>	3,92	4,15	0,58		4,85	0,67	[11]
<i>Pareuchaeta norvegica</i>	2,72			1,74			[14]
<i>P. gracilis</i>	1,9						[11]
<i>Scottocalanus securifrons</i>	3,8						[14]
<i>Scolecithrix bradyi</i>	5,26 7,35			8,44 8,66			[14] [30]
	7,4	4,59	0,53	3,60 5,33	3,75	0,52	[11]
<i>S. danae</i>	6,49 7,20			5,33 6,26			[14] [11]
	6,27 7,20			6,04 5,38			[9]
		4,60	0,53		1,94	0,26	Наши данные
	7,30 4,59						[23] [30]
<i>Scolecithricella minor</i>	4,42	4,41	0,54	2,96			[14]
<i>S. ovata</i>	3,39 5,10						[14] [11]
<i>S. dentata</i>	4,82	4,40	0,56	3,99	3,96	0,55	[30]
<i>S. abyssalis</i>	4,4						[11]
<i>S. tumida</i>	5,6						[11]
<i>S. ctenopus</i>	4,6						[11]
<i>Scaphocalanus echinatus</i>	4,0						[11]
<i>Lophotrix latipes</i>	4,3						[11]
<i>Phaenna spinifera</i>	10,40 10,70						[11] [30]
<i>Temora longicornis</i>	4,50 3,09	4,32	0,54	10,3 4,40 2,19	4,46	0,56	[24] [14]
<i>Temora stylifera</i>	5,00 4,01			3,7 3,42			[11] [14]
	5,07	4,06	0,59	3,48	3,47	0,51	[30]
<i>T. turbinata</i>	5,00 3,50			4,70 3,66			[11] [14]
	1,57			3,25			[9]
<i>T. discaudata</i>	3,80			4,75			[9]
<i>Metridia lucens</i>	2,70 2,37						[25] [14]
<i>M. longa</i>	2,70 2,30						[25] [24]
	2,26			2,2 2,25			[14]
<i>M. venusta</i>	1,50						[11]
<i>M. pacifica</i>	7,50						[31]
<i>Pleuromamma robusta</i>	3,90 2,70						[11] [14]
<i>P. xiphias</i>	2,00			2,31 2,50			[11]
	2,63			3,14			[14]
<i>P. borealis</i>	2,70						[11]

Род и вид	Самка			Самец			Источник
	K_L	K_d	K_c	K_L	K_d	K_c	
<i>P. gracilis</i>	2,92 3,20 3,07 3,07	4,85	0,70	4,31 2,53	4,79	0,71	[14] [11] [14] [30]
<i>P. piseki</i>	2,92						[14]
<i>P. abdominalis</i>	3,02 2,95 3,07			3,45 3,86 3,38			[14] [11] [30]
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	2,99	4,27 4,34	0,60 0,61		3,55	0,51	Наши данные
<i>Centropages hamatus</i>	2,97			2,45			[14]
<i>C. bradyi</i>	2,56			2,08			[14]
<i>C. chierchiai</i>	3,61 3,65 2,29			3,62 3,70			[14] [11] [11]
<i>C. furcatus</i>	2,52			2,79			[9]
<i>C. violacens</i>	2,73 2,61	3,99	0,54	2,49 2,26	3,91	0,53	[11] [30] [9]
<i>C. jamadaj</i>	2,13						
<i>C. tipicus</i>	3,26			3,12			[30]
<i>C. ponticus</i>	3,21 3,39	4,76 4,35 4,34	0,67 0,61 0,63	4,89 4,89 3,41	4,74 6,88 4,44	0,68 0,98* 0,64	[25] Наши данные
<i>C. hamatus</i>	2,70 4,80			2,70 4,00			[5] [24] [11]
<i>Lucicutia flavicornis</i>	1,90 2,28 2,19			2,20 1,74			[14] [9]
	2,36 2,46	3,07 3,20	0,46 0,50	2,21 1,83	3,14 3,12	0,48 0,42	[30] [30] [9]
<i>L. ovalis</i>	4,26 4,82	4,00	0,57	3,63	3,49	0,54	[30]
<i>L. clausi</i>	3,85			2,70			[30]
<i>L. gemina</i>	1,91						[30]
<i>Heterorhabdus papilliger</i>	2,27			2,20			[14]
	2,96 2,27	3,71	0,52	2,69 2,27	3,64	0,51	[30] [14]
<i>H. norvegicus</i>	2,26			2,26			[14]
<i>Heterorhabdus spinifrons</i>	2,26			2,25			[14]
<i>H. longicornis</i>	0,96 1,06 1,32						[11] [30]
	2,47	1,76 2,28	0,20 0,32	3,76	2,48	3,00	Наши данные
<i>H. spiniceps</i>	2,23	3,48	0,40				То же
<i>Condacia pachydactyla</i>	4,55 4,28 3,09 4,79			3,36 4,45 1,75			[14] [11] [9]
		3,99	0,51				Наши данные
<i>C. aethiopica</i>	3,76			2,67			[9]
<i>C. armata</i>	4,78	4,07	0,52	3,51	4,50	0,62	[30]
<i>C. longimana</i>	4,82	4,69	0,57				[30]
<i>C. bispinosa</i>	4,35	4,23	0,54				[30]
<i>C. elliptica</i>	2,95			2,58			[9]
<i>C. bipinnata</i>	5,90			4,90			[11]
<i>C. simplex</i>	4,90			3,50			[11]
<i>C. curta</i>	7,00						[11]
<i>Calanopia elliptica</i>	2,95			2,58			[9]
<i>Labidocera acuta</i>	3,22			3,25			[9]
<i>G. wollastoni</i>	3,13	4,83	0,62	3,20 6,05	5,04 7,57	0,67 0,90*	[30] [25]
<i>L. brunescens</i>							
<i>L. acutifrons</i>	4,50			4,10			Наши данные

Род и вид	Самка			Самец			Источник
	K_L	K_d	K_c	K_L	K_d	K_c	
<i>Arietellus aculeatus</i>	3,70						[11]
<i>A. setosus</i>	4,40						[11]
<i>Pontella mediterranea</i>	1,75	2,43	0,32	2,74	3,83	0,50	[30]
	3,85	4,40	0,57	4,12	6,69	0,86	[25]
<i>Pontellina plumata</i>	6,20						[11]
	8,84	4,40	0,54				Наши данные
<i>Pontellopsis regalis</i>	3,72	3,24	0,41	3,13	3,64	0,48	[30]
<i>P. vilosa</i>	4,07	4,28	0,55				
<i>Acartia erytrea</i>	2,54			2,60			[9]
<i>A. negligens</i>	2,37	4,55	0,57	2,77	5,12	0,69	[30]
<i>A. clausi</i>	3,49	4,65	0,62	3,08	4,28	0,58	[25]
	2,95	4,53	0,60	3,01	4,34	0,57	[25]
	2,65	4,52	0,60	2,55	3,64	0,49	Наши данные
	2,36			2,32			[14]
<i>A. longiremis</i>	2,32			2,29			[14]
	2,90			2,90			[5]
	3,50			3,00			[24]
<i>A. danae</i>	2,10						[11]
	2,32						[14]
<i>A. latisetosa</i>	2,97	4,63	0,58	3,04	4,41	0,59	[25]
<i>Anomalocera patersoni</i>	2,63			2,24			[14]
<i>Pachos punctatum</i>	8,19	2,68	0,31				Наши данные
<i>Oithona similis</i>	0,72			0,72			[14]
	1,30	3,12	0,54	1,30	3,12	0,54	[30]
	1,60						[24]
	1,63	3,86	0,67	3,02	4,18	0,66	[25]
<i>O. setigera</i>	1,04	2,78	0,55				[30]
	0,92	2,67	0,50				Наши данные
<i>Oithona plumifera</i>	1,27	3,14	0,61				[30]
<i>O. nana</i>	3,39	4,39	0,70	3,39	4,39	0,70	[30]
	2,88	3,86	0,66	2,88	3,86	0,66	[25]
<i>O. simplex</i>	4,89	6,69	1,05*				[30]
<i>Paroithona parvula</i>	1,41	2,73	0,60				[30]
<i>Microsetella rosea</i>	4,94	9,26	0,93				[30]
<i>M. gracilis</i>	8,50						[11]
<i>Euterpina acutifrons</i>	10,4	7,36	0,75				[30]
<i>Oncaea conifera</i>	2,30						[11]
	2,39			2,59			[14]
	3,86	4,67	0,68	4,32	5,98	0,90*	[30]
	2,90	3,80	0,58				Наши данные
<i>O. mediterranea</i>	3,39	4,32	0,70				[30]
	3,04	3,13	0,50				Наши данные
<i>O. venusta</i>	2,35			2,32			[14]
	3,48	3,09	0,51				Наши данные
<i>O. borealis</i>	2,60						[11]
	2,57			2,68			[14]
	2,50			2,40			[24]
<i>O. tenella</i>	1,49	2,54	0,40	1,49	2,54	0,40	[30]
<i>O. subtilis, minuta</i>	2,03	4,11	0,67	2,03	4,11	0,67	[30]
<i>O. curta, dentipes</i>	3,42	4,02	0,64	3,42	4,31	0,64	[30]
<i>Copilia mediterranea</i>	0,31	0,37	0,04				[30]
<i>C. quadrata</i>	0,32	0,27	0,03				[30]
<i>Corycaeus flaccus</i>	5,02	3,57	0,46				[30]
	2,80	4,15	0,65	2,13	3,79	0,57	Наши данные
<i>Corycaeus clausi, typicus</i>	3,02	3,27	0,49	5,39	6,12	0,97	[30]

Род и вид	Самка			Самец			Источник
	K_L	K_d	K_c	K_L	K_d	K_c	
<i>C. limbatus</i>	2,61	4,13	0,63	3,28	4,51	0,68	Наши данные [30]
<i>C. furcifer</i>	3,25	2,55	—	3,93	3,12	—	Наши данные [30]
<i>C. asiaticus</i>	4,15	3,39	0,57				Наши данные [30]
<i>Corycella rostrata</i>	4,05	3,89	—	3,18	2,79	—	[30]
<i>Corina granulosa</i>	4,75	4,19	—	4,75	4,19	—	[30]
<i>Sapphirina metallina</i>	2,64	2,16	0,22				[30]
<i>S. nigromacula</i>	4,23	1,59	0,16	3,33	1,21	—	[30]

* Сильно отклонившиеся значения коэффициентов, не использованные в расчетах.

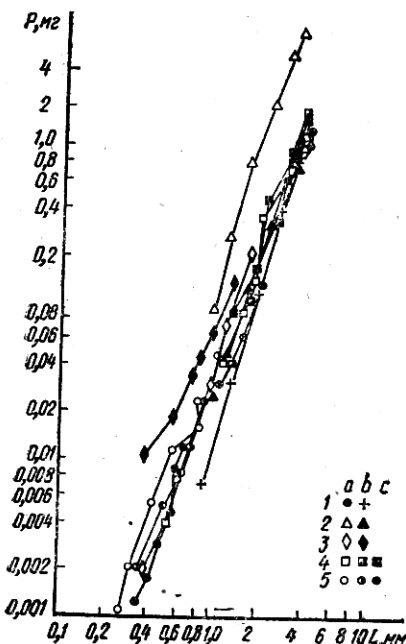
(*Pachos punctatum*, *Haloptilus longicornis* и *Rhincalanus nasutus*) из 70, позволяющих сравнение, расхождение превысило 50%. В то же время K_L у разных видов различались весьма значительно (до 5 раз). Это указывает на тесную связь K_L с формой тела и, по-видимому, подтверждает вывод В. В. Крылова [18] о видоспецифичности этого коэффициента. Вместе с тем следует учесть, что относительное постоянство K_L половозрелых особей одного вида является следствием осреднения результатов взвешивания и морфометрии по какой-то выборке организмов, в пределах которой K_L может быть переменной величиной. Л. Н. Грузов и Л. Г. Алексеева [11] исследовали зависимость между массой и длиной половозрелых самок копепод. Рассчитанные по данным этих авторов K_L уменьшались по мере увеличения длины самок. Расхождение между экспериментальными значениями составило 15%, что, вероятно, связано с закономерным изменением пропорций тела.

Рассмотрим влияние соотношения длины и ширины тела на K_L . Зависимость K_L от L и d_c найдем из совместного решения формул (2) и (3): $K_L = K_d \frac{d^2}{L^2}$. Для того, чтобы K_L изменился на 15%, достаточно примерно 7%-ного изменения соотношения длины и ширины тела.

По данным А. В. Ковалева [17], такого значения могут достигать внутривидовые вариации соотношения этих параметров у копепод средиземноморского бассейна. По нашим измерениям, в выборке на 30 самок *Scolecithrix danae* с длиной тела 1,87—1,92 мм отношение ширины к длине различалось на 10%, а расхождение K_L достигало 20%. Прибавив к этой величине величину погрешности метода взвешивания, мы окажемся перед неизбежным выводом: точность вычисления биомассы по соотношению объема (или массы) тела с кубом длины не может быть выше $\pm 20\%$ даже для особей, относящихся к одной популяции. По-видимому, в равной степени это относится и к аллометрической форме зависимости объема от длины организмов. Но является ли 20%-ная точность достаточной для того, чтобы коэффициенты уравнений аллометрического или изометрического роста достоверно различались? Рассмотрим это на примере данных, позволяющих проследить за изменением массы P и K_L в процессе роста рачков [11, 14, 25, 29, 30].

Как оказалось, у одного и того же вида зависимость P от L по данным различных авторов может подчиняться как изометрической, так и аллометрической закономерностям, причем показатель степени b последней (1) изменяется в довольно широких пределах (больше или меньше 3). На рисунке показана зависимость массы от длины тела у пяти видов копепод. Рассмотрим рост одного из них. По данным Т. С. Петипа [25], K_L *Paracalanus parvus* на копеподидных стадиях развития сначала уменьшается от 0,035 до 0,030, затем возрастает до

0,039 у половозрелой самки. Относительная ширина тела изменяется в обратном порядке. Показатель степени b в уравнении регрессии равен 2,7. Напротив, K_L у этого вида, по данным А. А. Шмелевой [29], сначала возрастает от 0,054 до 0,07, затем снижается до 0,041. Изменение $\frac{d}{L}$ и K_L также обратно пропорционально, $b=3,9$. По данным И. П. Канаевой [14], $b=3,6$. Несовпадение этих показателей у разных



Зависимость массы тела копепода от длины:

1 — *Calanus finmarchicus*: a — [5], b — [14]; 2 — *Calanus helgolandicus*: a — [14], b — [25]; 3 — *Temora stylifera*: a — [14], b — [29]; 4 — *Neocalanus gracilis*: a — [29], b — [14], c — [11]; 5 — (*Paracalanus parvus*): a — [29], b — [14], c — [25].

авторов характерно и для других видов. Самым большим оно оказалось у *Temora stylifera*. По И. П. Канаевой [14], $b=3,15$, по А. А. Шмелевой [29], $b=5,0$. Расхождение между массами на младших стадиях составило 500%.

Е. В. Балущкина и Г. Г. Винберг [1] критически рассмотрели уравнения регрессии роста пресноводных копепода, обратив внимание на то, что источником неточностей является недостаточное число точек на графиках зависимости P от L и узкие интервалы значений этих величин. Но даже при максимальном числе точек — 6 (соответственно числу стадий) и наибольшим интервалом P и L разброс величин, обусловленный погрешностью метода взвешивания, предопределяет широкие пределы колебаний b . Показательно, что среднее значение b у видов на рисунке не имеет достоверного отличия от 3, т. е. $P=K_L L^3$. Невозможность установить действительную онтогенетическую аллометрию роста по материалам взвешивания обусловлена также и тем, что каждый результат взвешивания является следствием усреднения величин P и L для какой-то выборки особей. К тому же величина

выборки, как это предполагает методика взвешивания [3, 4, 6, 28], может закономерно изменяться от нескольких сотен экземпляров на младших стадиях до нескольких экземпляров у половозрелых особей, что само по себе может быть источником мнимой аллометрии. М. В. Мина [21] указывает: «В случае анализа выборки из совокупности, включающей особи разного размера и возраста, мы имеем дело фактически с внутрипопуляционной аллометрией — это явление более сложное. Случайный отбор организмов может влиять на результаты таким образом, что при заведомой изометрии может получиться кривая линия регрессии, которая в зависимости от действия отбора может иметь какую угодно форму». Несомненно, изменение пропорций отдельных органов и частей тела во время роста должно происходить и у копепода. Однако морфология рачков может сильно зависеть от температуры, плотности и других параметров среды обитания (например, цикломорфозы), поэтому изменение пропорций тела во время роста особей зимней популяции может отличаться от такового у летней. А. В. Ковалев [17] указывает, что у каждого из исследованных видов копепода с увеличением плотности и вязкости воды относительная длина абдомена возрастала независимо от общей длины тела. «По крайней мере, у большинства развивающихся организмов рост и формообразование осуществляется разными, фактически и логически разделимыми или разделенными механизмами» [2]. Таким образом, даже если удастся выявить истинные

значения коэффициентов в уравнении аллометрического роста (например, при помощи предлагаемого нами метода определения объема тела отдельных особей), то их различие в пределах вида может оказаться достаточно большим, чтобы практическая необходимость потребовала осреднения результатов. В конечном итоге это может привести к форме связи P и L , близкой к кубической, что делает сомнительной практическую целесообразность применения уравнений регрессии для описания массового роста копепод.

Связь объема с длиной и наибольшей шириной тела. Эта зависимость (3) позволяет учесть влияние на объем (массу) межвидовых и онтогенетических вариаций общих пропорций тела рачков. По-видимому, в связи с этим значения коэффициентов объемного наполнения K_d в формуле (3), несмотря на большое систематическое разнообразие исследованных копепод, оказались настолько близки, что для некоторых родов оказалось возможным их объединение:

Calanus	$0,54 \pm 0,04$	Pleuromamma, Candacia	$0,46 \pm 0,04$
Rhincalanus, Eucalanus	$0,31 \pm 0,02$	Lucicutia	$0,37 \pm 0,02$
Paracalanus, Pseudocalanus	$0,49 \pm 0,03$	Acartia	$0,48 \pm 0,02$
Calocalanus	$0,61 \pm 0,06$	Pontella	$0,42 \pm 0,03$
Clausocalanus	$0,47 \pm 0,03$	Oithona	$0,35 \pm 0,03$
Euchaeta	$0,40 \pm 0,03$	Oncaea	$0,38 \pm 0,03$
Scolecithrix, Centropages	$0,45 \pm 0,03$	Corycaeus	$0,37 \pm 0,02$

Погрешность вычислений объема по этим коэффициентам не превышает $\pm 20\%$. Осреднив данные по двум подотрядам копепод, получаем: $0,46 \pm 0,01$ — у каланид и $0,37 \pm 0,07$ — у циклопид, позволяющие высчитывать объемы рачков с погрешностью $\pm 25\%$.

Проследить изменение коэффициентов K_d и пропорций тела на копеподитных стадиях развития позволяют данные только двух авторов [25, 29, 30]. В их работах представлены 15 полных и 13 неполных (до второй-третьей стадии включительно) рядов стадий развития копепод. Относительная ширина тела рачков d/L подвержена довольно сильному, незакономерному изменению при переходе от одной стадии к другой. Коэффициенты объемного наполнения K_d при этом изменяются слабо. Рассчитанная по всем данным средняя величина отношения K_d самок и копеподитных стадий оказалась равной $0,92 \pm 0,02$ при коэффициенте вариации $v=5,34\%$. У двух видов *Clausocalanus furcatus* и *Тетона stilifera* отмечено постепенное увеличение относительной ширины тела на более зрелых стадиях, при этом одновременно возрастали и K_d . Кроме того, у четырех видов аналогичное возрастание K_d не было связано с какими-либо изменениями пропорций тела, что можно объяснить либо общей неточностью применявшегося метода, либо другими неучтенными изменениями морфологии. В целом объем копеподитных стадий можно рассчитать по тем же коэффициентам K_d в формуле (3), что и у самок рачков этого вида.

Связь объема тела с длиной и шириной цефалоторакса рачков. Выявление этой закономерности имеет вполне определенный смысл, так как объем цефалоторакса намного больше любой части его тела. Представим объем тела

$$W_T = W_c + W_a + W_{ан} + W_n, \quad (5)$$

где W_c — объем цефалоторакса; W_a — объем абдомена; $W_{ан}$ — объем антеннул; W_n — объем ротовых и торакальных конечностей рачка. Оценка соотношения объемов этих частей показывает следующее.

Объем абдомена примерно на порядок меньше объема цефалоторакса, так как даже при их равной длине ширина абдомена меньше ширины головогруды в 3—5 раз. Объем антеннул не превышает 5% объема цефалоторакса даже у таких рачков, антеннулы которых в 2,5 раза больше длины всего тела. Объем одной торакальной ноги, рас-

считанный нами по соотношению объема и куба длины, который получен на точной увеличенной модели, в среднем составляет 3%, а десяти ног (максимальное количество) — 30% объема цефалоторакса. Относительный объем ротовых конечностей, по-видимому, не превышает 5%.

Таким образом, объем цефалоторакса составляет не меньше 50% объема всего тела. Эффект изменчивости части тела соответствует ее вкладу в общую массу тела. Следовательно, в первую очередь нас должна интересовать изменчивость цефалоторакса и торакальных ног. Относительная длина и общая морфология последних отличаются удивительным сходством, поэтому наибольшего относительного изменения объема тела за счет ног (примерно 15%) следует ожидать только на копеподитных стадиях развития, когда их число изменяется от 4 до 10. Изменчивость пропорций цефалоторакса рачков в пределах всего отряда копепод намного больше. Его относительная ширина изменяется в 4 раза (см., например, номограммы Л. Л. Численко [32]), а объем при одной и той же длине — в 16 раз. Форма цефалоторакса большинства копепод позволяет вычислить его объем по формуле вытянутого эллипсоида $W_c = \frac{\pi}{6} l_c d_c^2$. Подставив это выражение в формулу (5), получим уравнение

$$W_T = l_c d_c^2 \left(\frac{\pi}{6} + \frac{W_a + W_{an} + W_n}{l_c d_c^2} \right), \quad (6)$$

в котором выражение в скобках соответствует коэффициенту объемного наполнения K_c в формуле (4). Сравнительно небольшое значение изменчивости W_a , W_{an} и W_n , а также скоррелированность этих характеристик с W_c , что обеспечивает единство плана строения копепод, позволяют предположить постоянство K_c у многих видов и стадий развития.

Действительно, по результатам наших измерений и расчетов у 20 видов копепод, относящихся к подотрядам Calanoida и Cyclopoida, $K_c = 0.584 \pm 0.057$; у четырех (*Pachos punctatum*, *Haloptilus longicornis*, *H. spiniceps* и *Rhincalanus nasutus*) он оказался меньше — 0.36 ± 0.09 . Форма тела этих рачков сильно отличается от таковой большинства видов.

Рассчитанные нами, по данным А. А. Шмелевой [29, 30] и Т. С. Петипа [25], K_c равны: у самок — 0.56 ± 0.03 ; у самцов — 0.58 ± 0.01 . Совпадение результатов очевидно: различие между ними статистически не достоверно. У шести видов из 74, форма тела которых имела наибольшее отличие по неучтенным в таблице параметрам (например, толщине тела и др.), K_c также оказался меньше. У *Eucalanus elongatus*, *Rhincalanus nasutus*, *Haloptilus longicornis*, *Copilia mediterranea* и *C. quadrata* $K_c = 0.322 \pm 0.028$, а у рачков *Sapphirina* $K_c = 0.197$.

Приведенные выше значения K_c позволяют рассчитать объем и массу тела большинства видов копепод с точностью $\pm 15\%$ по формуле (4).

Рассмотрим связь объема с длиной и шириной головогруды у рачков на копеподитных стадиях развития. Из формул (3) и (4) получим соотношение коэффициентов объемного наполнения K_d и K_c : $K_c = \frac{L}{l_c} K_d$. Ранее было показано, что K_d практически не меняется в процессе развития рачков. Как оказалось, соотношение L/l , по данным А. А. Шмелевой [29, 30] и Т. С. Петипа [25], также неизменно, по крайней мере у большинства рачков. Следовательно, постоянным будет и K_c . Но из формул (2) — (4) следует, что $K_d = K_c \frac{l_c}{L}$; $K_L = K_c \frac{l_c d_c^2}{L^3}$.

Это позволяет использовать K_c как константную величину при вычислении K_d и K_L с точностью $\pm 15\%$ даже у не исследованных ранее рачков, имеющих общее сходство с каким-либо из приведенных в таблице видов.

Таким образом, изучение критериев подобия копепод по коэффициентам объемного наполнения методом индивидуального определения объема тела рачков может быть весьма перспективным для облегчения и уточнения повседневных вычислений биомассы планктона.

1. Балущкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных. — В кн.: Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Наука, 1979, с. 58—79.
2. Белоусов Л. В. Можно ли разделять процессы роста и морфогенеза? — В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 176—179.
3. Богоров В. Г. Биомасса планктеров. — Бюл. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1934, 1, с. 1—18.
4. Богоров В. Г. О стандартизации исследований морского планктона. — Тр. Ин-та океанологии, 1957, 24, с. 200—214.
5. Богоров В. Г., Преображенская Е. Н. Весовая характеристика планктеров Баренцева моря. II. Copepoda. — Бюл. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1934, 2, с. 1—25.
6. Боруцкий Е. В. К вопросу о технике количественного учета донной фауны. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1934, 18, с. 109—132.
7. Бродский В. А. Филогения семейства Calanidae (Copepoda) на основе сравнительно-морфологического анализа признаков. — В кн.: Географическая и сезонная изменчивость морского планктона: Исслед. фауны морей XII (XX). Л.: Наука, 1972, с. 5—110.
8. Винберг Г. Г. Линейные размеры и масса тела животных. — Журн. общ. биологии, 1971, 32, № 6, с. 714—722.
9. Гапшико А. И. Соотношение трофических групп в зоопланктоне Аденского залива: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Одесса, 1976, — 22 с.
10. Грузов Л. Н., Алексеева Л. Г. Весовые характеристики копепод Экваториальной Атлантики. — Океанология, 1970, 10, вып. 6, с. 972—996.
11. Грузов Л. Н., Алексеева Л. Г. О зависимости между весом и длиной тела у основных групп зоопланктона Экваториальной Атлантики. — Тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1971, вып. 37, с. 378—400.
12. Завельский Ф. С. Масса и ее измерение. — М.: Атомиздат, 1974. — 234 с.
13. Камшилов М. М. Определение веса *Calanus finmarchicus* Guner на основании измерения длины тела. — Докл. АН СССР, 1951, 76, № 6, с. 945—948.
14. Канаева И. П. Средний вес Copepoda Центральной и Северной Атлантики, Норвежского и Гренландского морей. — Тр. Всесоюз. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1962, 46, с. 253—266.
15. Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. — Л.: Наука, 1969. — Т. 1. 656 с.
16. Ковалев А. В. Сезонные изменения веса копепод и вопрос определения их биомассы. — В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М.: Наука, 1967, с. 152—157.
17. Ковалев А. В. Изменчивость некоторых планктонных Copepoda (Crustacea) в морях Средиземноморского бассейна. — Биология моря, Киев, 1969, вып. 17, с. 144—195.
18. Крылов В. В. О зависимости сырого формалинового веса копепод от длины их тела. — Океанология, 1968, 8, вып. 5, с. 906—911.
19. Мазепова Г. Ф. Биология пелагического рачка *Cyclops kolensis* Linn. в оз. Байкал. — Тр. Лимнол. Ин-та, 1964, 1, ч. 2, с. 86—94.
20. Маркина В. И. Сопоставление косвенных методов определения веса копепод из Северо-Австралийского района. — В кн.: Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток: Изд-во Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1972, вып. 7, с. 356—372.
21. Мина М. В. Аллометрический рост. — В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975, с. 136—150.
22. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. — В кн.: Тр. пробл. и темат. совещ. «Проблемы гидробиологии внутренних вод». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, с. 223—241.
23. Павлова Е. В., Мельник Т. А. Интенсивность общего обмена у некоторых планктонных ракообразных тропической части Индийского океана. — Экология моря, 1981, вып. 5, с. 49—60.
24. Перцова Н. М. Средние веса и размеры массовых видов зоопланктона Белого моря. — Океанология, 1967, 2, вып. 2, с. 982—996.
25. Петина Т. С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря. — Тр. Севаст. биол. ст., 1957, 9, с. 39—58.
26. Светличный Л. С. Плотность тела планктонных копепод. — В кн.: Экология морских организмов: Материалы Всесоюз. науч.-техн. конф. Киев: Наук. думка, 1981, с. 12—24.

27. Степанов В. Н., Светличный Л. С. Методы определения объемов планктонных организмов. — Биология моря, Киев, 1976, вып. 39, с. 46—51.
28. Уломский С. Н. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер (к вопросу о методе определения видовой биомассы зоопланктона). — В кн.: Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. ин-та АН СССР: Пробл. гидробиологии внутр. вод. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951, вып. 1, с. 121—130.
29. Шмелева А. А. Весовые характеристики массовых форм зоопланктона Адриатического моря. — Сообщение I. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 15, с. 53—69.
30. Шмелева А. А. Весовые характеристики массовых форм зоопланктона Адриатического моря. — Там же, 1963, 16, с. 153—159.
31. Чернышев Э. Р. Материалы по сырому весу массовых форм зоопланктона прибрежных форм зоопланктона прибрежных вод Сахалина. — Тр. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1973, 91, с. 106—109.
32. Численко Л. Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. — Л.: Наука, 1968. — 105 с.

Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР,
Севастополь

Получено
10.05.82

L. S. SVETLICHNY

CALCULATION OF PLANKTONIC COPEPOD BIOMASS BY MEANS OF COEFFICIENTS OF PROPORTIONALITY BETWEEN VOLUME AND LINEAR DIMENSIONS OF THE BODY

Summary

A new method is suggested for determining the body volume in certain copepod individuals with 5-10% accuracy. Regression equations are considered which describe the body volume-linear-dimensions relation. The volume (W) of copepods is suggested to be calculated using a coefficient of proportionality between W and length (l_c) and width (d_c) of the cephalothorax from the formula: $W = K_c l_c d_c^2$. For twenty species under study $K_c = 0.534 \pm 0.057$. The coefficients K_c calculated from data of other authors (68 species) proved to be approximately the same: 0.56 ± 0.03 (in females) and 0.58 ± 0.01 (in males). They are constant at copepodide developmental stages as well. Application of K_c =coefficient permits calculating biomass of most copepod species with a $\pm 15\%$ accuracy.

УДК 591.524.13

С. М. ИГНАТЬЕВ

О СКОРОСТЯХ ДВИЖЕНИЯ НЕКТОБЕНТОСНЫХ КРЕВЕТОК (DECAPODA, NATANTIA)

Изучение локомоторных адаптаций ракообразных к условиям обитания в водной среде представляет интерес для выяснения общих путей и закономерностей развития, хотя особенности их движения, в частности у Decapoda, изучены весьма слабо. Крайне мало литературных данных по скоростям движения представителей этого отряда. Если для большинства нектонных организмов имеются обширные сводки по скоростям движения [1, 6], то Decapoda в этом плане практически не изучались, хотя не исключено наличие среди них нектонных форм, прежде всего среди креветок Natantia. Скорости движения креветок измерялись визуально [7] или искусственно задавались вращением редуктора респирационной камеры [5, 11], что, конечно, не отражало всего диапазона возможных скоростей движения организма в естественных условиях. Исключение составляют работы В. С. Логачева и Ю. Е. Мордвинова [8, 9], в которых скорости движения мелких форм креветки *Palaemon adspersus* Rathke измерялись при помощи киносъемки, и работа Л. А. Пономаревой и А. С. Суслеева [10] по определению, также при помощи киносъемки, скоростей движения некто-