

Т. С. Петипа

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ПРИРОСТОМ, ЭНЕРГЕТИЧЕСКИМ ОБМЕНОМ И РАЦИОНАМИ У *ACARTIA CLAUSI* GIESBR.

В последнее время для решения ряда теоретических и практических задач, связанных с развитием сравнительной физиологии и рыбного хозяйства, широко изучаются вопросы роста, энергетических затрат и пищевых потребностей организмов. Получены определенные соотношения между рационами, ростом и обменом, зависящие от факторов среды и экологических особенностей организмов. Наиболее подробно исследованы в этом отношении рыбы, беспозвоночные изучены слабо. Данные об энергетическом балансе у морских планктеров, и в частности копепод, почти отсутствуют. Только Коновер (Conover, 1962) свел энергетический баланс у IV и V стадий *Calanus hyperboreus* в лабораторных условиях за четырехнедельный период роста. Для нескольких видов копепод имеются пока еще разрозненные материалы по дыханию (Marshall, Nicholls, Orr, 1935; Marshall, Orr, 1958; Gauld, Rayment, 1953; Conover, 1959, и др.) или количеству потребленной и усвоенной пищи и отчасти росту (Беклемишев, 1954; Marshall, Orr, 1955; Conover, 1956; Петипа, 1959а, б; Corner, 1961; Cushing, Vucetić, 1963, и др.).

В настоящей работе получено соотношение между приростом, энергетическими тратами на обмен и рационами у слабо мигрирующего эвипланктонного рачка *Acartia clausi* «большой».

По данным Л. А. Чаяновой (1950) и Л. И. Сажинной (1960) общая продолжительность развития *Acartia clausi* при 17—23° равна в среднем 30 дням. Науплиусы развиваются 11 дней, с момента начала питания — 9 дней; I копеподиты — 3; II копеподиты — 3; III копеподиты — 3, 5; IV копеподиты — 2, 5 и V копеподиты — 7 дней. На основании этих данных и наших материалов по весу возрастных стадий *Acartia* для того же сезона и примерно той же температуры был определен суточный прирост каждой стадии. Кривая роста *Acartia* представлена на рис. 1. Таким образом, суточный прирост каждой стадии принят равным разнице между первоначальным весом последующей и первоначальным весом данной возрастной стадии, деленной на продолжительность этой стадии. По-видимому, подобное определение прироста не даст большой ошибки, так как сравнение материалов за ряд лет

показало, что колебания размеров возрастных стадий, а следовательно и их веса, очень невелики. Для половозрелых рачков учитывались расходы вещества на образование яиц. Л. А. Чайнова указывает, что при сроке жизни самки *Acartia*, равном 3 месяцам, выметывается 240 яиц. Отсюда можно легко рассчитать суточные траты вещества и энергии, связанные с размножением.

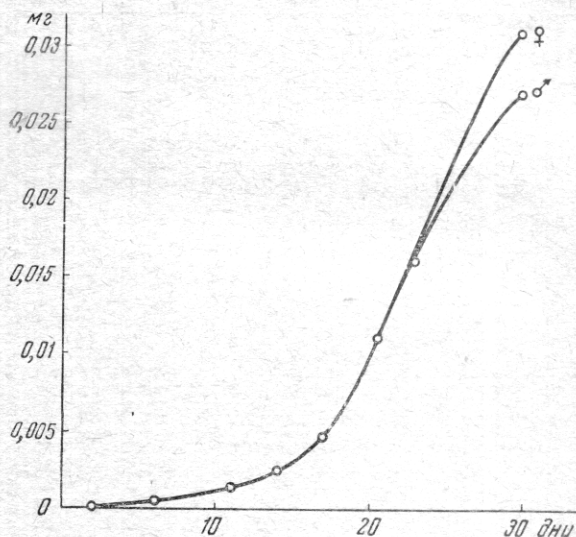


Рис. 1. Рост *Acartia clausi* Giesbr.

Поглощение кислорода возрастными стадиями *Acartia*, как и прирост, было изучено в летний период при температуре 24—26°. Выведена зависимость обмена *Acartia* по мере роста от веса, по которой вычислены пищевые траты на энергетический обмен (Петипа, в печати). Для того, чтобы получить величины дыхания, близкие к природным, потребление кислорода определялось у сытых рачков вскоре после их вылова.

Для расчетов суточных рационов использовалось балансовое равенство: 0,8 рациона = прирост + траты на обмен. Визуальные наблюдения по усвояемости животной и перидиниевой пищи показали, что в скелетных остатках переваренных рачков и водорослей сохраняется примерно $\frac{1}{5}$ часть, или 20%, их первоначального веса. Величину усвояемости, равную 80% рациона, многие авторы считают обычной для различных организмов, в частности ракообразных и рыб (Винберг, 1956). Ш. М. Маршалл и А. П. Опп (1955) указывают, что у *Calanus finmarchicus* усвоение пищи может составлять 50—95 и даже 100%, но обычно равно 80%. Сухой вес *Acartia* и содержание белков, жиров и угле-

Таблица 1

Вес (мг), химический состав (% сухого вещества) и калорийность (калория)
Acartia clausi

Стадия	Сырой вес	Сухой вес (16%)	Белки	Жиры	Угле- воды	Зола	Содержание энергии (1 мг сух. в. — 5,59 кал.)	
Наупли- усы _{III}	0,000058	0,000009					0,00005	
Копеподиты	I	0,00134	0,00021	73,75	10,30	7,95	8,00	0,00117
	II	0,00260	0,00042					0,00235
	III	0,00455	0,00073					0,00408
	IV	0,01130	0,00181					0,01012
	V	0,016	0,00256					0,01431
Самки	0,031	0,00496					0,0277	
Самцы	0,027	0,00432					0,0241	

водов в сухом веществе были определены Т. И. Пшениной, калорийность вычислена на основе биохимического состава (табл. 1).

Суточные траты на обмен и прирост, как и суточные рационы, выраженные в мг сырого и сухого вещества, в калориях и в процентах от среднего содержания энергии в теле *Acartia* за каждый период развития, представлены в табл. 2 и 3. Результаты этих расчетов показали, что среднесуточный прирост, выраженный в калориях и отнесенный к средней биомассе *Acartia* за каждый период развития, легко возрастает от науплиусов до III копепоидитной стадии включительно от 20,3 до 24,3% (у II копепоидитов прирост понижен — 18,2%). Начиная с IV копепоидитной стадии, рост постепенно замедляется и у V копепоидитов равен 8,3%. Коэффициенты использования физиологически полезной энергии на рост (отношение энергии прироста ко всей усвоенной энергии), или коэффициенты II порядка (Ивлев, 1939а, 1939б), у всех стадий невысокие и изменяются от 14 до 29% (0,14—0,29) (табл. 3). Это примерно вдвое ниже тех величин, которые указываются для рыб, например для карпа второго года жизни (Ивлев, 1939б).

Относительные суточные затраты энергии на обмен по мере роста *Acartia* падают с 98,2% у науплиусов до 49,8% у V копепоидитов и 51,6—53,1% у самок и самцов. Наибольшее количество энергии на обмен, как видно, затрачивают науплиусы, что, по-видимому, связано с характером их движения. Науплиусы *Acartia* не имеют вытянутого брюшка, служащего основным органом движения у более поздних стадий, и передвигаются только при помощи взмахов II антенн. При этом способе науплиусы обычно

Стадия	Сырое вещество (10 ⁻³ мг)			Сухое вещество (10 ⁻⁴ мг)			Содержание энергии (10 ⁻⁴ мк)		
	прирост	траты на обмен	рацион	прирост	траты на обмен	рацион	прирост	траты на обмен	рацион
Науплиусы	0,14	0,64	0,98	0,23	1,02	1,56	1,27	5,72	8,73
I	0,42	4,22	2,05	0,67	1,95	3,28	3,76	10,91	18,33
II	0,65	2,11	3,45	1,04	3,38	5,52	5,81	18,87	30,86
III	1,93	3,33	6,57	3,09	5,33	10,51	17,26	29,78	58,76
IV	1,88	6,90	10,97	3,01	11,04	17,55	16,81	61,71	98,40
V	2,14	9,25	14,20	3,42	14,80	22,72	19,14	82,73	127,0
V	1,57	9,25	13,52	2,51	14,80	21,63	14,04	82,73	120,9
Самки Без яиц	—	16,0	20,0	—	25,6	32,0	—	143,1	178,9
Образ. яиц	0,37	16,0	20,46	0,60	25,6	32,7	3,30	143,1	182,8
Самцы	—	14,40	18,0	—	23,0	28,8	—	128,0	161,0

Таблица 3
Соотношение между приростом, тратами на обмен * и суточными рационами у возрастных стадий Acartia clausi (в % от среднего содержания энергии в теле Acartia за каждый период развития)

	Науплиусы	Копепоиды					Самки	Самцы
		I	II	III	IV	V		
Среднесуточный прирост	20,3	21,3	48,2	24,3	43,7	8,3	1,2 (яйца)	—
Обмен за сутки	98,2	79,1	70,2	60,6	55,0	49,8	51,6	53,1
Калорийность усвоенной части суточного рациона	118,5	100,4	88,4	84,9	68,7	58,1	52,8	53,1
Калорийность суточного рациона	148,1	125,5	110,5	103,1	85,9	72,6	66,0	66,4
Прирост	0,21	0,27	0,26	0,40	0,25	0,17	—	—
Обмен	0,17	0,21	0,21	0,29	0,20	0,14	—	—
Прирост	0,14	0,17	0,16	0,23	0,16	0,11	—	—
Обмен	—	—	—	—	—	—	—	—

* Траты на обмен получены по формуле $0,437 W^{0,81}$, где W — вес рачков в г за каждый период развития; от науплиусов до I копепоидов и т. д.

двигаются с очень небольшой скоростью (Петипа, 1959а) и, вероятно, им приходится затрачивать больше энергии на отыскивание пищи. Только при самых резких и сильных взмахах антенн науплиусы достигают скорости копеподитных стадий. В дальнейшем по мере роста и развития, начиная со стадии I копеподитов, брюшко становится более длинным и подвижным, благодаря чему рачкам легче совершать быстрые и частые скачки. В результате затраты энергии на обмен, и особенно на активный обмен, уменьшаются.

В целом же суточные траты на энергетический обмен у эпипланктонной полухищной *Acartia* превышают расходы энергии на суточный прирост в 2—5 раз, обычно они выше 71% от физиологически полезной энергии пищи.

Суточные рационы, рассчитанные указанным выше путем, выраженные в калориях и отнесенные к среднему содержанию энергии в теле *Acartia*, по мере роста и развития летом при температуре 24—26° уменьшаются от 148,1% у науплиусов до 66% у половозрелых форм.

Отношение энергии прироста у всех стадий к энергии всей потребленной пищи, т. е. коэффициент использования энергии I порядка, изменяется от 11 до 23% (0,11—0,23). В тех же пределах изменяется коэффициент I порядка и у рыб (Ивлев, 1939а, б).

Полученные рационы можно сравнить с наблюдаемыми на примере половозрелых рачков. Так как взрослые рачки не растут, то в этом случае в балансовом равенстве прирост будет равен нулю, и усвоенная часть рациона равна тратам на энергетический обмен. Суточные рационы половозрелых *Acartia* при различной температуре, определенные по потребленному кислороду и 80% усвоению пищи, выражаются следующими цифрами (табл. 4).

Таблица 4

Суточные рационы половозрелых *Acartia* при различной температуре

Температура, °C	Вес рачка, мг	Суточные рационы, % сырого веса	Температура, °C	Вес рачка, мг	Суточные рационы, % сырого веса
4 *	0,055	3,9	20	0,054	25,1
10 *	0,055	7,6	25	0,045	59,4
15	0,064	16,2	25	0,029	65,5

* Количество потребленного O определено по коэффициентам «нормальной кривой» Крога.

Фактические величины суточных рационов получены по наполнению кишечника в разные часы суток у выловленных в море самок и самцов *A. clausi* (табл. 5) и по времени прохождения пищи по кишечнику при соответствующей температуре (табл. 6).

Напоминение кишечников (в микрограммах) у половозрелых *Ascaris clausi* в различные часы суток в слое 0—5 м в Севастопольской бухте

Слой, м	Часы суток	Октябрь 1953 г., 15°				Февраль 1954 г., 4—5°				Апрель 1954 г., 9°				Июнь 1954 г., 21°			
		Число рачков и средний вес (мг)	Общее количество пищи	Животная пища	Растительная пища	Число рачков и средний вес (мг)	Общее количество пищи	Животная пища	Растительная пища	Число рачков и средний вес (мг)	Общее количество пищи	Животная пища	Растительная пища	Число рачков и средний вес (мг)	Общее количество пищи	Животная пища	Растительная пища
0—5	4—10	16	2,582	2,363	0,220	—	—	—	—	7	0,908	0,800	0,108	0,044			
	10—16	9	3,614	3,010	0,602	0,074	0,0	0,074	0,053	6	0,070	0,017	0,053				
	16—22	13	1,084	1,054	0,030	0,062	0,0	0,062	0,090	6	0,090	0,0	0,090				
	22—4	12	2,374	2,996	0,079	—	—	—	—	9	2,467	2,373	0,093				
	4—10	13	2,021	1,962	0,059	—	—	—	—	1	0,069	0,017	0,052				
											1,450	1,430	0,020				

Слой, м	Часы суток	Июль 1954 г., 22—23°				Август 1954 г., 25°				Сентябрь 1954 г., 22°			
		Число рачков и средний вес (мг)	Общее количество пищи	Животная пища	Растительная пища	Число рачков и средний вес (мг)	Общее количество пищи	Животная пища	Растительная пища	Число рачков и средний вес (мг)	Общее количество пищи	Животная пища	Растительная пища
0—5	4—10	3	1,456	1,456	0,0	0,038				8	0,227	0,200	0,027
	10—16	1	0,002	0,0	0,002					8	0,490	0,438	0,052
	16—22	3	2,687	2,670	0,017					9	0,444	0,370	0,044
	22—4	6	2,200	2,100	0,0					8	1,415	1,360	0,055
	4—10	7	0,893	0,893	0,0					7	0,292	0,230	0,062
							1,215	1,130	0,085				

Таблица 6

Продолжительность переваривания пищи (в часах) у *Asargia clausi* при различной температуре в периоды интенсивного и слабого питания

(при 4—5 и 25° время переваривания определялось с помощью $Q_{10}=2$)

Состав пищи	8—9°				15°				20—22°	
	Самки				Самки				Науплиусы	
	число опытов	интен-сивное пита-ние	число опытов	слабое питание	число опытов	интенсивное питание	число опытов	слабое питание	число опытов	интен-сивное пита-ние
Растительная пища	2	3,0	9	6,45	3	2,0	6	3,46	7	0,76
Число обновлений кишечника за периоды интенсивного и слабого питания		(×2)		(×0,93)		(×3)		(×1,74)		(×8)
Животная пища	5	6,1	9	12,7	7	2,83	8	5,0	—	—
Число обновлений кишечника за периоды интенсивного и слабого питания		(×1)		(×0,48)		(×2,12)		(×1,2)		

Состав пищи	20—22°									
	Наушлюсы		V конопидиты					Самки		
	число опытов	слабое питание	число опытов	интенсивное питание	число опытов	слабое питание	число опытов	интенсивное питание	число опытов	слабое питание
Растительная пища	23	1,44	5	0,75	7	1,40	6	0,71	14	1,43
Число обновлений кишечника за периоды интенсивного и слабого питания	—	($\times 4,2$)	—	($\times 8$)	—	($\times 4,3$)	2	($\times 8,5$)	2	($\times 4,2$)
Животная пища	—	—	—	—	—	—	—	2,0	2	4,0
Число обновлений кишечника за периоды интенсивного и слабого питания	—	—	—	—	—	—	—	($\times 3$)	—	($\times 1,5$)

Таблица 7

Суточные рационы *Acartia clausi*, выраженные в μg и % от сырого веса тела

Слон	Год	1953				1954							
		Октябрь		Февраль		Апрель		Июнь		Июль		Август	
		15°		5°		9°		21°		22—23°		25°	
		μг	%	μг	%	μг	%	μг	%	μг	%	μг	%
О—5 м	Общее количество съеденной пищи Животная пища . . . Растительная пища, в основном диатомеи	19,31	40	0,28	0,5	3,72	7,4	10,68	24,3	13,85	36,4	16,62	59,3
		16,83	35	—	—	3,18	6,4	10,17	23,1	13,77	36,2	13,56	48,3
		2,48	5	0,28	0,5	0,54	1	0,51	1,2	0,08	0,2	3,06	11
												6,54	17,2
												5,44	14,2
												1,40	3

Продолжительность переваривания пищи исследовалась в эксперименте. Обнаружено, что в первую половину дня у науплиусов или в середине дня (с 11 до 16 часов) и ночью у старших стадий наблюдается наиболее интенсивное питание, в остальные часы суток питание ослаблено. Время прохождения пищи по кишечнику в периоды интенсивного и ослабленного питания различное (табл. 6). Фактические, природные, рационы представлены в табл. 7. Поскольку основу рациона у *Acartia* составляет животная пища (81,5—99%), примерно той же калорийности, что и *Acartia*, то рационы, выраженные в % среднего содержания энергии в теле рачков, должны определяться теми же цифрами, которые получены при сопоставлении весовых величин.

Как видно из приведенных материалов, наблюдаемые в море при различной температуре рационы вполне удовлетворяют потребности рачков в пище. Только в наиболее холодные зимы (2—5°), когда рачки находятся в слабо активном состоянии, их рационы низки, и теоретические пищевые потребности не удовлетворяются. Подобное явление отмечено для *Acartia* из пролива Лонг Айленд (Conover, 1956).

Кормление и выращивание рачков показало, что нередко в эксперименте создаются неблагоприятные условия для нормального роста. Рачки в лабораторных условиях растут большей частью медленнее, особенно младшие копепоидитные стадии, и рационы их иногда значительно ниже природных (Петипа, 1959а). Иными в эксперименте, чем в природе, могут быть и расходы энергии на обмен, что, возможно, зависит от концентрации пищи, объема опытного сосуда, освещенности и других причин. Поэтому к экспериментальным данным по росту, рационам или обмену следует подходить критически.

ВЫВОДЫ

1. Среднесуточный прирост у *Acartia clausi*, выраженный в калориях и отнесенный к средней биомассе за каждый период развития, также выраженной в калориях, от науплиусов до III копепоидитной стадии возрастает от 20,3 до 24,3%, затем у старших групп постепенно понижается до 8,3%. Коэффициенты использования физиологически полезной энергии на рост имеют тот же характер изменений и колеблются в пределах 14—29% (0,14—0,29).

2. Суточные траты на энергетический обмен у *Acartia* в 2—5 раз превышают расходы на прирост и по мере роста *Acartia* падают с 98,2% средней за период биомассы, выраженной в калориях, у науплиусов до 49,8% у V копепоидитов и 51,6—53,1% у самок и самцов. Они составляют у растущих стадий 86—71% от физиологически полезной энергии пищи.

3. Суточные рационы, рассчитанные по балансовому энергетическому равенству при 80% усвоении пищи, изменяются по мере роста *Acartia* от 148,1 до 66% от среднего за тот или иной период развития содержания энергии в теле рачков.

У половозрелых рачков рассчитанные для различной температуры рационы хорошо соответствуют фактическим рационам, определенным по наполнению кишечника.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В. 1954. Питание некоторых массовых планктонных копе-под в дальневосточных морях.— Зоол. журн., т. XXXIII, № 6.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб.— Науч. тр. Белорусского гос. ун-та. Минск.
- Ивлев В. С. 1939а. Баланс энергии растущей личинки *Silurus glanis*.— Докл. АН СССР, т. 25, № 1.
- Ивлев В. С. 1939б. Использование пойкилотермными животными энергии окисления жиров и углеводов.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 48, 70.
- Петипа Т. С. 1959а. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr.— Тр. Севаст. биол. ст., т. XI, 72.
- Петипа Т. С. 1959б. Питание *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritcz. в Черном море.— Тр. Севаст. биол. ст., т. XII, 130.
- Петипа Т. С. В печати. Поглощение кислорода и пищевые потребности веслоногих рачков *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritcz.— Зоол. журн.
- Сажина Л. И., 1960. Развитие черноморских Copepoda. I. Науплиальные стадии *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages kroyeri* Giesbr., *Oithona minuta* Kritcz.— Тр. Севаст. биол. ст., т. XIII, 49.
- Чаянова Л. А. 1950. Размножение и развитие пелагических Copepoda Черного моря.— Тр. Карадаг. биол. ст., вып. 10, 78.
- Conover R. J. 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952—54. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*.— Bull. Bingham Oceanogr. Collect., v. 15, 156.
- Conover R. J. 1959. Regional and seasonal variation in the respiratory rate of marine copepods.— Limnol. and Oceanogr., v. 4, N 3.
- Conover R. J. 1962. Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle.— Rapp. et procès verbaux Conseil internat. explorat. mer, v. 153, N 3.
- Corner E. D. 1961. On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. Preliminary observations on the feeding of the marine copepod, *Calanus helgolandicus* (Claus).— J. Marine Biol. Assoc. U.K., v. 41, 5.
- Cushing D. H., Vucetić T. 1963. Studies on a *Calanus* patch. III. The quantity of food eaten by *Calanus finmarchicus*.— J. Marine Biol. Assoc. U.K., v. 43, 349.
- Gauld D. T., Raymont J. E. 1953. The respiration of some plankton copepods. II. The effect of temperature.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 31, N 3.
- Marshall S. M., Nicholls A. G., Orr A. P. 1935. On the biology *Calanus finmarchicus*. VI. Oxygen consumption in relation of environmental conditions.— J. Marine Biol. Assoc. U.K., v. 20, 1.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1955. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*.— J. Marine Biol. Assoc. U.K., v. 34, 495.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1958. On the biology of *Calanus finmarchicus*. X. Seasonal changes in oxygen consumption.— J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 37, N 2.