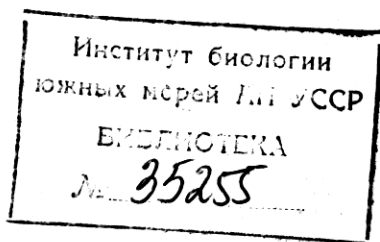


ПРОВ 2010

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

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЮЖНЫХ МОРЕЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА», КИЕВ, 1974

ПИТАНИЕ И БАЛАНС ЭНЕРГИИ У ТРОПИЧЕСКИХ КОПЕПОД

*Т. С. Петипа, А. В. Моцаков, А. П. Павлютин,
Ю. И. Сорокин*

Количественная оценка конкретных продукционных возможностей какого-либо сообщества организмов и его отдельных звеньев зависит от скорости поступления в сообщество энергии и ее дальнейшего использования в его пищевых сетях. Для выяснения характера распределения и использования энергии внутри сообщества необходимо изучение баланса вещества и энергии у представителей его главных экологических групп. Последнее было предпринято в 1971 г. во время экспедиции в тропическую зону Тихого океана на борту судна «Витязь». Экспедиция была организована Институтом океанологии АН СССР и посвящена изучению продуктивности тропических пелагических сообществ (50-й рейс).

Главной задачей настоящей работы было определение всех элементов пищевого баланса у тропических копепод из типичного океанического сообщества с устойчивой структурой при максимальном приближении к естественным условиям. Для исследования выбраны рачки, относящиеся к различным экологическим группировкам.

Методика

Для изучения энергетического баланса тропических веслоногих был использован радиоуглеродный метод, разработанный Ю. И. Сорокиным (1966), который в применении к морским организмам был наиболее подробно описан в работе Петипа, Павловой, Сорокина (1971).

В устойчивых океанических водах наблюдается четкая стратификация в распределении всех форм взвешенного органического вещества. В этом случае на границах резкого изменения факторов среды (термо-и галоклины, резкое падение количества света, уменьшение поступления биогенов и т. п.) обычно наблюдаются большие скопления мертвой и живой органики. В исследованных относительно устойчивых водах тропической зоны Тихого океана максимальные скопления органического вещества были зарегистрированы в тонких слоях водной массы (Виноградов, Гительзон, Сорокин, 1971) (рис. 1). В этих слоях концентрируются многие мелкие и крупные подвижные животные, которые, очевидно, могут потреблять здесь легко доступную и разнообразную пищу.

Учитывая обнаруженные особенности в распределении организмов, опыты по пищевому балансу копепод проводили в смеси бактерий, водорослей и животных. Соотношение кормовых групп и их концентрация соответствовали тем, которые были обнаружены в слое максимального скопления органики. При этом общая

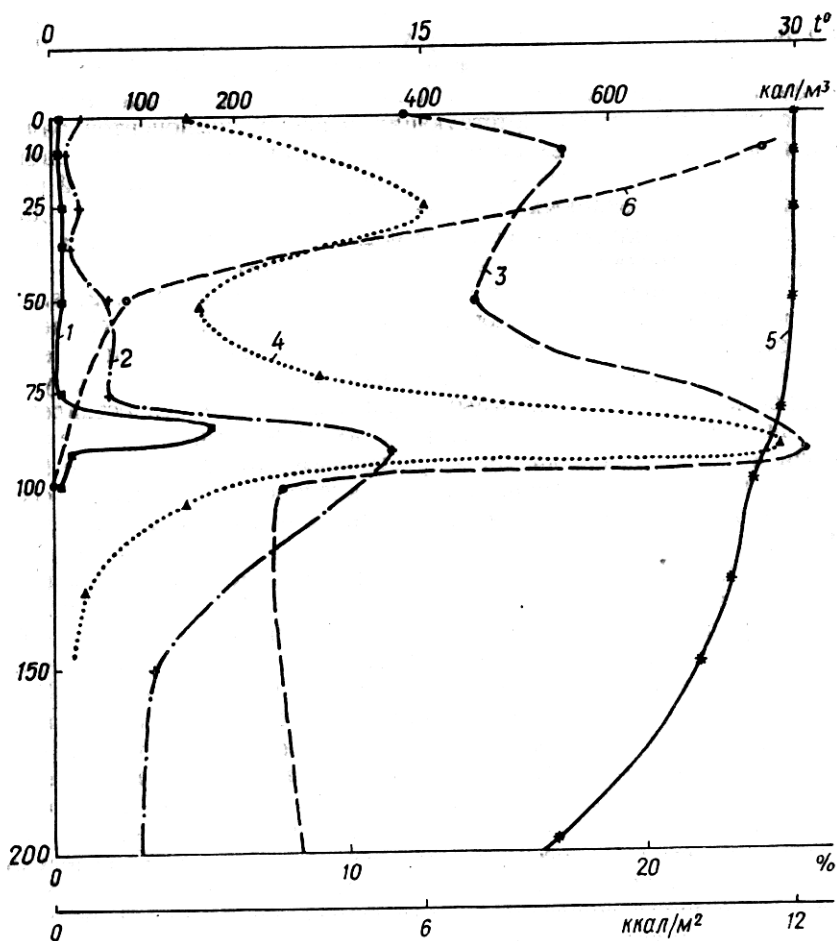


Рис. 1. Примерное вертикальное распределение (в ккал/м^3) бактерий (1), фитопланктона (2), органической взвеси (3), а также интенсивности биолюминесценции (4, %), температуры (5, $^{\circ}\text{C}$) и интенсивности света (в ккал/м^2) в устойчивых тропических водах Тихого океана. График построен по материалам 44-го рейса НИС «Витязь».

концентрация пищевых организмов составляла $1500\text{--}3000 \text{ ккал/м}^3$, или $1\text{--}3 \text{ г/м}^3$.

Суточный пищевой баланс выражали в виде равенства:

$$R = C_d + R_c + R_s + R_d,$$

где R — рацион, C_d — количество накопленного в теле вещества или энергии, R_c — потери меченой пищи при дыхании, R_s — твердые выделения — фекалии, R_d — жидкие органические выделения; $C_d + R_c = U$ — усвоенная пища, $R_s + R_d = F$ — неусвоенная пища; $\frac{U}{R}$ — усвояемость. Каждый опыт по определению

компонентов пищевого баланса у того или иного рачка состоял из трех экспериментов, соответственно числу видов пищи. Каждый вид пищи по очереди метился С¹⁴. Полный суточный рацион определяли суммированием соответствующих меченых компонентов баланса, полученных на трех видах пищи. При оценке суточных рационов и прочих составных частей баланса учитывался суточный ритм питания исследованных видов — наблюдения проводили днем и ночью. Продолжительность кормления животных меченым кормом соответствовала времени его переваривания.

Одновременно с основными экспериментами были поставлены методические опыты, касающиеся точности учета выбрасываемых животными фекалий и выделяемой рачками при дыхании углекислоты. Полученные поправки внесены в результаты. Проверку истинности рационов животных производили по сопоставлению количества усвоенного ими корма с их пищевыми потребностями, вычисленными на основании энергетических трат. Последние были определены по потреблению рачками кислорода в замкнутых сосудах достаточного объема методом Винклера (Шушкина, Павлова, 1973).

В балансовых экспериментах использовались культуры водорослей, бактерий и животных, полученных Л. А. Ланской, главным образом, из Тихого океана в районе работ с разных глубин. Наиболее часто в качестве пищи были использованы следующие объекты: из мелких водорослей — *Amphidinium klebsi*, из крупных *Streptotheca thamensis*; затем естественный бактериопланктон; из животных — смесь мелких каланид, *Undinula darwini*, *Eucalanus attenuatus*, *Temora stylifera*, *Paracalanus parvus*, *Scolecithrix danae*. Все параметры балансовых экспериментов выражались в абсолютных и относительных величинах: в калориях и в процентах от веса организма, выраженного в энергетических единицах. Определение углерода в телах животных осуществлялось двумя способами: методом мокрого сжигания с титрованием бихромата, израсходованного на окисление органики, и прямым методом — путем сжигания в серно-хромовой смеси с последующим определением выделившейся СО₂ в автоматическом самопишущем кулонометре (Люцарев, 1968). Сопоставление данных, полученных двумя способами, дало сходные результаты.

По исследованию элементов энергетического баланса было поставлено 154 опыта с 14 видами животных, из них 8 опытов связаны с отработкой методики.

Результаты

Наиболее полное и подробное исследование компонентов балансового равенства проведено у шести видов тропических копепод, относящихся к нескольким экологическим группам. Были выбраны следующие представители экологических групп:

Undinula darwini — слабо мигрирующий вид (2—2,5 мм), оби-

тающий в верхнем 50—100-метровом слое, по мнению ряда авторов преимущественно растительноядная форма.

Pleuromamma abdominalis — крупный (4—4,5 мм), интенсивно мигрирующий в пределах 50—500-метрового слоя, рачок известен как потребитель смешанной, растительной и животной пищи;

Candacia aethiopica и *Euchaeta marina* — слабо мигрирующие обитатели верхнего 200—300-метрового слоя, средний размер 2,2—3 мм, большинство авторов относят этих веслоногих к типичным хищникам.

Oncaea venusta — немигрирующий представитель так называемых сосущих хищников; обитает, главным образом, в верхних слоях моря (до 250 м). Мелкая форма — до 1,2 мм;

Rhincalanus nasutus и *R. cornutus* — малоподвижные, палящие но мигрирующие обитатели более глубоких слоев (от 100—200 до 500 м). Размер 3—3,4 мм; известны как растительноядные формы.

Результаты непосредственных определений исходных компонентов балансового равенства в кратковременных опытах ($R_1 = R_2 + r_c + r_s + r_d$) у отмеченных видов представлены в табл. 1, результаты расчета суточных показателей баланса ($R = C_d + R_c + R_s + R_d$) — в табл. 2, состав суточного рациона — в табл. 3. Как видно из данных табл. 3, исследованные виды тропических копепод (размер от 1 до 4,5 мм) при содержании на смешанном корме потребляли все предлагаемые им группы кормовых объектов — бактерий, водорослей и животных. Однако степень потребления копеподами тех или иных пищевых организмов была различной. Потребление животной пищи у всех копепод оказалось максимальным (51—92% рациона). Бактериальный корм в наименьшей степени (1,3—4% рациона) потреблялся хищничающими животными — *Euchaeta*, *Candacia*, *Oncaea*. У других форм — *Undinula*, *Rhincalanus*, *Pleuromamma* — бактерии составляли 8—14% рациона. Относительно мелкие водоросли (*Amphidinium* и др.), которые были использованы в опытах, в наибольшей степени (до 35%) потреблялись теми видами (*Undinula*), которые способны в течение длительного времени подгонять пищевые объекты ко рту вращательными движениями ротовых конечностей. У остальных видов, в том числе и у преимущественно хищников, мелкие водоросли составляли 6—22% рациона.

Специальные опыты были проведены по оценке потребления рачками крупных водорослей. Оказалось, что у многих видов потребление крупных водорослей (*Streptotheca thamensis*) из смеси кормовых организмов значительно выше, чем мелких (табл. 4). Особенно резко (в 10—15 раз) повышается роль крупных водорослей в рационе крупных потребителей смешанной пищи (*Pleuromamma*) и некоторых хищников (*Candacia*). В то же время у других хищных форм (*Euchaeta*, *Oncaea*) значение крупных и мелких водорослей в рационе почти одинаково (табл. 3, 4). Усвоение разных групп кормовых объектов при смешанном корме у исследованных

Исходные компоненты энергетического баланса (накопленное в теле вещество — R_2 , рацион — R_1) у тропических копепоид в кратковременном

Вид	Время суток	Число опытов	Количество животных в опыте	R_2
Кормление животной пищей (продолжитель				
<i>Undinula darwini</i>	День	3	10	30,91 ± 18,97
	Ночь	3	14	23,48 ± 5,63
<i>Pleuromamma abdomi-</i>	День	3	8	12,02 ± 3,96
<i>nalis</i>	Ночь	3	6	11,25 ± 6,43
<i>Candacia aethiopica</i>	День	5	10	9,34 ± 4,41
	Ночь	4	12	6,50 ± 2,91
<i>Euchaeta marina</i>	День	6	10	23,61 ± 12,82
	Ночь	5	10	74,68 ± 33,97
<i>Oncaea</i> sp.	День	2	3	0,72 ± 0,42
	Ночь	3	3	4,93 ± 3,04
<i>Rhincalanus nasutus</i>	День	3	11	10,88 ± 2,09
and <i>R. cornutus</i>	Ночь	2	9	22,75 ± 6,65

Кормление растительной пищей (продолжитель

<i>Undinula darwini</i>	День	3	10	18,76 ± 8,78
	Ночь	3	19	7,72 ± 3,25
<i>Pleuromamma abdomi-</i>	День	4	11	5,40 ± 2,02
<i>nalis</i>	Ночь	5	6	5,33 ± 1,18
<i>Candacia aethiopica</i>	День	3	10	0,36 ± 0,06
	Ночь	2	9	0,61 ± 0,37
<i>Euchaeta marina</i>	День	6	9	0,30 ± 0,11
	Ночь	1	15	0,13
<i>Oncaea</i> sp.	День	1	23	1,56
	Ночь	3	17	0,56 ± 0,19
<i>Rhincalanus nasutus</i>	День	3	10	1,17 ± 0,65
and <i>R. cornutus</i>	Ночь	3	11	0,15 ± 0,04

Кормление бактериальной пищей (продолжитель

<i>Undinula darwini</i>	День	3	10	2,10 ± 0,91
	Ночь	3	14	6,27 ± 0,64
<i>Pleuromamma abdomi-</i>	День	3	8	0,98 ± 0,36
<i>nalis</i>	Ночь	5	5	2,05 ± 0,72
<i>Candacia aethiopica</i>	День	2	14	0,14 ± 0,06
	Ночь	3	11	0,14 ± 0,02
<i>Euchaeta marina</i>	День	3	10	0,28 ± 0,03
	Ночь	2	14	0,28 ± 0,08
<i>Oncaea</i> sp.	День	1	30	0,04
	Ночь	3	24	0,17 ± 0,05
<i>Rhincalanus nasutus</i>	День	4	11	1,39 ± 0,78
and <i>R. cornutus</i>	Ночь	3	8	0,46 ± 0,07

Таблица 1
выделенная углекислота — r_c , фекалии — r_s , выделенное органическое вещество — r_d
опыте при $t = 27-27,5^\circ \text{C}$ (в кал $\times 10^{-4}$)

r_c	r_s	r_d	R_1
ночь опыта днем — 3, ночью 1,5 ч			
28,90 ± 14,72	27,27 ± 11,79	13,46 ± 2,14	100,44 ± 55,38
33,97 ± 19,32	22,37 ± 5,48	8,50 ± 2,75	88,32 ± 41,63
96,59 ± 30,55	5,04 ± 2,74	13,30 ± 6,68	126,95 ± 34,91
362,20 ± 176,10	156,13 ± 42,03	77,27 ± 42,03	606,85 ± 254,30
7,53 ± 4,90	10,74 ± 6,66	50,30 ± 22,61	77,91 ± 49,59
55,70 ± 30,41	13,89 ± 5,36	27,90 ± 18,24	104,00 ± 39,68
5,28 ± 0,53	8,30 ± 4,88	58,06 ± 45,65	95,26 ± 60,27
93,04 ± 20,25	50,80 ± 10,37	21,65 ± 7,62	240,12 ± 34,84
4,00 ± 0,69	3,51 ± 1,36	3,86 ± 1,14	12,09 ± 3,61
21,42 ± 9,45	23,04 ± 11,37	27,62 ± 18,07	77,01 ± 32,56
1,69 ± 0,51	1,06 ± 0,06	6,16 ± 3,68	19,79 ± 1,33
75,00 ± 12,00	50,02 ± 2,35	18,38 ± 10,39	166,15 ± 26,74

ночь опыта днем — 1,6, ночью — 0,7 ч

9,59 ± 3,11	15,17 ± 5,26	6,22 ± 3,18	49,74 ± 20,89
5,82 ± 2,55	5,90 ± 2,53	1,41 ± 1,10	20,85 ± 9,16
0,78 ± 0,27	7,32 ± 2,32	0,43 ± 0,12	13,93 ± 3,20
13,60 ± 3,36	4,38 ± 0,84	8,04 ± 3,28	31,35 ± 10,19
0,29 ± 0,08	0,56 ± 0,16	0,18 ± 0,07	1,39 ± 0,49
0,40 ± 0,06	3,98 ± 2,17	0,52 ± 0,18	5,50 ± 2,05
1,53 ± 0,41	0,28 ± 0,08	0,34 ± 0,22	2,43 ± 0,44
0,80	6,67	0,10	7,70
0,40	15,21	0,44	17,61
0,30 ± 0,14	1,09 ± 0,56	0,18 ± 0,18	2,14 ± 1,00
0,48 ± 0,28	1,13 ± 0,32	0,82 ± 0,22	3,60 ± 0,58
3,30 ± 0,95	5,72 ± 3,61	0,92 ± 0,18	10,09 ± 4,28

ночь опыта днем — 1,6, ночью — 0,7 ч

1,03 ± 0,21	3,34 ± 1,29	0,33 ± 0,07	6,81 ± 1,71
2,77 ± 0,14	5,31 ± 0,61	0,43 ± 0,28	14,78 ± 0,76
1,30 ± 0,91	1,37 ± 0,16	0,54 ± 0,04	4,19 ± 0,81
13,85 ± 3,83	10,46 ± 2,65	0,72 ± 0,19	27,08 ± 6,93
0,08 ± 0,04	0,23 ± 0,007	0,01 ± 0,007	0,45 ± 0,11
0,07 ± 0,06	0,57 ± 0,22	0,02 ± 0,004	0,74 ± 0,23
0,71 ± 0,45	0,98 ± 0,48	0,36 ± 0,15	2,34 ± 0,73
0,80 ± 0,36	1,03 ± 0,54	0,009 ± 0,007	2,20 ± 1,22
0,03	0,09	0,27	0,43
0,13 ± 0,09	0,12 ± 0,02	0,36 ± 0,15	0,78 ± 0,49
1,08 ± 0,15	3,48 ± 2,08	0,20 ± 0,06	6,16 ± 2,64
1,18 ± 0,50	8,48 ± 2,83	0,42 ± 0,16	10,54 ± 3,40

Суточные показатели пищевого баланса (C_d — накопление в теле, R_c — траты при дыхании, F — усвоенное вещество, R — неусвоенное вещество, R — рацион) у массовых тропических колепод

Вид	Размер, мм	Вес, кал	Время исследования	Число опытов	Количество животных в опыте	C_d		R_c	
						кал $\times 10^{-3}$	%	кал $\times 10^{-3}$	%
<i>Undinula darwini</i>	2,42	0,293	День	9	10	30,423	10,4	21,105	7,2
	2,2	0,22	Ночь	9	14	40,224	18,3	37,972	17,7
	2,3	0,251	Сутки	18	12	70,647	28,1	60,077	23,9
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	4,33	1,519	День	10	9	10,406	0,7	43,241	2,8
	4,11	1,29	Ночь	13	5	20,388	1,6	309,698	24,0
	4,2	1,417	Сутки	23	7	30,794	2,2	352,939	24,9
<i>Candacia aethiopica</i> *	2,2	0,347	День	10	10	4,427	1,3	3,542	1,0
	2,4	0,451	Ночь	9	11	5,982	1,3	41,338	9,2
	2,33	0,413	Сутки	19	11	10,409	2,5	44,880	10,9
<i>Euchaeta marina</i>	3,0	0,544	День	15	9	10,612	1,9	4,109	0,7
	3,1	0,600	Ночь	8	10	55,192	9,2	70,559	11,7
	3,05	0,572	Сутки	23	10	65,804	11,5	74,668	13,1
<i>Oncaea</i> sp.	1,17	0,071	День	4	30	1,623	2,3	2,073	2,9
	1,12	0,062	Ночь	9	21	4,804	7,7	16,347	26,3
	1,14	0,065	Сутки	13	25	6,427	9,9	18,420	28,3
<i>Rhincalanus nasutus</i> and <i>R. cornutus</i>	3,4	0,776	День	10	11	6,781	0,8	2,008	0,2
	3,0	0,533	Ночь	8	9	17,615	3,3	62,142	11,6
	3,2	0,646	Сутки	18	10	24,396	3,8	64,150	9,9

* Животные были активны, но питались в некоторых опытах слабо.

Состав суточного рациона массовых форм колепод (в кал и % общего рациона) водорослями и бактериями

Вид	Размер, мм	Вес, кал	Состав смешанного корма	Концентр. корма, кал/л	Обратная удельная активность $C_d \times 10^{-3}$	C_d		R_c	
						кал	%	кал	%
<i>Undinula darwini</i>	2,3	0,251	Calanidae	1,8	1460,0	0,0304	14	0,0372	18
			<i>Amphidinium</i>	0,374	6,8	0,0281	13	0,0175	8
			Бактерии	0,164	5,3	0,0121	6	0,0054	2
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	4,2	1,417	Calanidae	2,5	400,0	0,0134	2	0,3059	50
			<i>Amphidinium</i> , <i>Glenodinium</i>	0,337	14,4	0,0132	2	0,0231	4
			Бактерии	0,460	5,4	0,0042	0,7	0,0239	4

Таблица 2

U — усвоенное вещество, R_s — фекалии, R_d — выделенное растворенное органическое вещество, F — усвоенное вещество, R — неусвоенное вещество, R — рацион) у массовых тропических колепод при кормлении смешанной пищей (в кал и % веса тела) при $t = 27-28^\circ \text{C}$

U		R_s		R_d		F		R		$\frac{U}{R} \cdot 100$	Пищевые потребности	
кал $\times 10^{-3}$	%	кал $\times 10^{-3}$	%	кал $\times 10^{-3}$	%	кал $\times 10^{-3}$	%	кал $\times 10^{-3}$	%		кал	%
51,528	17,6	26,919	9,2	11,169	3,8	38,088	13,0	89,616	30,6	57	0,0507	20
79,195	36,0	34,827	15,8	9,241	4,2	44,068	20,0	123,263	56,0	64		
130,723	52,0	61,746	24,6	20,410	8,1	82,156	32,7	212,879	84,8	61		
53,648	3,5	9,302	0,6	6,515	0,4	15,817	1,0	69,465	4,6	77	0,2077	15
330,087	25,6	138,461	10,7	70,861	5,5	209,322	16,2	539,409	41,8	61		
383,735	27,1	147,763	10,4	77,376	5,5	225,139	15,9	608,874	43,0	64		
7,969	2,3	5,267	1,5	21,785	6,3	27,052	7,8	35,021	10,1	23	0,1014	24
47,320	10,5	17,655	3,9	21,258	4,7	38,913	8,6	86,204	19,1	55		
55,289	13,4	22,212	5,5	43,043	10,4	65,955	16,0	121,225	29,4	46		
14,721	2,4	4,603	0,8	25,541	4,7	30,144	5,5	44,865	8,2	33	0,1604	28
125,75	20,9	49,790	8,3	16,117	2,7	65,907	11,0	191,659	31,9	66		
140,47	24,5	54,393	9,5	41,658	7,3	96,051	16,8	236,524	41,3	59		
3,696	5,2	14,070	19,8	2,243	3,1	16,314	22,9	20,010	28,1	18	0,0122	19
21,150	34,1	19,228	31	22,242	35,8	41,471	66,8	62,621	101,0	34		
24,846	38,2	33,298	51	24,485	37,6	57,785	88,9	82,631	127,1	30		
8,789	1,1	4,241	0,5	3,486	0,4	7,727	1,0	16,516	2,1	53	0,0388	6
79,757	15,0	59,945	11,2	15,620	2,9	75,573	14,2	155,330	29,1	51		
88,546	13,7	64,186	9,9	19,116	2,9	83,300	12,9	171,846	26,6	52		

Таблица 3

из тропической зоны Тихого океана (при кормлении смешанной пищей — животными, при $t = 27-28^\circ \text{C}$

U		R_s		R_d		F		R		$\frac{U}{R} \cdot 100$
кал	%	кал	%	кал	%	кал	%	кал	%	
0,0676	32	0,0281	13	0,0120	6	0,0400	19	0,1077	51	63
0,0456	21	0,0222	10	0,0074	4	0,0296	14	0,0752	35	61
0,0175	8	0,0115	5	0,0010	0,5	0,0125	6	0,0300	14	58
0,3193	52	0,1161	19	0,0621	10	0,1783	29	0,4976	82	64
0,0363	6	0,0132	2	0,0136	2	0,0268	4	0,0632	10	57
0,0271	5	0,0184	3	0,0016	0,3	0,0200	3	0,0481	8	56

Вид	Размер, мм	Вес, кал	Состав смешанного корма	Концентрация корма, кал/л	Обратная удельная активность $C_f \times 10^{-6}$	C_d		R_c	
						кал	%	кал	%
<i>Candacia aethiopica</i>	2,33	0,413	Calanidae <i>Amphidinium</i> Бактерии	2,7 0,257 0,297	1100,0 24,2 6,5	0,0088 0,0013 0,0003	7 1 0,3	0,0439 0,0009 0,0001	36 0,7 0,07
<i>Euchaeta marina</i>	3,05	0,572	Calanidae <i>Amphidinium</i> Бактерии	2,5 0,157 0,318	528,0 11,3 6,4	0,0647 0,0005 0,0007	27 0,2 0,3	0,0702 0,0026 0,0019	30 1,2 1
<i>Oncaea venusta</i>	1,14	0,065	Calanidae <i>Amphidinium</i> Бактерии	2,2 0,339 0,391	246,0 10,9 5,6	0,0039 0,0022 0,0003	5 3 0,4	0,0174 0,0008 0,0002	21 1 0,3
<i>Rhincalanus nasutus</i> and <i>R. cornutus</i>	3,2	0,646	Calanidae <i>Amphidinium</i> Бактерии	2,2 0,314 0,422	412,0 13,2 5,0	0,0213 0,0012 0,0019	12,4 0,7 1	0,0555 0,0058 0,0028	32 3 2

Суточный баланс энергии у самок тропических копепод при потреблении крупных при $t^{\circ} =$

Вид потребителя	Размер, мм	Вес, кал	Вид корма	Концентрация корма, кал/л	Количество животных в опыте	C_d	
						кал $\times 10^{-3}$	%
<i>Euchaeta marina</i>	3,0	0,517	<i>Streptothea</i> Бактерии Calanidae	0,243 0,0028 1,98	10	2,225	0,4
<i>Oncaea venusta</i>	1,0	0,044	<i>Streptothea</i> Бактерии Calanidae	0,243 0,0028 1,98	24	1,387	3,0
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	4,2	1,417	<i>Streptothea</i> Бактерии Calanidae	0,243 0,0028 1,98	8	303,768	21
<i>Candacia aethiopica</i>	1,6	0,134	<i>Streptothea</i> Бактерии Calanidae	0,243 0,0028 1,98	8	0,600	0,4

* Число опытов для каждого вида потребителей равно 3.

U		R_s		R_d		F		R			$\frac{U}{R} \times 100, \%$
кал	%	кал	%	кал	%	кал	%	кал	%	Вес тела, %	
0,0527 0,0022 0,0004	43 1,7 0,3	0,0147 0,0070 0,0011	12 6 0,9	0,0420 0,0010 0	35 1 0,03	0,0567 0,0080 0,0012	47 7 0,93	0,1094 0,0102 0,0016	90 8,7 1,3	26 2,5 0,4	48 21 26
0,1348 0,0030 0,0026	57 1,4 1,3	0,0406 0,0112 0,0025	17 4,8 1	0,0408 0,004 0,0004	17 0,2 0,2	0,0814 0,0117 0,0029	34 5 1,3	0,2163 0,0147 0,0055	91 6,4 2,6	38 2,6 0,9	62 21 47
0,0213 0,0030 0,0005	26 4 0,7	0,0183 0,0143 0,0007	22 17 0,8	0,0218 0,0006 0,002	26 1 2,5	0,0402 0,0149 0,0027	48 18 3,3	0,0614 0,0180 0,0032	74 22 4	94 28 5	35 17 17
0,0768 0,0070 0,0047	45 4 3	0,0370 0,0104 0,0168	22 6 10	0,0161 0,0022 0,0008	9 1 0,5	0,0530 0,0125 0,0177	31 7 10	0,1298 0,0196 0,0225	76 11 13	20 3 3,5	59 36 21

Таблица 4
водорослей из смеси пищевых объектов (в кал $\times 10^{-3}$ и % веса тела)
27—28° C

R_c		U		R_s		R_d		F		R		$\frac{U}{R} \times 100, \%$
кал $\times 10^{-3}$	%	кал $\times 10^{-3}$	%	кал $\times 10^{-3}$	%	кал $\times 10^{-3}$	%	кал $\times 10^{-3}$	%	кал $\times 10^{-3}$	%	
0,788	0,15	3,014	0,6	1,423	0,27	0,650	0,12	2,073	0,4	5,087	1,0	59
0,205	0,5	1,592	3,6	9,630	22	0,462	1,0	10,092	23	11,689	27	14
207,792	15	511,560	36	62,424	4,4	33,336	2,3	96,760	6,7	607,320	43	84
7,080	5,3	7,680	5,7	25,080	19	14,880	11	39,960	30	47,640	36	16

видов различно. Усвоение животной пищи у всех копепоид максимально — 35—64%, в среднем 55% потребленного животного корма. Растительная и бактериальная пища усваивается у всех исследованных форм слабее, но примерно одинаково: в среднем 36—37,5% всего потребленного растительного и бактериального корма соответственно. Хуже всего водоросли и бактерии усваиваются хищничающими животными (*Oncaea*, *Candacia*) (табл. 3).

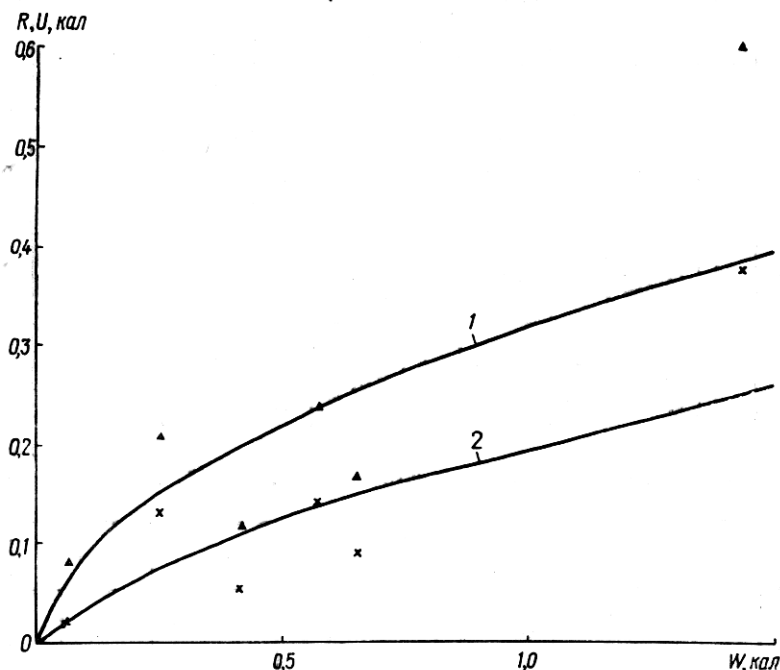


Рис. 2. Зависимость потребления (R , 1) и усвоения (U , 2) пищи от веса тела у тропических копепоид при 27—29°.

$$R = 0,318W^{0,523}$$

Отклонение измерений относительно теоретической кривой равно $\pm 0,186$.

$$U = 0,196W^{0,738}$$

Отклонение измерений относительно теоретической кривой равно $\pm 0,233$.

Общая среднесуточная усвояемость ($\frac{U}{R}$) у тропических копепоид при смешанном корме колеблется от 30 до 64%, составляя в среднем 52%. Наиболее низкая усвояемость (30%) обнаружена у мелкой *Oncaea* (табл. 2). Сопоставление величин усвояемости в дневное и ночное время суток у всех копепоид позволило обнаружить определенную тенденцию: у хищничающих рачков (*Euchaeta*, *Candacia*, *Oncaea*) усвояемость ночью вдвое выше, чем днем; у потребителей смешанной пищи (в данном случае *Undinula*, *Pleuromamma*, *Rhincalanus*) она днем и ночью одинакова (табл. 2).

Неусвоенное вещество (F), состоящее из твердых и жидких выделений, при потреблении смешанного корма у исследованных видов составляло 36—70% рациона, или 13—89% веса тела. Твердые выделения — фекалии (R_s) у всех копепод составляли 5—51% веса тела рачков. У *Pleuromamma*, *Undinula*, *Rhincalanus*, при небольшом различии в потреблении растительной и животной пищи, твердые фекалии вдвое-втрое обильнее жидких выделений. У этих видов они составляли 10—24% веса тела, жидкие — 3—8%. При преимущественно хищном питании наблюдается или обратная картина или количество твердых (5,5—51%) и жидких (7—37% веса тела) выделений одинаково (табл. 2).

Полный суточный рацион у рассмотренных видов (размер от 1 до 4,5 мм, содержание энергии — от 0,065 до 1,4 кал/экз) колеблется от 27 до 127% веса тела (табл. 2). По мере увеличения размера и веса рачков относительный рацион падает. Зависимость суточного рациона исследованных тропических копепод от веса их тела, выраженного в энергетических единицах (рис. 2) может быть описана следующей формулой:

$$R = 0,318W^{0,523}.$$

Для зависимости количества усвоенной за сутки пищи от веса тела рачков, также выраженного в энергетических единицах, получено аналогичное выражение — $U = 0,196W^{0,798}$.

Суточный ритм в питании тропических копепод в кратковременных опытах вскоре после вылова рачков четко выражен. У форм, обитающих в верхних слоях до 150 м (*Undinula*, *Candacia*), ночное питание в 2 раза интенсивнее дневного; у копепод, опускающихся до 300 м (*Oncaea*, *Euchaeta*) — в 4 раза; у рачков, обитающих днем в слое 300—500 м (*Pleuromamma*, *Rhincalanus*), ночное питание в 10 раз превышает дневное (табл. 2).

Полученные материалы по пищевому балансу тропических копепод были использованы для определения избирательности в питании исследованных видов. Об избирательности судили по индексу элективности ($E = \frac{A_n - A_c}{A_n + A_c}$), введенному В. С. Ивлевым (1955). Сопоставление индексов элективности у разных видов копепод позволило сделать следующее заключение.

Undinula и *Rhincalanus* способны активно выбирать животных, водоросли или бактерий в зависимости от соотношения размеров пищевых объектов и их концентраций в среде. *Pleuromamma* и *Candacia* активно выбирают животных и водорослей, особенно крупных. *Euchaeta* выбирает животных, иногда водорослей, бактерий обычно избегает. *Oncaea* может активно выбирать мелких и крупных животных и водорослей, бактерий активно избегает (табл. 5).

Таблица 5

Элективность (Е) в питании массовых форм тропических копепоид

Вид животного	Время суток	Вид корма	Концентрация корма в среде, кал/л	Отношение каждого вида корма в среде, A_c , %	Суточное потребление корма, кал/экз	Относительное значение каждого вида корма в рационе, $A_{п.}$ %	$E = \frac{A_p - A_c}{A_p + A_c}$
<i>Undinula darwini</i>	День	Животные	0,78	44	0,043189	48	+0,043
		Водоросли	0,70	39	0,040836	46	+0,082
		Бактерии	0,31	17	0,005591	6	-0,48
	Ночь	Животные	1,41	66	0,064474	52	-0,12
		Водоросли	0,41	19	0,034402	28	+0,19
		Бактерии	0,32	15	0,024387	20	+0,14
<i>Oncaea sp.</i>	День	Животные	2,28	61	0,005199	26	-0,40
		Водоросли	0,63	17	0,014458	72	+0,62
		Бактерии	0,80	22	0,000353	2	-0,83
	Ночь	Животные	1,38	53	0,056218	90	+0,26
		Водоросли	0,41	16	0,003515	6	-0,45
		Бактерии	0,80	31	0,002888	4	-0,77
<i>Rhincalanus nasutus</i> and <i>R. cornutus</i>	День	Животные	1,53	63	0,008510	52	-0,096
		Водоросли	0,35	14	0,002956	18	+0,12
		Бактерии	0,56	23	0,005050	30	+0,13
	Ночь	Животные	2,62	65	0,121311	78	+0,091
		Водоросли	0,41	10	0,016649	11	+0,05
		Бактерии	1,03	25	0,017391	11	-0,39
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	День	Животные	1,80	57	0,054588	79	+0,16
		Водоросли	0,45	14	0,011437	16	+0,07
		Бактерии	0,90	29	0,003440	5	-0,71
	Ночь	Животные	3,93	72	0,443000	82	+0,06
		Водоросли	0,41	7	0,051727	10	+6,18
		Бактерии	1,13	21	0,044682	8	-0,45
<i>Candacia aethiopica</i>	День	Животные	2,85	72	0,033501	96	+0,14
		Водоросли	0,39	10	0,001142	3	-0,54
		Бактерии	0,70	18	0,000378	1	-0,89
	Ночь	Животные	4,12	82	0,075920	88	+0,035
		Водоросли	0,31	6	0,009075	11	+0,29
		Бактерии	0,57	12	0,001209	1	-0,85
<i>Euchaeta marina</i>	День	Животные	2,62	85	0,040957	91	+0,034
		Водоросли	0,012	1,0	0,001995	4,4	+0,63
		Бактерии	0,42	14	0,001913	4,3	-0,53
	Ночь	Животные	3,56	81	0,175324	91	+0,058
		Водоросли	0,41	9	0,012705	7	-0,12
		Бактерии	0,42	10	0,003630	2	-0,67

Обсуждение и выводы

Настоящая работа представляет собой продолжение исследований по питанию тропического зоопланктона, проведенных в 44-м рейсе н/и судна «Витязь» в тропическую зону Тихого океана в 1968—1969 гг.

В 44-м рейсе был изучен состав пищи у наиболее распространенных тропических копепод, относящихся к различным экологическим группировкам, и установлена зависимость потребления и использования отдельных видов корма от концентрации. Рачки содержались на монокультурах различных пищевых объектов. Было обнаружено, что копеподы в тропической зоне обладают высокой трофической пластичностью и способны потреблять самые различные пищевые организмы. Сопоставление полученного рациона копепод (главным образом усвоенной его части) с их теоретическими пищевыми потребностями показало, однако, что за счет какого-либо одного вида корма, например, одних только водорослей или бактерий, пищевые потребности рачков не удовлетворяются. Только потребление животной пищи обеспечивало копеподам полноценный рацион. Результаты этой работы позволили сделать предварительный вывод о том, что в устойчивых тропических водах при низкой биомассе планктона, как и прочей взвешенной органики, и его значительном видовом разнообразии большинство видов копепод должны быть всеядными и степень хищничества планктонных животных резко возрастает (Петипа, Павлова, Сорокин, 1971).

Чтобы окончательно разрешить этот вопрос, необходимо было исследовать пищевой баланс копепод при их питании смешанным кормом, что и наблюдается в реальных условиях, в море. В связи с этим, в настоящей работе был применен новый подход — был использован радиоуглеродный метод для оценки степени потребления и усвоения морскими копеподами различных организмов (животные, водоросли, бактерии) из смеси этих объектов.

Полученные результаты полностью подтвердили сделанные ранее предварительные выводы. Действительно, в устойчивых водах при отсутствии постоянного достаточно интенсивного поступления биогенов, а также развития высокой биомассы первичных продуцентов основная масса зоопланктона — веслоногие рачки — практически оказываются всеядными, а потребление и усвоение животной пищи у всех видов максимально. Только при потреблении смешанного корма тропические копеподы удовлетворяют свои дыхательные потребности (см. табл. 2).

Анализ полученных материалов показал, что в тропических устойчивых водах не следует делить зоопланктон на хищников, растительноядных и потребителей смешанной пищи. То или иное соотношение пищевых объектов в рационе копепод обусловлено, очевидно, особенностями функциональной морфологии их ротового аппарата, некоторыми физиологическими свойствами и конкретными условиями обитания рачков. Все эти признаки характеризуют

конкретный тип питания животного. Поэтому мы полагаем, что правильнее проводить деление организмов для оценки их роли в пищевых сетях сообществ по иному принципу, а именно, с учетом всех потенциальных возможностей организмов и конкретной обстановки данного водоема. Выделение и описание новых типов питания копепод будет сделано в отдельном исследовании.

Анализируя частные результаты данной работы, можно сказать следующее. Зависимости суточного рациона тропических копепод и его усвоенной части от веса тела при $27-29^{\circ}\text{C}$ выражаются равенствами, аналогичными тем, которые получены для копепод и других ракообразных из умеренных вод при $17-25^{\circ}\text{C}$. При этом значения показателей степени при весе (W) в формулах для тропических рачков не выходят за пределы наиболее распространенных известных величин этого коэффициента (Сушеня, Хмелева, 1967; Сушеня, 1969; Петипа, 1971).

Эксперименты показали, что при питании копепод смесью различных пищевых организмов, содержащихся в среде в избыточном количестве (это явление наблюдается в отмеченных выше тонких слоях водной массы), рачки выбирают и потребляют в наибольшем количестве любые виды корма, которые оказываются наиболее доступными и более полно удовлетворяющими их пищевые потребности. Чаще всего такими пищевыми объектами оказываются животные и крупные водоросли для относительно крупных потребителей (свыше 1,5 мм) и более мелкие животные и водоросли для мелких потребителей (до 1,5 мм). Бактерии, в целом, в питании копепод играют несущественную роль (см. табл. 2 и 5).

Средняя усвояемость пищи (52%) при смешанном избыточном питании относительно невелика и мало отличается от усвояемости, наблюдаемой в опытах с одним сортом пищи, также находящимся в избытке (Петипа, Павлова, Сорокин, 1971). Однако, как правило, из смеси пищевых объектов хуже всего усваиваются те виды, которые в данных условиях для данных потребителей служат второстепенным кормом (табл. 3). Некоторую роль в уменьшении усвояемости отдельных видов корма (водорослей, например) может играть наличие в них большого количества плохо усваиваемой золы (Copper, 1966). С другой стороны, постоянно хищничающие формы (*Euchaeta* и др.), очевидно, менее приспособлены к перевариванию растительной пищи. Содержанием большого количества золы в растительных кормах можно объяснить, по-видимому, и тот факт, что у копепод при значительной роли в рационе водорослей, как и при одних водорослях (Петипа и др., 1971), твердые фекалии значительно обильнее неусвоенных жидких выделений; при потреблении в основном животной пищи, количество твердых и жидких выделений у рачков чаще всего одинаково (табл. 2, 3).

Почему происходит понижение усвояемости в дневное время у форм, наиболее постоянно потребляющих животную пищу, объяснить трудно. Ни состав пищи, ни двигательная активность, ни интенсивность питания не оказывают, вероятно, здесь определяющего

влияния. Поэтому возможно, что усвоение пищи как физиологический процесс, у хищников имеет свой определенный и независимый суточный ритм.

Относительно низкая усвояемость в целом, наблюдающаяся при избыточном питании, обусловлена, очевидно, быстрым пропускаянием пищи через кишечник с быстрым усвоением легко ассимилируемых частей корма (например, жидких жиров — масел). Такой способ потребления и усвоения пищи, по-видимому, оказывается более выгодным, так как позволяет животным скорее и полнее удовлетворять свои пищевые потребности. Возможность быстрого усвоения жидких жиров была проанализирована ранее (Петипа, 1964).

Отмеченное в разделе о результатах закономерное изменение суточного ритма питания у исследованных копепод, обитающих в различной по толщине водной массе, связано, очевидно, с разной амплитудой и интенсивностью их суточных вертикальных миграций или с разной степенью их двигательной активности в дневное и ночное время. Энергетические расходы на движение рачки покрывают интенсивным ночным питанием. По данным М. Е. Виноградова (1968), именно *Pleuromamma* относится в тропиках к интерзональным, интенсивно мигрирующим видам. Подобная зависимость обнаружена и в Черном море (Петипа, 1964).

Сопоставляя и критически анализируя имеющиеся материалы по питанию копепод (Mullin, 1966; Арашкевич, 1969; Самышев, 1970; Вышкварцева, 1972, и др.), можно сделать следующий основной вывод.

Веслоногие рачки, вследствие особенностей функциональной морфологии ротового аппарата и физиологии пищеварения имеют возможность в разных условиях среды применять различные способы захвата пищевых объектов и потреблять разнообразную пищу. В зависимости от конкретных условий водоема у копепод устанавливается тот или иной тип питания, который может меняться при смене окружающих условий. В то же время на формирование типа питания копепод оказывает влияние степень их приспособленности к потреблению определенных пищевых объектов. Итак, в устойчивых океанических водах тропической зоны Тихого океана вследствие специфических условий среды (см. выше) основная масса копепод является потребителями самой разнообразной пищи. При этом наибольшую роль в их рационе играет высоко калорийная пища животного происхождения. Значение же растительных и бактериальных кормов снижается. Потребление организмами тропических вод смешанной пищи подтверждается отсутствием резких различий и в уровне дыхания тропических животных из разных экологических групп (Шушкина, Виленкин, 1971).

ЛИТЕРАТУРА

- Арашкевич Е. Г. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана. — Океанология, 1969, 9, 5.
Виноградов М. Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. «Наука», М., 1968.

- Виноградов М. Е., Гительзон И. И., Сорокин Ю. И. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Вышварцева Н. В. Функциональная морфология ротовых конечностей и филогенетические отношения видов *Calanus* (Copepoda, Calanoida). Автореф. канд. дис. Л., 1972.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология рыб. Пищепромиздат, М., 1955.
- Людцарев С. В. Метод и прибор для определения органического углерода в морской воде.— В кн.: Методы рыбо-хозяйственных химико-океанографических исследований. Часть II, ОНГИ ВНИРО, М., 1968.
- Петипа Т. С. Суточный ритм в питании и суточные районы *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 15.
- Петипа Т. С. Питание планктонных организмов и их пищевые взаимоотношения.— В кн.: Проблемы морской биологии. «Научная думка», К., 1971.
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. Изучение питания массовых форм планктона тропической области Тихого океана радиоуглеродным методом.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Самышев Э. З. Трофологические и биохимические аспекты изучения компонентов сестона тропической зоны восточной части Атлантики. Автореф. канд. дис. Севастополь, 1970.
- Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных внутренних водоемов.— В кн.: Тр. Ин-та биол. внутренних вод АН СССР, 1966, 12, (15).
- Сушеня Л. М., Хмелева Н. Н. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных.— ДАН СССР, 1967, 176, 6.
- Сушеня Л. М. Количественные закономерности метаболизма и трансформация вещества и энергии ракообразными. Автореф. докт. дис. М., 1969.
- Шушкина Э. А., Павлова Е. В. Скорость дыхания и продуцирование зоопланктона в экваториальной части Тихого океана.— Океанология, 1973.
- Шушкина Э. А., Виленкин Б. Я. Дыхание планктонных ракообразных тропической зоны Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ в тропических районах океана. «Наука», М., 1971.
- Conover R. J. Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding.— Limnol. and Oceanogr., 1966, 11.
- Mullin M. M. Selective feeding by Calanoid Copepods from the Indian ocean.— In: Some contemporary studies in marine science. H. Barnes (Ed.) London, Allen a. Unwin, 1966.

NUTRITION AND ENERGY BALANCE IN TROPICAL COPEPODS

T. S. Petipa, A. V. Monakov, A. P. Pavlyutin, Yu. I. Sorokin

Summary

The energy balance was studied in six species of tropical copepods when they consume mixed food (algae, bacteria, animals). Dependence of the daily ration and its assimilated portion on the body weight (ration and body weight are expressed in calories) is described by the corresponding equalities:

$$R = 0,318W^{0,523}, \quad U = 0,196W^{0,738}.$$

Animal food intake in all the species is maximum (51—91% of the ration), the value of plant food and natural bacterioplankton is approximately the same. Consumption of large algae from the mixture of food organisms in most species with a size from 1 to 4.5 mm is higher than in small ones. The daily nutrition rhythm in copepods under laboratory conditions (soon after their catch) is clearly pronounced and might depend on their vertical migration rate and amplitude in the sea. When feeding on mixed food copepods satisfy their food requirement completely.