

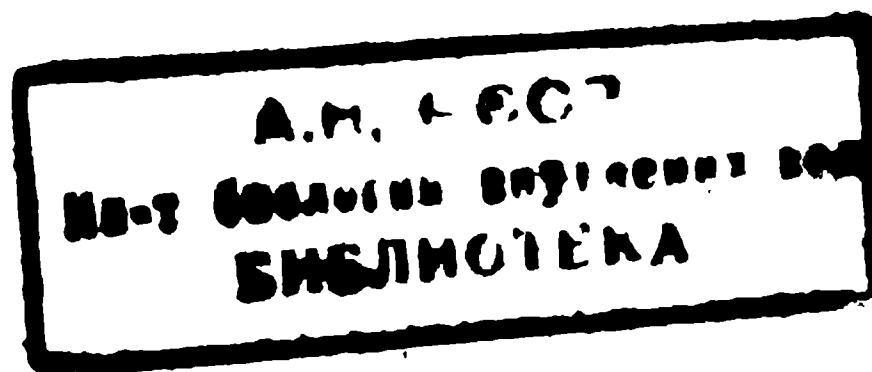
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

# БИОЛОГИЯ МОРЯ

*Вып. 19*

27382

ПРОДУКЦИЯ И ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ  
В СООБЩЕСТВАХ ПЛАНКТОННЫХ  
ОРГАНИЗМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ 1970

57.026

Б63

Сборник содержит статьи, посвященные анализу продукционного процесса и структуры пищевых связей в популяциях и сообществах морских организмов.

Широко применяется математический анализ процессов питания и продукции популяций. Изложены результаты экспериментальных исследований, проводимых непосредственно в природе. Работы, входящие в состав сборника, объединяются биоценологическим и энергетическим подходом и использованием точных, количественных методов.

Рассчитан на широкий круг гидробиологов, зоологов, ботаников, микробиологов и студентов биологических факультетов вузов.

Р е д а к ц и о н н а я   к о л л е г и я:

чл.-корр.АН УССР В.А.Водяницкий /ответственный редактор/,  
чл.-корр.АН УССР В.Н.Грезе, канд. биол.наук М.А.Долгопольская,  
канд.биол.наук Е.В.Павлова /ответственный секретарь/, ответственный за выпуск В.А.Водяницкий.

Печатается по постановлению ученого совета Института биологии южных морей Академии наук Украинской ССР и редакционной коллегии

## СТРУКТУРА ПИЩЕВЫХ СЕТЕЙ, ПЕРЕДАЧА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ В ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

Т.С.Петипа, Е.В.Павлова, Г.Н.Миронов

Для исследования потока вещества и энергии через трофические уровни в том или ином сообществе необходимо изучить структуру пищевых цепей, или сетей. В данном сообщении рассматриваются схемы пищевых взаимоотношений в эпи- и батипланктонном сообществах Черного моря, которые относятся к различным экологическим системам. Нами исследованы величины удельных скоростей потребления, накопления и расхода вещества и энергии у основных экологических группировок каждого трофического уровня сообществ. На основании полученных материалов высказано суждение о главном направлении и характере потока вещества и энергии в каждой экосистеме. Определялась также эффективность передачи вещества и энергии от одного трофического уровня к другому.

На основании изучения способа питания, состава пищи, физиологических показателей и поведения организмов разного возраста были выделены экологические группировки, или жизненные формы /Петипа, 1967/. Выделение жизненных форм позволяет объединить все разнообразные виды организмов в крупные экологические единицы, представляющие собой определенный экотип.

Для проведения исследований ранним летом был выбран наиболее устойчивый район в галистазе западной половины моря. В этот период, когда почти все планктоноядные рыбы питаются и нерестятся у берегов, а их молодь в этом районе еще отсутствует,

пелагические сообщества состоят практически только из фито- и зоопланктона.

Эпипланктонное сообщество Черного моря занимает довольно тонкий слой воды, в основном выше термоклина, батипланктонное - обитает в значительно большей водной толще, под термоклином.

Фитопланктон в исследованном районе состоял главным образом из Dinoflagellata, в том числе из Noctiluca miliaris и Diatomea. Зоопланктон включал в основном 8 видов Copepoda, 2 вида Chaetognatha, 1 вид Appendicularia, 1 вид Stenophora и различные виды личинок Lamellibranchiata, Gastropoda и Polychaeta. Такой состав планктона в Черном море преобладает в течение большей части года, когда верхний предел температуры поверхностного слоя воды равен 17-18°C. В теплое время года резко возрастает значение самых мелких форм фитопланктона, а также бактерий и инфузорий. В зоопланктоне летом, в отличие от зимы, существенную роль играют тонкие фильтраторы, главным образом из Cladocera.

В настоящей работе приведены предварительные результаты обработки материалов, собранных на многосуточной якорной стоянке исследовательского судна в выбранном районе, представляющие собой в большинстве случаев средние данные 10 - 40 наблюдений или экспериментов.

#### Материал и методика

Наряду со сбором планктона на четырех суточных станциях /20 серий/, в исследованном районе на различных глубинах получены показатели по следующим факторам среды: освещенность, температура, соленость, течения, кислород, биогенные соли - фосфаты, нитраты /по материалам лабораторий гидрологии и гидрохимии/, детрит.

Сбор фитопланктона производили однолитровым батометром Нансена, зоопланктона - двумя сетями типа Джеди с диаметром входных отверстий 50 и 80 см. Диаметр отверстий фильтрующего конуса сетей равен 130  $\mu$ . Темп размножения водорослей /данные Л.А.Ланской/ и траты на обмен животных /Павлова, 1967, 1968; Петипа, 1966, 1966а/ определяли экспериментально в основном на борту судна /в лаборатории/ или в море /метод склянок, вывешиваемых на разные глубины/. Прирост животных рассчитывали по продолжительности развития возрастных стадий при соответствующей температуре /Сажина, 1960, 1961, и др./ и изменению



их веса в море при переходе из одной стадии в другую / Петипа, 1966 а,б/. Плодовитость животных определена Л.И.Сажинной экспериментальным путем. Величины суточных рационов рассчитывали двумя способами: по содержимому кишечника и продолжительности переваривания пищи; по сумме затрат на прирост и обмен с учетом принятого значения неусвоенной пищи. Количество неусвоенной пищи определялось по разнице между рационами, полученными по наполнению кишечника, и суммарными затратами на прирост и обмен, выраженными в веществе пищи.

Общий прирост, траты на обмен и рационы всей массы организмов того или иного трофического уровня, или жизненной формы, рассчитывали умножением соответствующих данных для одного организма на их среднесуточную численность. Суточная продукция массы вещества трофических уровней сообщества и входящих в них жизненных форм определялась в виде суммы организмов, съеденных за сутки из данного уровня, отмерших в течение суток, разницы биомасс в начале и конце суток и организмов, перешедших за то же время в следующий трофический уровень.

Суточная продукция всего сообщества, или прибыль органического вещества, состояла из суммы суточной прибыли биомассы живых и отмерших организмов по всем трофическим уровням. Расходы энергии всего сообщества организмов на обмен определялись суммированием затрат энергии при дыхании, определенных для каждого трофического уровня.

В исследованном районе изучалось распределение только относительно крупного детрита, образованного за счет отмерших организмов с учетом некоторых продуктов их жизнедеятельности, в частности линьки и дефекации.

Скорость отмирания планктонных организмов определялась следующим путем. Можно принять, что число отмерших за сутки организмов равно числу мертвых, но целых форм, обнаруженных в пробах планктона, деленному на количество дней, в течение которых мертвые организмы сохраняются неразрушенными.

В настоящее время точно еще не установлено, с какой скоростью разрушаются отмершие организмы, хитиновые линочные шкурки и фекалии. Отдельные наблюдения показали, что фекалии и водоросли сохраняются в более или менее целом виде в течение

суток, отмершие животные - в течение двух-четырех, а хитиновые шкурки планктонных ракообразных держатся в толще воды еще дольше, по-видимому, в течение четырех - семи суток.

Скорость линьки у ракообразных, как и скорость дефекации у отдельных массовых представителей группировок, определяли экспериментально.

Если же известно образованное за сутки количество детритных частиц для всех отмеченных групп и продолжительность их сохранения в море в целом виде /или период их постепенного разложения до разрушения/, то можно рассчитать какое примерно количество частиц каждой группы детрита содержится в толще воды при одномоментном наблюдении. Для этого надо число частиц той или иной группы, образованное за сутки, умножить на число суток, в течение которых представители данной группы детрита находятся в воде в неразрушенном состоянии.

В результате проведения соответствующих расчетов были получены приближенные данные по распределению отдельных групп относительно крупного детрита в море.

### Результаты

Все организмы, входящие в исследованные планктонные сообщества, можно разделить на 6 трофических уровней: 1/ первичных продуцентов и сапрофагов, 2/ растительноядных организмов, 3/ потребителей смешанной /растительной и животной/ пищи, 4/ хищников I порядка, 5/ хищников II порядка и 6/ хищников III порядка.

Сапрофаги /из фитопланктона/, потребляющие в основном только мертвые остатки организмов всех уровней в виде взвешенного и растворенного органического вещества, включены в первый трофический уровень сообществ на том основании, что они в некотором отношении подобны продуцентам. Сапрофаги, так же, как и продуценты, потребляют мертвые элементы среды. Взвешенное органическое вещество /детрит/ и растворенное органическое вещество являются только промежуточными продуктами процесса разложения мертвого органического вещества, а биогенные соли, потребляемые продуцентами, являются конечными продуктами этого процесса. Кроме того, у многих водорослей в настоящее время еще не представляется возможным полностью отделать автотрофное питание от гетеротрофного. Как известно, большинство *Dinoflagellata* способно питаться обоими способами.

Уровень первичных продуцентов и сапрофагов, состоящий в основном из фитопланктона, исследуемом районе был разделен на три группы в соответствии с пищевыми требованиями консументов из различных экологических группировок, или жизненных форм. Это следующие группы: 1/ мелкий фитопланктон - от 7 до 25-30  $\mu$ , 2/ средний фитопланктон - от 30 до 50  $\mu$ , 3/ крупный фитопланктон - более 50  $\mu$ .

Соотношение между этими группами в эпи- и батипланктонном сообществах в целом одинаково: в обоих сообществах по численности преобладала первая группа фитопланктона. В эпипланктонном сообществе она составляла 86% всего фитопланктона, вторая и третья группы соответственно - 12 и 2%. В батипланктонном сообществе /от 12 до 100 м глубины/ соотношение между первой, второй и третьей группами составило соответственно 92,6, 3,9 и 3,5%. Однако в батипланктонном сообществе роль крупных форм с глубиной возрастает. Если в слоях 12-25 и 25-50 м численность первой группы составляет 90-96% всего фитопланктона, а численность третьей группы - 3-2%, то в слое 50-75 м численность первой группы уменьшилась до 57%, а численность третьей группы увеличилась до 30%. Аналогичную картину изменения состава фитопланктона с глубиной наблюдал Маргалеф /Margalef, 1967/ в Средиземном море.

Соотношение по биомассе между этими группами в обоих сообществах противоположно их соотношению по численности: первые две группы по всем слоям составляют 0,2 - 1,7%, а третья группа - 97 - 99% общей биомассы фитопланктона в каждом слое.

В целом, основная масса организмов сосредоточена в эпи- и в верхнем слое батипланктонной экосистемы.

Видовой состав каждой группы фитопланктона в обоих сообществах с глубиной претерпевает некоторые изменения. В эпипланктонной экосистеме при температуре 16-18° и в верхнем слое батипланктонной экосистемы при температуре 12° преобладают мелкие и средние Dinoflagellata: *Euxyiaella cordata*,

*E. compressa*, *Peridinium steinii*, *Prorocentrum micans* и цепочки мелких Diatomea: *Cyclotella caspia*, *Chaetoceros insignis*, *Coscinodiscus oestrupii*. Их численность равна 0,5 - 4,5 млн. кл./м<sup>3</sup>, биомасса - 1 - 4 мг/м<sup>3</sup>. Крупные Dinoflagellata

представлены здесь *Ceratium furca* 0,13 млн. кл./м<sup>3</sup>; 4,6 мг/м<sup>3</sup>/, в огромной массе развивается *Noctiluca miliaris* /до 0,019 - 0,043 млн. кл./м<sup>3</sup>; 2390 - 5103 мг/м<sup>3</sup>/; из крупных

*Diatomea* - *Rhizosolenia calcaravis* /0,006 - 0,014 млн.кл/м<sup>3</sup>;  
2 - 5 мг/м<sup>3</sup>/.

Все эти водоросли в слоях, где освещенность обычно больше 50 лк, обладают высокими темпами деления - I - 3 раза в сутки.

Некоторые водоросли, живущие в верхних слоях батипланктонной экосистемы обитают и в более глубоких /до 75 м / ее слоях. Эти мелкие *C. insignis*, *C. oestrupii*, некоторые виды *Paridium*; средние *Dinoflagellata* - *Glenodinium* sp., *Dinophysis acuta* и др.; крупные - *N. miliaris*.

Некоторые формы приурочены только к относительно глубоким водам и в поверхностных слоях не обнаружены. Так, в слое 25-100 м обитают мелкие *Diatomea* - тенелюбивая *Nitzschia seriata*, мелкие *Silicoflagellata*, *Distephanus speculum*. Встречаются здесь также крупные *Dinoflagellata* - *Ceratium tripos* и *C. fusus*, а из крупных *Diatomea* - *Coscinodiscus jnischii*, *Rhizosolenia alata*, *Cerataulina bergonii*. Во всех этих слоях /от 25 до 100 м/ температура воды сохраняется всегда постоянной и равна 7 - 8<sup>0</sup>С, а освещенность колеблется от нескольких до двух-трех десятков люксов. Темп деления водорослей здесь обычно не превышает 0,4 - 0,5 раза в сутки. Только *N. seria* на всех глубинах делится со скоростью 3 раза в сутки.

Особый интерес из представителей третьей группы первого трофического уровня представляет *N. miliaris*, являющаяся сапрофагом. В ее рационе детрит разного размера составляет 70-90%. Суточный рацион низок - 3-5% сырого веса тела /Миронов, 1954/. *N. miliaris* значительно больше развита в батипланктонной системе /численность в слое массового обитания - 43260 экз/м<sup>3</sup>, биомасса - 5100 мг/м<sup>3</sup>/, чем в эпипланктонной, соответственно 1900 экз/м<sup>3</sup> и 2390 мг/м<sup>3</sup>.

Остальные пять трофических уровней представлены зоопланктоном.

В уровне растительноядных в эпи- и батипланктонном сообществах выделено по шесть экологических групп. Среди потребителей смешанной пищи и хищников I, II и III порядков - по одной группе в каждом сообществе.

Эти экологические группировки /жизненные формы/ составляют основную массу зоопланктона, преобладая по численности и биомассе. К эпипланктонному сообществу относятся немигрирующие

или слабо мигрирующие организмы, в батипланктонном основную массу организмов составляют мигрирующие животные /табл.1,2/.

Так, в эпипланктонном сообществе в уровне растительноядных можно выделить следующие группы, или жизненные формы.

1. Науплиусы III-VI стадий всех копепод сообщества - *Oithona minuta*, *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Pontellidae* с добавлением науплиусов батипланктонных видов. Науплиусы потребляют в основном мелкий и средний фитопланктон, преимущественно формы от 15 до 50  $\mu$ . Рацион науплиусов эпипланктонных видов высок - 140% веса тела.

2. I-III копеподитные стадии всех копепод сообщества. Младшие копеподиты - потребители мелких, средних и отчасти крупных водорослей - до 55 - 60  $\mu$ . Их рацион также высок - 100 - 125% веса тела.

3. IV-VI копеподитные стадии, самки и самцы *P. parvus*. Это потребители мелких водорослей /до 20-30  $\mu$  / при относительно низком рационе /до 45% веса тела/.

4. *Oikopleura dioica* может быть выделена в самостоятельную группу. Это потребитель только мелких водорослей и детритных частиц. Рацион - 60-70% веса тела.

5. Личинки моллюсков и полихет. Всегда присутствующая экологическая группировка, незначительна по численности и биомассе. Это потребители мелких, средних и крупных водорослей, в том числе и детрита, или вообще непитающиеся формы. Рацион питающихся организмов колеблется от 2 до 30% веса тела.

6. IV-VI копеподитные стадии *Pseudocalanus* и *Calanus*. Численность и биомасса их в эпипланктоне очень низка. Это нетипичные обитатели поверхностных вод, они попадают сюда случайно, на короткое время при миграциях, проходя через слой термоклина.

В батипланктонном сообществе в уровне растительноядных из шести экологических групп три группы те же, что и в эпипланктонном сообществе. Это *Oikopleura dioica* IV-VI копеподитные стадии *Paracalanus parvus* и личинки полихет и моллюсков. Максимальная численность и биомасса организмов этих групп здесь в 1,5 раза ниже, чем в эпипланктонном сообществе. Количество их резко понижается по мере увеличения глубины, а рационы в 2-3 раза ниже в соответствии с более низкой температурой.



Т а б л и ц а I

Потребление и расход вещества экологическими группировками эпиланктонного сообщества при температуре 16-17°C

| Жизненные формы                       | Численность, экз/м <sup>2</sup> | Биомасса, мг/м <sup>2</sup> /в | Прирост и размножение (ρ) | Траты на обмен /г/ | Суточный рацион /R/ | % вещества пищи от сырого веса тела |
|---------------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|---------------------------|--------------------|---------------------|-------------------------------------|
|                                       |                                 |                                |                           |                    |                     |                                     |
| Фитопланктон - продуценты и сапрофаги |                                 |                                |                           |                    |                     |                                     |
| Малые формы                           | 113868000                       | 190,8                          | 115,3                     | 20,3*              | -                   | -                                   |
| Средние "                             | 16212000                        | 243,6                          | 60,9                      | 10,7*              | -                   | -                                   |
| Крупные "                             | 2592000                         | 28815,0                        | 74,1                      | 7,0*               | -                   | -                                   |
| в том числе                           | 260500                          | 28658,0                        | 74,1                      | 6,9                | 93,0                | 5,0                                 |
| Растительные                          |                                 |                                |                           |                    |                     |                                     |
| Науплиусы, III-VI                     | 61908                           | 33,0**                         | 9,4                       | 36,8               | 56,9                | 129,3                               |
| Копеподиты, I-III                     | 83904                           | 184,7                          | 14,4                      | 57,1               | 82,4                | 194,2                               |
| Рагасаланы, IV-VI                     | 28296                           | 320,7                          | 8,0                       | 30,0               | 45,0                | 35,1                                |
| Ойкорлеуга                            | 35940                           | 215,6                          | 16,0                      | 30,0               | 60,0                | 16,2                                |
| Личинки моллюсков, полихет            | 372                             | 2,4                            | 3,0                       | 9,0                | 15,0                | 10,0                                |
| Pseudoscalanus, IV-VI ***)            | 396                             | 35,5                           | 0,4                       | 4,0                | 4,8                 | 9,4                                 |
| Calanus                               |                                 |                                |                           |                    |                     |                                     |
| Потребители смешанной пищи            |                                 |                                |                           |                    |                     |                                     |
| Acartia, Oithona, IV-V, o и σ Acartia | 33252                           | 193,5                          | 7,0                       | 68,5               | 82,8                | 88,2                                |

Хищники I порядка

|  |       |       |     |       |       |       |
|--|-------|-------|-----|-------|-------|-------|
| ♂, ♀ <i>Oithona minuta</i> ,<br><i>Oithona similis</i> | 37932 | 175,2 | 4,8 | 150,0 | 164,7 | 169,0 |
|--|-------|-------|-----|-------|-------|-------|

Хищники II порядка

|                |      |       |      |      |      |      |
|----------------|------|-------|------|------|------|------|
| <i>Sagitta</i> | 3984 | 297,3 | 18,0 | 48,2 | 85,2 | 37,5 |
|----------------|------|-------|------|------|------|------|

Хищники III порядка

|                                       |      |       |     |       |       |      |
|---------------------------------------|------|-------|-----|-------|-------|------|
| <i>Pleurobrachia</i> , <i>Medusae</i> | 1836 | 263,2 | 4,0 | 140,0 | 332,5 | 20,0 |
|                                       |      |       |     |       |       | I    |
|                                       |      |       |     |       |       | II   |
|                                       |      |       |     |       |       | I    |

ж Дыхание водорослей принято равным 15% величины фотосинтеза

жк Питание и непитающиеся науплиусы.

жжк Данные получасового питания за время пребывания в эппланктоне

Т а б л и ц а 2

Потребление и расход вещества экологическими группировками  
бентопланктонного сообщества при температуре 7-12°C

| Жизненные формы                       | Числен-<br>ность,<br>экз/м <sup>2</sup> | Биомасса,<br>мг/м <sup>2</sup> / в / | Прирост и<br>размноже-<br>ние /Р/ | Траты<br>на обмен<br>/Г/ | Суточный<br>рацион / R / | % вещества<br>пищи от<br>сырого веса<br>тела |                       |
|---------------------------------------|---|--------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------|--------------------------|--|-----------------------|
|                                       |   |                                      |                                   |                          |                          |  | % от сырого веса тела |
|                                       |   |                                      |                                   |                          |                          |  |                       |
| Фитопланктон - продуценты и сапрофаги |   |                                      |                                   |                          |                          |  |                       |
| Мелкие формы                          | 202669000                               | 218,5                                | 84,7                              | 14,9*                    | -                        | -  |                       |
| Средние "                             | 8474000                                 | 212,7                                | 11,7                              | 2,1*                     | -                        | -  |                       |
| Крупные "                             | 7664000                                 | 83080,0                              | 60,3                              | 2,8*                     | -                        | -  |                       |
| в том числе                           | 739800                                  | 81379,2                              | 66,2                              | 2,8                      | 86,4                     | 4,6  |                       |
| Nostilusa/                            |   |                                      |                                   |                          |                          |  |                       |
| Растительные                          |   |                                      |                                   |                          |                          |  |                       |
| Науплиусы, III-IV                     | 249109                                  | 167,8**                              | 6,3                               | 12,5                     | 21,3                     | 58,0   |                       |
| Копеподиты, I-III                     | 76726                                   | 385,0                                | 18,8                              | 33,5                     | 66,4                     | 90,3   |                       |
| Ротациды, IV-VI                       | 13578                                   | 136,7                                | 4,0                               | 15,0                     | 22,0                     | 10,0   |                       |
| Ойкориды                              | 52196                                   | 313,3                                | 4,0                               | 20,0                     | 30,0                     | 8,0  |                       |
| Личинки моллюсков<br>и полихет        | 1767                                    | 34,5                                 | 1,5                               | 4,0                      | 7,0                      | 8,5  |                       |



|   |       |         |      |      |       |       |
|---|-------|---------|------|------|-------|-------|
| <i>Pseudocalanus</i> , IV-VI              | 35878 | 2765,0  | 13,6 | 99,2 | 121,9 | 198,7 |
| <i>Calanus</i>                            |       |         |      |      |       |       |
| Потребители смешанной пищи                |       |         |      |      |       |       |
| <i>Acartia</i> , <i>Oithona</i> , IV и V, | 18533 | 122,0   | 3,0  | 34,7 | 48,1  | 69,0  |
| ♂ <i>Acartia</i>                          |       |         |      |      |       |       |
| Хищники I порядка                         |       |         |      |      |       |       |
| ♂ <i>Oithona similis</i> ,                | 33768 | 187,8   | 8,5  | 70,0 | 87,0  | 95,0  |
| ♀ <i>Oithona minuta</i>                   |       |         |      |      |       |       |
| Хищники II порядка                        |       |         |      |      |       |       |
| <i>Sagitta</i>                            | 402   | 837,3   | 9,0  | 12,3 | 64,5  | 20,0  |
| Хищники III порядка                       |       |         |      |      |       |       |
| <i>Pleurobrachia</i> , <i>Medusae</i>     | 1122  | 18775,0 | 2,0  | 24,3 | 80,2  | 3,5   |

\*/ Дыхание взрослых принято равным 15%  
величины фотосинтеза.

\*\*/ Питающиеся и непитающиеся науплиусы.

Остальные жизненные формы растительноядного уровня батипланктона характеризуются некоторым своеобразием. Науплиусы III-VI и копеподиты I-III стадий батипланктонного сообщества отличаются от соответствующих жизненных форм эপিпланктонного сообщества по видовому составу. Здесь присутствует, кроме эпипланктонных видов, молодь *Oithona similis*, *Pseudocalanus elongatus* *Calanus helgolandicus*. Численность организмов в этих группировках в основном ниже, чем в эпипланктонном сообществе, масса примерно такая же, причем с глубиной их численность и биомасса падают. Суточный рацион батипланктонных видов науплиусов и копеподитов значительно ниже /18-20 и 60-70% веса тела/, чем планктонных. Организмы обеих групп - потребители разных водорослей до 60-70μ.

IV-VI копеподитные стадии *Pseudocalanus* и *Calanus* характеризуются малой численностью, но самой высокой биомассой, интенсивными суточными вертикальными миграциями, большими энергетическими затратами и высокими суточными рационами /100-140% веса тела/. Старшие возрастные стадии *Pseudocalanus* и *Calanus* - потребители разнообразного /мелкого, среднего и крупного/ фитопланктона. В их питании наблюдается четкий суточный ритм.

В целом, у мигрирующих растительноядных батипланктонных видов наблюдается постепенное повышение рационов по мере роста организмов, а у немигрирующих эпипланктонных - понижение /Петипа, 1966 а, б/.

Третий трофический уровень включает потребителей смешанной пищи и состоит из одной жизненной формы.

В эту группу входят копеподиты IV-V стадий *Acartia clausi*, *Centropages ponticus*, *Pontellidae*, *Oithona minuta*, *O. similis*. самки и самцы *Acartia* *Centropages*. Эти организмы потребляют мелких и средних водорослей, *Nauplii*, *Copepoda* и мелких копеподитов.

В эпипланктонном сообществе в рассматриваемой группе *O. similis* почти отсутствует, в батипланктонном - это основной представитель группы. Большую роль в батипланктоне играет также *Acartia clausi*, остальные эпипланктонные виды уменьшаются по численности и биомассе в 10-15 раз. Суточные рационы потребителей смешанной пищи в эпи- и батипланктоне составляют соответственно 40 - 144 и 20 - 70% веса тела.

В трофическом уровне хищников I порядка выделена одна жизненная форма, состоящая из хищных *Copepoda*. В эпипланктонном сообществе эта группа состоит из половозрелых форм *O. minuta* Pontellidae. Все представители - активные хищники, питающиеся мелкими /до 1,5 мм/ *Copepoda* и *Cladocera*. Суточный рацион Pontellidae 40 - 80%. *O. minuta* 158% веса тела.

В батипланктонном сообществе группа хищных *Copepoda* состоит из *O. similis*. Суточный рацион *O. similis* при низкой температуре понижается до 79%.

Трофический уровень хищников II порядка также состоит из одной жизненной формы в каждом из сообществ.

В эпипланктонном сообществе в эту группу входит мелкая *Sagitta setosa*. Ее суточный рацион равен примерно 85% веса тела. *Sagitta* потребляет копепод старших возрастных стадий размером 0,8 - 1,5 мм. *Oikopleura* и собственную молодь.

В батипланктонном сообществе группа хищников II порядка состоит в основном из крупной *Sagitta* sp. Ее суточный рацион, в котором *Copepoda* играют наибольшую роль, составляет 65% веса тела.

Трофический уровень хищников III порядка в исследованном районе состоит главным образом из *Pleurobrachia pileus* изредка встречались, относящиеся к этой же группе, медузы всех видов. В эпипланктонном сообществе встречен только мелкий *P. pileus* - потребитель животных различных размеров, главным образом *Copepoda*, *Sagitta*. Его суточный рацион - 330% веса тела.

В батипланктонном сообществе резко возрастает роль крупных экземпляров *P. pileus*, их рацион уменьшается до 80% сырого веса тела. Состав пищи, по-видимому, меняется незначительно.

Таков состав трофических уровней в эпи- и батипланктонном сообществах Черного моря.

Важную роль в пищевых взаимоотношениях в море играет детрит, относящийся к элементам мертвой среды и поэтому не входящий ни в один из трофических уровней живых организмов. Наряду с другими элементами среды, такими, как биогенные соли и растворенное органическое вещество, детрит выделен в само-

стоятельную группу. Ниже приводятся данные по распределению и скорости образования детрита в море эпи- и батипланктонными сообществами.

Распределение отмершего фитопланктона, или растительного детрита, противоположно распределению живого фитопланктона. В эпипланктонной экосистеме и в верхнем слое батипланктонной экосистемы на глубине до 25 м отмерших водорослей /кроме *N. miliaris* /почти не обнаружено, обычно мертвые клетки составляют здесь 1-2, иногда до 8% живых.

В более глубоких слоях батипланктонной системы число мертвых средних и крупных *Dinoflagellata* и *Diatomea* постепенно увеличивается от 8-20 до 80% численности живых организмов.

Отмершие *Noctiluca* распределяются иначе. В эпипланктонной экосистеме их в 2,4 раза меньше, чем живых. В батипланктонной экосистеме с глубиной абсолютное количество мертвых клеток постепенно уменьшается, а процент мертвых от живых увеличивается от 12% в слое 12-25 м до 60% в слое 75-100 м.

Мертвые водоросли сохраняются в море неразрушенными в течение одних суток, поэтому наличное число мертвых организмов равно количеству отмерших за сутки. Скорость отмирания фитопланктона по экологическим группам представлена в табл. 3,4.

Наибольшее суточное отмирание обнаружено в группе крупного фитопланктона, в частности у *N. miliaris*. С глубиной количество мертвых клеток всего фитопланктона в исследованный период резко уменьшается.

Распределение и темп образования в море детрита животного происхождения характеризуется следующими особенностями.

Как и у водорослей, абсолютная масса мертвого зоопланктона понижается при увеличении глубины, а процент мертвых организмов от живых возрастает. В эпипланктонной системе количество мертвых животных составляет 1,5% количества живых, в батипланктонной - оно увеличивается от 2,5 в слое 12 - 25 м до 10% в слое 100-150 м. Общее количество мертвых животных в батипланктонной системе составляет 2,5% количества живых организмов.

Максимальное число мертвых организмов среди гетеротрофов обеих экосистем наблюдается у хищников II порядка /Chaetognatha /, минимальное - у хищников III порядка /Pleurobrachia

Темп образования детрита эпипланктонным сообществом  
черного моря /в мг/м<sup>2</sup> за сутки/

| Жизненные формы               | Биомасса                  |                               | Отмира-<br>ние | Дефекация | Длина | Суммарная<br>прибыль<br>детрита<br>Д/<br>В | Д<br>В, % |
|-------------------------------|---------------------------|-------------------------------|----------------|-----------|-------|--|-----------|
|                               | живых орга-<br>низмов /В/ | мертвых<br>организмов<br>/В / |                |           |       |  |           |
| Продуценты и сапрофаги        | 29249,6                   | 12593,8                       | 12593,8        | 183,4     | -     | 12777,2                                    | 4,4       |
| Мелкие формы                  | 190,8                     | 4,1                           | 4,1            | -         | -     | 4,1  | 2,1       |
| Средние "                     | 243,6                     | 5,2                           | 5,2            | -         | -     | 5,2  | 2,1       |
| Крупные "                     | 28815,2                   | 12584,5                       | 12584,5        | -         | -     | 12584,5                                    | 43,7      |
| /в том числе Nostilusa /      | 28658,0                   | -                             | 12581,0        | 183,4     | -     | 183,4                                      | 0,6       |
| Растительные                  | 792,0                     | 11,6                          | 3,9            | 30,2      | 8,2   | 92,3                                       | 11,7      |
| Науплиусы, III-VI             | 33,1                      | 0,48                          | 0,2            | 6,5       | 1,0   | 7,7  | 23,3      |
| Копеподиты, I-III             | 184,7                     | 1,66                          | 0,5            | 47,5      | 3,1   | 51,1                                       | 27,7      |
| Рарасалапус , IV-VI           | 320,7                     | 3,85                          | 1,3            | 17,6      | 4,0   | 22,9                                       | 7,1       |
| Oikopleura                    | 215,6                     | 5,61                          | 1,9            | 8,2       | -     | 10,1                                       | 4,7       |
| Pseudoscalanus , IV-VI        |                           |                               |                |           |       |  |           |
| Calanus                       | 35,5                      | -                             | -              | 0,3       | 0,1   | 0,4  | 1,1       |
| Личинки моллюсков,<br>полихет | 2,4                       | -                             | -              | 0,05      | -     | 0,05                                       | 2,1       |
| Потребители смешанной пищи    | 193,5                     | 3,48                          | 1,9            | 15,1      | 2,4   | 19,4                                       | 10,0      |
| Хищники I порядка             | 175,2                     | 3,85                          | 1,3            | 17,9      | -     | 19,2                                       | 10,9      |
| " II                          | 297,3                     | 8,32                          | 2,8            | 24,9      | -     | 27,7                                       | 9,3       |
| " III                         | 263,2                     | -                             | 0              | 29,7      | -     | 29,7                                       | 11,3      |
| В с е г о                     | 30970,8                   | 12621,05                      | 12603,0        | 351,2     | 10,6  | 12965,5                                    | 41,9      |

А.Н. СССР  
Ин-т биологии внутренних вод  
БИБЛИОТЕКА

Темп образования детрита батипланктонным сообществом Черного моря / в мг/м<sup>2</sup> за сутки/

| Жизненные формы            | Биомасса             |                            | Отмирание | Дефекация | Линька | Суммарная прирбыль детрита /Д/ | Д<br>В<br>—<br>% |
|----------------------------|----------------------|----------------------------|-----------|-----------|--------|--------------------------------|------------------|
|                            | живых организмов /В/ | ор-мерт-вых организмов /В/ |           |           |        |                                |                  |
| Продуценты и сапрофаги     | 83511,0              | 12821,0                    | 12821,0   | 756,8     | -      | 13577,8                        | 16,3             |
| Мелкие формы               | 218,5                | 38,0                       | 38,0      | -         | -      | 38,0                           | 17,4             |
| Средние "                  | 212,7                | 32,0                       | 32,0      | -         | -      | 32,0                           | 15,0             |
| Крупные "                  | 83079,7              | 12751,0                    | 12751,0   | -         | -      | 12751,0                        | 15,3             |
| /в том числе               |                      |                            |           |           |        |                                |                  |
| Nostilusa/                 | 81379,0              |                            | 12451,0   | 756,8     | -      | 756,8                          | 0,9              |
| Растительные               | 3802,3               | 199,17                     | 66,2      | 502,1     | 25,1   | 593,4                          | 15,6             |
| Науплиусы, III-UI          | 167,8                | 0,67                       | 0,2       | 9,8       | 8,3    | 18,3                           | 10,9             |
| Копеподиты, I-III          | 385,0                | 7,32                       | 2,4       | 73,8      | 6,7    | 82,9                           | 21,5             |
| Rapacalanus, IU-UI         | 136,7                | 1,78                       | 0,6       | 2,9       | 1,7    | 5,2                            | 3,8              |
| Oikopleura                 | 313,3                | 12,20                      | 4,0       | 5,0       | -      | 9,0                            | 28,7             |
| Pseudocalanus IU-UI        | 2765,0               | 177,20                     | 59,0      | 410,0     | 8,4    | 477,4                          | 17,5             |
| Сalanus-                   |                      |                            |           |           |        |                                |                  |
| Личинки моллюсков, полихет | 34,5                 | -                          | -         | 0,6       | -      | 0,6                            | 1,7              |
| Потребители смешанной пищи | 122,0                | 4,76                       | 1,6       | 18,2      | 1,5    | 21,3                           | 17,5             |
| Хищники I порядка          | 187,8                | 7,51                       | 2,5       | 17,4      | -      | 19,9                           | 1,7              |
| " II "                     | 837,3                | 242,82                     | 81,0      | 112,9     | -      | 193,9                          | 23,2             |
| " III "                    | 18775,0              | 142,30                     | 47,4      | 441,2     | -      | 488,6                          | 2,6              |
| В с е г о                  | 107235,4             | 13417,56                   | 13019,7   | 1848,6    | 26,6   | 14894,9                        | 13,9             |

1 18 1



Величина суточного отмирания животных втрое ниже биомассы мертвых организмов.

Фекальные комки гетеротрофов и личинные шкурки ракообразных распределяются в толще воды примерно аналогично живым организмам. В эпипланктонной системе вес наличной массы фекалий составляет 1,2, а вес личинных шкурок<sup>\*</sup>/— 0,03% биомассы живых организмов. В батипланктонной системе фекалии и личинные шкурки составляют соответственно 1,7 и 0,02%. Суточная продукция фекалий и личинных шкурок организмов эпипланктонного сообщества равна 351, 2 и 10,6 мг/м<sup>2</sup>, батипланктонного — соответственно 1848,6 и 26,6 мг/м<sup>2</sup>.

В целом, в эпипланктонном сообществе суточная интенсивность образования детрита /42%/ в 3 раза выше, чем в батипланктонном /14%/. Основная масса детрита в обеих экосистемах образуется за счет отмершей *Nostilusa* и фекальных масс. Теперь перейдем к описанию путей переноса вещества и энергии в сообществах планктонных организмов.

Для определения направления потока вещества и энергии в исследованных экосистемах были использованы данные по составу пищи в суточных рационах животных из различных экологических группировок. В этом случае использовались величины суточных рационов, определенные по содержимому кишечника. Количество потребленной пищи положено в основу построения пищевых цепей или путей переноса вещества и энергии в эпи- и батипланктонном сообществах Черного моря. Основной поток вещества и энергии в эпипланктонной системе /рис. I/ проходит через мелкие /рис. I, а/ и средние /рис. I, б/ формы всех трофических уровней.

Водоросли размером до 50μ и животные размером до 1,5 мм имеют малую биомассу, однако их темпы продуцирования вещества и энергетического обмена высоки. В эпипланктонной системе именно эти организмы составляют основную массу планктона и используются в качестве пищи. В частности, основными жизненными формами, которые переносят вещество и энергию в эпипланктоне, являются мелкие и средние *Peridinea*, *Diatomea* науплиусы и младшие копеподитные стадии мелких эпипланктонных ко-

<sup>\*</sup> /Вес личиночных шкурок у *Artemia*, по данным Н.Н.Хмелевой, составляет 5% веса линяющих рачков.

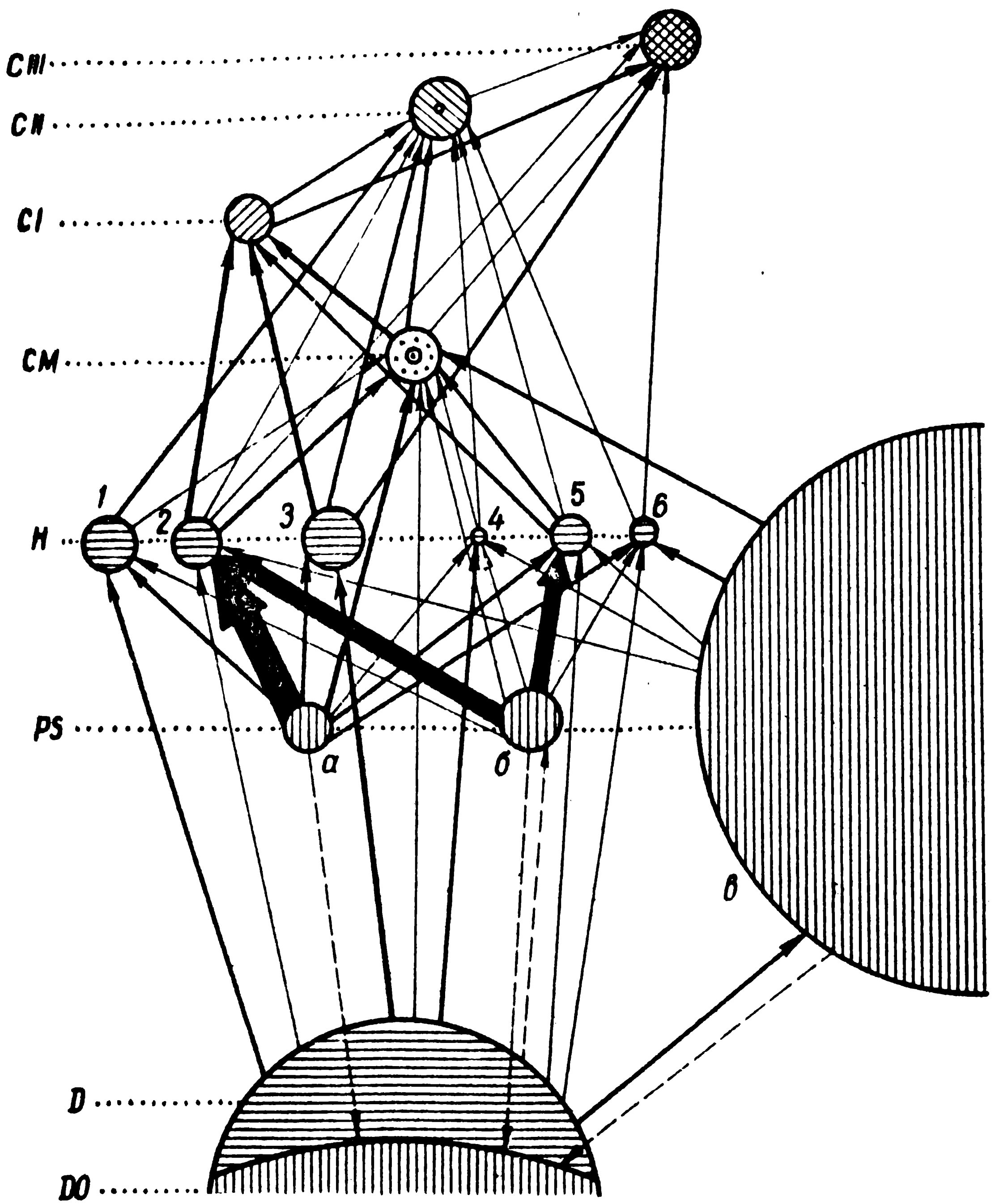




Рис. I. Пищевые сети в эпиланктонном сообществе:

$C_{III}$  - хищники III порядка;  $C_{II}$  - хищники II порядка;  $C_I$  - хищники I порядка;  $CM$  - потребители смешанной пищи;  $H$  - растительноядные;  $PS$  - продуценты и сапрофаги фитопланктона;  $D$  - детрит;  $DO$  - растворенное органическое вещество:

а - мелкие формы; б - средние формы; в - крупные формы.

Уровень растительноядных: 1 - *Oikopleura*, 2 - копеподиты, I-III, 3 - копеподиты *Paracalanus*, IV-VI, 4 - личинки моллюсков и полихет, 5 - науплиусы, 6 - копеподиты *Pseudocalanus* и *Calanus*, IV-VI.

Площадь кругов пропорциональна среднесуточной биомассе жизненных форм. Толщина сплошных стрелок пропорциональна суточной удельной скорости потребления той или иной пищи. Пунктирными стрелками обозначены процессы выделения растворенного органического вещества и потребления детрита, для которых не получены количественные данные.

пепод, тонкий фильтратор *Paracalanus*, потребители смешанной пищи /IV-VI копеподитные стадии *Acartia clausi*, *O. minuta*) и мелкие хищники I, II и III порядков /самки и самцы *O. minuta*, *Sagitta setosa*, *Pleurobrachia pileus*/. Крупные мигрирующие организмы, появляющиеся здесь на очень короткое время, в переносе вещества и энергии играют незначительную роль.

Эпипланктонные формы, главным образом тонкие фильтраторы *Oikopleura*, *Paracalanus*, в значительной степени потребляют детрит. Суточная скорость потребления в эпипланктонной экосистеме составляет 20% биомассы живых организмов.

Основной поток вещества и энергии в батипланктонной экосистеме, в противоположность эпипланктонной, проходит через крупные жизненные формы трофических уровней /рис.1, в/. Из уровня продуцентов и сапрофагов /фитопланктон/ в переносе вещества и энергии кроме мелких *Paridinea* и *Diatomea* важное место занимают крупные *Diatomea* и особенно *Noctiluca*. Из уровня растительноядных наиболее мощные потоки вещества и энергии проходят через мигрирующих старших копеподитов крупных копепод /*Pseudocalanus*, *Calanus* / из уровней хищников I, II, III порядков - через самок и самцов *O. similis* и крупных экземпляров *Sagitta* и *Pleurobrachia* /рис.2/.

Детрит батипланктонными организмами используется в большей степени, чем эпипланктонными. Суточная скорость его потребления в батипланктонной экосистеме равна 45% биомассы живых организмов.

Прежде чем давать количественную оценку потоку энергии в сообществах, рассмотрим характер превращений вещества и энергии поступающих в каждый трофический уровень.

На основании проведенных экспериментальных работ полученные данные по потреблению пищи, приросту, размножению и дыханию всех основных жизненных форм трофических уровней /табл.1,2. Суммируя количественные показатели каждого из процессов по всем жизненным формам, составляющим тот или иной трофический уровень, получаем величины, характеризующие отмеченные процессы, для каждого уровня в целом /рис.3,4; табл.5,6/.

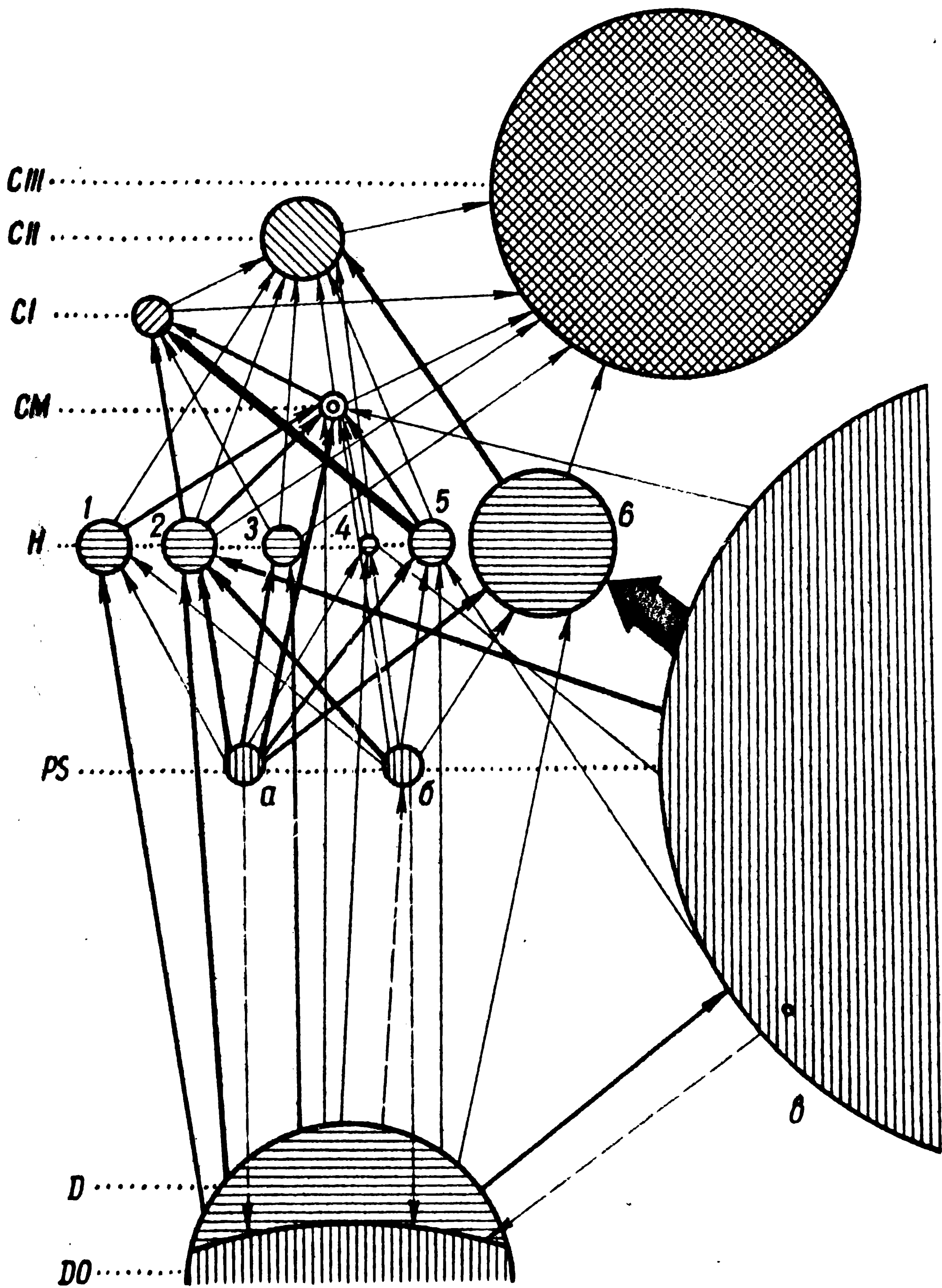


Рис.2. Пищевые сети в батипланктонном сообществе. Обозначения те же, что на рис.1.

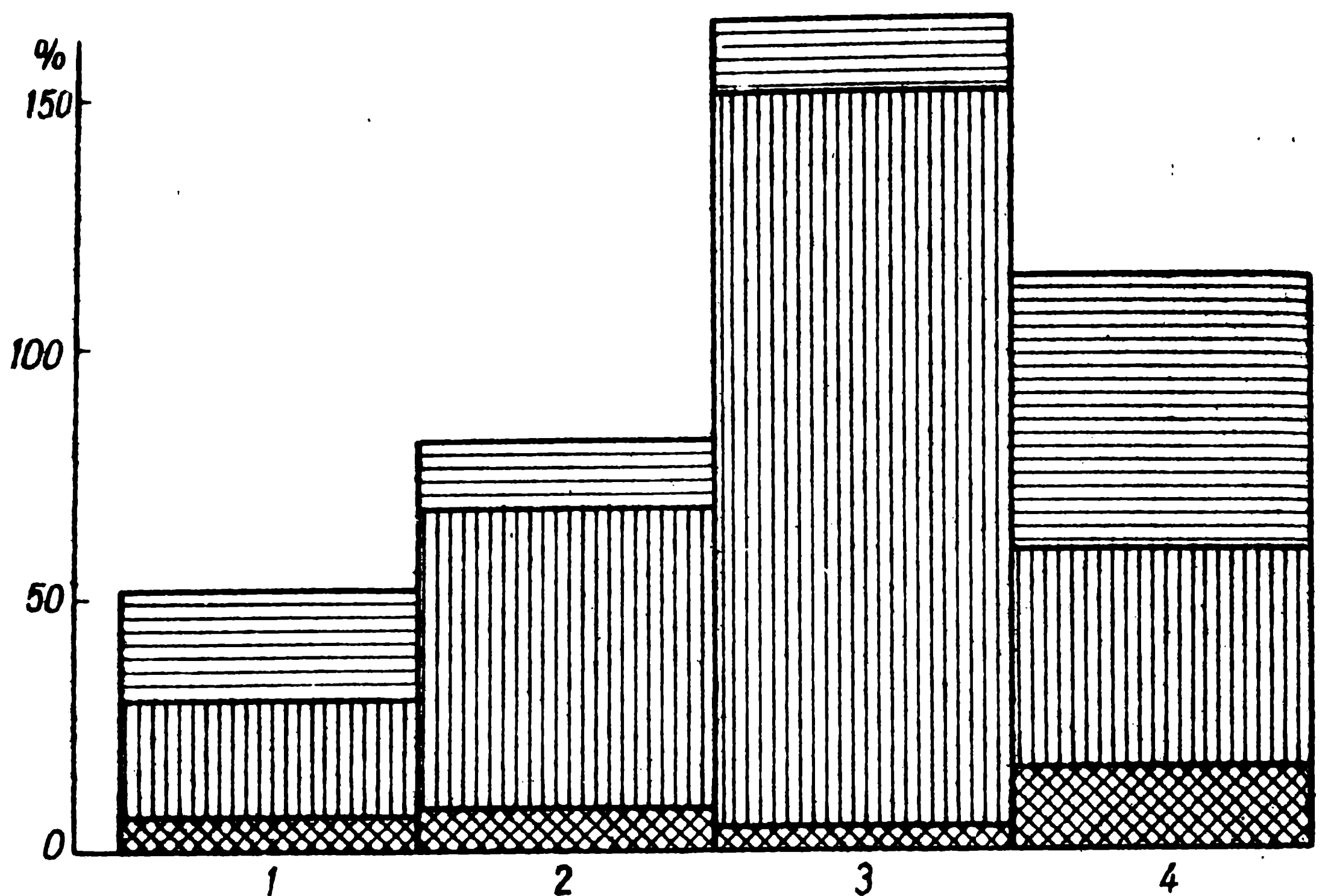


Рис.3. Удельные скорости потребления, накопления и расхода энергии трофическими уровнями эпипланктонного сообщества:

1 - растительноядные, 2 - потребители смешанной пищи, 3 - хищники I порядка, 4 - хищники II-III порядков.

$\frac{R}{B}$        $\frac{I}{B}$        $\frac{P}{B}$

В эпипланктонном сообществе наблюдается четкая тенденция возрастания средних величин суточной интенсивности двух процессов - энергетического обмена и потребления пищи, начиная от низших трофических уровней сообщества к высшим уровням хищников I, II, III порядков. В батипланктонном сообществе эта тенденция выражена слабо, вследствие очень высокой интенсивности отмеченных процессов в уровне растительноядных.

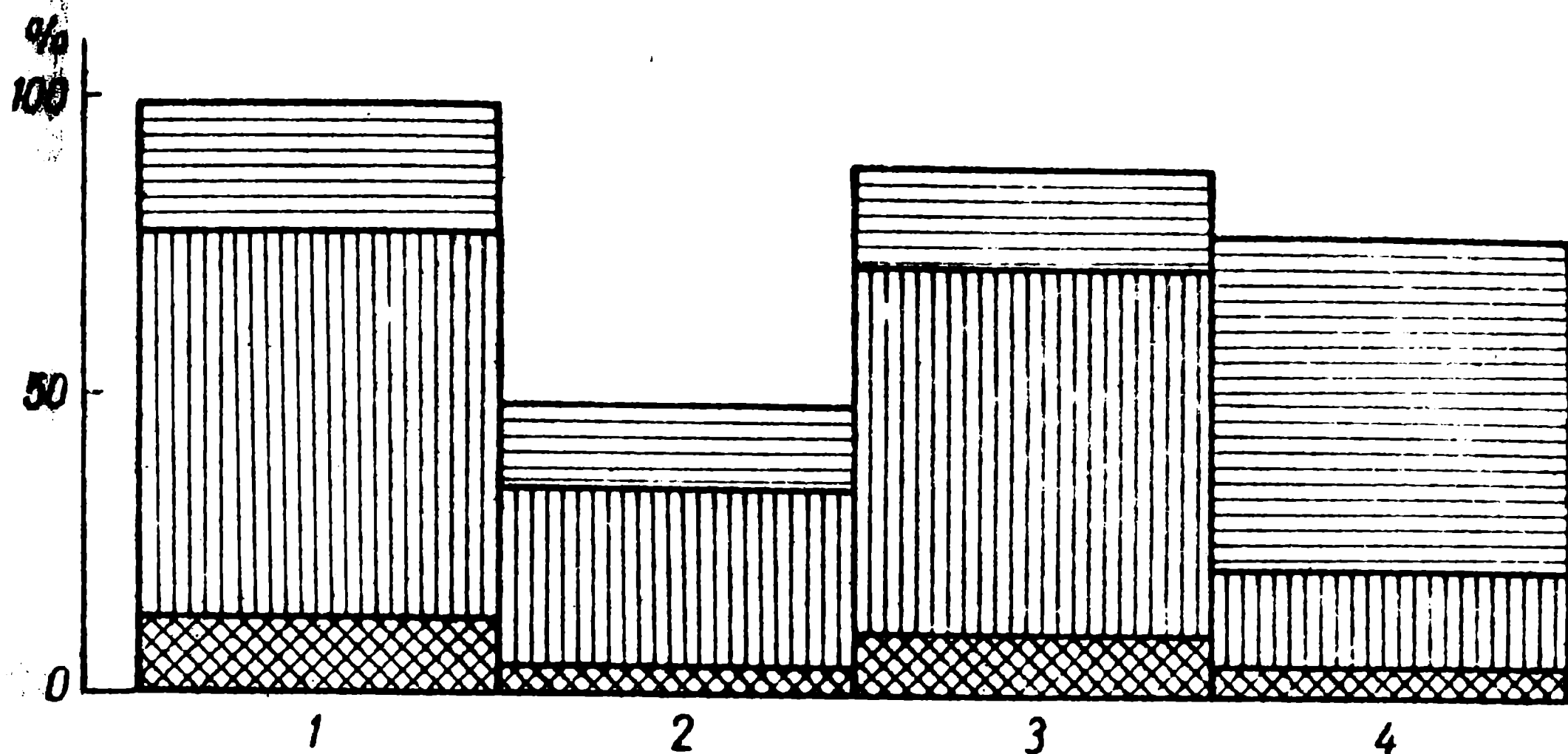


Рис.4. Удельные скорости потребления, накопления и расхода энергии трофическими уровнями батипланктонного сообщества. Обозначения те же, что на рис.3.

Суточная удельная скорость прироста и размножения, напротив, в обоих сообществах падает по мере продвижения от первого трофического уровня сообществ к высшим уровням хищников. Сравнение интенсивностей указанных процессов, рассчитанных не по калорийности, а по сырому веществу, затруднено, так как организмы различных трофических уровней резко отличаются между собой по содержанию воды в теле. Калорийность сухого вещества у них также различна /табл.7/. Особенно различаются данные по интенсивности всех трех процессов, рассчитанные по калорийности и сырому веществу, у хищников II-III порядков - *Sagitta* и *Pleurobrachia*. Эти животные в своем теле содержат много воды и поэтому имеют большой вес и низкую калорийность. Однако они потребляют небольшое количество высококалорийной пищи /главным образом ракообразных/, достаточное для покрытия всех их потребностей /см. табл.1,2/. Для уровня хищников II-III порядка /особенно для *Pleurobrachia*/ характерно также понижение интенсивности потерь энергии при дыхании, что вполне объяснимо, так как эти животные не только состоят из большого количества не участвующего в обменных процессах вещества, но также менее подвижны, чем другие планктон-

Т а б л и ц а 5

Интенсивность потребления, накопления и расхода энергии (кал/м<sup>2</sup>)  
трофическими уровнями эвипланктонного сообщества при температуре

| Трофические уровни                       | Среднесу-<br>точная на-<br>личная<br>биомасса<br>/В/ | Суточный<br>прирост,<br>размноже-<br>ние /Р/ | Суточные<br>траты на<br>обмен /Г/ | Суточный<br>рацион<br>/R/ | $\frac{P}{B}, \%$ | $\frac{T}{B}, \%$ | $\frac{R}{B}, \%$ |
|--|--|--|-----------------------------------|---------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| Продуценты и сапрофаги<br>/фитопланктон/ | 2709   | 2072   | 165                               | -                         | 76                | 6                 | -                 |
| Растительные                             | 871  | 62   | 260                               | 448                       | 7                 | 30                | 51                |
| Потребители смешанной<br>пищи            | 213  | 15   | 146                               | 176                       | 7                 | 68                | 83                |
| Хищники I порядка                        | 192  | 9  | 288                               | 317                       | 5                 | 150               | 165               |
| Хищники II-III порядков*                 | 113  | 18   | 66                                | 127                       | 16                | 58                | 112               |

- 26 -

\*/ уровни объединены, т.к. практически все животные обоих уровней в исследованный период потребляли одну и ту же пищу.

Т а б л и ц а 6

Интенсивность потребления, накопления и расхода энергии (кал/м<sup>2</sup>)  
трофическими уровнями батипланктонного сообщества при температуре 7-12°C

| Трофические уровни                            | Среднесу-<br>точная<br>наличная<br>биомасса<br>/В/ | Суточный<br>прирост,<br>размноже-<br>ние<br>/Р/ | Суточные<br>траты на<br>ромен/Т/ | Суточный<br>рацион<br>/R/ | $\frac{P}{B}, \%$ | $\frac{T}{B}, \%$ | $\frac{R}{B}, \%$ |
|---|--|---|----------------------------------|---------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| Продуценты и сап-<br>рофаги /фитопланктон/    | 7944   | 4984  | 241                              | -                         | 63                | 3                 | -                 |
| Растительные<br>Потребители смешанной<br>пищи | 4182<br>134  | 514<br>4  | 3228<br>46                       | 4096<br>64                | 12<br>3           | 77<br>34          | 98<br>48          |
| Хищники I порядка                             | 206  | 18  | 145                              | 181                       | 9                 | 70                | 88                |
| Хищники II - III по-<br>рядков                | 1183   | 43  | 253                              | 907                       | 4                 | 21                | 77                |

Сухое вещество и калорийность  
основных представителей или групп планктона

| Группы планктона | Содержание<br>сухого ве-<br>щества, % | Калорийность<br>1 мг сухого<br>вещества<br>г. кал |
|------------------|---------------------------------------|---|
| Peridinea        | 14,5                                  | 3,5   |
| Diatomea         | 12,2                                  | 2,5   |
| Noctiluca        | 2,0                                   | 4,4   |
| Copepoda         | 20,0                                  | 5,5   |
| Oikopleura       | 10,0                                  | 4,0   |
| Sagitta          | 8,6                                   | 3,9   |
| Pleurobrachia    | 2,4                                   | 2,0   |
| Д е т р и т      | 40,0                                  | 4,2   |

ные гетеротрофы. В связи с этим самая низкая интенсивность потерь при дыхании обнаружена у хищников II-III порядков в батипланктонном сообществе, так как среди организмов этого уровня преобладали *Pleurobrachia* /рис.2/.

Наблюдающаяся тенденция увеличения интенсивности процессов поступления и расхода вещества и энергии от низших гетеротрофных уровней к высшим, по-видимому, обусловлена возрастанием в этом направлении роли хищничества и активного лова пищевых организмов. Очень высокой интенсивностью потребления пищи и энергии-



ческих потерь обладают наиболее мелкие и активные хищники I порядка из обоих сообществ - самки и самцы *O. minuta* и *O. similis*.

Сопоставление процессов накопления вещества с заключенной в нем энергией /прирост и размножение/ и энергетических расходов показало, что для всех гетеротрофных уровней потери энергии, связанные с дыханием, в 4-10 раз превышают накопление энергии в теле животных.

Выше уже отмечалось, что продукция уровня определяется как сумма организмов, съеденных из данного уровня, отмерших, организмов, перешедших в последующий уровень, и разницы биомасс в начале и конце суток. Если ввести буквенные обозначения, то продукция уровня  $P^I$  равна:

$$P' = G + M + L / B_1 - B_0, \text{ где}$$

$G$  - количество организмов, съеденных за сутки из уровня /вскармливание/;

$M$  - количество отмерших за сутки организмов /отмирание/;

$L$  - количество организмов, перешедших в течение суток в следующий уровень;

$B_1 - B_0$  - разница наличной биомассы живых организмов в начале и конце суток.

Имеющиеся данные по питанию, отмиранию и наличному количеству в море в разные часы суток всех основных жизненных форм из фито- и зоопланктона позволили получить числовые значения каждого члена приведенного равенства и рассчитать продукцию каждого уровня /табл. 8-11/.

Для трех трофических уровней /продуцентов, хищников I и хищников II-III порядков/  $L = 0$ , т.е. в этих уровнях нет организмов, которые, будучи живыми, могли бы перейти в более высокий трофический уровень.

Иначе обстоит дело с уровнем растительноядных и потребителей смешанной пищи. Уровень потребителей смешанной пищи состоит из IV-VI козподитных стадий *Acartia* и *Oithona*. Их суточный прирост массы тела невелик и в значительной степени данный уровень пополняется за счет уровня растительноядных. Вследствие этого продукция уровня растительноядных образуется не только из прироста наличной биомассы, съеденных и отмерших организмов, но также за счет организмов, ушедших в уровень потребителей смешанной пищи. В свою очередь продукция уровня потребителей

Т а б л и ц а 8

Продукция трофических уровней  
в эпипланктонном сообществе Черного моря  
( в  $\text{мг}/\text{м}^2$  за сутки )

| Трофические уровни              | Выеда-<br>ние<br>/G/ | Отми-<br>рание<br>/M/ | Разница<br>между<br>конеч-<br>ной и на-<br>чальной<br>биомас-<br>сой<br>/B <sub>I</sub> -B <sub>0</sub> / | Пере-<br>ход в<br>сле-<br>дующий<br>уро-<br>вень<br>/L/ | Продук-<br>ция<br>/P'/ |
|---------------------------------|----------------------|-----------------------|---|---|------------------------|
| Продуценты, сапро-<br>фаги      | 478,5                | 12593,8               | 5397,2  | -   | 18469,5                |
| Растительноядные                | 361,2                | 4,0                   | -6,3  | 156,0   | 515,0                  |
| Потребители смешан-<br>ной пищи | 67,0                 | 1,2                   | 20,0  | 82,2  | 170,4                  |
| Хищники I порядка               | 53,5                 | 1,3                   | 27,4  | -   | 82,2                   |
| Хищники II-III поряд-<br>ков    | 33,0                 | 2,8                   | -1,1  | -   | 34,7                   |

Т а б л и ц а 9

Продукция трофических уровней в эпипланктонном  
сообществе Черного моря ( в  $\text{кал}/\text{м}^2$  за сутки )

| Трофические уров-<br>ни         | Выеда-<br>ние<br>/G/ | Отми-<br>рание<br>/M/ | Разница<br>между<br>конечной<br>и началь-<br>ной био-<br>массой<br>/B <sub>I</sub> -B <sub>0</sub> / | Переход<br>в следую-<br>щий уро-<br>вень<br>/L/ | Продук-<br>ция<br>/P'/ |
|---------------------------------|----------------------|-----------------------|--|---|------------------------|
| Продуценты, сапро-<br>фаги      | 213,5                | 1112,4                | 474,9  | -   | 1800,8                 |
| Растительноядные                | 316,6                | 3,0                   | 33,8   | 171,6   | 525,0                  |
| Потребители сме-<br>шанной пищи | 73,7                 | 1,3                   | 22,0   | 90,4  | 187,4                  |
| Хищники I порядка               | 58,9                 | 1,4                   | 30,1   | -   | 90,4                   |
| Хищники II-III поряд-<br>ков    | 11,1                 | 9,4                   | 12,9   | -   | 33,4                   |

Т а б л и ц а 10

Продукция трофических уровней в батипланктонном сообществе Черного моря /в мг/м<sup>2</sup> за сутки/

| трофические уровни             | Выеда-<br>ние<br>/G/ | Отми-<br>ра-<br>ние<br>/M/ | Разница<br>между ко-<br>нечной и<br>началь-<br>ной био-<br>массой<br>/B <sub>1</sub> -B <sub>0</sub> / | Переход<br>в сле-<br>дующий<br>уровень<br>/L/ | Продук-<br>ция<br>/P'/ |
|--------------------------------|----------------------|----------------------------|--|---|------------------------|
| продуценты, сапрофа-<br>ги     | 37415,6              | 12821,0                    | 22273,0  | -   | 72509,6                |
| растительные                   | 967,4                | 66,2                       | -59,7  | 90,0  | 1063,9                 |
| отребители смешан-<br>ной пищи | 21,3                 | 1,6                        | 11,4   | 60,0  | 94,3                   |
| рыбоядные I порядка            | 47,2                 | 2,5                        | 10,4   | -   | 60,1                   |
| рыбоядные II-III порядков      | 0                    | 128,4                      | 1289,1   | -   | 1417,5                 |

Т а б л и ц а 11

Продукция трофических уровней в батипланктонном сообществе Черного моря /в кал/м<sup>2</sup> за сутки/

| Трофические<br>уровни            | Выеда-<br>ние<br>/G/ | Отмира-<br>ние<br>/M/ | Разница<br>между<br>конечной<br>и началь-<br>ной био-<br>массой<br>/B <sub>1</sub> -B <sub>0</sub> / | Количество<br>перешедших<br>в следующий<br>уровень (L) | Продук-<br>ция<br>/P'/ |
|----------------------------------|----------------------|-----------------------|--|--|------------------------|
| продуценты, сапро-<br>фаги       | 3581,6               | 1198,5                | 1960,0   | -  | 6740,1                 |
| растительные                     | 1033,0               | 70,0                  | -63,6  | 99,7   | 1139,1                 |
| отребители сме-<br>шанной пищи   | 23,4                 | 1,8                   | 12,5   | 66,1   | 103,8                  |
| рыбоядные I порядка              | 51,9                 | 2,8                   | 11,4   | -  | 66,1                   |
| рыбоядные II - III по-<br>рядков | 0                    | 29,5                  | 46,3   | -  | 75,8                   |

Этот уровень состоит из прибыли биомассы, а также организмов съеденных, умерших и перешедших в уровень хищников I порядка. В уровень хищников I порядка переходят копепоиды Oithona и другие, достигнувшие половозрелости. Самки и самцы Oithona, образующие уровень хищников I порядка, хотя и продуцируют яйца, но совсем не растут. В результате пополнение уровня хищников I порядка происходит исключительно за счет предыдущего уровня потребителей смешанной пищи.

Яйца всех организмов, независимо от принадлежности потребителей к тому или иному трофическому уровню, являются главным источником пополнения растительноядных, наряду с приростом.

Сопоставление продукции всех трофических уровней, полученной по способу изъятия организмов, показало, что в обоих исследованных сообществах эта продукция по мере продвижения от уровня продуцентов к гетеротрофным уровням хищников уменьшается в 2-10 раз /табл.8-11/.

В этом же направлении изменяется и суточная удельная скорость такого продуцирования -  $\frac{P}{B}$  /табл. 12,13/. Исключение составляет только уровень потребителей смешанной пищи, в котором величина  $\frac{P}{B}$  имеет максимальное значение.

Охарактеризуем поток энергии в обоих сообществах с количественной стороны. Поток энергии, проходящим через тот или иной трофический уровень, мы называем количеством полученной уровнем в единицу времени энергии, выраженной в калориях, использованной на увеличение массы органического вещества уровня и израсходованной при дыхании. В случае, если в данный уровень перехода организмов из предыдущего уровня не наблюдалось, вся полученная уровнем энергия представляет ассимилированную энергию из потребленной пищи.

Для оценки величины потока энергии через трофические уровни сообществ необходимо иметь данные по общему поступлению энергии в каждый уровень и, в частности, по определению ассимилированной части пищи. Величины потока энергии для каждого уровня исследованных сообществ могут быть получены из табл.9 и 11 суммированием суточной продукции уровня и энергетических трат при дыхании. Из табл.14 можно видеть, что в обоих сообществах абсолютная величина потока энергии уменьшается примерно в 20 раз при переходе от первого трофического уровня к уровню хищников II-III порядков.

Т а б л и ц а 12

Интенсивность продуцирования и накопления вещества и энергии трофическими уровнями эпиланктонного сообщества /%/

| Трофические уровни         | $\frac{P'}{B}$ | $\frac{P' - G - L}{B}$ | $\frac{dB}{B}$ |
|----------------------------|----------------|------------------------|----------------|
| Продуценты и сапрофаги     | 63,0*          | 61,5                   | 20,3           |
|                            | 66,0           | 58,7                   | 17,5           |
| Растительоядные            | 64,0           | -0,3**                 | -0,8           |
|                            | 60,0           | 4,2                    | 3,9            |
| Потребители смешанной пищи | 88,0           | 10,9                   | 10,3           |
|                            | 88,0           | 10,9                   | 10,3           |
| Хищники I порядка          | 46,9           | 16,4                   | 15,6           |
|                            | 46,9           | 16,4                   | 15,6           |
| Хищники II-III порядков    | 6,2            | 0,3                    | -0,2           |
|                            | 29,6           | 19,7                   | 11,4           |
| Все сообщество             | -              | 58,2                   | 17,6           |
|                            | -              | 41,5                   | 13,9           |

\* / Верхняя строка в табл. 12 и 13 обозначает величины, полученные по данным, выраженным в сыром веществе, нижняя строка - по данным, выраженным в калориях.

\*\* / Знак минуса перед цифрами в верхней строке означает отрицательную продукцию, или убыль биомассы что вызвано различием в содержании воды и сухого вещества в продуцируемых и выедаемых организмах.

Средняя интенсивность потока энергии, или его суточная удельная скорость изменяется несколько иначе. В эпиланктонном сообществе она увеличивается от уровня продуцентов к уровню хищников I порядка примерно в 3 раза, а от первого гетеротрсно-

Т а б л и ц а 13

Интенсивность продуцирования и накопления вещества и энергии трофическими уровнями батипланктонного сообщества /%/

| Трофические уровни         | $\frac{P'}{B}$ | $\frac{P^I - G - L}{B}$ | $\frac{dB}{B}$ |
|----------------------------|----------------|-------------------------|----------------|
| Продуценты и сапрофаги     | 87,0<br>84,8   | 42,0<br>39,8            | 26,7<br>24,7   |
| Растительныеядные          | 28,0<br>27,0   | 0,2<br>1,8              | -1,6<br>-1,5   |
| Потребители смешанной пищи | 77,5<br>77,5   | 10,7<br>10,7            | 9,3<br>9,3     |
| Хищники I порядка          | 32,0<br>32,0   | 6,9<br>6,9              | 5,5<br>5,5     |
| Хищники II-III порядков    | 7,2<br>6,4     | 7,2<br>6,4              | 0,7<br>3,9     |
| Все сообщество             | -<br>-         | 34,1<br>23,9            | 21,9<br>14,4   |

го уровня к тому же уровню хищников I порядка - в 2 раза. Интенсивность потока энергии через уровень хищников II-III порядков резко понижена, очевидно, вследствие вообще низкой интенсивности процессов роста и обмена у этой группы организмов.

В батипланктонном сообществе удельная скорость потока энергии при переходе от первых трофических уровней к последним колеблется в большей или меньшей степени около одной средней величины /приблизительно 86%/.

Для того чтобы судить об эффективности передачи вещества и энергии от одного трофического уровня к другому, был

использован коэффициент  $\frac{G}{R}$ , введенный Слободкиным /1962/ и названный экологической эффективностью уровня. Этот коэффициент представляет отношение количества вещества, или заключенной в нем энергии, которое изымается из данного уровня в виде пищи последующими уровнями, к количеству пищи, которое данный уровень потребляет.

Т а б л и ц а 14

Величина и интенсивность потока энергии, проходящей через трофические уровни сообществ

| Эпипланктонное сообщество             |  |                   | Батипланктонное сообщество                           |                   |
|---------------------------------------|--|-------------------|--|-------------------|
| Трофические уровни                    | $(P' + T) = U$<br>/в кал/м <sup>2</sup><br>за сутки/ | $\frac{U}{B}$ , % | $(P' + T) = U$<br>/в кал/м <sup>2</sup> за<br>сутки/ | $\frac{U}{B}$ , % |
| Продуценты и сапрофаги /фитопланктон/ | 1966   | 73                | 6981   | 88                |
| Растительные                          | 785  | 90                | 4367   | 104               |
| Потребители смешанной пищи            | 333  | 156               | 150  | 110               |
| Хищники I порядка                     | 378  | 197               | 211  | 102               |
| Хищники II-III порядков               | 99   | 87                | 329  | 28                |

Расчеты показывают, что экологическая эффективность  $(\frac{G}{R})$ , т.е. эффективность передачи вещества и энергии от предыдущего уровня к последующему за счет пищи, в эпипланктонном сообществе постепенно уменьшается в направлении от первого трофического уровня к последнему /табл.15,16/. Так, экологическая эффективность продуцентов составляет 71%, а экологическая эффективность хищников I и II-III порядков - соответственно 19 и 7%. В батипланктонном сообществе этот коэффициент у всех трофических уровней, кроме уровня хищников II-III порядков, величина более или менее постоянная, составляющая в среднем 30%. Организмы этого уровня, по имеющимся данным, не выедались, поэтому его экологическая эффективность равна нулю.

Если необходимо судить об общей передаче вещества и энергии



от одного трофического уровня к другому, то следует учитывать также также по непосредственному переходу организмов из предыдущего уровня в последующий. Тогда эффективность передачи вещества и энергии трофическими уровнями будет равна  $\frac{G + L}{R + L_0}$  табл. 15, 16/. В этом отношении  $G + L$  представляет количество вещества или энергии, которое любыми путями перешло из данного трофического уровня в следующий, а  $R + L_0$  - количество вещества или энергии, которое пришло в данный уровень. Таким образом, в знаменатель входит общее количество потребленной пищей ( $R$ ) и количество вещества в виде организмов, приведенных в данный уровень из предыдущего ( $L_0$ ). В уровне растительноядных в знаменатель добавляются также яйца, продуцируемые несколькими трофическими уровнями исследованных сообществ, так как выходящие из них личинки растительноядны.

Как показали вычисления, тенденция изменения эффективности полной передачи вещества и энергии от уровня к уровню в обоих сообществах сохраняется той же, что и при исследовании эффективности передачи вещества и энергии за счет пищи.

Как уже отмечалось, суточное продуцирование вещества с заключенной в нем энергией всем сообществом есть сумма прибыли биомассы живых и мертвых организмов всех трофических уровней за сутки.

В результате произведенных расчетов оказалось, что средняя суточная удельная скорость накопления мертвого и живого вещества и в эпипланктонном сообществе /41,5%/ , почти в два раза выше, чем в батипланктонном /23,9%/. Однако средняя суточная удельная скорость накопления живого вещества в обоих сообществах была фактически одинаковой /13,9 и 14,5% соответственно/.

При сравнении общих потерь энергии сообществами при дыхании оказалось, что удельная скорость расхода энергии за сутки в эпипланктоне /23%/ только на 6% ниже, чем в батипланктоне /29%/.

### Обсуждение

В настоящей работе приведены предварительные результаты исследования переноса и превращения вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря, а также сопоставлены два разных метода определения продукции трофических уровней.



Эффективность передачи вещества и энергии через гетеротрофные  
уровни в эпиланктонном сообществе

| Трофические уровни            | Размер-<br>ность<br>величин | G     | R     | $\frac{G}{R}, \%$ | G+L  | R+L <sub>0</sub> | $\frac{G+L}{R+L_0}, \%$ |
|-------------------------------|-----------------------------|-------|-------|-------------------|------|------------------|-------------------------|
| Растительные                  | мг/м <sup>2</sup>           | 361,2 | 544,0 | 66                | 517  | 569              | 91                      |
|                               | кал/м <sup>2</sup>          | 316,6 | 448,0 | 71                | 488  | 465              | 105                     |
| Потребители смешанной<br>пищи | мг/м <sup>2</sup>           | 67,0  | 171,0 | 39                | 149  | 327              | 45                      |
|                               | кал/м <sup>2</sup>          | 73,7  | 176,0 | 42                | 164  | 348              | 47                      |
| Хищники I порядка             | мг/м <sup>2</sup>           | 53,5  | 296,0 | 18                | 53,5 | 296,0            | 18                      |
|                               | кал/м <sup>2</sup>          | 58,8  | 317,0 | 19                | 58,8 | 317,0            | 19                      |
| Хищники II-III порядков       | мг/м <sup>2</sup>           | 33,0  | 164,1 | 20                | 33,0 | 164,1            | 20                      |
|                               | кал/м <sup>2</sup>          | 11,1  | 155,0 | 7                 | 11,1 | 155,0            | 7                       |

Эффективность передачи вещества и энергии через гетеротрофные уровни  
в батипланктонном сообществе

| Трофические<br>уровни         | Размер-<br>ность<br>величин | G      | R      | $\frac{G}{R}, \%$ | G+L  | R+L <sub>0</sub> | $\frac{G+L}{R+L_0}, \%$ |
|-------------------------------|-----------------------------|--------|--------|-------------------|------|------------------|-------------------------|
| Растительные                  | мг/м <sup>2</sup>           | 967,0  | 5972,0 | 16                | 1057 | 6085             | 17                      |
|                               | кал/м <sup>2</sup>          | 1033,0 | 4096,0 | 25                | 1133 | 4220             | 27                      |
| Потребители смешанной<br>пищи | мг/м <sup>2</sup>           | 21,3   | 84,0   | 25                | 81   | 174              | 46                      |
|                               | кал/м <sup>2</sup>          | 23,4   | 64,0   | 36                | 89   | 164              | 54                      |
| Хищники I порядка             | мг/м <sup>2</sup>           | 47,2   | 179,7  | 26                | 47,2 | 179,7            | 26                      |
|                               | кал/м <sup>2</sup>          | 51,9   | 181,0  | 29                | 51,9 | 181,0            | 29                      |
| Хищники II-III порядков       | мг/м <sup>2</sup>           | 0      | 824,6  | 0                 | 0    | 824,6            | 0                       |
|                               | кал/м <sup>2</sup>          | 0      | 907,0  | 0                 | 0    | 907,0            | 0                       |

Известно, что понятие трофический уровень объединяет в одну группу все организмы, которые характеризуются одинаковым типом питания /автотрофность, растительность, хищничество/ и составом пищи, независимо от их систематической принадлежности. Все трофические уровни в совокупности представляют собой звенья одной пищевой цепи сообщества, из которых каждое последующее звено питается предыдущим и каждое предыдущее имеет обычно больший запас энергии, чем последующее.

В природе, однако, обычным оказывается такое положение, когда каждый последующий уровень питается не одним, а несколькими предыдущими. На основании этого и были выделены основные трофические уровни в планктонных сообществах Черного моря. Вследствие такого определения одна и та же популяция какого-либо вида может входить в состав нескольких трофических уровней, если ее отдельные возрастные стадии характеризуются разным типом питания и составом пищи. Так, в уровень потребителей смешанной пищи были включены только старшие возрастные стадии некоторых копепод, которые питаются одновременно растительной и животной пищей. Из младшие возрастные группы относятся к уровню растительноядных /см. табл. 1, 2/.

Использование жизненных форм - экологических единиц трофических уровней - позволяет в значительной степени сократить количество экспериментов и полевых наблюдений для определения величин потребления, накопления и расхода вещества и энергии всей массой различных видов, входящих в состав уровней.

Состав трофического уровня имеет прямое отношение к расчету продукции уровня. В данной работе суточная продукция каждого уровня определялась двумя способами: 1/ умножением среднего суточного прироста /с учетом размножения/ одной особи на среднесуточную численность организмов; 2/ суммированием всех особей, изъятых из уровня вследствие выедания, отмирания и перехода в следующий уровень, с разницей между количеством их в начале и конце суток.

В обоих случаях рассчитанная продукция в большей или меньшей степени приближается к фактически созданной продукции /Петипа, 1967а/ и поэтому все величины для каждого уровня могут сравниваться. При таком сравнении, однако, необходимо иметь в виду состав трофических уровней и пути их пополнения. Иначе говоря, необходимо учитывать, какая часть продукции образуется непосредственно за счет прироста при питании, и какая - за счет перехода из предыдущего уровня.

Сопоставление величин продукции, полученных обоими способами, показало, что для большинства уровней продукция, определенная путем изъятия организмов, оказывается более высокой. Особенно большая разница между параллельными величинами продукции обнаружена для уровня растительноядных в эпипланктонном сообществе /см. табл. 5 и 9/. Основными причинами указанных различий, по-видимому, можно считать следующие: 1/ недолов мелких копепод и особенно их личинок. По наблюдениям В.Е.Зайки, планктонные сети, примененные в данном исследовании, улавливают только 1/10 часть науплиусов копепод и половину всех копеподитов; 2/ в лабораторных условиях величины прироста и плодовитости копепод могут быть несколько заниженными, по сравнению с природными, вследствие недостатка подходящего корма, малого жизненного пространства, неблагоприятного воздействия продуктов выделения и т.д.; 3/ учет или неучет ритмики процессов выедания, отмирания, размножения и т.п.

Внесение поправок на уловистость сетей и использование данных по максимальной плодовитости копепод, наблюдаемой в эксперименте, значительно сближает результаты обоих способов расчета продукции трофических уровней. Кроме того, определение продукции уровня по фактически наблюдаемому изъятию организмов из уровня и по изменению их наличной численности за период исследования должно давать более надежные величины, так как при этом волей-неволей учитывается влияние на величину продуцирования ритмики процессов выедания, отмирания, размножения и перехода в следующий уровень, а также большой процент молоди. При первом способе определения продукции уровней эти факторы практически не учитываются. Особенно наглядно последнее видно при сравнении величин продукции фитопланктона /уровень продуцентов и сапрофагов/, определенной этими двумя способами /см. табл. 5, 6, 9, 11/.

Как отмечалось ранее /Петипа, 1967а/, ритмика выедания фитопланктона батипланктонными животными способствует более интенсивному продуцированию органического вещества фитопланктоном в батипланктонной экосистеме, несмотря на то что потенциальные продукционные возможности фитопланктона в этой системе ниже, чем в эпипланктонной.

Все сказанное дает основание считать второй способ определения продукции трофических уровней /методом изъятия организмов/ более правильным.

### Выводы

Предварительное рассмотрение основных результатов проведенного исследования экосистем позволяет сделать следующие выводы.

1. Специфика условий среды и поведения основных жизненных форм каждого сообщества определяет пути переноса и характер продуцирования вещества и энергии трофическими уровнями, а также характер их использования.

2. Основной поток вещества и энергии в эпипланктонном сообществе проходит через мелкие формы всех трофических уровней. Значительную роль здесь играют молодые возрастные стадии *Copepoda* и тонкие фильтраторы.

В батипланктонном сообществе основной поток вещества и энергии проходит главным образом через крупные формы трофических уровней.

3. Метод определения продукции вещества трофических уровней путем суммирования прироста биомассы уровня за исследованный период времени и всех изъятых из уровня организмов наиболее точно приближается к истинной фактической продукции вещества в море, так как косвенным путем учитывает влияние на процесс продуцирования ритмики процессов выедания, отмирания, размножения и другие факторы.

4. В результате наблюдающегося в каждом сообществе различного ритма в выедании фитопланктона, суточная удельная скорость фактического продуцирования вещества фитопланктоном, определенная по методу изъятия организмов, в батипланктоне оказалась выше /85%/, чем в эпипланктоне /66%/.

5. Преобладание пассивного состояния у мигрирующих организмов в глубоких слоях днем и способность образовывать энергетический запас в виде ежесуточно накапливаемого жира позволяет батипланктонным животным более экономно расходовать энергию на обмен. В целом, потери энергии при дыхании всей массы организмов батипланктонного сообщества только на 6% выше, чем у всего эпипланктонного, несмотря на большие активные перемещения батипланктонных животных.

6. Суточная удельная скорость прироста живого вещества у всего батипланктонного сообщества примерно та же /14,5%/, что и у эпипланктонного /13,9%/, а удельная скорость общего продуцирования органического вещества /живого и мертвого/ вдвое меньше.

7. Продукция и использование детрита в обоих сообществах также различны. Эпипланктонное сообщество продуцирует детрит со скоростью в три раза большей, чем батипланктонное, а использует его со скоростью вдвое меньшей.

8. В каждом из сообществ Черного моря абсолютная величина общего потока энергии от первого трофического уровня к последнему уменьшается в 20 раз. Суточная удельная скорость потока энергии через трофические уровни в эпипланктонном сообществе уменьшается от низших уровней к высшим, в батипланктонном сообществе — это более или менее постоянная величина.

9. Экологическую эффективность уровней/Slobodkin, 1962/ можно назвать эффективностью передачи вещества и энергии за счет пищи от одного трофического уровня к другому. Этот коэффициент в эпипланктоне постепенно уменьшается от первого гетеротрофного уровня сообщества /71%/ к последнему /7%/, в батипланктоне эффективность передачи вещества и энергии относительно постоянная величина /30%/. Эффективность полной передачи вещества и энергии от уровня к уровню /с учетом перехода организмов из одного уровня в другой/ изменяется аналогично.

Высокая экологическая эффективность свидетельствует о большой доле выедания вещества по сравнению с его поступлением, и, следовательно, о большой напряженности взаимоотношений между трофическими уровнями. Сохранение экологической эффективности постоянно на низком уровне, напротив, говорит о ненапряженности и стабильности пищевых взаимоотношений и может быть обусловлено постоянством условий среды и физиологических характеристик жизненных форм. С этой точки зрения, по-видимому, можно говорить и о различной степени стабильности сообществ в целом.

10. Для успешного изучения структуры, динамики и продуктивности планктонных сообществ необходимо обратить особое внимание: а/ на учет мелкого /меньше 7-100  $\mu$  / фито-, зоопланктона и детрита; б/ на определение прироста, энергетического обмена и плодовитости организмов в условиях, приближающихся к природным; в/ на учет влияния на продукционные процессы той или иной ритмичности одновременно действующих факторов.

### Л и т е р а т у р а

М и р о н о в Г.Н. Питание планктонных хищников, 1. Питание ноктилюки. — В кн.: Тр. Севаст. биол.ст., 8, 1954.



П а в л о в а Е.В. Потребление пищи и превращение энергии популяциями кладочер в Черном море. - В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. "Наукова думка", К., 1967.

П а в л о в а Е.В. Дыхание планктонных животных Черного моря. - В кн.: Исследование Черного моря и его промысловых ресурсов. "Наука", М., 1968.

П е т и п а Т.С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих рачков *Acartia clausi* G i e s s e r ., A. lativetova K r i t s z - Зоол.журн., 45, 3, 1966.

П е т и п а Т.С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. - В кн.: Физиология морских животных. "Наука", М., 1966а.

П е т и п а Т.С. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* G i e s s e r . - В кн.: Физиология морских животных. "Наука", М., 1966б.

П е т и п а Т.С. О жизненных формах пелагических копе-под и вопрос о структуре трофических уровней. - В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. "Наукова думка", К., 1967.

П е т и п а Т.С. Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря. - В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. "Наукова думка", К., 1967а.

С а ж и н а Л.И. Развитие черноморских Copepoda, I. Науплиальные стадии *Acartia clausi*, G., *Centropages kroeyeri* G., *Oithona minuta* K r i t s z . - В кн.: Тр. Севаст. биол.ст., 13, 1960.

С а ж и н а Л.И. Развитие черноморских Copepoda, II. Науплиальные формы *Calanus helgolandicus* (Claus). - В кн.: Тр. Севаст. биол.ст., 14, 1961.

M a r g a l e f D.K. The food web in the pelagic environment. Helgoländer wiss. - Meeresuntersuch., 15, 1967.

S l o b o d k i n Z.B. Growth and regulation of animal populations. - Publ. Holt, Rinehart and Winston, New-York, 1962.

## ИССЛЕДОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ, ПРОДУКЦИИ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ БАКТЕРИЙ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Ю.И.Сорокин

В предшествующих сообщениях было показано, что на границе аэробной и анаэробной зон Черного моря наблюдается интенсивная



продукция бактериальной биомассы за счет процесса хемосинтеза, осуществляемого преимущественно автотрофными тионовыми бактериями, принимающими участие в окислении сероводорода /Сорокин, 1962б, 1964/. Тем самым была подтверждена соответствующая гипотеза Дацко /1954/, вытекающая в свою очередь из представлений Егунова о существовании в промежуточной зоне Черного моря "бактериальной пластинки", состоящей из серобактерий. В сентябре - октябре 1964 г., участвуя в 16-м рейсе НИС "Михаил Ломоносов", мы выполнили серию дальнейших исследований численности, биомассы и продукции бактерий, интенсивности хемосинтеза и активности автотрофных бактерий. При этом особое внимание было обращено на исследование процессов, протекающих в промежуточном слое между кислородной и сероводородной зонами.

#### Методика

Пробы для химических анализов и бактериологических, не связанных с посевом на питательные среды, отбирали пластмассовым батометром Суслеева емкостью 7 л. Пробы для посевов бактерий отбирали при помощи стерильного бактериологического ампульного батометра /Сорокин, 1962/.

Содержание  $H_2S$  в воде определяли колориметрическим методом в модификации, описанной нами ранее /Сорокин, 1966/. Кислород в присутствии  $H_2S$  анализировали методом Винклера после осаждения  $H_2S$  в виде  $HgS$ . Данные о содержании  $O_2$  для некоторых станций были нам любезно предоставлены Э.В.Смирновым. Окислительно-восстановительный потенциал  $/Eh/$  анализировали в пробах, заключенных в баллоны, куда вставляли игольчатый платиновый электрод /Сорокин, 1966/. Баллоны для измерений помещали в специальную ячейку /рис.1/. Общее число бактерий подсчитывали на мембранных фильтрах № 2 после фильтрации 20-30 мл воды через фильтр площадью  $1\text{ см}^2$ . Под фильтр подкладывали пластмассовую пленку с квадратным окном размерами  $1 \times 1\text{ см}$ , что обеспечивало возможность последующего контроля за загрязненностью самих фильтров посторонними бактериальными клетками /Сорокин, 1962/. Биомассу бактерий рассчитывали, принимая средний объем клеток равным: в слое 0-150 м -  $0,15\text{ }\mu$ ; в слое 150-300 м -  $0,3\text{ }\mu$  и в слое 300-2000 м -  $0,2\text{ }\mu$ . Объемы клеток были найдены путем измерения бактерий на фильтрах. Средние объемы высушенных клеток, рассчитанные по этим данным, были умножены на коэффици-

ент 2,5, соответствующий степени сокращения объема клеток бактерий при их высушивании на фильтрах. Содержание углерода в телах бактерий принималось равным 10%.

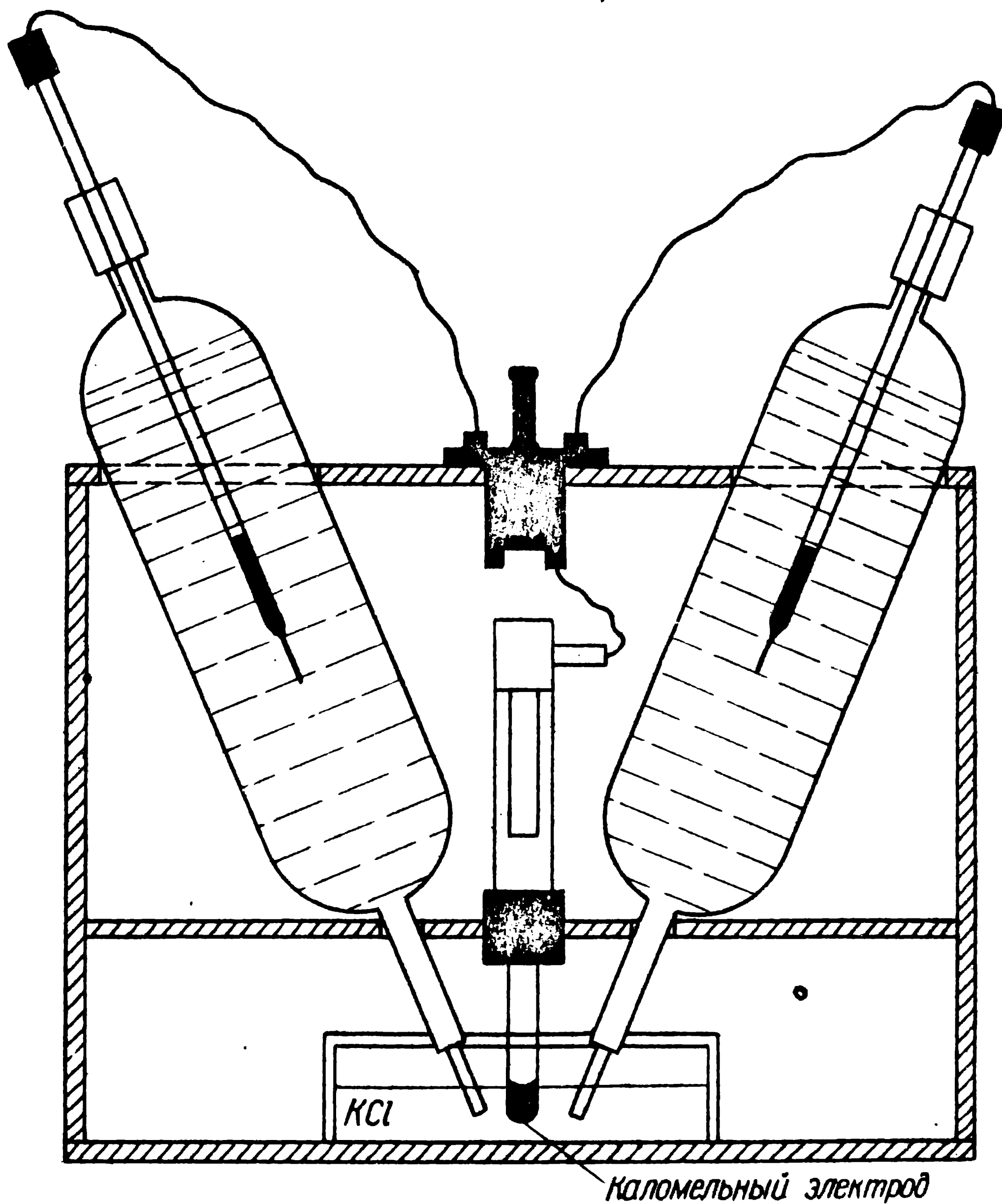


Рис. 1. Стойка для определения  $Eh$  в воде.

Продукцию бактерий определяли методом изолированных проб, которые экспонировались в баллонах в условиях близких к *in situ* в течении суток. Пробы, взятые на глубине 0-150 м, предварительно фильтровали через плотный планктонный газ. Продукцию бактерий рассчитывали двумя способами: по приросту наличной биомассы бактерий, учитываемых прямым микроскопическим счетом, и по величине ассимиляции  $CO_2$  /см.ниже/.

Величину общей темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  микрофлорой определяли радиоуглеродным методом /Сорокин, 1964а/. Ассимиляцию  $\text{CO}_2$  бактериями в слое 0-100 м относили за счет ее использования гетеротрофной микрофлорой  $/a_1/$ . Величину хемосинтеза  $/a_2/$ , который протекает в слоях воды глубже 100 м, получали вычитая из величины общей темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  среднюю для слоя 0-100 м величину гетеротрофной ассимиляции согласно схеме /рис.2/. При этом принималось, что численность гетеротрофных бактерий в слоях воды, где интенсивно протекает хемосинтез /100-300 м/, близка к таковой в поверхностном слое воды. Данные о вертикальном

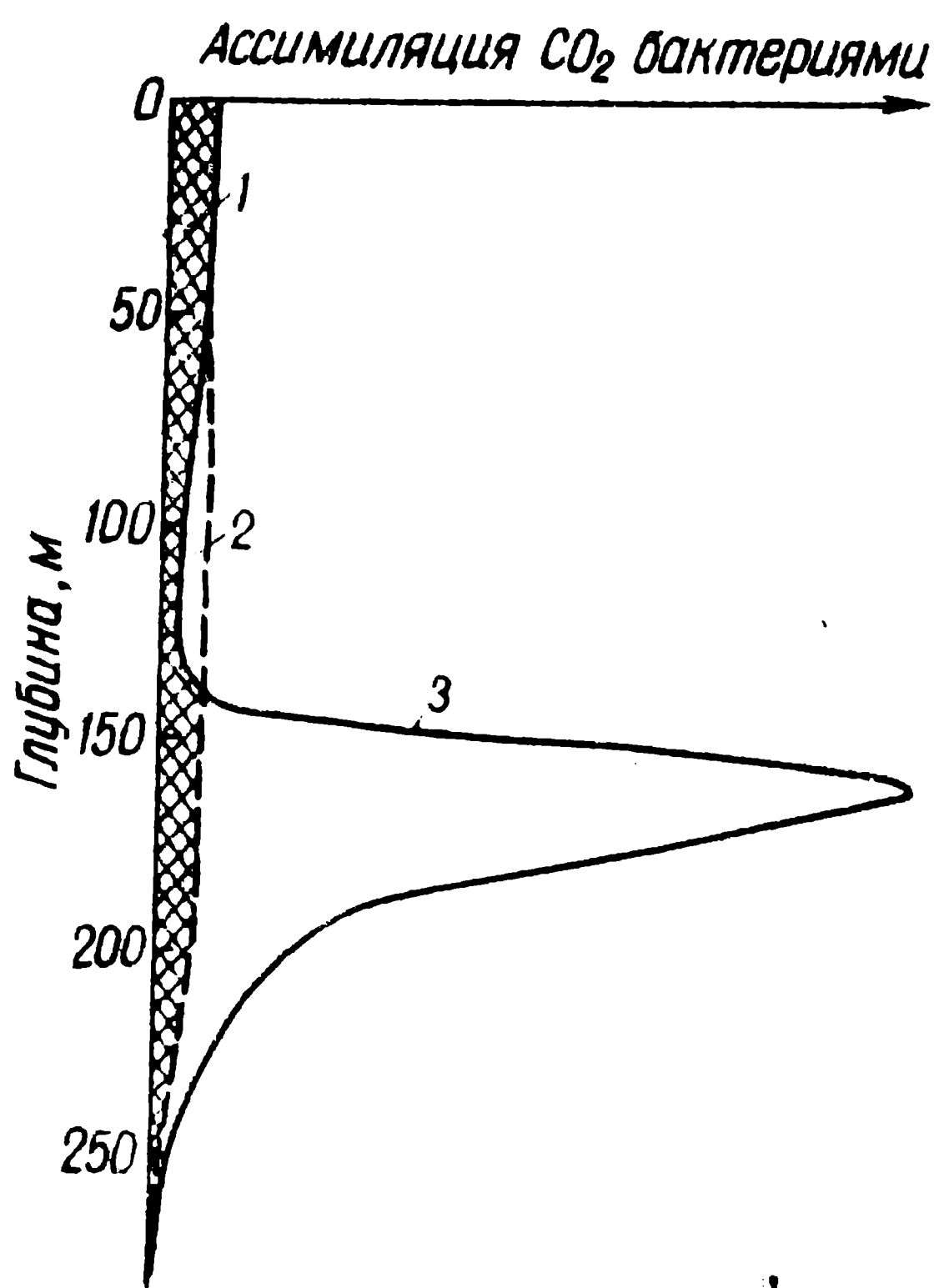


Рис.2. Схема соотношения между гетеротрофной ассимиляцией  $\text{CO}_2$  /1/, хемосинтезом /2/ и общей темновой ассимиляцией  $\text{CO}_2$  микрофлорой /3/.

распределении сапрофитных бактерий подтверждают правильность такого предположения /см.рис.13/.

Гетеротрофные бактерии вовлекают в биосинтез около 3% углерода  $\text{CO}_2$  от общей массы синтезированного в процессе их роста органического вещества /Сорокин, 1961/. В связи с этим появляется возможность рассчитывать их продукцию  $/P_1/$  по величине гетеротрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$  /Романенко, 1966/. Она равна:  $P_1 = a_1 \cdot 300$  мг сырой биомассы в сутки, если величина  $a_1$  выражена в миллиграммах углерода на кубический сантиметр в сутки. В слое 0-100 м продукцию бактерий рассчитывали по этой формуле. В более глубоких слоях воды, где наряду с гетеротрофной ассимиляцией протекает хемосинтез, величину  $P_1$  вычисляли, исходя из суммарной темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  по формуле:

$P_1 = a_1 \cdot 300 + (a - a_1) \cdot 10$  мг биомассы в 1 м<sup>3</sup>, где  $a_1$  - средняя величина темновой ассимиляции CO<sub>2</sub> в слое 0-100 м /в мгС/м<sup>3</sup>/ и  $a$  - суммарная темновая ассимиляция CO<sub>2</sub> в данной пробе /в мгС/м<sup>3</sup>/.

Распределение тионовых и метанокисляющих бактерий изучали, измеряя потенциальную активность их естественных популяций в изолированных пробах воды /Сорокин, 1962б/. С этой целью определяли величину хемосинтеза в пробах, экспонируемых в элективных условиях в присутствии окисляемого субстрата /50 мг/л тиосульфата или пузырька метана, пузырька воздуха и радиоактивного карбоната/. Активность тиоденитрификаторов определяли соответственно в присутствии тиосульфата и 50 мг/л нитрата.

Численность сульфатредуцирующих бактерий в толще воды определяли по числу колоний на мембранных фильтрах после фильтрации через них 100 мл воды. Фильтраты помещали на внутреннюю поверхность крышки чашки Петри и заливали сульфидным агаром, содержащим в качестве органического субстрата этанол. В жидкий агар сверху вдавливали донным чашку Петри так, чтобы не осталось пузырька воздуха. Щель между чашками заливали парафином. Через месяц после посева просчитывали на фильтрах число выросших черных колоний сульфатредуцирующих бактерий.

Численность гетеротрофных бактерий учитывали по числу их колоний, выросших на мембранных фильтрах после фильтрации через них от 10 до 100 мл воды. Фильтры для проращивания колоний помещали на поверхность РПА /в разведении 1:5/ или на поверхность "голодного" агара, приготовленного на морской воде из прибрежной зоны. Гетеротрофов анаэробов учитывали посевом проб воды в пробирки с сульфидным РПА.

### Результаты определений

Микробиологические работы были проведены на глубоководных станциях № 1297, 1299, 1301, 1308, 1311, 1312, 1315, 1320, 1321, на станциях, расположенных на склонах против Ялты /1304/ и против Босфора /1325/, на станции в прибрежной зоне против Ялты /1304а/. Местоположение восьми из этих станций приводится на карте /рис.3/.

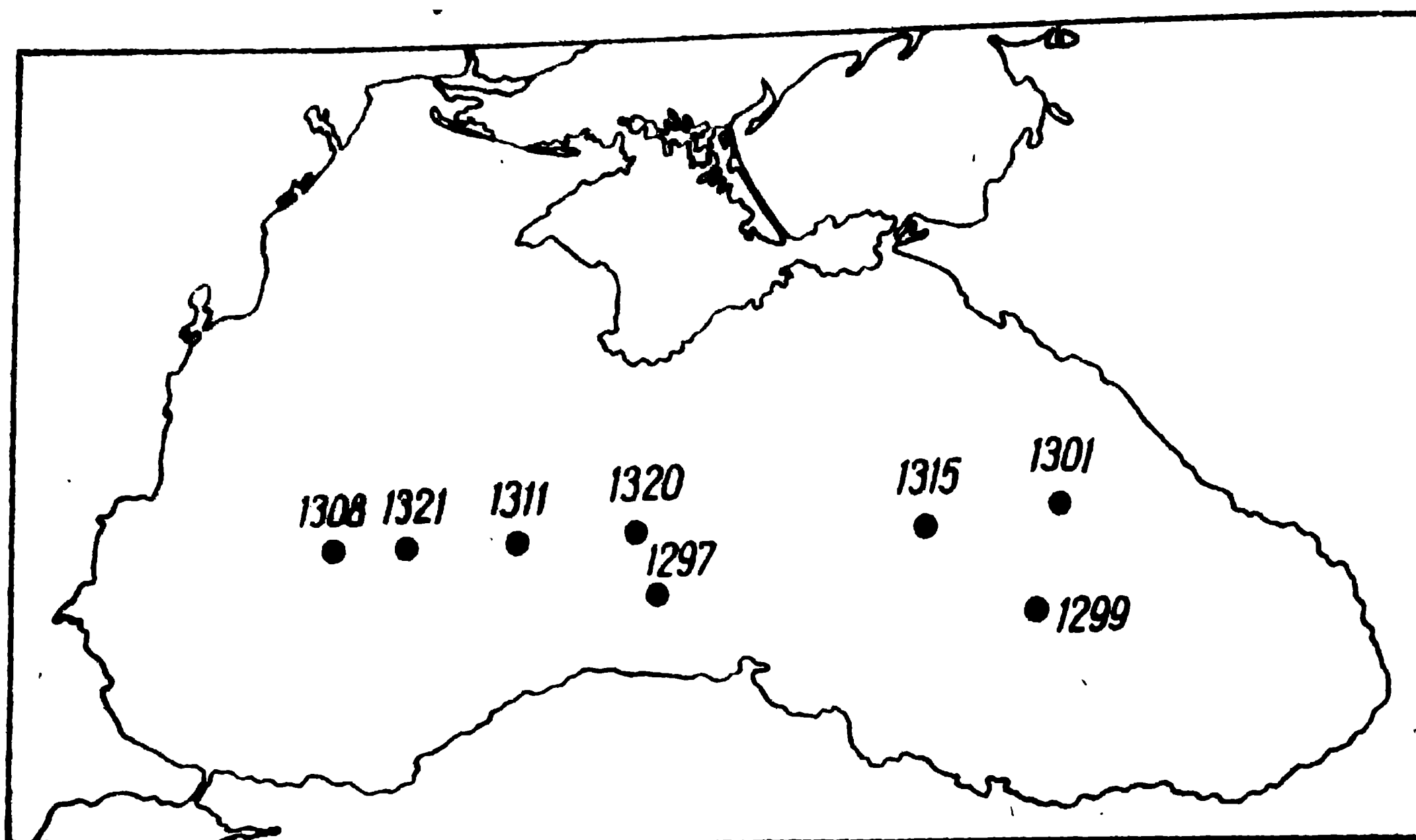


Рис.3. Схема местоположения станций  
в Черном море.

#### Численность, биомасса и продукция бактерий в кислородной зоне

Соответствующие данные по открытому морю, представленные на графиках /рис.4,5/ и в таблицах /1,2,3,4/, показывают, что общее число бактерий у самой поверхности составляет 60–150 тыс. в 1 мл. Биомасса бактерий в этом слое составляет 10–30 мг/м<sup>3</sup>, что соответствует уровню биомассы бактерий в олиготрофных водах океана /Сорокин, 1962а/. Полученные данные близки к ранее опубликованным для данного слоя величинам /Лебедева, 1959; Сорокин, 1964/.

Основную массу бактерий в кислородной зоне составляют очень мелкие короткие палочки и кокки со средним объемом клеток 0,15 м<sup>3</sup>. Биомасса бактерий даже в поверхностном слое в 3–5 раз меньше средней биомассы фитопланктона, составляющей около 100 мг/м<sup>3</sup> /Морозова-Водяницкая, 1950/.

Суточный П/Б-коэффициент для слоя 0–150 м оказался равным 0,4–0,7. Прямое его определение и расчет с помощью величины гетеротрофной ассимиляции дали очень близкие по значению величины.

Такое совпадение тем более интересно, что величины гетеротрофной ассимиляции и CO<sub>2</sub>, которые были найдены в этом слое,

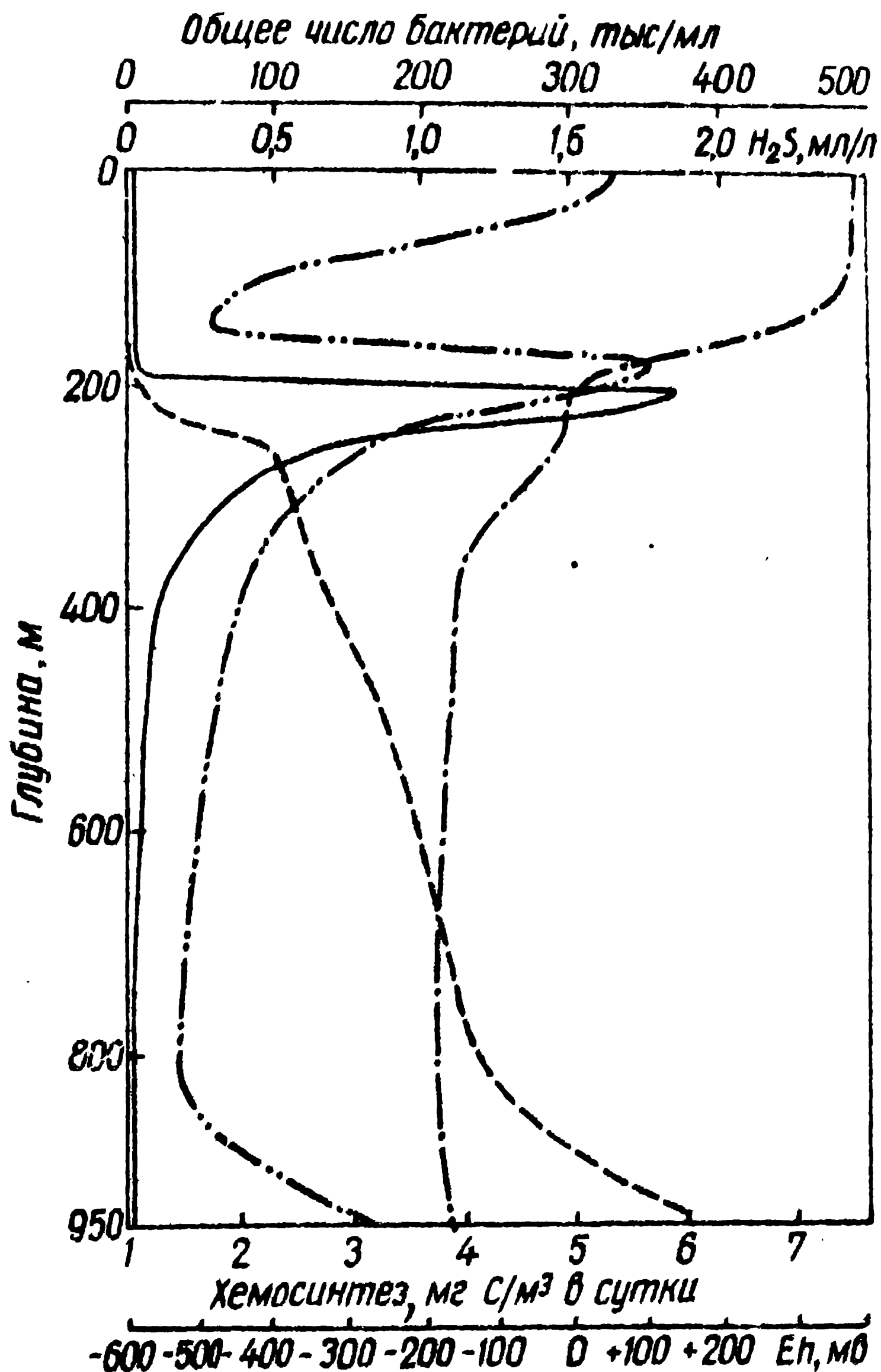


Рис.4. Вертикальное распределение сероводорода /- -/, Eh /- · - · - /, интенсивности хемосинтеза /——/ и общего числа бактерий /— · — / в толще воды вблизи Босфора /глубина 1000 м/.

очень малы и находятся на границе чувствительности метода несмотря на высокие исходные активности радиоактивного карбоната /до  $40 \cdot 10^6$  имп/л фактически учитываемого излучения/. Величины ассимиляции  $CO_2$  в кислородной зоне в среднем составляли 0,02–0,06 мгС/м³ в сутки.

Продукция бактерий колеблется в пределах 2–10 мг/м³ биомассы или 0,4 – 2 мкг/л сухого органического вещества в сутки.

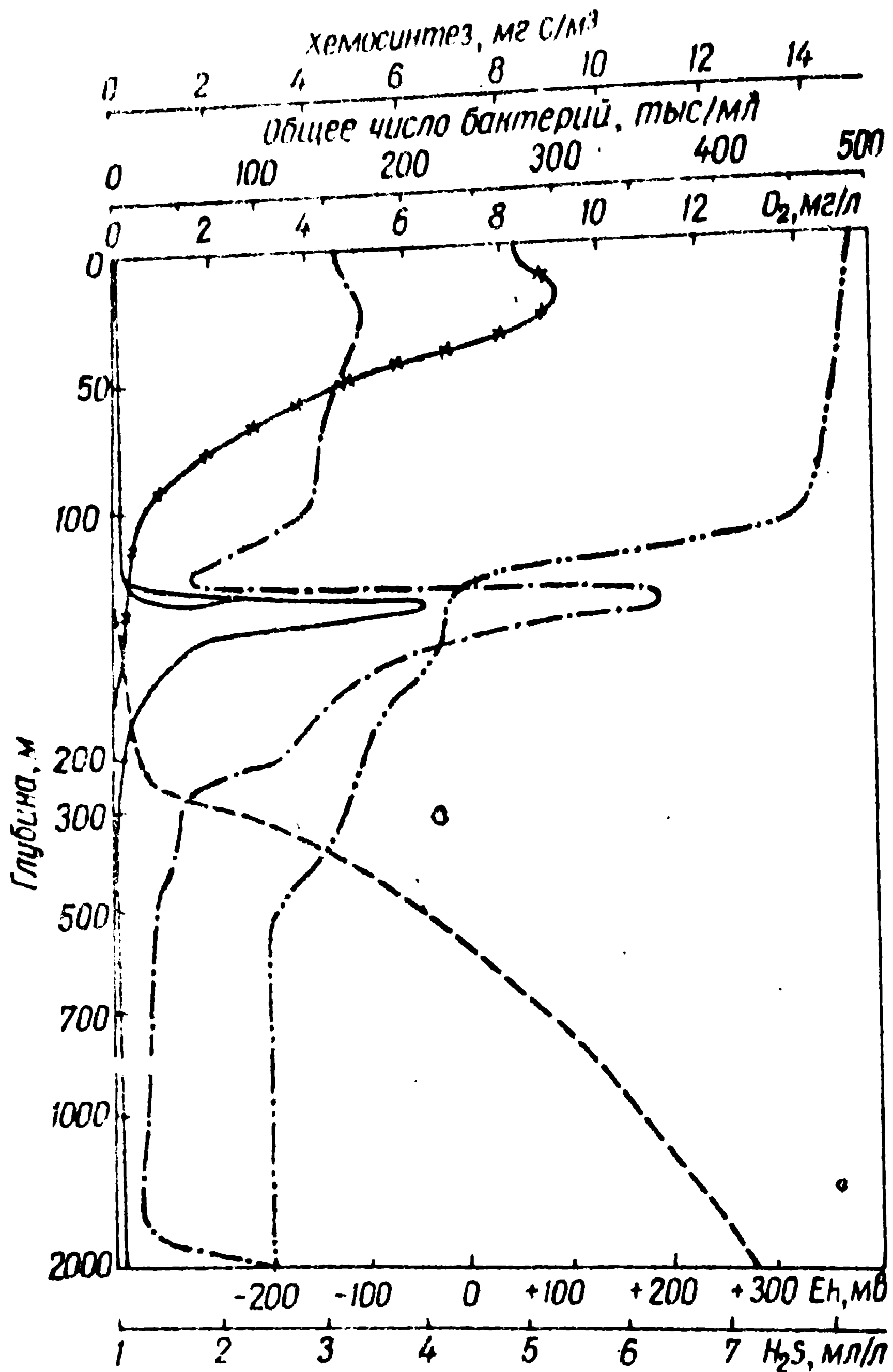


Рис. 5. Вертикальное распределение  $O_2$  /—•— /,  $H_2S$  /— — — /,  $Eh$  /— · — /, хемосинтеза /— / и общего числа бактерий /— · — / в толще воды /ст. 1321/.

Существенным источником питания для фильтраторов продукция бактерий служить не может, поскольку она в 5–10 раз ниже уровня, обеспечивающего покрытие расходов фильтрата на обмен /Сорокин, 1967/. Однако роль бактерий в питании зоопланктона открытого моря, вероятно, может возрастать в зонах скопления бактерий и



Т а б л и ц а 1

Биомасса и продукция бактерий в толще воды  
/от.1297/

| Глубина,<br>м | Н <sub>2</sub><br>мг/л | Микроскопический учет микрофлоры |                             | Ассимиляция СО <sub>2</sub> микрофлорой, мгС/м <sup>3</sup> в сутки |            | Продукция бактерий, рассчитанная по данным ассимиляции СО <sub>2</sub> , мг/м <sup>3</sup> | Суточный коэффициент П/Б |      |
|---------------|------------------------|----------------------------------|-----------------------------|---|------------|--|--------------------------|------|
|               |                        | Численность, тыс/мл              | Биомасса, мг/м <sup>3</sup> | гетеротрофная   | хемосинтез |  |                          |      |
| 2             | 0                      | +390                             | 61                          | 9   | 0,02       | 0  | 6,0                      | 0,7  |
| 45            | 0                      | -                                | 128                         | 19  | 0,04       | 0  | 12,0                     | 0,6  |
| 150           | 0                      | +290                             | 94                          | 14  | 0,03       | 0,07   | 9,7                      | 0,7  |
| 156           | 0,01                   | +30                              | 102                         | 15  | 0,03       | 0,25   | 11,5                     | 0,8  |
| 158           | 0,02                   | +20                              | 127                         | 33  | 0,03       | 0,27   | 11,7                     | 0,4  |
| 160           | 0,025                  | +10                              | 136                         | 35  | 0,03       | 1,30   | 22,0                     | 0,6  |
| 161           | 0,45                   | -10                              | 473                         | 124   | 0,03       | 5,97   | 69,0                     | 0,55 |
| 162           | 0,9                    | -10                              | 246                         | 64  | 0,03       | 4,80   | 57,0                     | 0,9  |
| 165           | 0,12                   | -15                              | 238                         | 62  | 0,03       | 4,48   | 57,0                     | 0,9  |
| 172           | 0,15                   | -20                              | 186                         | 49  | 0,03       | 3,74   | 46,0                     | 0,9  |
| 182           | 0,19                   | -25                              | 295                         | 72  | 0,03       | 3,07   | 39,0                     | 0,6  |
| 185           | 0,21                   | -30                              | 221                         | 57  | 0,03       | 2,51   | 34,0                     | 0,6  |
| 190           | 0,28                   | -68                              | 298                         | 78  | 0,03       | 1,96   | 29,0                     | 0,2  |
| 200           | 0,46                   | -70                              | 142                         | 37  | 0,03       | 0,62   | 12,0                     | 0,3  |
| 250           | 1,22                   | -105                             | 113                         | 29  | 0,03       | 0,13   | 7,0                      | 0,3  |

детрита на границах изменения плотности воды, а также в случае выноса массы бактерий из зоны хемосинтеза при циклонических подъемах глубинных вод к поверхности /Лебедева, 1959; Давко, 1964/.

Повышенную биомассу бактерий можно встретить в районах фронтов течений, например, в Прибоосфорском районе /см.рис.4/, а также в северо-западной части Черного моря.

В прибрежной зоне моря численность и биомасса бактерий, а также их продукция резко возрастают /рис.6/. В непосредственной близости от берега численность бактерий превышает таковую в открытом море в 3-5 раз, биомасса - в 8-10 и продукция - в 20-25 раз.

Биомасса и продукция бактерий в толще воды  
над склоном против Ялты

| Глу-<br>бина,<br>м | $H_2S$ ,<br>мг/л | $O_2$ ,<br>мг/л | $Eh$ ,<br>мВ | Микроскопи-<br>ческий учет<br>микрофлоры |  | Ассимиляция<br>$CO_2$ микрофло-<br>рой, мгС/м <sup>3</sup> в<br>сутки |                      | Продук-<br>ция бак-<br>терий,<br>расчи-<br>танная<br>по дан-<br>ным ас-<br>симиля-<br>ции $CO_2$<br>мг/м <sup>3</sup> | Су-<br>точ-<br>ный<br>коэф-<br>фициент<br>П/Б |
|--------------------|------------------|-----------------|--------------|--|--|---|----------------------|---|---|
|                    |                  |                 |              | Числен-<br>ность<br>тис/мл               | Био-<br>мас-<br>са,<br>мг/м <sup>3</sup> | Гете-<br>ротроф-<br>ная   | Хемо-<br>син-<br>тез |   |   |
| 0                  | 0                | 8,6             | +360         | 110                                      | 16                                       | 0,07  | 0                    | 21  | 1,3   |
| 0                  | 0                | -               | -            | 66                                       | 10                                       | 0,06  | 0                    | 18  | 1,8   |
| 90                 | 0                | 8,9             | +300         | 94                                       | 14                                       | 0,02  | 0                    | 20  | 1,4   |
| 100                | 0                | 2,6             | -            | 28                                       | 4  | 0,01  | 0                    | 3   | 0,7   |
| 120                | 0                | 1,6             | +242         | 19                                       | 3  | 0,01  | 0                    | 3   | 1,0   |
| 175                | 0                | 0,26            | +120         | 56                                       | 8  | 0,01  | 0,1                  | 4   | 0,5   |
| 180                | 0,04             | 0,12            | -10          | 113                                      | 34                                       | 0,01  | 0,9                  | 12  | 0,4   |
| 190                | 0,08             | 0,05            | -20          | 264                                      | 79                                       | 0,01  | 1,45                 | 17  | 0,2   |
| 200                | 0,14             | 0               | -32          | 243                                      | 74                                       | 0,01  | 5,08                 | 54  | 0,7   |
| 215                | 0,20             | -               | -40          | 170                                      | 51                                       | 0,01  | 2,90                 | 32  | 0,6   |
| 250                | 0,45             | -               | -64          | 94                                       | 28                                       | 0,01  | 0,46                 | 8   | 0,3   |
| 300                | 1,20             | -               | -75          | 42                                       | 12                                       | 0,01  | 0,11                 | 1   | 0,1   |
| 400                | 2,30             | -               | -100         | 23                                       | 7  | 0   | 0,02                 | 0,2   | 0,03  |
| 500                | 2,80             | -               | -120         | 16                                       | 5  | 0   | 0,01                 | 0,1   | 0,02  |
| 750                | 4,27             | -               | -145         | 75                                       | 16                                       | 0   | 0,03                 | 0,3   | 0,02  |

Бактерии здесь бурно размножаются, о чем свидетельствует высокий П/Б-коэффициент /2-3/. При столь интенсивном размножении их численность удерживается на сравнительно низком уровне лишь за счет выедания бактериопланктона тонкими фильтраторами - моллюсками и рачками. Уже на расстоянии трех миль от берега число бактерий, их биомасса и П/Б-коэффициент снижаются настолько, что приближаются к показателям, характерным для открытого моря. Над глубинами 100-200 м на расстоянии 3-5 миль от берега численность бактериопланктона и его продукция сравниваются с таковыми в поверхностных водах глубоководных районов:

Т а б л и ц а 3

Определение продукции бактерий в толще воды Черного моря двумя способами

| Глубина, м | Lh, мв | Расчет продукции бактерий по приросту их численности в изолированных пробах |   |  |   | Расчет продукции бактерий по ассимиляции CO <sub>2</sub> |                                |   | $\frac{p}{b}$      |
|------------|--------|---|---|--|---|--|--------------------------------|---|--------------------|
|            |        | Численность в начале экспозиции, тыс/мл                                     | Биомасса в начале экспозиции, мг/м <sup>3</sup> /б/ | Численность в конце экспозиции, тыс/мл | Продукция бактерий, мг/м <sup>3</sup> /р/ | Гетеротрофная ассимиляция, мгС/м <sup>3</sup>            | Хемосинтез, мгС/м <sup>3</sup> | Продукция бактерий, мг/м <sup>3</sup> /р <sub>1</sub> / |                    |
| 0          | +400   | 118   | 21  | 181                                    | 9,4                                       | 0,02   | 0                              | 6   | $\frac{0,45}{0,3}$ |
| 130        | +90    | 76  | 11  | 79                                     | 0,4                                       | 0,01   | 0,2                            | 5   | $\frac{0,04}{0,5}$ |
| 140        | -10    | 114   | 19  | 140                                    | 7,8                                       | 0,01   | 2,34                           | 26  | $\frac{0,4}{1,4}$  |
| 150        | -15    | 327   | 97  | 610                                    | 87  | 0,01   | 4,60                           | 49  | $\frac{0,9}{0,5}$  |
| 165        | -32    | 264   | 79  | 371                                    | 32  | 0,01   | 4,15                           | 44  | $\frac{0,4}{0,6}$  |
| 190        | -121   | 188   | 56  | 255                                    | 20  | 0,01   | 0,26                           | 5   | $\frac{0,4}{0,09}$ |

С т а н ц и я 1315

/см. продолжение табл. /

Продолжение табл.3

| Глубина, м           | Ен, мв | Расчет продукции бактерий по приросту их численности в изолированных пробах |  |   |  | Расчет продукции бактерий по ассимиляции CO <sub>2</sub>      |                                 |  | $\frac{P}{B}$<br>$\frac{P_1}{B_1}$ |
|----------------------|--------|---|--|---|--|---|---------------------------------|--|------------------------------------|
|                      |        | Численность в начале экспозиции, тыс./мл                                    | Биомасса в начале экспозиции, мг/м <sup>3</sup> Б/ | Численность в конце экспозиции, тыс./мл | Продукция бактерий, мг/м <sup>3</sup> Р/ | Гетеротрофная ассимиляция, мгС/м <sup>3</sup> ЦН <sub>2</sub> | Ассимиляция, мгС/м <sup>3</sup> | Продукция бактерий, мг/м <sup>3</sup> Р <sub>1</sub> / |                                    |
| 350                  | -178   | 29  | 8  | 46                                      | 5,1                                      | 0   | 0,02                            | 0,2  | $\frac{0,2}{0,07}$                 |
| 500                  | -150   | 27  | 6  | 28                                      | 0,2                                      | 0   | 0,01                            | 0,1  | $\frac{0,03}{0,02}$                |
| 1000                 | -171   | 17  | 4  | 19                                      | 0,4                                      | 0   | 0                               | 0  | $\frac{0,1}{0}$                    |
| 1500                 | -165   | 16  | 3  | 11                                      | -1                                       | 0   | 0                               | 0  | $\frac{0}{0}$                      |
| 2000                 | -185   | 56  | 12   | 26                                      | -6                                       | 0   | 0                               | 0  |                                    |
| Под I м <sup>2</sup> |        | -   | 14200  | -                                       | 3050                                     | -   | 148                             | -  | 0,21                               |
| 20                   | +410   | 142   | 21   | 188                                     | 6,9                                      | 0,04  | 0                               | 12   | $\frac{0,45}{0,3}$                 |

|  |      |     |    |       |      |      |      |     |                     |
|--|------|-----|----|-------|------|------|------|-----|---------------------|
| 125  | +80  | 81  | 12 | 102   | 3,1  | 0,02 | 0    | 6   | $\frac{0,4}{1,4}$   |
| 130  | +10  | 56  | 8  | 64    | 1,2  | 0,01 | 0,25 | 5,5 | $\frac{0,9}{0,5}$   |
| 135  | -10  | 390 | 88 | 540   | 45,0 | 0,01 | 6,19 | 65  | $\frac{0,4}{0,6}$   |
| 150  | -25  | 265 | 56 | 320   | 19,5 | 0,01 | 1,89 | 21  | $\frac{0,4}{0,09}$  |
| 175  | -65  | 168 | 43 | 190   | 6,6  | 0,01 | 1,16 | 15  | $\frac{0,2}{0,07}$  |
| 200  | -100 | 114 | 29 | 130   | 4,8  | 0,01 | 0,33 | 6   | $\frac{0,03}{0,02}$ |
| 300  | -125 | 64  | 16 | 70    | 1,8  | 0    | 0,04 | 3,4 | $\frac{0,1}{0}$     |
| 400  | -160 | 56  | 14 | 43    | -4,0 | 0    | 0,03 | 0,3 | $\frac{0}{0}$       |
| 1000   | -190 | 29  | 6  | 23    | -1,7 | 0    | 0    | 0   | 0                   |
| 2000   | -95  | 47  | 10 | 55    | +2,4 | 0    | 0,03 | 0,3 | 0                   |
| Под 1м <sup>2</sup> -  |      |     |    |       |      |      |      |     | 0,20                |
| Примечание. Срок экспозиции пробо - сутки при температуре близкой к in situ. |      |     |    |       |      |      |      |     |                     |
|  |      |     |    | 19400 | 4000 | -    | 131  | -   | 0,20                |

1 55 1

| Глубина<br>взятия<br>проб, м | Общее число<br>бактерий,<br>тыс/мл | Суточная ассимиляция<br>CO <sub>2</sub> , мгС/м <sup>3</sup> |
|------------------------------|------------------------------------|--|
| 0                            | 122                                | 0,10   |
| 170                          | 56                                 | 0,05   |

Т а б л и ц а 4

Потенциальная активность тиоденитрифицирующих  
бактерий в пробах воды с разных глубин /станция 1312/

| Глубина,<br>м | H <sub>2</sub> S,<br>мг/л | Пробы без добавок                  |  | Добавлено 50 мг/л Na <sub>2</sub> S ·<br>9H <sub>2</sub> O + 50 мг/л<br>тиосульфата |                                   |
|---------------|---------------------------|------------------------------------|--|---|-----------------------------------|
|               |                           | Общее число<br>бактерий,<br>тыс/мл | Хемосин-<br>тез,<br>мгС/м <sup>3</sup> | Общее число<br>бактерий,<br>тыс/мл  | Хемосинтез,<br>мгС/м <sup>3</sup> |
| 0             | 0                         | 564                                | 0,16                                   | 480   | 0,7                               |
| 100           | 0                         | 431                                | 0,06                                   | 300   | 0,12                              |
| 130           | 0                         | 231                                | 0,12                                   | 592   | 4,2                               |
| 140           | 0                         | 568                                | 3,02                                   | 7300  | 17,0                              |
| 150           | 0,18                      | 1550                               | 12,2                                   | 13000   | 23,0                              |
| 200           | 0,75                      | 790                                | 4,0                                    | 23000   | 59,0                              |
| 250           | 1,24                      | 560                                | 0,78                                   | 32000   | 115,0                             |
| 350           | 2,4                       | 131                                | 0,44                                   | 47000   | 135,0                             |
| 500           | 3,3                       | 56                                 | 0,22                                   | 45000   | 111                               |
| 1000          | 5,1                       | 28                                 | 0,06                                   | 38  | 0,6                               |

П р и м е ч а н и е . Срок экспозиции проб - трое суток при  
температуре 16-18°C.

Биомасса и продукция бактерий в промежуточном  
слое между кислородной и сероводородной зонами

В этой зоне довольно подробно были изучены основные условия  
среды, распределение бактерий и интенсивность их продукция, ко-  
торая осуществляется преимущественно за счет хемосинтеза. Ре-

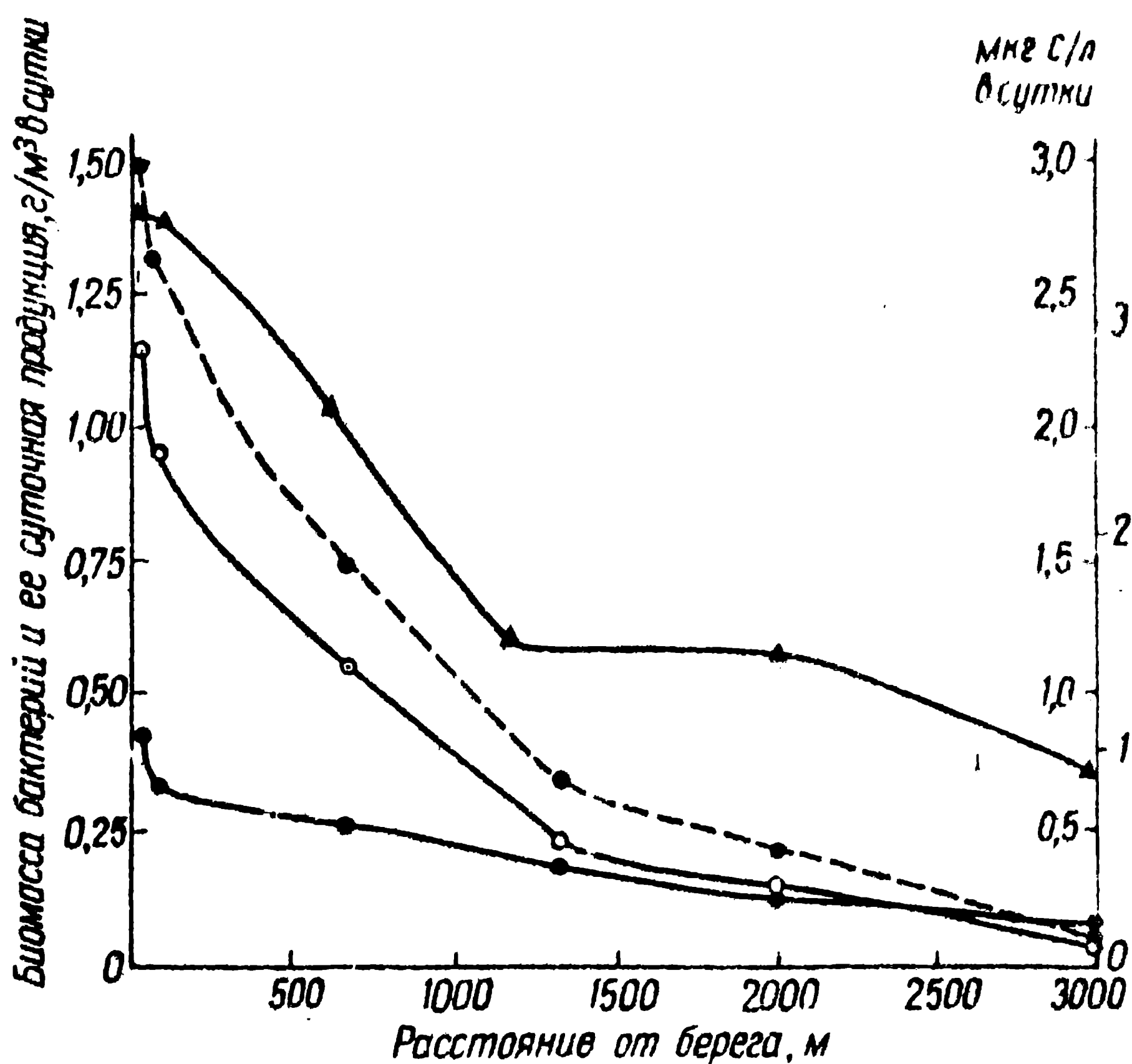


Рис.6. Изменение биомассы бактерий и ее продукции по мере удаления от берега /против Карадага/:  
 —●— — биомасса бактерий, —○— — продукция бактерий;  
 ---●--- гетеротрофная ассимиляция CO<sub>2</sub> микрофлорой, —▲— — П/Б-коэффициент.

результаты определений представлены в таблицах 1, 2, 3 и на рисунках 4, 5, 7, 8, 9, из которых видно, что на глубоководных станциях сероводородная зона начиналась на глубинах 135-150 м. Кислород же убывал до аналитического нуля на глубинах 170-180 м. Таким образом, в промежуточной зоне находится слой толщиной 20-40 м, где эти растворенные газы присутствуют в очень небольших концентрациях /Гололобов, 1953; Скопинцев и др., 1966/. Окислительно-восстановительный потенциал в пределах этой зоны имеет небольшой градиент и снижается всего на 5-10 мв. Глубже градиент снижения  $Eh$ , как и градиент прироста  $H_2S$  резко возрастает.



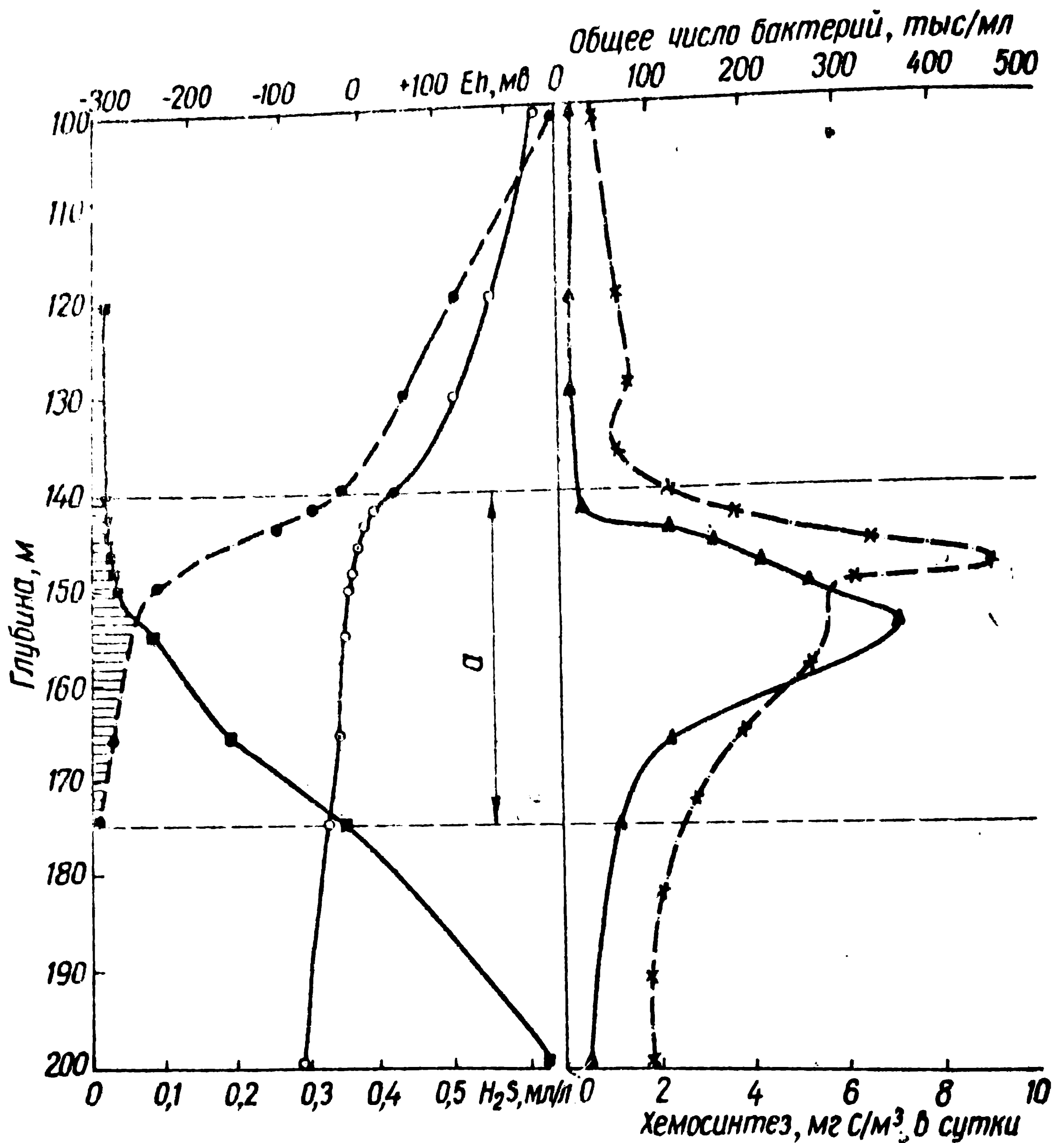


Рис. 7. Вертикальное распределение кислорода /—•—/, H<sub>2</sub>S /—•—/, Eh /—○—/, хемосинтеза /—▲—/ и общего числа бактерий /—•—/ в промежуточном слое /ст. 1301/.

Перечисленные особенности промежуточной зоны указывают на то, что именно здесь происходит наиболее интенсивное окисление сероводорода.

Определения численности и функциональной активности обитающей здесь микрофлоры выявили весьма энергичное участие бактерий в окислении сероводорода и других восстановленных про-

дуктов, накапливающихся в анаэробной зоне. В числе последних наиболее важное место, по-видимому, занимает метан, о чем можно судить по необычайно высокой потенциальной активности метанооксиляющих бактерий, отличающихся большой специфичностью.

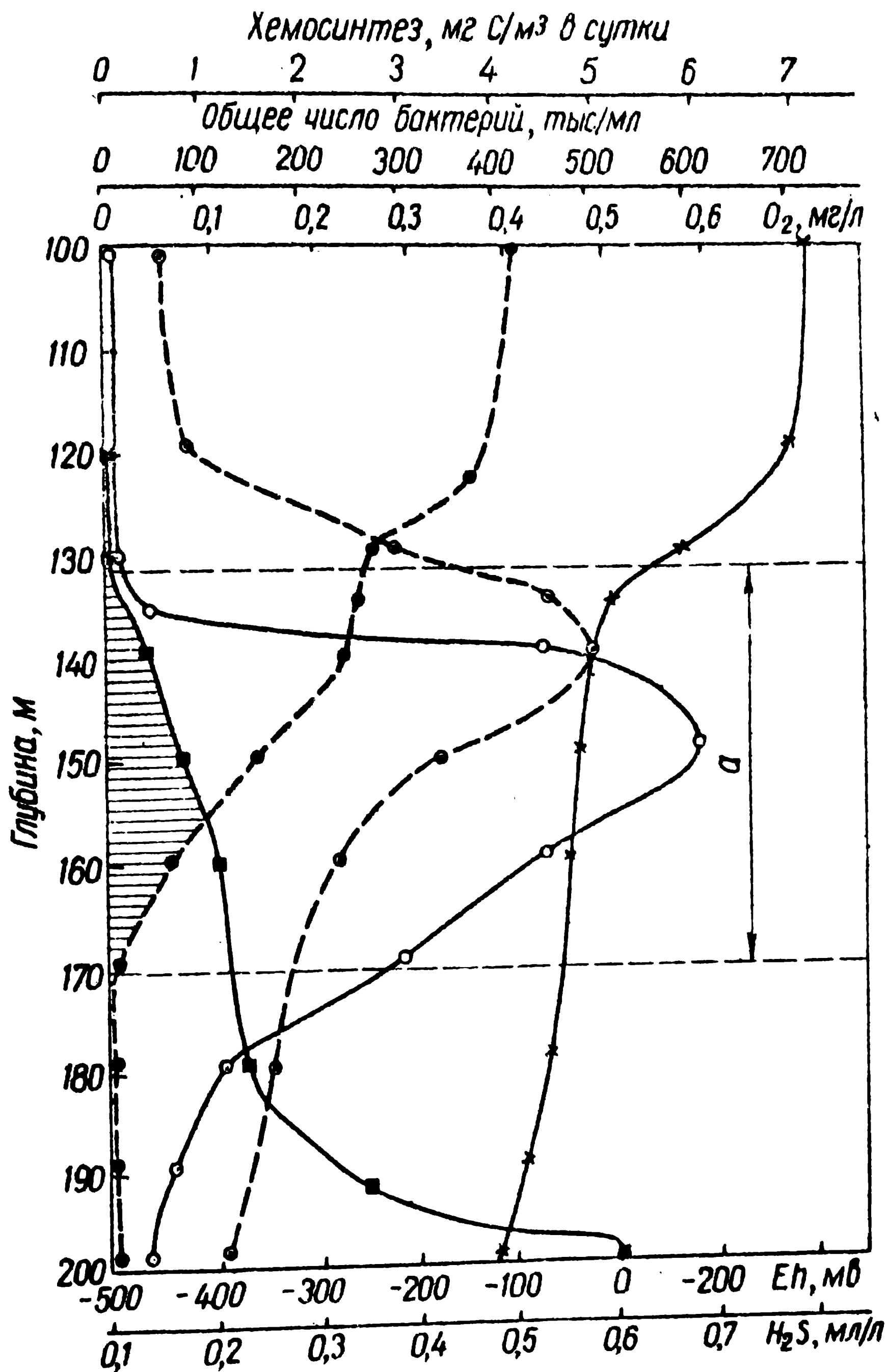


Рис. 8. Вертикальное распределение  $O_2$  (—•—),  $H_2S$  (—■—),  $Eh$  (—\*—), хемосинтеза (—○—) и общего числа бактерий (— — —○ — —) в промежуточном слое /ст. 1308/; а — слой сосуществования  $H_2S$  и  $O_2$ .

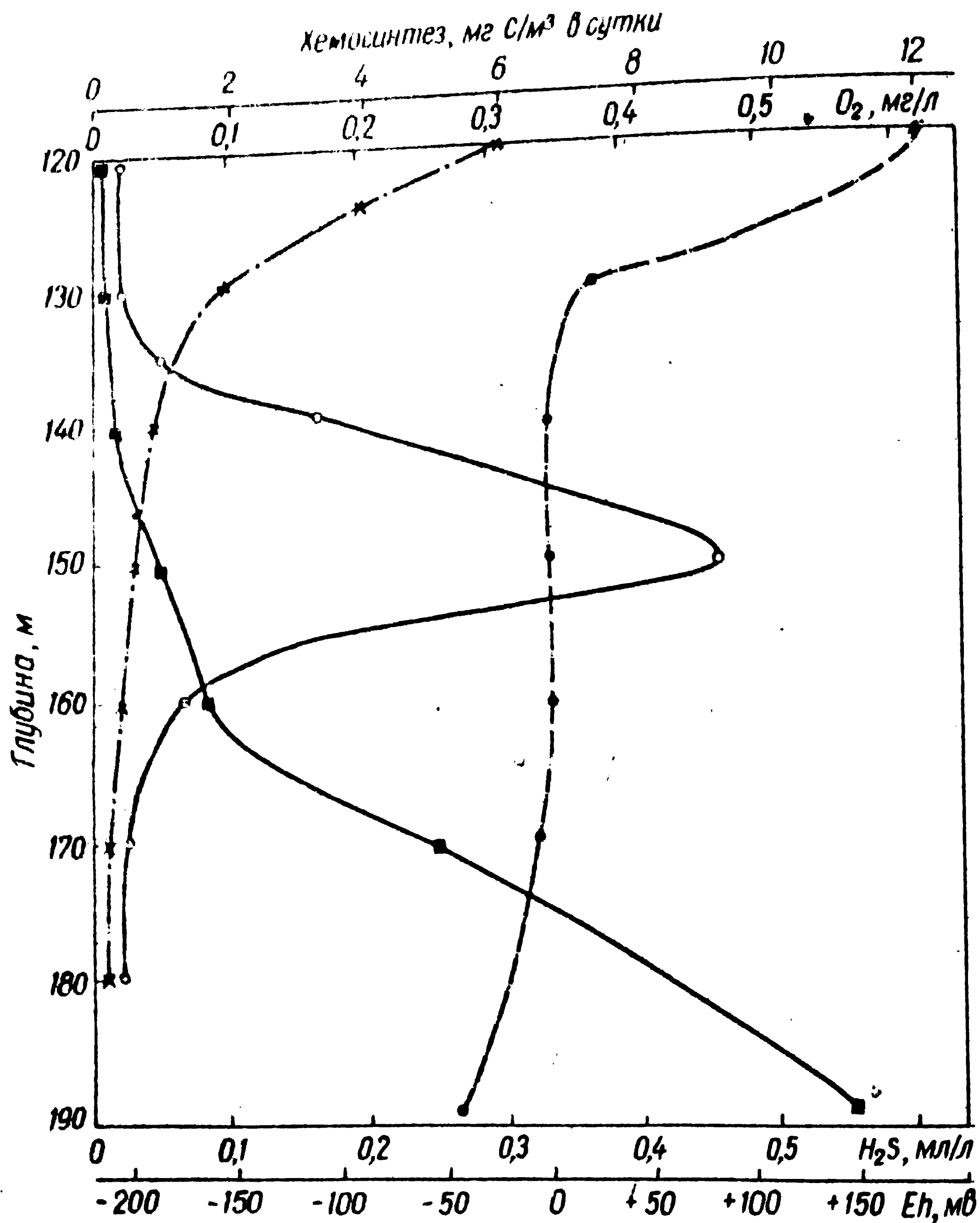


Рис. 9. Вертикальное распределение  $O_2$  (— · — · x — ·),  $H_2S$  (—●—),  $Eh$  (— · — ·) и интенсивности хемосинтеза (—○—) /ст.3011/.

Общее число бактерий в промежуточной зоне достигает максимума, составляя 200–400 тыс. клеток в 1 мл, что в 2–4 раза выше, чем в зоне фотосинтеза. Биомасса же бактерий возрастает в 4–6 раз в связи с тем, что клетки бактерий здесь вдвое крупнее, чем в зоне фотосинтеза. Они представлены преимущественно палочками и цепочками, которые ранее были описаны как "нитевидные

бактерий" /Крисс, 1959/. Продукция бактерий, обусловленная преимущественно процессом хемосинтеза, также достигает в этом слое максимума, составляя 40-60 мг сырой биомассы в 1 м<sup>3</sup> в сутки. П/Б-коэффициент для бактерий в этом слое достаточно высок и равен в среднем 0,6. Слой интенсивного хемосинтеза невелик. Его толщина составляет 10-15 м. В слое интенсивного хемосинтеза  $Eh$  находится в пределах от -10 до -20 мв, концентрация  $H_2S$  - от 0,1 до 0,5 мг/л и содержание растворенного кислорода составляет менее 0,1 мг/л.

Измерения потенциальной активности тионовых бактерий показали, что наиболее активная их популяция сохраняется в слое 150-300 м /рис. 10, 11/. В пределах этого слоя происходит перенос активных тионовых бактерий в результате вертикального перемещения толщи воды и на частичках оседающей взвеси. Весьма активны в указанном слое и тиоденитрифицирующие бактерии /рис.10/.

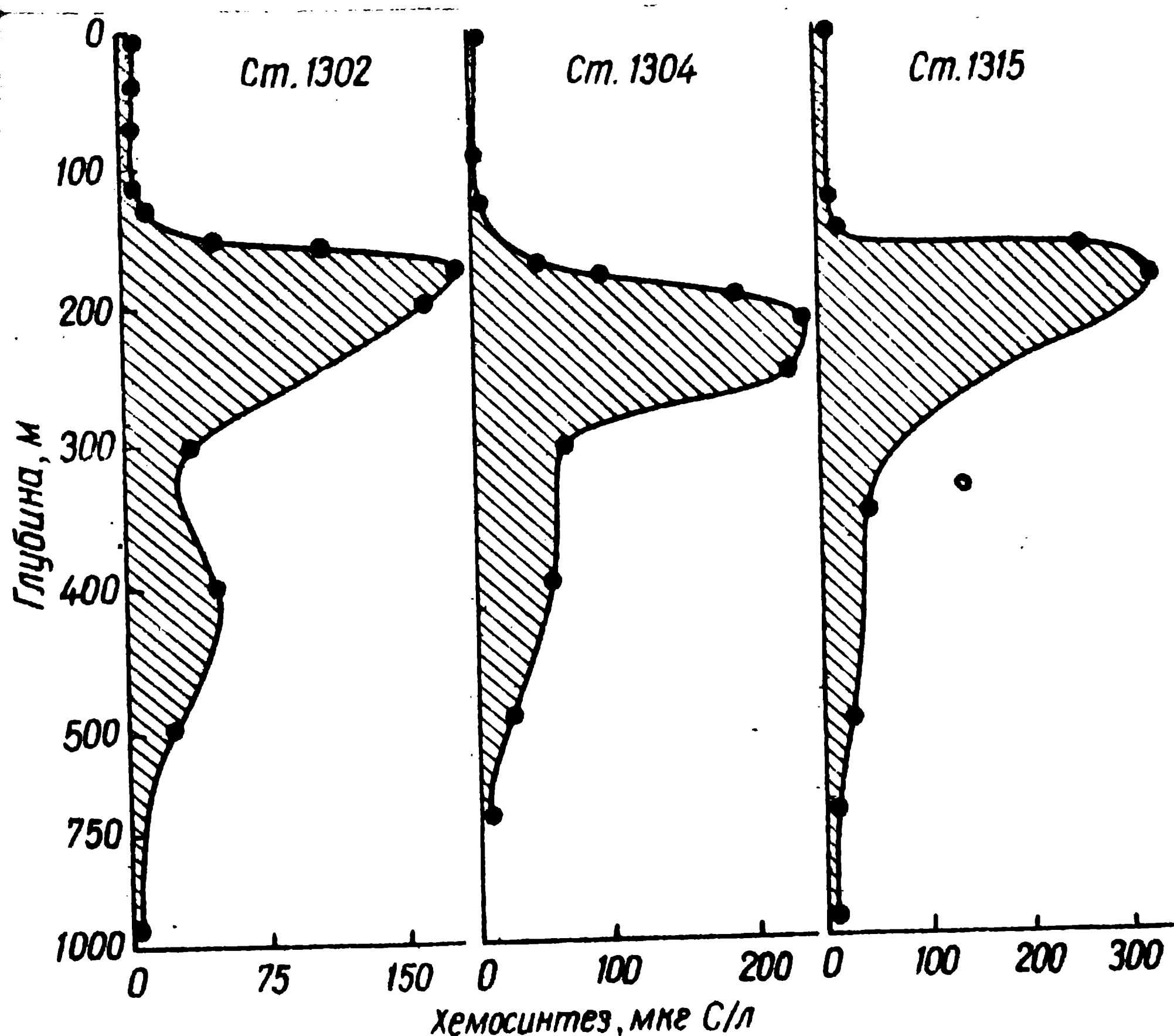


Рис. 10. Функциональная активность тионовых бактерий в толще воды.

Внесение нитрата в пробы воды из слоя 150-400 м неизменно вызывает вспышку развития тионовых бактерий через короткий промежуток времени.

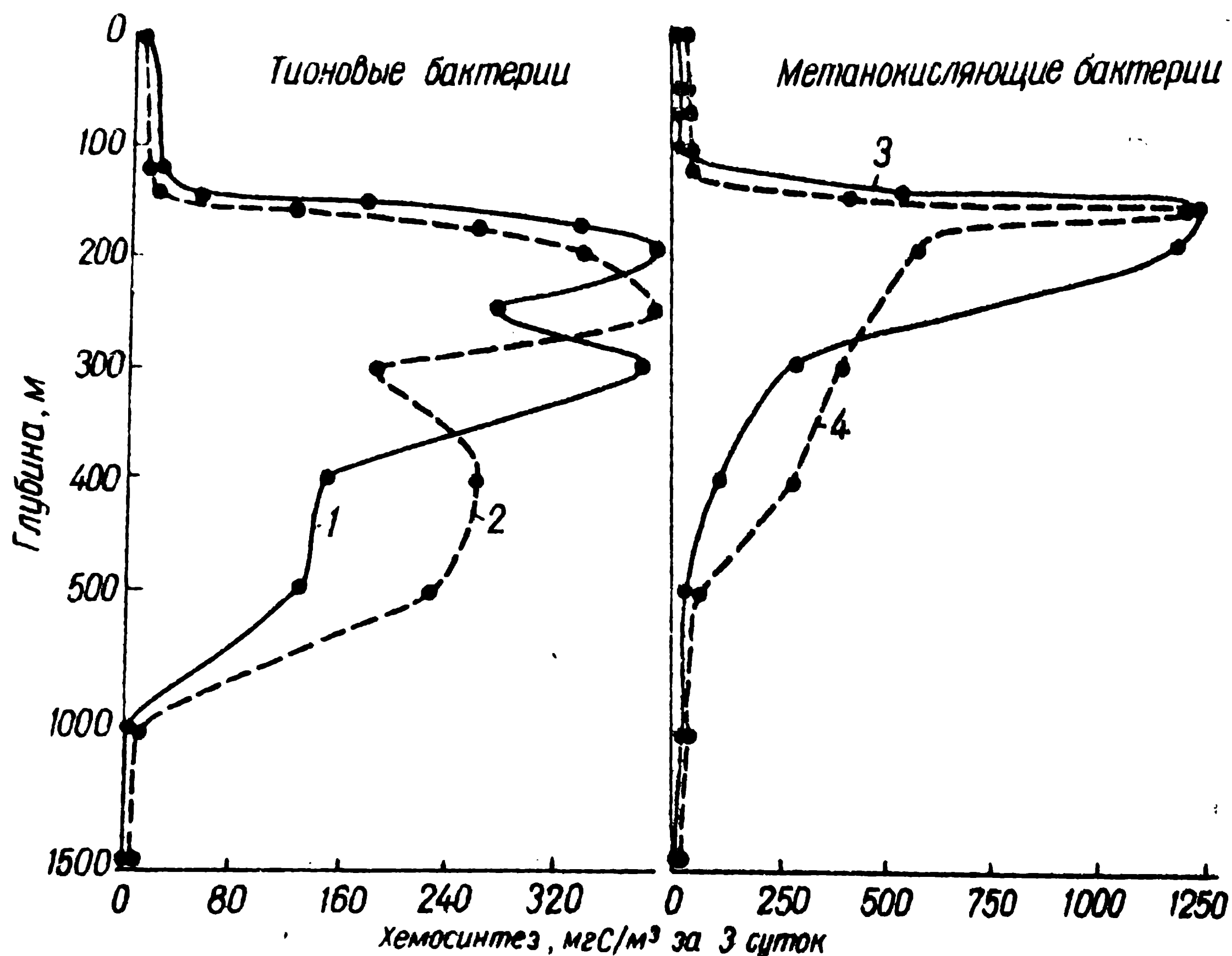


Рис. 11. Функциональная активность тионовых аэробных бактерий /1/, тионовых денитрифицирующих бактерий /2/ и метанокисляющих бактерий, выявляемых при добавлении в пробу воды метанола /3/ или метана /4/.

Данные о скорости окисления сероводорода и о соотношении процессов химического и биологического окисления будут приведены в следующем сообщении.

В промежуточной зоне и в слоях воды, прилегающих к ней, была выявлена неожиданно высокая потенциальная активность метанокисляющих бактерий. Внесение метана или метанола в пробы воды, взятые с глубин 150-400 м, неизменно вызывает вспышку развития метанокисляющих бактерий в течение нескольких дней. Интенсивность хемосинтеза и численность бактерий возрастают при этом в сотни раз /рис.

Такой феномен, казалось бы, должен быть характерен скорее

для проб воды из района нефтяного месторождения, чем для проб из олиготрофного водоема каким является Черное море. Эти данные указывают на вероятность того, что в сероводородную зону Черного моря поступает значительное количество метана. Если это так, то его источником могут быть с большей вероятностью процессы геологического характера, чем метановое брожение его грунтов. Согласно нашим прежним данным, микробиологические процессы на дне центральной котловины Черного моря протекают очень слабо и быстро затухают в толще отложений /Сорокин, 1962в/. Поступление метана в бассейн Черного моря из окружающих его осадочных пород, формировавшихся в районе существования больших мелководных бассейнов, представляется нам более вероятным. В свете полученных данных большой интерес представляет анализ газов, растворенных в воде сероводородной зоны Черного моря. Единичные анализы /Сорокин, 1963/ свидетельствуют о наличии среди них метана.

На станциях, расположенных на склонах против Ялты /табл.2/ и против Босфора /см.рис.4/, граница сероводородных вод опускается до глубины 180-200 м, а промежуточная зона растягивается по вертикали. В связи с этим толщина зоны активного хемосинтеза здесь также возрастает.

#### Численность и продукция бактерий в глубинных водах

В глубинных водах по мере возрастания глубины от 300-400 м и ниже жизнедеятельность микрофлоры затухает в связи с недостатком доступных акцепторов водорода и усвояемых органических веществ /рис.4,5; табл.2,3/. На глубине 400-500 м окислительно-восстановительный потенциал стабилизируется на уровне - 160, - 190 мв. При таком низком  $E_h$  жизнь анаэробной микрофлоры возможна лишь при достаточно высоком содержании легкоусвояемых органических веществ или в присутствии нитратов. Ни того, ни другого в глубинных водах в заметных количествах мы не находим. Общее число бактерий падает здесь в 5-10 раз, составляя всего 10-20 тыс. в 1 мл. Значительная часть этой микрофлоры представлена слабо красящимися "тенями" бактерий, образующих цепочки. Попытки определения продукции бактерий в глубинных водах методом прямого микроскопирования дают чаще всего отрицательные результаты. Судя по нулевым величинам ассимиляции  $CO_2$  и по близкой к нулю потенциальной активности бактерий в слоях воды ниже 700-1000 м, микрофлора находится

здесь преимущественно в отмершем или в латентном состоянии. Бактерии попадают сюда пассивно, опускаясь из вышележащих слоев, и консервируются здесь сульфидным ионом и низким  $Eh$ . Лишь в самом придонном слое численность бактерий и их потенциальная активность возрастают. В придонных пробах в большом количестве обнаруживаются "нитевидные" бактерии /табл.5.

Т а б л и ц а 5

Общее число бактерий в придонном слое  
/ст.1300/

| Глубина взятия проб, м | Общее число бактерий, $10^3$ в 1 мл | Преобладающая форма клеток бактерий |
|------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|
| 50 м над дном          | 25                                  | Мелкие кокки и палочки              |
| 6 м " " ж              | 112                                 | " палочки                           |
| 3 м " " ж              | 138                                 | " палочки                           |
| 1 м " " ж              | 392                                 | "Нитевидные" формы                  |

ж

Пробы взяты с помощью батометров, укрепленных в раме, установленной на дне моря на глубине около 2000 м.

Вертикальное распределение гетеротрофных бактерий и сульфатредуцирующих бактерий, учитываемых на питательных средах

Учет сапрофитных бактерий, растущих на РПА в стерильно взятых пробах, показал, что максимум их численности /до 500 колоний в 100 мл воды/ приходится на самый поверхностный слой воды. Второй небольшой максимум отмечен в зоне развития хемосинтетиков. Число анаэробов-сапрофитов в верхних слоях воды составляет 50-300 колоний в 100 мл воды /рис.12/. Таким образом, численность сапрофитов, растущих на РПА в открытых районах Черного моря, чрезвычайно мала. Она не превышает таковую в самых бедных олиготрофных водах океана /Сорокин, 1962а/. Соотношение общего числа бактерий и бактерий-сапрофитов колеблется в Черном море от 30 000 до 50 000. Оно намного



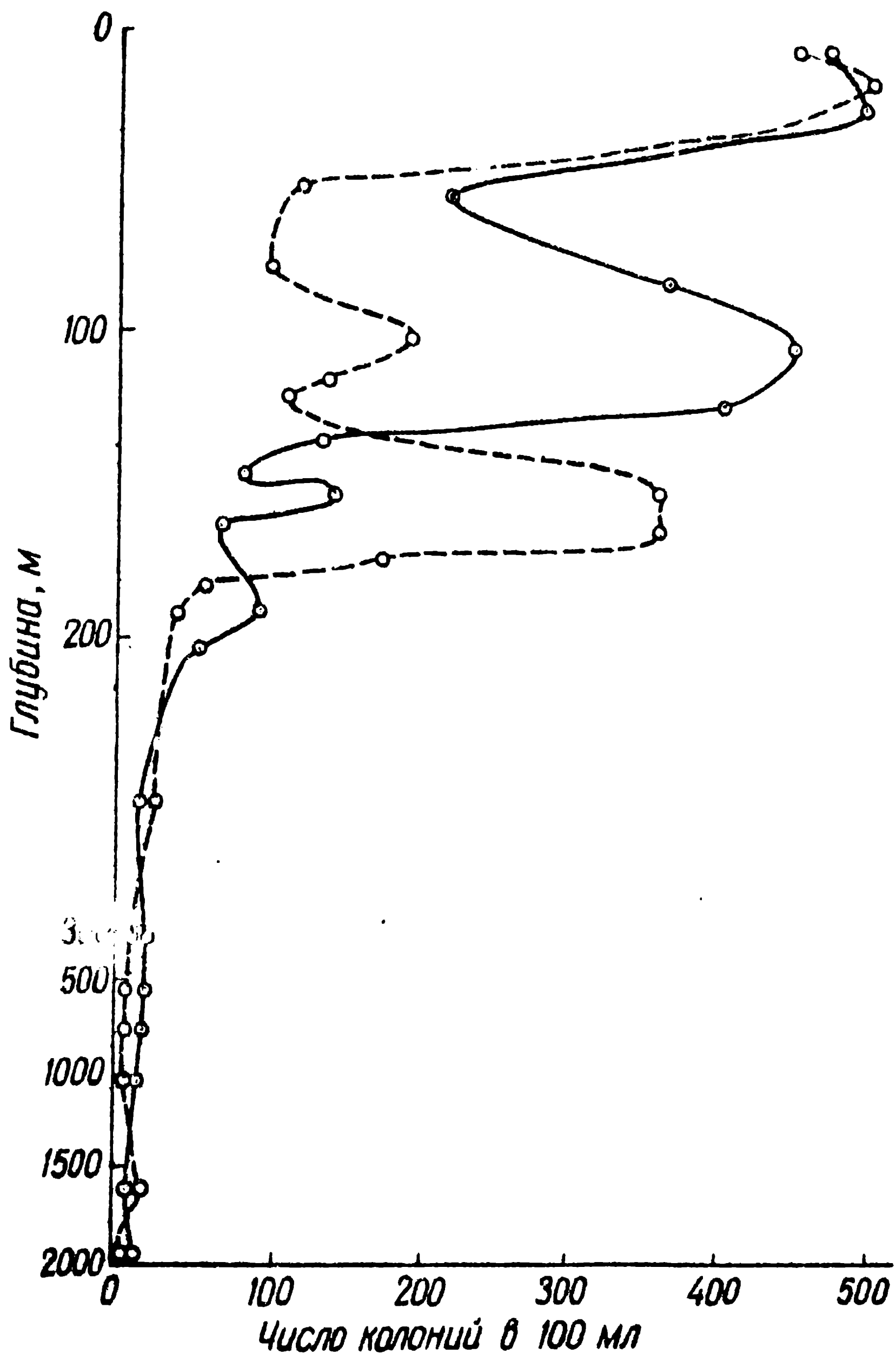


Рис. 12. Распределение сапрофитных бактерий, растущих на РПА в толще воды на ст. 1307 (—○—) и 1320 (---○---).

выше, чем даже в олиготрофных водах океана. Величина этого соотношения указывает, во-первых, на обедненность вод Черного моря легкоуловяемыми органическими веществами белковой природы и, во-вторых, на то, что в ч Черном море бактериальное население, учитываемое прямым микроскопированием, пополняется в значительной степени за счет процесса автотрофной ассими-

ляции  $\text{CO}_2$ , не связанного непосредственно с процессами распада органического вещества.

При проращивании бактерий на фильтрах, помещенных на поверхность "голодного" агара, на них вырастает почти в 100 раз больше колоний, чем на РПА /рис.13/. Колонии эти очень мелкие и видны лишь на окрашенном фильтре под лупой. Численность олигокарбофильных бактерий, растущих на "голодном" агаре, быстро убывает с глубиной. Глубже 150 м она падает в десятки раз. Это указывает на то, что в глубинные воды попадает лишь ничтожная доля легкоусвояемого органического вещества планктонного происхождения.

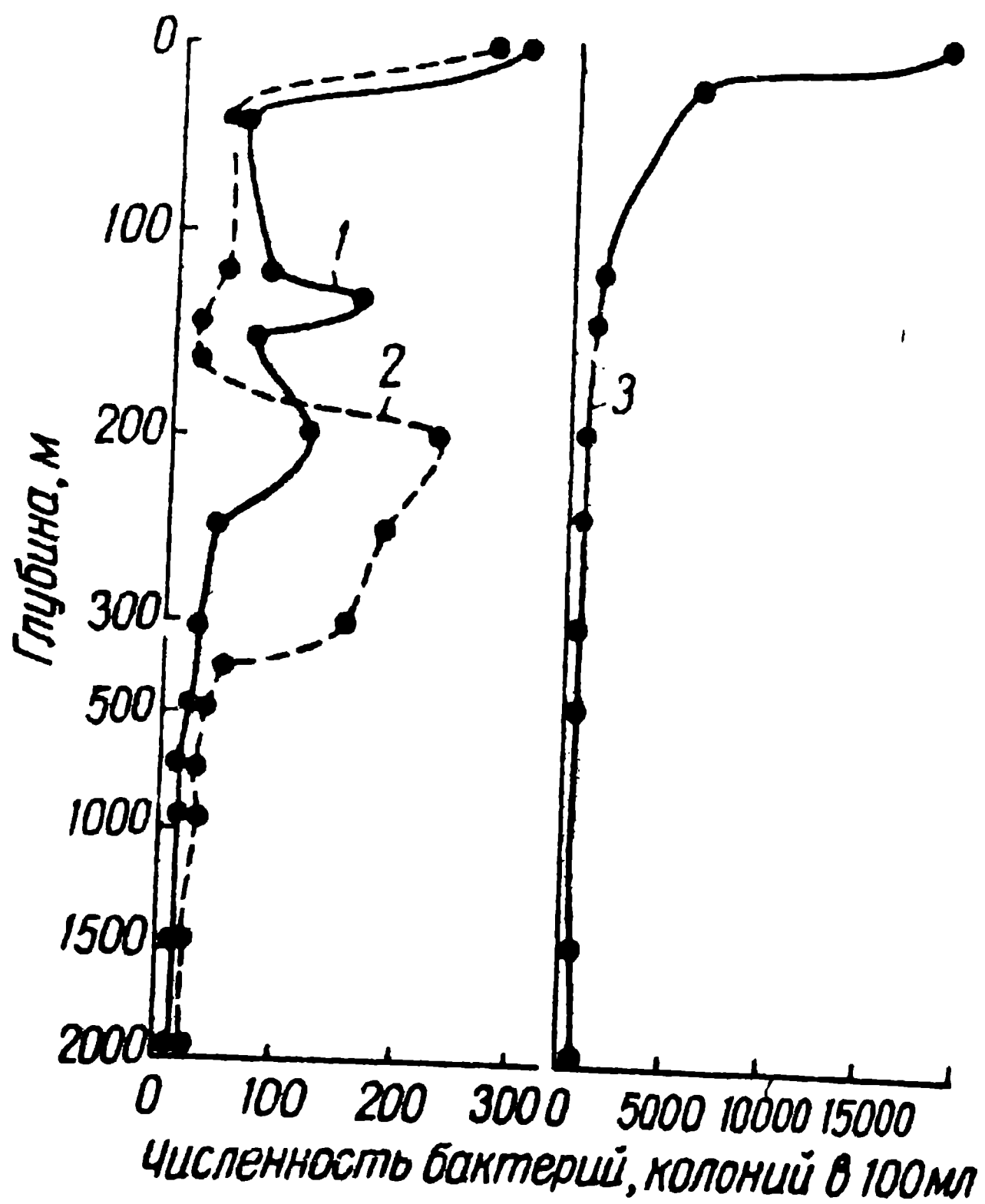


Рис.13. Распределение сапрофитных аэробных /1/ и анаэробных бактерий /2/, а также бактерий, растущих на "голодном" агаре /3/ в толще воды /ст.1321/.

Распределение сульфатредуцирующих бактерий /рис.14/ подтверждает ранее полученные нами данные /Сорокин, 1962б/ о существовании в Черном море олоя редукции сульфатов, расположенного непосредственно под зоной хемосинтеза на глубинах 200-300 м.

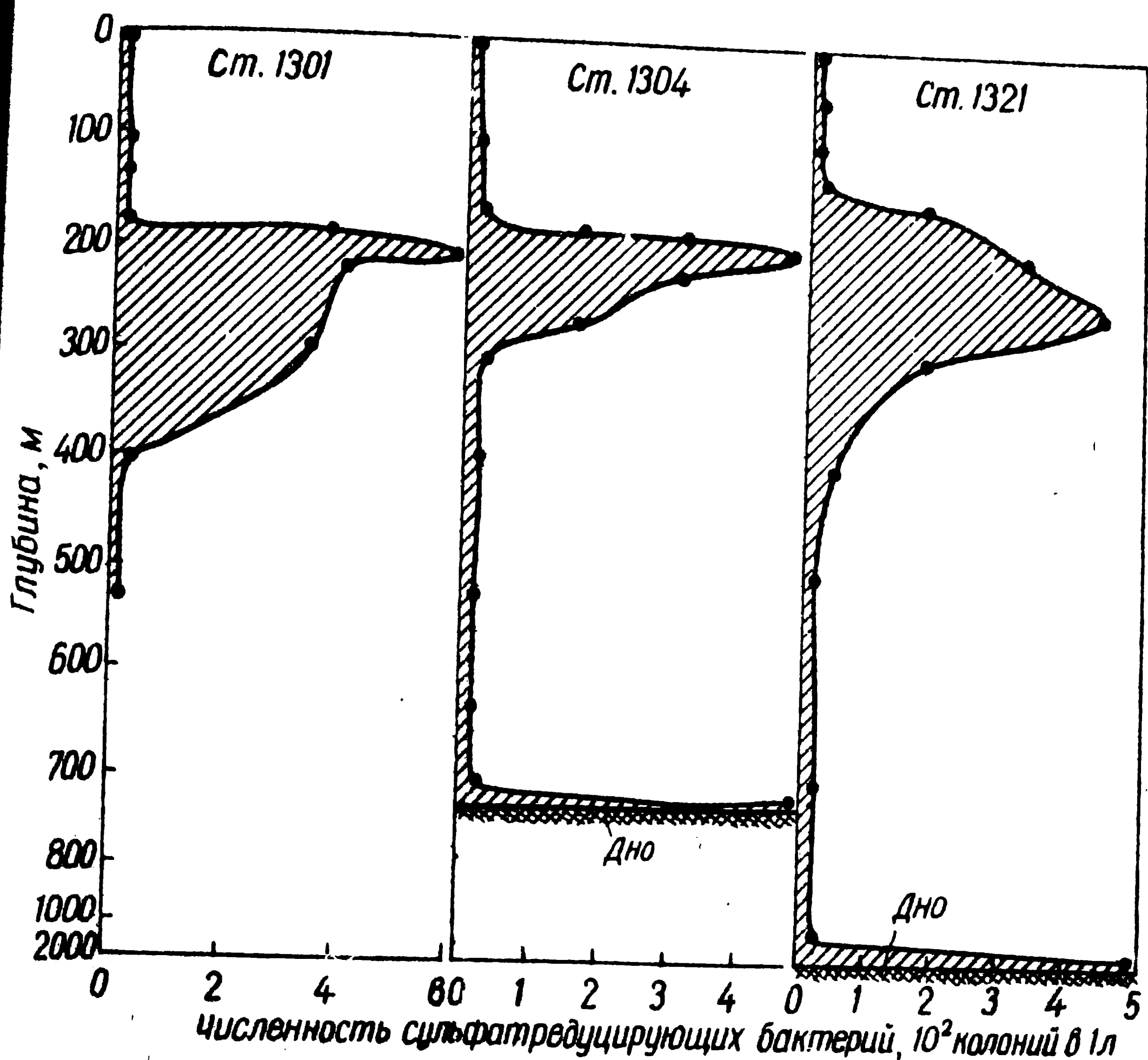


Рис. 14. Распределение сульфатредуцирующих бактерий в толще воды.

Модельный опыт, воспроизводящий процессы, протекающие в Черном море

Процессы окисления сероводорода и связанного с ним синтеза биомассы бактерий были воспроизведены на модельном опыте, аналогичном опыту Егунова. На дно цилиндра емкостью 2 л была налита агаризованная среда, которая содержала: 2,5% агара, 3% тиосульфата, 0,5%  $\text{Na}_2\text{S} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ , 5%  $\text{NaCl}$ , 0,1%  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ , 0,2%  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  и  $\text{FeSO}_4$  /следы/. Цилиндр был заполнен сероводородной водой, взятой на ст. 1308 на глубине

200 м. Спустя неделю в цилиндре, на расстоянии 15 см от дна, наметился слой развития тионовых бактерий в виде тончайшего слоя мути. Несколько дней спустя на этом горизонте образовался мощный слой тионовых бактерий. Под ним находился слой мутноватой сероводородной воды, а над ним - слой светлой воды, содержащей кислород /рис.15/. Расслоение поддерживалось засолением нижнего слоя воды солями, которые выщелачивались из слоя агаризованной среды. Позже в промежуточном слое бактерии образовали подобие тлечки, которая шнурами свисала вниз. Куски этих шнуров обрывались, опускались на дно. На дне за счет органического вещества осевших бактерий /другая органика в цилиндре отсутствовала/ началась редукция сульфатов. Об этом можно было судить по появлению в придонном слое на стенке цилиндра черного кольца сульфида железа, состоявшего из отдельных колоний сульфатредуцирующих бактерий.

Распределение  $L_h$  и вертикальное распределение численности бактерий в цилиндре было весьма аналогичным таковому в Черном море /рис.16/.

### Обсуждение результатов

Представленные выше данные о численности и биомассе бактерий, об их активности в толще воды Черного моря в целом вполне согласуются с аналогичными данными, полученными нами в 1960 г. /Сорокин, 1964/. Согласно этим данным, в промежуточной зоне идет весьма интенсивное окисление сероводорода и, возможно других продуктов анаэробного распада органического вещества, в частности метана. При определении количества окисляющихся в этой зоне восстановленных продуктов по интенсивности хемосинтеза, идущего за счет их окисления, следует учитывать, во-первых, что существенная доля энергетического потенциала сероводорода выделяется в виде тепла в ходе его химического окисления растворенным в воде кислородом. Опыты с меченым  $S^{35}$  сульфидом показали, что в создании бактериальной продукции участвует менее половины исходного энергетического потенциала  $H_2S$ , так как бактерии окисляют не сульфиды, как таковые, а преимущественно тиосульфат, который образуется при их химическом окислении. Аналогичные данные были получены нами на меромиктическом озере /Сорокин, 1966/. Во-вторых, при

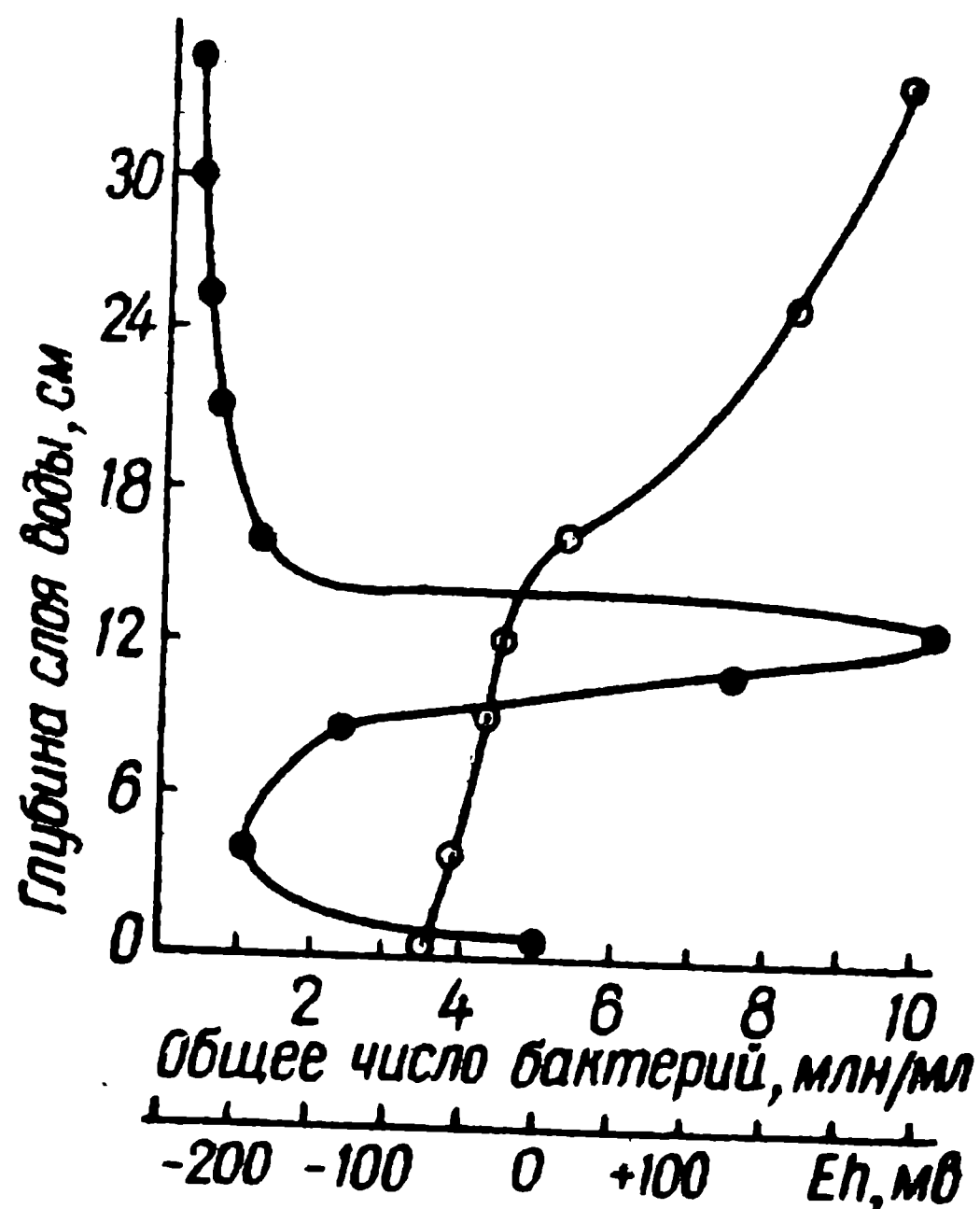
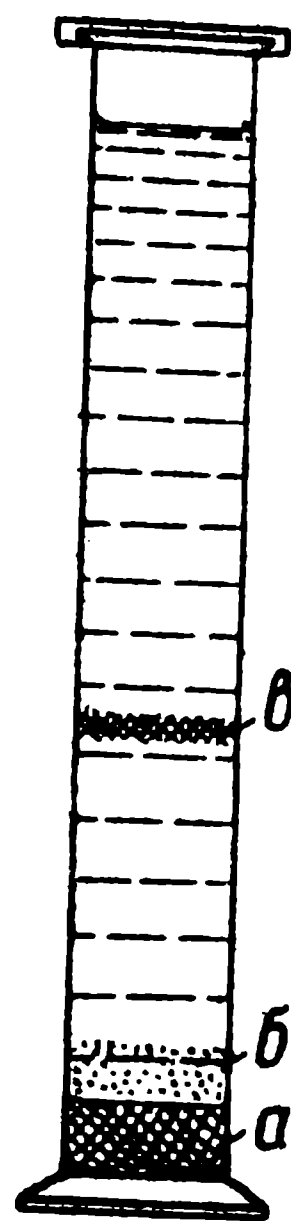
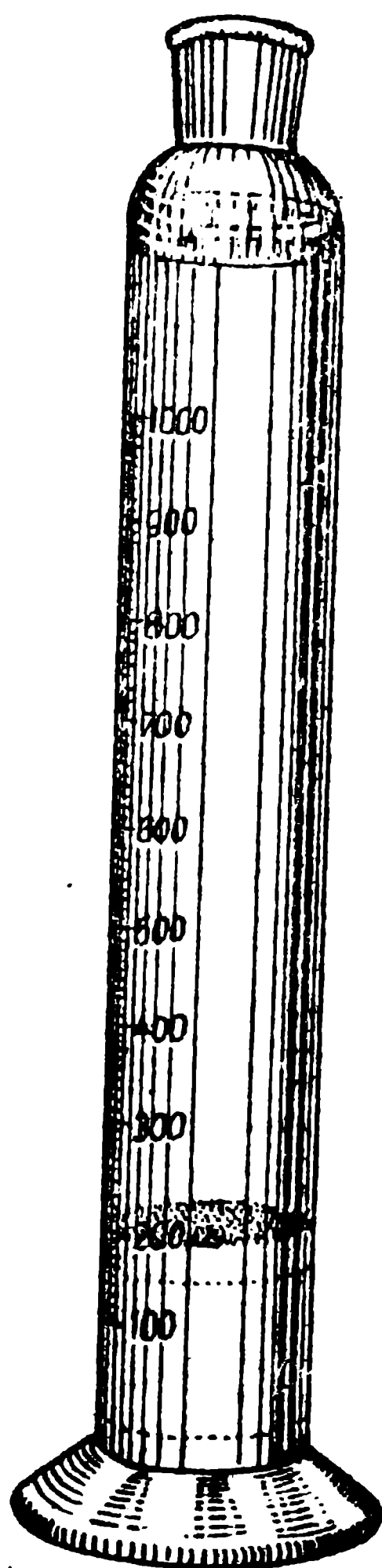


Рис. 16. Схема модельного опыта в цилиндре и результаты анализа распределения в нем общего числа бактерий (—●—) и  $Eh$  (—○—):  
а — сульфидный агар; б — зона вторичной редукции сульфатов; в — слой развития тионовых бактерий.

Рис. 15. Цилиндр со слоем развившихся в нем тионовых бактерий.

определении хемосинтеза метанооксиляющих бактерий с помощью меченого  $C^{14}$  карбоната его величина снижается более, чем в 2 раза, ввиду того, что метанооксиляющие бактерии используют для биосинтеза всего 30-40% углерода наружной  $CO_2$  /Сорокин, 1961/. Тем не менее продукция хемосинтеза в столбе воды, измеренная радиоуглеродным методом, составляет до 100 мг С под 1 м<sup>2</sup>. При средней эффективности хемосинтеза /15%/ для его осуществления необходимо окислить в промежуточном слое за сутки около 0,3г/м<sup>2</sup>

восстановленных веществ - метана и сероводорода. Очевидно, что в современный период существования Черного моря окисление такого количества восстановленных веществ должно компенсироваться одновременным образованием аналогичного количества этих веществ за счет процессов анаэробного распада органического вещества. Существование такого динамического равновесия доказывается стабильностью анаэробной зоны при наличии значительного вертикального водообмена /Водяницкий, 1948; Богданова, 1959; Скопинцев, Смирнов, 1962/. Могут ли богатые органическим веществом илы Черного моря выделять такое количество восстановленных веществ? Вероятно, нет. Запас сероводорода в глубоководных илах находится преимущественно в связанном состоянии. Процессы его образования в настоящее время идут только в слое толщиной 1-2 см. Скорость образования  $H_2S$  на большей части площади дна очень мала и не превышает  $5 \text{ мг/м}^2$  в сутки /Сорокин, 1964/. Эти последние данные вполне реальны, так как действительно основная акватория Черного моря занята олиготрофными водами, продукция которых чрезвычайно низка. К тому же поступление органических остатков в иловые отложения Черного моря затруднено наличием двух скачков плотности. Таким образом, можно с уверенностью сказать, что процесс редукции сульфатов, идущий в глубинных грунтах, не сможет обеспечить компенсацию его окисления в промежуточной зоне.

Каковы же другие источники веществ, дающих энергию для интенсивной продукции бактерий в промежуточной зоне? Одним из таких источников может быть интенсивная редукция сульфатов в грунтах, отлагающихся по периферии на глубинах от 150 до 1000 м. Здесь грунты намного богаче свободным сероводородом /Волков, 1961/, и скорость образования  $H_2S$  в них в десятки раз выше, чем в грунтах центральной котловины /Сорокин, 1964/. Редукция сульфатов идет здесь за счет органических веществ, которые осаждаются из высокопродуктивных прибрежных вод и с придонными мутьевыми потоками сравнительно быстро достигают анаэробной зоны, где идет сульфатредукция. Мы исследовали аналогичные процессы на озере Гек-Гель, которое является хорошей моделью Черного моря /Сорокин, 1967/. Это олиготрофное горное озеро имеет постоянную сероводородную зону. Гидрологические и гидрохимические характеристики оз. Гек-Гель, вертикальная структура протекающих в нем биологических процессов совер-



шенно аналогичны таковым в Черном море /рис.17/. Определение скорости редукции сульфатов и окисления сульфидов с помощью  $S^{35}$  показало, что начальным источником энергии для поддержания динамического равновесия между продукцией  $H_2S$  и его окислением является, главным образом, аллохтонное органическое вещество, вносимое со стоком. Это вещество, попадая на дно, включается в процесс редукции сульфатов. Образующийся сероводород мигрирует в промежуточную зону и там окисляется. Таким образом, в этом озере стабильность сероводородной зоны и круговорот серы поддерживаются за счет внешнего по отношению к водоему источника энергии.

В Черном море роль аллохтонного материала в продукции сероводорода невелика. Однако не лишено оснований предположение о том, что здесь роль внешнего источника энергии играют метан и, возможно, другие углеводородные газы, поступающие через толщу осадочных пород в бассейн Черного моря. В пользу такого предположения говорят данные о высокой активности метанокисляющих бактерий, которую, как указывалось выше, нельзя объяснить современным автохтонным образованием метана в самом водоеме.

Черное море образовалось на месте богатейшего древнечерноморского бассейна. В связи с этим вполне вероятно, что осадочные породы, подстилающие ложе Черного моря и окружающие его, содержат запас углеводородных газов. Эти газы постепенно поступают в его бассейн и окисляются микрофлорой в промежуточной зоне, способствуя тем самым ее стабильности и обеспечивая высокую продукцию бактерий. Растворенный метан был обнаружен в воде анаэробной зоны /Сорокин, 1963/.

При обсуждении причин, обуславливающих стабильность анаэробной зоны, следует учитывать роль процесса вторичной редукции сульфатов за счет органического вещества, которое накапливается в промежуточной зоне. Этот процесс был обнаружен на глубинах 200-300 м с помощью меченого  $S^{35}$  сульфата /Сорокин, 1962/, а также посевами на питательную среду /рис.14/. Существование слоя редукции сульфатов в толще воды обеспечивает дополнительную продукцию сероводорода и тем самым повышает эффективность использования энергии восстановителей в процессе круговорота серы. Действительно, часть этой энергии в ходе их окисления связывается в органическом веществе тел



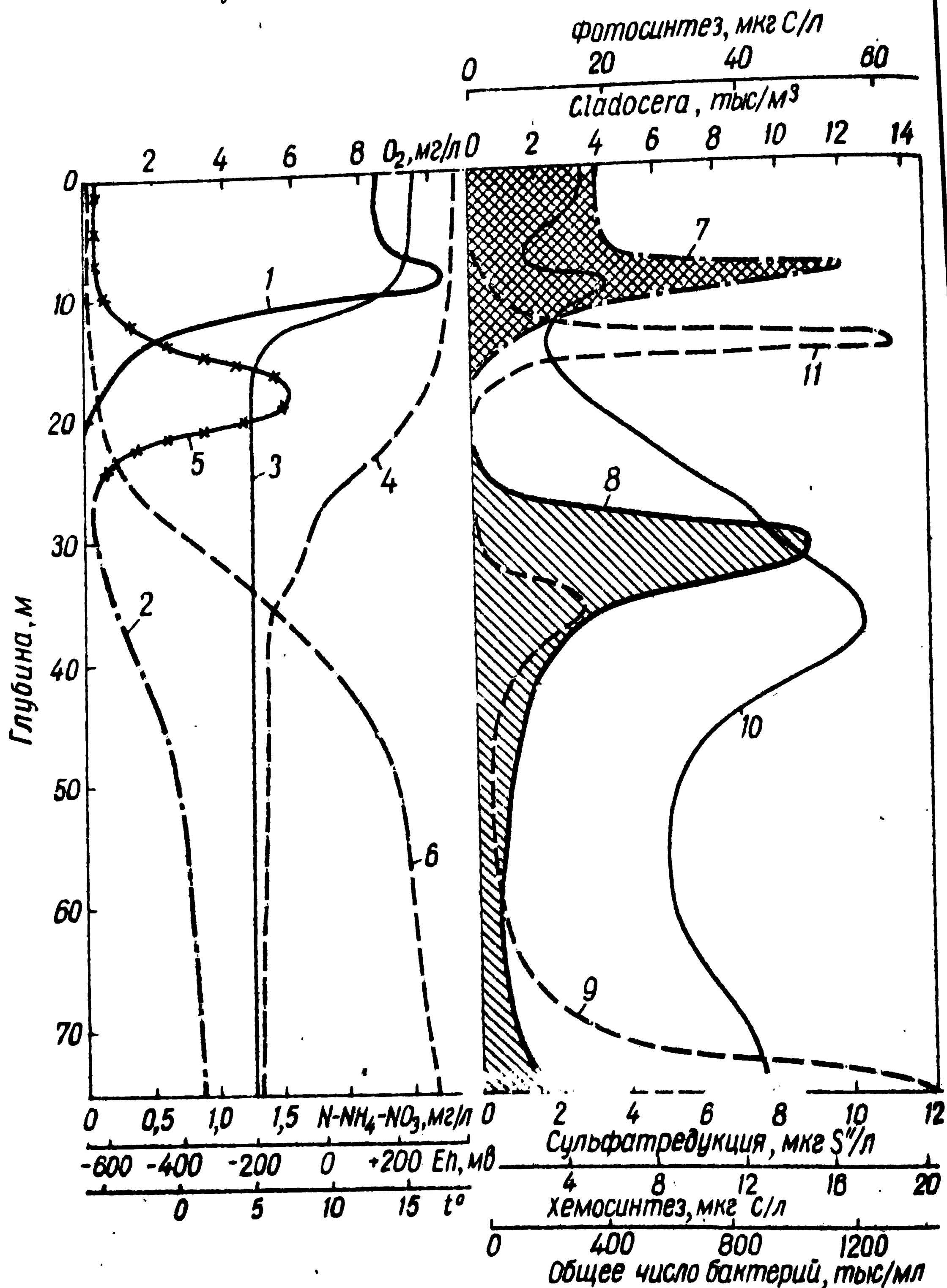


Рис.17. Вертикальное распределение: O<sub>2</sub> /1/; H<sub>2</sub>S /2/; t° - /3/; Eh /4/; NO<sub>3</sub>⁻ /5/; NH<sub>4</sub>⁺ /6/; фотосинтеза /7/, хемосинтеза /8/, сульфатредукция /9/; общей численности бактерий /10/; Cladocera /11/ в озере Ген-Гель.

бактерий, которое после их отмирания используется сульфатредуцирующими бактериями для дополнительной продукции сероводорода. Этот процесс весьма наглядно демонстрируется опытом в цилиндре /рис.16/. Он был прослежен нами также на меромиктических озерах Беловодь и Гек-Гель /Сорокин, 1966/.

Дальнейшие исследования баланса органического вещества, круговорота серы и процессов накопления и окисления метана и углеводородных газов, вероятно, позволят выяснить природу источников энергии, поддерживающих стабильность сероводородной зоны Черного моря, и тем самым решить одну из самых трудных загадок этого уникального водоема.

#### Выводы

1. Определена общая численность биомассы и продукция бактерий, а также функциональная активность тионовых и метанокисляющих бактерий в толще воды Черного моря.

2. Численность и биомасса бактерий в кислородной зоне составляют в среднем соответственно 50-150 тыс. в 1 мл и 10-20 мг/м<sup>3</sup>. Суточный П/Б-коэффициент в этой зоне в среднем равен 0,3 - 0,6.

3. Максимум численности биомассы и продукции бактерий найден в промежуточном слое между кислородной и сероводородной зонами, где кислород и сероводород сосуществуют. Толщина указанного слоя равна 30-40 м. Продукция бактерий обеспечивается здесь, главным образом, за счет процесса хемосинтеза.

4. Активные тионовые бактерии и тиоденитрификаторы найдены в слое 250-400 м.

5. В слое 150-400 м во всех пробах найдены очень активные метанокисляющие бактерии.

6. Максимум численности сапрофитных бактерий и гетеротрофов, растущих на "голодном" агаре, обнаружен у самой поверхности.

7. Глубинные воды /1000-2000 м/ практически не содержат жизнедеятельной микрофлоры. Бактерии, которые здесь обнаружены прямым микроскопированием, находятся в отмершем или латентном состоянии.

8. Полученные данные использованы при обсуждении причин стабильности сероводородной зоны в Черном море.

Л и т е р а т у р а

- Б о г д а н о в а А.К. - В кн.: Тр.Севастоп. биол. ст., 12, 1959.
- В о д я н и ц к и й В.А. - В кн.: Тр.Севастоп. биол. ст., 6, 1948
- В о д я н и ц к и й В.А. - Природа, 2, 1958.
- В о л к о в И.И. - В кн.: Тр. Ин-та океанол.АН СССР, 50, 1961.
- Г о л о л о б о в Я.К. - В кн.: Гидрохим.материалы, 21, 1953.
- Д а ц к о В.Г. - В кн.: Тр.ВНИРО, 28, 1954.
- Е р и с с А.Е. Морская микробиология /глубоководная/. Изд-во АН СССР, М., 1959.
- Л е б е д е в а М.Н. - В кн.: Тр. Севастоп. биол.ст. 11, 1959.
- М о р о з о в а-В о д я н и ц к а я В.Н. ДАН СССР, 73, 4, 1950.
- Р о м а н е н к о В.И. - В кн.: Тр. Ин-та биол.внутр. вод АН СССР, 13 /16/, М., 1966.
- С к о п и н ц е в Б.А. и С м и р н о в Э.В. - Океанология, 2, 3, 1962.
- С к о п и н ц е в Б.А., Р о м е н с к а я Н.Н., С м и р н о в Э.В. - Океанология, 6, 5, 1966.
- С о р о к и н Ю.И. - Журн. общ.биол., 22, 1961
- С о р о к и н Ю.И. - Океанология, 2, 5, 1962
- С о р о к и н Ю.И. - Океанология, 2, 5, 1962а.
- С о р о к и н Ю.И. - Микробиология, 31, 1962б.
- С о р о к и н Ю.И. - Микробиология, 31, 1962в.
- С о р о к и н Ю.И. Первичная продукция и ее утилизация в морских и пресных водоемах. Автореф.дисс. М., 1963.
- С о р о к и н Ю.И. - 29, 1964.
- С о р о к и н Ю.И. - 49, 1964а.
- С о р о к и н Ю.И. Гидробиол. журн., 3, 5, 1967

РАСЧЕТ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА В ЧЕРНОМ  
МОРЕ ПО СОДЕРЖАНИЮ ХЛОРОФИЛЛА

З.З.Финенко

Метод расчета первичной продукции по содержанию хлорофилла долгое время не привлекал должного внимания исследователей,

хотя первая схема расчета была предложена еще в 1941 г. (Manning, Juday, 1941). Для расчета величины продукции фитопланктона авторами на основании экспериментальных данных, полученных при исследовании озерного планктона, была построена кривая зависимости фотосинтеза от энергии радиации, при этом было принято, что максимуму интенсивности фотосинтеза соответствует полученное в опытах ассимиляционное число равное 9,6 мг  $\text{CO}_2$  в час. Зная максимальное ассимиляционное число, интенсивность света и содержание хлорофилла на разных глубинах, не трудно получить соответствующую им интенсивность фотосинтеза. Затем, суммируя полученные данные, рассчитать по площадям первичную продукцию под 1 м<sup>2</sup>. Предложенная схема с успехом может быть использована и в настоящее время в относительно мелких, хорошо перемешиваемых водоемах, где трудно ожидать световую адаптацию фитопланктона к разным интенсивностям света. Однако в каждом конкретном случае для более точных расчетов лучше определить кривую зависимости фотосинтеза от энергии радиации с параллельными измерениями ассимиляционных чисел и пользоваться измеренными величинами.

Схема расчета первичной продукции морского планктона по содержанию хлорофилла, предложенная Райтером и Енчом (Ryther, Jentsch, 1957), также основана на кривой зависимости фотосинтеза от интенсивности света. Указанная выше зависимость была определена путем осреднения измерений, полученных у 14 видов морских планктонных водорослей, выращенных в культурах при освещенности 10000 лк (Ryther, 1956). Зная зависимость фотосинтеза от интенсивности света и интенсивность радиации на разных глубинах, авторы построили кривую распределения относительных величин фотосинтеза по глубинам, где вместо глубин были нанесены пропорциональные им величины  $km$ , которые представляют собой погашение света на глубине  $m$ . Зная максимальную скорость фотосинтеза ( $\rho_m$ ), можно рассчитать продукцию фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> ( $P$ ) по следующей формуле:

$$P = \frac{R_s}{k} \rho_m,$$

где  $R_s$  — относительный фотосинтез под 1 м<sup>2</sup> за сутки при разных значениях общей суточной радиации.

Максимальный фотосинтез авторы считали возможным определить по содержанию хлорофилла и ассимиляционному числу планктона:

$$\rho_m = C \cdot 3,7,$$

где  $C$  - содержание хлорофилла „а“,  $\text{мг/м}^3$ ; 3,7 - среднее ассимиляционное число планктона, выраженное в  $\text{мгС/час}$ .

Хотя схема Гайтера и Енча построена в целом на правильной основе, все же она имеет ряд недостатков, которые делают ее неприменимой для измерения первичной продукции морского планктона при всех условиях. Недостатком метода прежде всего является то, что для всех условий принимается постоянное ассимиляционное число, которое, как теперь известно, изменяется как в течение года, так и в широтном направлении. Вторым не менее важным недостатком схемы является недооценка фактора световой адаптации фитопланктона, находящегося на разных глубинах, и использование постоянной кривой зависимости интенсивности фотосинтеза от интенсивности света для всех условий. Кроме того, в расчетах принимается, что фитопланктон в эвфотической зоне распределен равномерно, и тем самым совершенно не учитывается вертикальное распределение фитопланктона.

Несколько иным путем к расчету первичной продукции по содержанию хлорофилла „а“ в Северном море подошел Стил (Steele, 1962), который вывел уравнение, положив в основу соотношение между ассимиляционным числом и интенсивностью света при низких освещенностях. Он принял, что максимум интенсивности фотосинтеза находится на глубинах, куда проникает 30-50% солнечной радиации от поверхности, что справедливо лишь для физиологически активной радиации, а не для общей солнечной энергии, которая имеется в виду в предложенном уравнении (Steele, 1962, уравнение 12, стр. 142). Согласно этому уравнению, максимум интенсивности фотосинтеза при общей солнечной радиации  $500 \text{ кал/см}^2$  в день на поверхности моря должен достигаться на глубинах с солнечной радиацией  $250 \text{ кал/см}^2$  в день (там же, стр. 147). На самом деле при такой интенсивности света максимум фотосинтеза находится на глубинах, где солнечная радиация составляет  $60-80 \text{ кал/см}^2$  в день. Кроме того, в уравнении Стила не учитывается световая адаптация глубинного фитопланктона и неравномерное распределение хлорофилла в толще воды.

При расчетах продукции фитопланктона по содержанию хлорофилла в Черном море мы также за основу взяли зависимость

между ассимиляционным числом планктона и освещенностью. Однако при этом учитывались такие факторы, как световая адаптация фитопланктона, находящегося на разных глубинах, и неравномерность распределения хлорофилла в эвфотической зоне.

Для определения зависимости фотосинтез – свет пробы воды, взятые с поверхностного слоя (0–5 м) и из слоя, находящегося под скачком плотности (40–50 м), разливали в склянки и помещали в специальный инкубационный ящик, в котором солнечный свет при помощи нейтральных фильтров ослаблялся на 1, 10, 25 и 50%. Результаты опытов, проведенные в августе–сентябре в Черном море показывают, что глубинный фитопланктон явно обнаруживает световую адаптацию (рис. 1). Эта адаптация выражается в угнетении фотосинтеза при избыточной освещенности. Максимум интенсивности фотосинтеза "теневого" фитопланктона может находиться при разных интенсивностях света, что, по-видимому, в значительной мере зависит от физиологического состояния фитопланктонных организмов. На основании наших не очень многочисленных опытов трудно сказать во сколько раз интенсивность фотосинтеза может ослабевать при высоких интенсивностях света, но, исходя из результатов, представленных на рисунке, следует, что эти величины в 2–5 раз меньше величин при оптимальном освещении. Максимум соотношения между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофилла „а“ в слое поверхностного планктона (0–5 м) наблюдался при освещенности около  $7 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{час}$  физиологически активной радиации (рис. 2). В слое глубинного планктона максимальные ассимиляционные числа достигались в некоторых опытах при 2–2,5 (рис. 1, а), в других – при  $7 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{час}$  (рис. 1, б), т.е. фактически в последнем случае глубинный планктон реагировал на свет так же, как и поверхностный, но при меньшей величине ассимиляционного числа. Поэтому в расчете на единицу энергии между поверхностным и глубинным планктоном есть явные различия: если 1 мг хлорофилла „а“ поверхностного планктона синтезировал 0,86 мгС, то планктон с глубины 40–50 м – 0,50 мгС.

Кривые, представленные на рис. 1 и 2, лучше всего описываются следующим уравнением:

$$A = \frac{A_m}{J_m} \cdot e \cdot J \cdot e^{-\frac{J}{J_m}}, \quad (1)$$



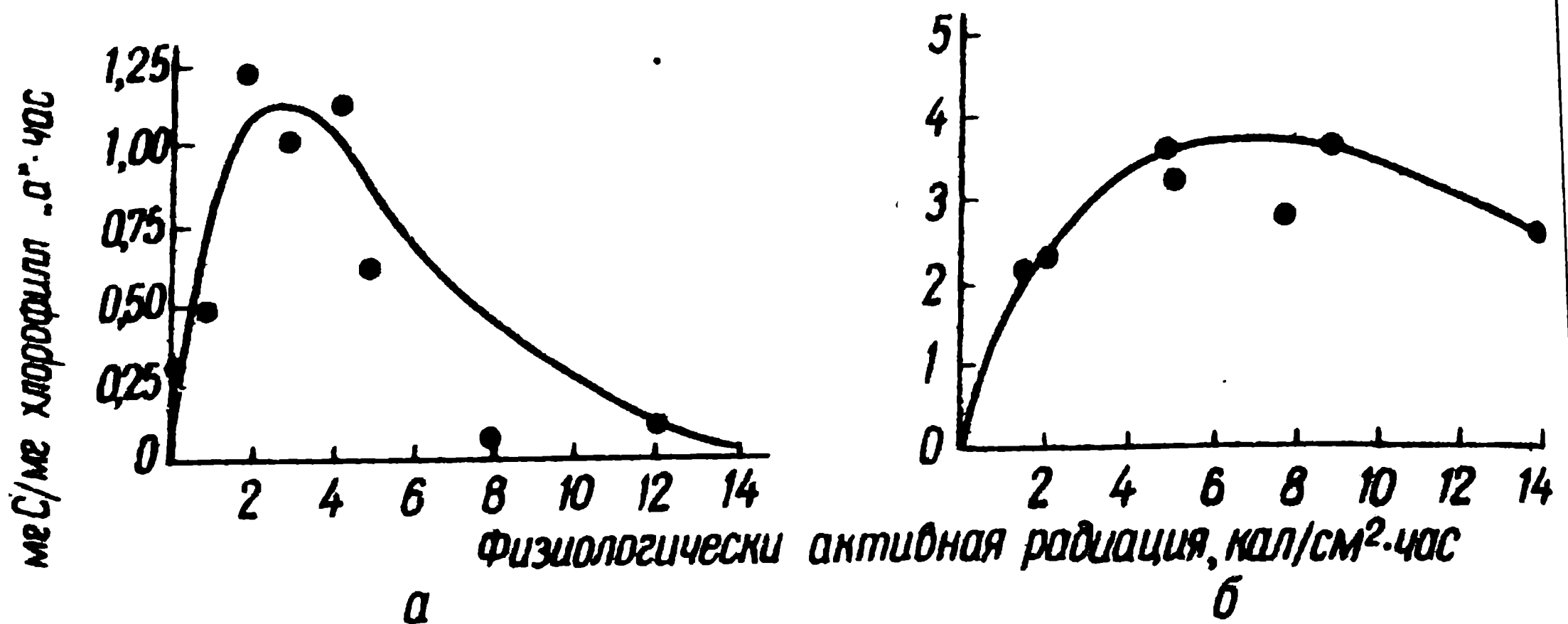


Рис. 1. Зависимость между ассимиляционным числом глубинного планктона и интенсивностью освещения.

где  $A$  – ассимиляционное число планктона при определенной интенсивности света;  $J_m$  – оптимальная интенсивность света, при которой наблюдается максимальное ассимиляционное число;  $A_m$  – максимальное ассимиляционное число;

$J$  – интенсивность света, выраженная в  $\text{kcal/cm}^2$ .

Отношение  $A_m/J_m$  для фитопланктона, находящегося примерно в одинаковых свето-

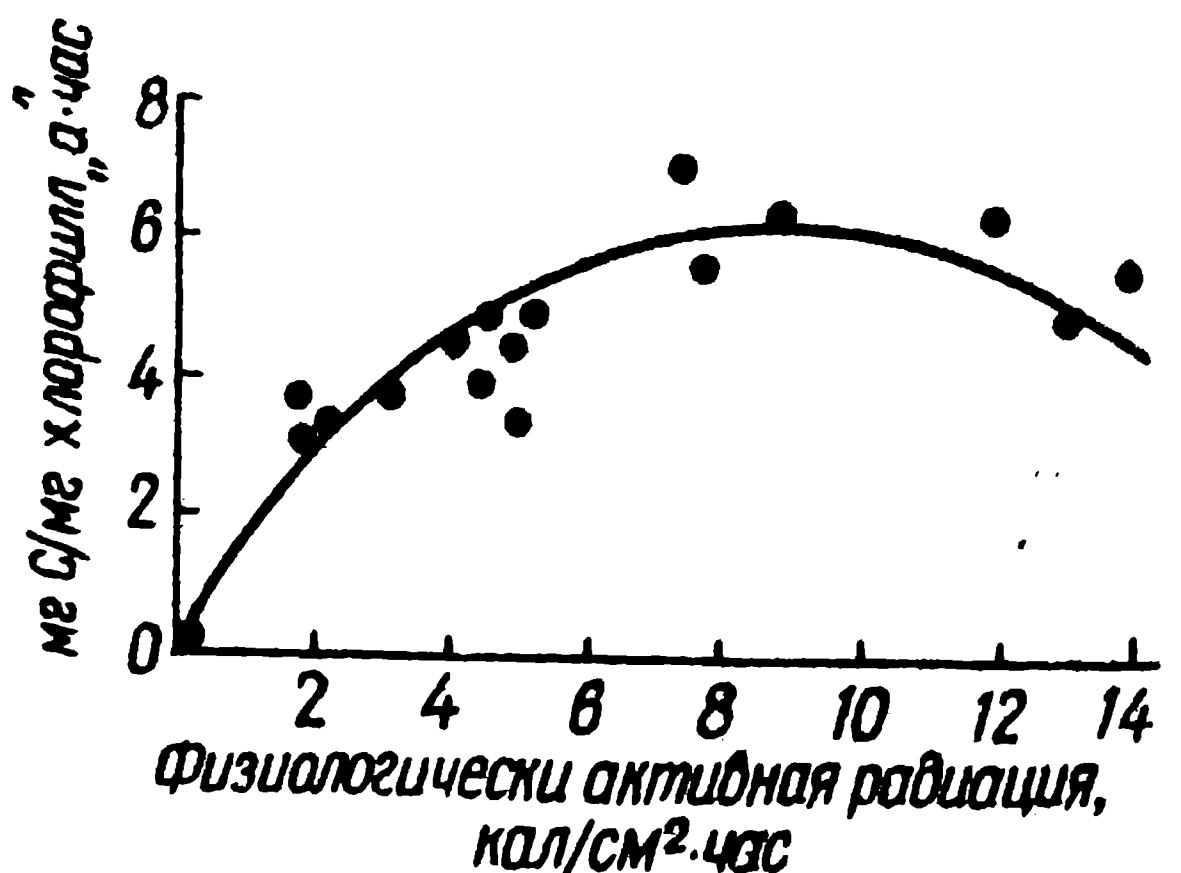


Рис. 2. Зависимость между ассимиляционным числом поверхностного планктона и интенсивностью освещения.

вых условиях, есть величина постоянная. Тогда уравнение (1)



можно записать в следующем виде:

$$A = k J e^{-\frac{J}{J_m}} \quad (2)$$

Для поверхностного планктона при постановке опытов в море и в инкубационном ящике  $k$  колебалось в пределах от 2,3 до 3,2, а в среднем составило 2,95. Тогда уравнение, описывающее зависимость ассимиляционного числа поверхностного планктона от интенсивности освещения, можно записать в следующем виде:

$$A = 2,95 \cdot J e^{-\frac{J}{J_m}} \quad (3)$$

Для глубинного планктона  $k$  в среднем оказалось равным 1,35, тогда

$$A = 1,35 \cdot J e^{-\frac{J}{J_m}} \quad (4)$$

Как видно из приведенных уравнений, ассимиляционные числа поверхностного и глубинного планктона в зависимости от интенсивности освещения изменяются по-разному. Фотосинтетическая активность поверхностного и глубинного планктона, рассчитанная на единицу энергии, различна. При расчетах первичной продукции по содержанию хлорофилла  $a$  этот факт в работе Ройтера и Енча не учитывался, что в значительной мере снижает ценность предложенного ими расчета.

На основании наблюдений, проведенных в Черном море, величину первичной продукции с учетом всех факторов, не учтенных в ранее предложенных методах, можно рассчитать, используя уравнения (3)(4). Полученное уравнение будет иметь следующий вид:

$$P_{M^2} = \int_0^{25} C_{(z)} \cdot 2,95 \cdot J_{(z)} e^{-\frac{J_{(z)}}{J_m}} dz + \int_{25}^{50} C_{(z)} \cdot 1,35 \cdot J_{(z)} e^{-\frac{J_{(z)}}{J_m}} dz, \quad (5)$$

где  $P_{M^2}$  - средняя дневная величина первичной продукции в час;  
 $C_{(z)}$  - содержание хлорофилла  $a$  в мг/м<sup>3</sup> на глубине  $z$ ;  $J_{(z)}$  - средняя дневная величина солнечной энергии на глубине  $z$  в кал/см<sup>2</sup>·час.

Для расчета интенсивности фотосинтеза на разных глубинах необходимо знать содержание хлорофилла  $a$  и количество солнечной энергии. Первая часть уравнения относится к расчету величин фотосинтеза на глубинах, расположенных над скачком плотности, вторая - под ним. В периоды, когда скачок плотнос-

ти размыт, интенсивность фотосинтеза можно определять только по первой части уравнения.

При сравнении величин первичной продукции, рассчитанных по содержанию хлорофилла „а“ с теми, которые мы получили при измерении методом Ю.И.Сорокина (1956), наблюдалось полное их соответствие. Например, по методу Ю.И.Сорокина, продукция фитопланктона в августе на отдельных станциях составляла 0,207, 0,176 и 0,203 гС/м<sup>2</sup>.сутки, а рассчитанная по содержанию хлорофилла „а“ — соответственно 0,204, 0,156 и 187 гС/м<sup>2</sup>.сутки. Некоторое расхождение может быть вызвано малым количеством проб хлорофилла, взятых на разных горизонтах, либо не точно определенным содержанием хлорофилла „а“ под 1 м<sup>2</sup>. Кроме того, величины первичной продукции, измеренные по схеме Ю.И.Сорокина, являются также расчетными и не всегда точно могут отражать истинные величины.

Величины продукции фитопланктона, рассчитанные для глубин 0,5 м оказались примерно на 20-50% ниже по сравнению с теми, которые наблюдались в открытом море. Такое несоответствие связано с тем, что примененная нами формула хорошо аппроксимирует участок кривой, где наблюдается максимальный фотосинтез, но плохо аппроксимирует тот ее участок, где наблюдается угнетение фотосинтеза.

Хотя выведенное уравнение и не является абсолютно точным, мы попытались с его помощью произвести расчет продукции фитопланктона в прибрежной 10-мильной зоне у Севастополя, где в течение года проводились наблюдения за количественным изменением пигментов. Содержание пигментов определялось по методике, описанной ранее (Финенко, 1965).

В данной работе мы остановимся только на содержании хлорофилла „а“, который нам необходим для расчетов. Как видно из рис. 3, количество хлорофилла „а“ под 1 м<sup>2</sup> (до глубины 70 м) в течение года находилось в пределах 12-32 мг. Минимальные величины наблюдались в середине июня, а также с конца июля по сентябрь. Количество хлорофилла в этот период находилось в пределах 0,1 — 0,2 мг/м<sup>3</sup> во всем столбе воды до глубины 70 м. Более высокие величины (0,1 — 0,5 мг/м<sup>3</sup>) наблюдались с конца сентября по январь, с максимумом в январе. Совершенно иная картина наблюдалась в изменении продукции фитопланктона. Минимальные величины первичной продукции наблюдались в зимние месяцы, что связано с малым количеством солнечной энергии,

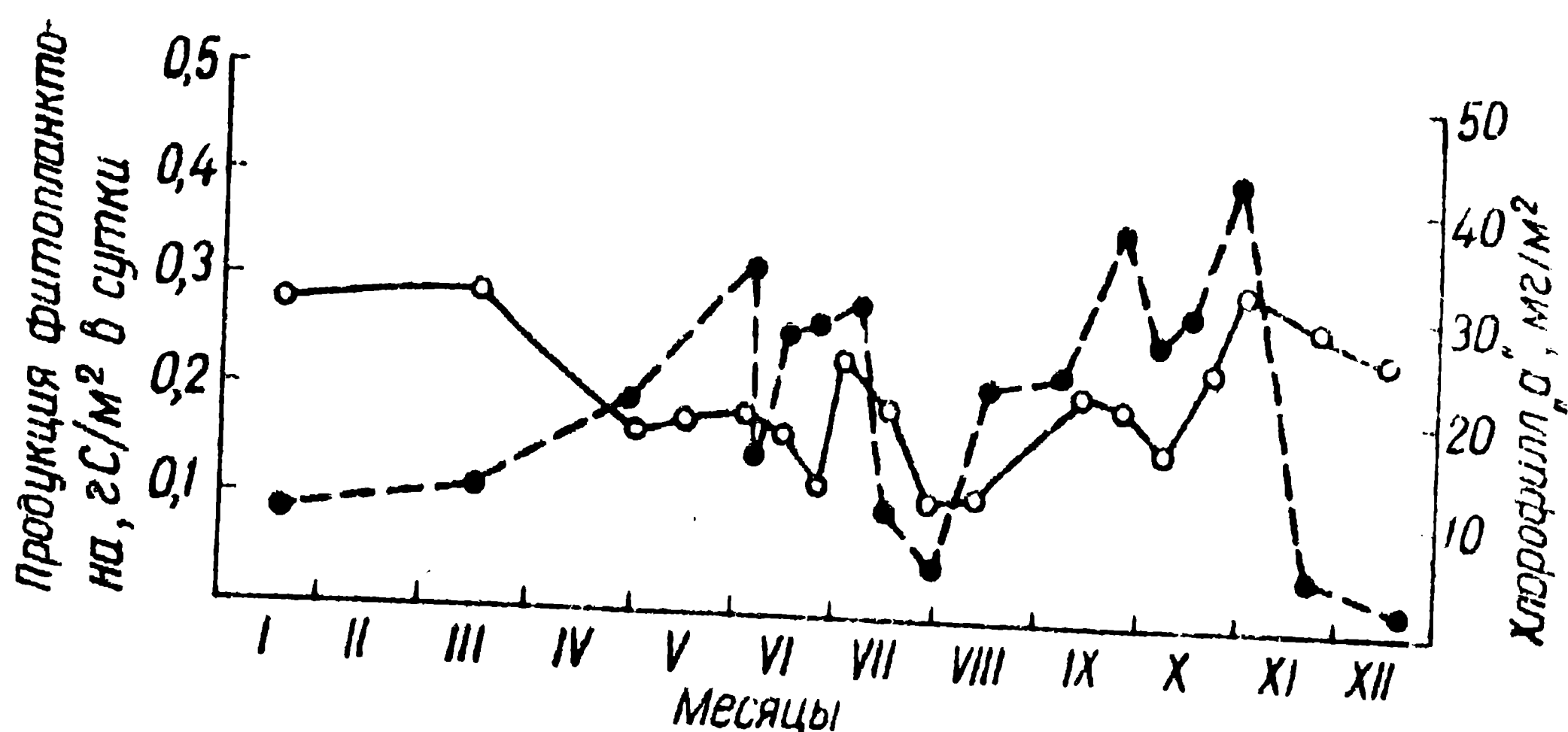


Рис. 3. Сезонный ход продукции фитопланктона (---●---) и содержание хлорофилла "а" (—○—) в прибрежной зоне Черного моря.

наблюдаемой в эти месяцы. Низкие величины, полученные в июле — августе, с одной стороны, связаны с избытком солнечной энергии, с другой — с относительно малыми концентрациями хлорофилла в планктоне. Такой уровень продукции фитопланктона отмечается в Черном море в районах коньвергенции течений на стыке восточной и западной халистатических областей, против Керченского пролива, а также в Прибосфорском районе (Сорокин, 1962; Финенко, 1967). В результате этих расчетов годовая продукция фитопланктона в 10-мильной зоне составила 100 гС/м<sup>2</sup>. Интересно отметить, что годовая продукция фитопланктона в Севастопольской бухте выражается величинами 220 — 280 гС/м<sup>2</sup> (Финенко, 1965).

Как видно, рассчитанные величины продукции фитопланктона вполне согласуются с нашими представлениями об уровнях первичной продукции в различных районах Черного моря.

#### Л и т е р а т у р а

С о р о к и н Ю.И. О применении радиоуглерода для изучения первичной продукции водоемов. О применении радиоуглерода для изучения первичной продукции водоемов. — В кн.: Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 7, 1956.

С о р о к и н Ю.И. Продукция фотосинтеза в Черном море. - ДАН СССР, М., 144, 4, 1962.

Ф и н е н к о З.З. Первичная продукция в Черном, Азовском морях и тропической части Атлантического океана. - Дисс. Минск, 1965.

Ф и н е н к о З.З. Первичная продукция южных морей. - В кн.: Вопросы биоокеанографии. "Наукова думка", К., 1967.

J u d a y R.E., M a n n i n g W.M. The chlorophyll content and productivity of some lakes in Northeastern Wisconsin. - Trans. Wisconsin Acad. Sci., 31, 1941.

R y t h e r J.H. The measurement of primary production. - Limnol. and Oceanogr. 1, 1956.

R u t h e r J. H. J e n t s c h C.S. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. - Limnol. and Oceanogr. 2, 1957.

S t e e l e J.H. Environmental control of photosynthesis in the sea. - Limnol. and Oceanogr. 7, 1962.

## ПИТАНИЕ МОРСКИХ ИНFUZОРИЙ ОДНОКЛЕТОЧНЫМИ ВОДОРОСЛЯМИ

В.Е.Звяка и Т.В.Павловская

Потребление одноклеточных, в частности диатомовых водорослей, различными инфузориями установлено давно.

Первые сведения по этому вопросу можно найти у Сандона (Sandon, 1932). Но практически ничего не известно о рационах инфузорий, питающихся водорослями, а следовательно, невозможно оценить ни размера потока органического вещества, поступающего от водорослей к инфузориям, ни роли инфузорий в выедании водорослей как в бентосных, так и в планктонных сообществах.

В настоящее время более тщательно исследуется роль различных групп в сообществах; ряд работ последних лет показывают, что мелкие гетеротрофные организмы, в частности жгутиковые и инфузории, имеют большое значение в энергетике различных сообществ. Поэтому исследование численности гетеротрофных организмов, их питания, размножения, продуктивности и пи-

щевой ценности для других звеньев сообществ представляет значительный интерес.

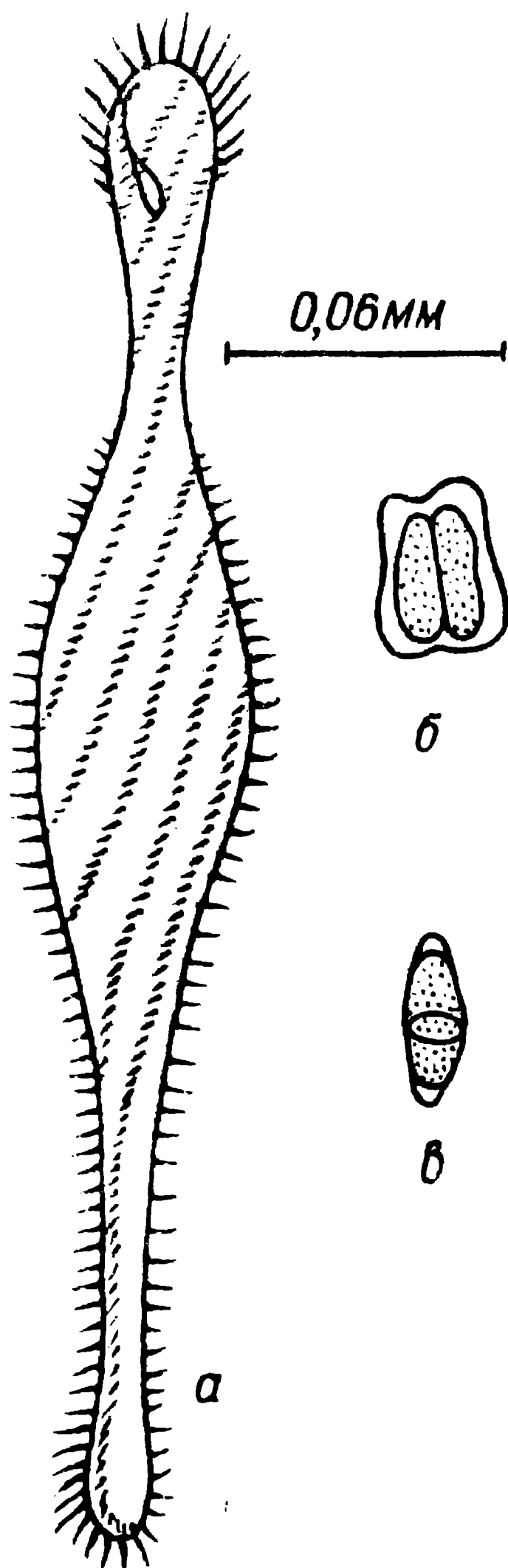
Мы установили, что количественное исследование питания инфузорий одноклеточными водорослями является в методическом отношении вполне доступным, и надеемся, что изложение полученных нами данных будет стимулировать проведение дальнейших исследований, что позволит выявить основные закономерности энергетики питания инфузорий.

#### Материалы и методы

Материалом для исследования служили широко распространенные виды донных инфузорий, которые мы получали из Севастопольской бухты Черного моря. Инфузорий изучали как в специально выращенных культурах возрастом не более месяца, так и в условиях, близких к естественным - вскоре после взятия из моря. Для этого использовали водоросль *Cladophora lacteovirens* (D i l l w .), имеющую богатую фауну и предметные стекла, надолго опущенные в море, на которых развивалось сообщество обрастания. Для получения культур инфузорий различных видов отсаживали на среду Гольдберга, на которой предварительно культивировали какой-либо вид одноклеточных водорослей или смесь видов. Культуры инфузорий выращивали в чашках Петри и чашках Бовери (емк. 10 мл) на окне, закрытом калькой.

При исследовании питания инфузорий использовали микроскопические наблюдения и прямой счет клеток (как корма, так и инфузорий). Увеличение использовали различное, в зависимости от вида пищи; во всех случаях добивались точности цифр при счете потребленных клеток.

Различные наблюдения и опыты методически разнообразны, они подробно излагаются в соответствующих разделах. Во всех случаях, когда температура специально не оговорена, опыты проводились при 20-22°C. Во всех опытах по питанию инфузорий, в которых в качестве корма указываются *Amphiroga* sp. и *Navicula* sp., использовано по одному виду водорослей обоих видов (рис. 1); расчетные веса их: *Amphiroga* -  $20 \cdot 10^{-7}$ , *Navicula* -  $10 \cdot 10^{-7}$  мг. В большинстве опытов использовалась также инфузория *Epiclontes ambiguus*. Как показано



разными авторами<sup>1</sup>, инфузории за время между делениями обычно удваиваются в объеме. Учитывая лабильность формы *Epiclintes*, мы смогли установить только средние размеры инфузорий и на этой основе рассчитать средний объем и вес тела  $/10 \cdot 10^4 \mu$  и  $10 \cdot 10^{-5}$  мг/.

Одноклеточные водоросли - обычная пища многих инфузорий. Многие виды черноморских инфузорий, обитающих в различных биотопах, питаются одноклеточными водорослями. В этом легко убедиться, исследуя под микроскопом содержимое плазмы инфузорий, так как водоросли, находящиеся на разных стадиях переваривания, хорошо видны внутри инфузорий.

Водорослями питаются представители рода *Strombidium*, составляющие основную по численности группу планктонных инфузорий, а также исследованные нами донные инфузории, обитающие на макрофитах (*Keronopsis rubra*, *Hartmanniella* sp.sp., *Frontonia* sp.) и в сообществах обрастаний на стеклах, экспонированных в море (*E. ambiguus*, Но-

Рис.1. Инфузория *Epiclintes ambiguus* и диатомовые водоросли, использованные в опытах по питанию инфузорий:

а - *E. ambiguus*, б - *Amphiproga* sp., в - *Navicula* sp.

*Posticha gibba*, *Trichotaxis crassa*, *Orthodon hamatus*, *Chlamydodon triquetrus*

и даже мелкие виды *Euplotes*. Питаются водорослями и прикрепленные формы, такие как *Zoothamnium* sp.

Авторы выражают благодарность Л.А.Ланской за предоставление исходных культур водорослей и за помощь в работе с ними, З.С.Кучеровой и А.А.Гутник за помощь при определении ряда водорослей, а также Ю.А.Горбенко за предоставление систематически экспонируемых им в море стекол обрастания.



Значение водорослей в питании различных инфузорий определяется, в частности, соотношением их размеров, строением ротового аппарата и способом добычи пищи инфузориями. Такие инфузории, как *Zoothamnium* и *Strombidium*, отфильтровывают взвешенные пищевые частицы из окружающей массы воды, возможности активного выбора вида пищи у них ограничены. Мы наблюдали за питанием *Zoothamnium* sp. , помещая веточку *Cladophora* , обросшую диатомовыми водорослями и инфузориями, под микроскоп. При этом многочисленные мелкие навикулоидные диатомеи в результате механических воздействий временно теряли связь с субстратом, что сразу же отражалось на составе пищи *Zoothamnium* . В первые минуты после начала наблюдения в плазме инфузорий появлялись диатомеи длиной до  $50\mu$  , и число их быстро увеличивалось, так что в некоторых инфузориях можно было насчитать до 15 клеток диатомовых. Захваченная клетка водоросли не сразу переходила в плазму, пищеварительная вакуоль обычно образовывалась лишь после захвата еще одной клетки. На основании этого можно сделать вывод, что для образования пищеварительной вакуоли требуется определенный минимальный объем "пищевого комка".

Через некоторое время диатомеи оседают на стекло и перестают продвигаться к инфузориям с током воды. Последние сразу же переходят на бактериальное питание. Пищеварительные вакуоли с бактериями в момент образования имеют веретеновидную форму, размеры их  $5 \times 1,5\mu$  . В наших опытах пищеварительные вакуоли с бактериями образовывались через каждые 4 мин.

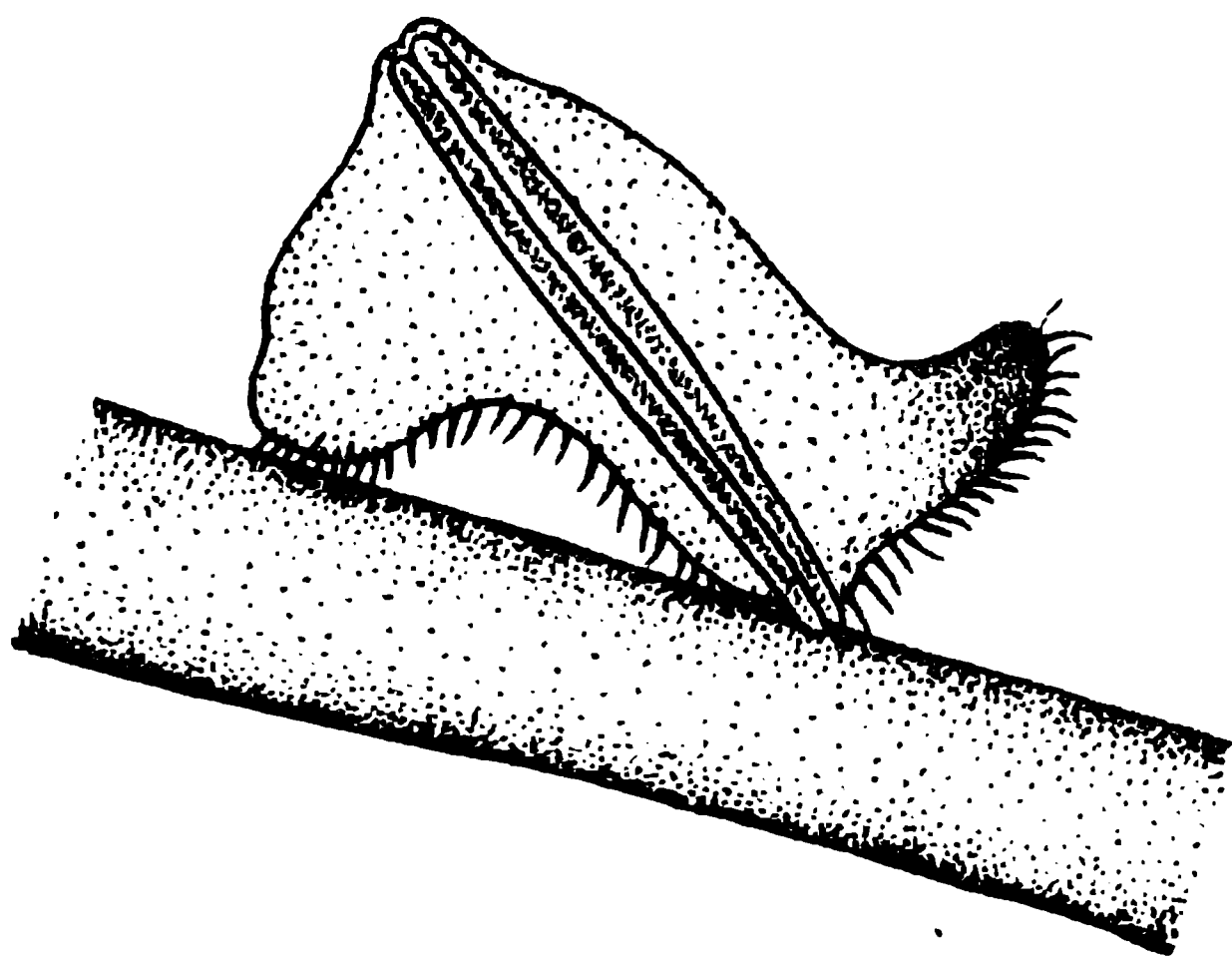
В плазме инфузорий *Strombidium* , полученных из прибрежных вод в зоне развития макрофитов, мы регулярно наблюдали по несколько диатомей длиной до  $11\mu$  при длине инфузорий  $30-55\mu$  .

Многие более крупные инфузории хорошо приспособлены к захвату одноклеточных водорослей, они активно отыскивают и заглатывают клетки водорослей. Представитель донных инфузорий *Keronopsis tubra* , войдя в контакт с клеткой палочковидных диатомей, наползает на нее с конца и с видимым усилием срывает с субстрата, одновременно втягивая внутрь тела. Эти инфузории при длине тела  $145-180\mu$  заглатывают диатомей длиной до  $110\mu$  .

Способ питания диатомеями у *Hartmannula* sp.sp. сходен



(мы наблюдали питание двух разных видов этого рода, однако ни один из них не был точно определен). Инфузории нередко заглатывают диатомей, имеющих ту же длину, что и сами инфузории. Но если им предоставить выбор, то предпочитают диатомей длиной до  $50\mu$  (рис. 2).



Перечисленные в начале раздела инфузории из микрообростаний стекол, экспонированных в море, тоже поедали преимущественно мелких диатомей (*Navicula*, *Amphiproa*), реже — крупных (*Nitzschia*). Инфузории *Trichotaxis* сразу в эксперименте в больших количествах потребляли мелкие перидиниевые водоросли.

Мы помещали инфузорию *E. ambiguus* в чашки с кормом, состоящим из *Navicula*,

---

Рис. 2. Инфузория *Hartmannula* sp., заглатывающая диатомовую водоросль *Synedra* на макрофите (*Cladophora*). Передний конец инфузории имеет пигментное пятно.

---

*Nitzschia* и *Gyrodinium*, причем каждый вид водоросли был представлен в избытке. Через 1-2 суток, после проверки содержимого плазмы инфузорий, было установлено, что в среднем одна инфузория имела внутри 3 *Navicula*, 0,7 *Nitzschia* и 0,2 *Gyrodinium*. Таким образом, наблюдается преимущественное потребление предпочитаемых пищевых объектов.

Изложенные результаты наблюдений свидетельствуют о том, что одноклеточные водоросли являются важным компонентом пищи перечисленных инфузорий. При этом нужно учесть, что все эти инфузории могут, по-видимому, питаться также бактериями и детритом. Способность нормально существовать (делиться с

обычной скоростью) только за счет бактериальной пищи нами установлена, в частности, для ряда *Euplotes* (хотя они могут питаться и водорослями) и *E. ambiguus*. Последний вид, как показали прямые наблюдения, находясь в культурах водорослей, питается не только живыми клетками водорослей, но нередко заглатывает также частицы детрита растительного происхождения. В то же время мы никогда не наблюдали, чтобы *E. ambiguus*, *Keronopsis rubra* и *Hartmannula* sp. sp. заглатывали ими же выделенные, переваренные клетки диатомей.

#### Материалы по интенсивности потребления водорослей инфузориями

Об интенсивности потребления пищи инфузориями и их рационах сведений очень мало, к тому же не все данные получены в результате прямых наблюдений. Установив, что количественный учет потребляемых инфузориями водорослей в некоторых случаях можно производить уже при увеличениях в 40-50 раз, мы попытались произвести разнообразные наблюдения над интенсивностью питания различных инфузорий. При этом выяснилось, что возможность количественного исследования определяется не только размерами водорослей, но и подвижностью инфузорий, поскольку следить длительное время за питанием инфузории, не теряя ее из поля зрения, можно только на малоподвижных видах. Наиболее удобными для наблюдения инфузориями (из числа исследованных) являются *Keronopsis rubra*, *Hartmannula* sp. sp., *Orthodon hamatus* и *E. ambiguus*.

Для анализа процесса питания определенное значение имеют прямые наблюдения над скоростью потребления пищи, изучение времени переваривания, величины "пищевого комка", сравнение концентрации пищи в среде в начале и конце опыта. По разным видам инфузорий у нас имеются те или иные отрывочные наблюдения, наиболее полно изучено в культурах питание *E. ambiguus*.

Когда нет возможности установить скорость потребления корма, об интенсивности питания и рационах можно в определенной степени судить по данным о среднем содержании пищевых частиц в плазме и скорости переваривания. Наблюдения в культурах инфузорий, содержащихся на одном виде водорослей, показали, что среднее число заглоченных клеток водоросли, приходящиеся на одну инфузорию, составляло у *Holosticha gibba* - 5, у *E. ambiguus* - 4,2 - 4,5 клеток *Naficula* или *Amphiproga*,

у *Trichotaxis crassa* - 50 (от 17 до 131) клеток *Gymnodinium kovalewski*. Инфузории *K. rubra*, только что собранные с веточек *Cladophora*, содержали в среднем по 12 диатомей длиной 70-110  $\mu$  (*Synedra*, *Navicula*, реже *Licmorpha* и др.). *K. rubra*, помещенные в чашку со смывом диатомей с *Cladophora*, питались только мелкими навикулоидными диатомеями длиной 40-45  $\mu$ . За два часа, согласно прямым наблюдениям, инфузория потребила 29 клеток диатомей. Разделив этот период на 15-минутные интервалы, получим режим потребления клеток водорослей: 0, 0, 4, 8, 5, 0, 10, 2 (число потребленных клеток за 15 мин). Дефекация происходила относительно редко, с перерывами до 30 мин. Переваренные диатомеи выделялись "пакетами" из нескольких клеток, внутри которых оставались лишь мелкие пигментированные зерна. В плазме инфузорий находилось одновременно до 20 и более диатомей. Приступая к делению, которое у *K. rubra* занимает около часа, инфузории перестают питаться, плазма их освобождается от пищи, светлеет. Время между делениями при избытке корма составляло 16-17 час.

Питание *Hartmannula* sp. sp. мы наблюдали на веточках *Cladophora*, помещенных под микроскопом. Каждые 15 мин. инфузория съедает 1-2 диатомеи *Synedra* длиной 70-110  $\mu$ . Поскольку в данном случае длина водорослей сравнима с длиной инфузорий, много клеток подряд они заглотить не могут. Заглоченные диатомеи располагаются вдоль тела инфузории, ближе к дорсальной стороне. Плазма диатомей на глазах деформируется, буреет и съеживается. Переваренные диатомеи представляют собой створки с мелкими червеобразными бурыми остатками содержимого. Они выбрасываются инфузорией через 6-14 мин после заглатывания сквозь разрыв в стенке тела в различных участках задней половины тела.

Инфузории *A. ambigua* содержались в культуре на различных видах водорослей: *Navicula* sp., *Amphirogma* sp., *Ectocarpus* sp. Наблюдения, производившиеся в разное время суток, не показали заметных различий в интенсивности питания. Это подтверждается также данными по темпу размножения инфузорий при содержании на разных видах корма на свету и в полной темноте. *A. ambigua* с различной скоростью потребляет *Navicula* sp. и *Amphirogma* sp. При содержании на *Navicula* sp. инфузории потребляли от 1,5 до 5,4 (в сред-

нем 3) клеток водоросли в час, на *Amphiroga* вр. - 3-9 (в среднем 7). В пересчете на сырой вес водорослей это составляет в среднем  $0,3 \cdot 10^{-5}$  мг/час *Navicula* вр. и  $4,4 \cdot 10^{-5}$  мг/час *Amphiroga* вр., т.е. *Amphiroga* потребляет интенсивнее не только по числу клеток, но и по весу и переработанной пищи. Соответственно и темп размножения инфузорий выше при питании клетками *Amphiroga*.

Сохранение примерно одинакового режима питания в течение суток, за исключением периода деления, создает возможность расчета рациона по имеющимся данным. Приведенные выше материалы касаются питания инфузорий при избытке корма. Влияние концентрации водорослей на интенсивность питания мы не исследовали; о снижении потребления при уменьшении концентрации водорослей косвенно свидетельствуют данные по снижению темпа размножения. Был поставлен следующий опыт: в чашку Бовери поместили 200 клеток *Amphiroga* и 3 инфузории *E. ambigua*. Чашка находилась в темноте, т.е. водоросли не размножались. Через 18 час в чашке было около 100 живых клеток *Amphiroga* и 6 инфузорий. В зависимости от того, когда именно произошло деление инфузорий, скорость потребления водорослей в этом опыте можно оценить величинами от 1 до 2 клеток в час на одну инфузорию. В большинстве подобных опытов число инфузорий уменьшалось. Следовательно, для *E. ambigua* при питании водорослями данного размера потребление 1-2 клеток диатомей в час не только не обеспечивает нормального темпа размножения, но, как правило, недостаточно для выживания.

Темп дефекации иногда равен темпу потребления, что обычно наблюдается в периоды интенсивного питания. Переваренные клетки выводятся обычно по-одиночке. Переваривание содержимого водорослей, по-видимому, происходит быстро, но пустые створки долгое время остаются в плазме инфузорий. Нами были проведены такие опыты: в одних случаях в воду, не содержащую водоросли, мы отсаживали *E. ambigua*, в плазме которых было в среднем по 1,2 клетки *Amphiroga*. Через 2-3,5 час у 15-30% инфузорий еще сохранялись в плазме водоросли. В других случаях (на свежей культуре инфузорий в период интенсивного питания) инфузории в аналогичном опыте освобождались от корма за 2 час полностью, хотя к началу

опыта все содержали по 8-10 клеток водорослей в плазме. Мы пробовали также предварительно освобожденных от водорослей в плазме инфузорий помещать в чашки с избытком *Amphiproga*. При интенсивности потребления корма - 7 клеток в час первая дефекация наблюдалась более, чем через час. Таким образом, по продолжительности пребывания потребленных водорослей в плазме и характеру дефекации *Epiclintes*, *Kegonopsis* и *Hartmannia* обнаруживают заметные различия. Возможно, что в известной мере это различие связано с различием в размере потребляемых водорослей.

#### Влияние питания на темп деления инфузорий

Приведенные выше данные по интенсивности питания *E. ambiguus* при содержании на различном корме полезно сопоставить с результатами исследований по темпу размножения. Время между очередными делениями ( $g$ , время генерации) рассчитывали по формуле:

$$g = \frac{t \cdot \lg^2}{\lg N_t - \lg N_0},$$

где  $N_0$  - численность инфузорий в начале опыта,  $N_t$  - в конце,  $t$  - время опыта в сутках.

В табл. I приведены интервалы колебаний величины  $g$  при разных условиях опытов.

Т а б л и ц а I

Зависимость времени генерации ( $g$ ) у  
*Epiclintes ambiguus* от температуры и вида пищи

| Корм                  | Температура, °C |         |
|-----------------------|-----------------|---------|
|                       | 21              | 13,6    |
| <i>Amphiproga</i> sp. | 0,5-0,6         | 1,4-1,9 |
| <i>Navicula</i> sp.   | 1,1-1,3         | 1,5-1,9 |
| <i>Exuviaella</i> sp. | 0,8-1,3         | -       |

П р и м е ч а н и е. Пища в избытке; естественное рассеянное освещение.



При комнатной температуре темп деления *E. ambigua*, питающихся *Amphiroga*, вдвое выше, чем при питании *Navicula*; использование *Euxiella* в качестве корма приводит к несколько более быстрому размножению, чем при питании *Navicula*. При температуре 13,6°C темп деления инфузорий, питающихся *Amphiroga*, также выше, хотя и незначительно, чем при питании *Navicula*. Опыты были поставлены также при температуре 8°C, но при этом инфузории совсем не размножались и обычно погибали.

Была сделана попытка оценить зависимость времени генерации от концентрации корма. В чашки Бовери с 7 мл воды добавляли *Amphiroga* в количестве 200, 400, 800 клеток и "в избытке". Поскольку определяли только исходное количество водорослей, опыты ставили в полной темноте, где водоросли, как показали контрольные эксперименты, не размножались. В каждую чашку помещали по три *E. ambigua*. Контролем служили инфузории, отсаженные без корма, а также инфузории с избытком пищи, выставленные на рассеянный свет.

Результаты опытов представлены в табл. 2 и на рис. 3. Вычислены средние значения времени генерации ( $\bar{g}$ ) и стандартные ошибки средних ( $\sigma_{\bar{g}}$ ).

Т а б л и ц а 2

Изменение времени генерации ( $\bar{g}$ , в сутках)  
*E. ambigua* при разном количестве корма

| Количество корма,<br>клетки | Время опыта, час |                    |           |                    |           |                    |
|-----------------------------|------------------|--------------------|-----------|--------------------|-----------|--------------------|
|                             | 0-24             |                    | 24-48     |                    | 48-72     |                    |
|                             | $\bar{g}$        | $\sigma_{\bar{g}}$ | $\bar{g}$ | $\sigma_{\bar{g}}$ | $\bar{g}$ | $\sigma_{\bar{g}}$ |
| В темноте                   |                  |                    |           |                    |           |                    |
| 400                         | 1,16             | 0,13               | 1,29      | 0,24               | 0,25      | 0,39               |
| 800                         | 1,0              | 0,13               | 1,8       | 0,5                | 1,92      | 0,36               |
| Избыток                     | 0,76             | 0,11               | 0,56      | 0,03               | 0,62      | 0,08               |
| На свету                    |                  |                    |           |                    |           |                    |
| Избыток                     | 0,68             | 0,11               | 0,90      | 0,18               | 0,68      | 0,09               |

В чашках без водорослей инфузории за время опыта погибали. В чашках, в которых было 200 клеток водоросли, инфузории также погибали все или частично.

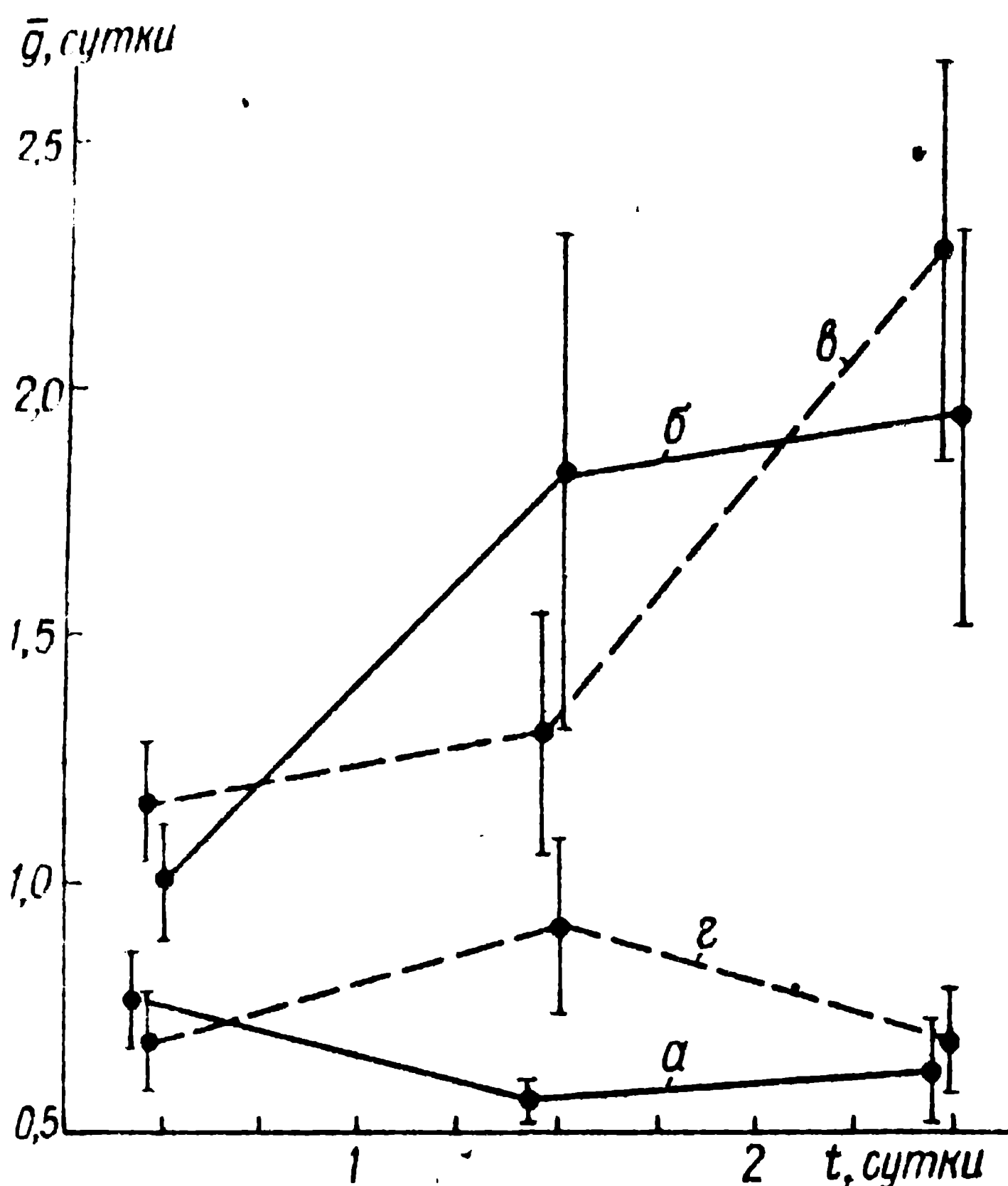


Рис. 3. Изменение времени между делениями ( $\bar{q}$ ) у инфузории *Epiclintes ambiguus* в течение трех суток в зависимости от исходного количества корма (диатомовая водоросль *Amphiprora* sp.).

В темноте: а - избыток пищи, б - 800 клеток водоросли, в - 400 клеток водоросли; на свету: г - избыток пищи. Вертикальные линии - стандартная ошибка средней ( $\sigma_{\bar{q}}$ ).

При избытке корма темп деления инфузорий на свету и в темноте высокий и устойчивый (рис. 3). В чашках с 400 и 800 экз. *Amphiprora* темп деления инфузорий даже в первые сутки был ниже, чем при избытке корма, и в дальнейшем понижался. В этих опытах влияние недостатка корма проявлялось в снижении скорости размножения инфузорий уже в первые сутки. Если сопоставить эти результаты со средней интенсивностью потребления инфузориями корма при избытке *Amphiprora* (7 клеток в час), то ясно, что 3 инфузории при таком режиме питания съели бы 400 клеток водоросли менее, чем за сутки. Этого не



происходит потому, что уменьшение концентрации водорослей снижает их доступность. Увеличивается время, необходимое для поисков корма, *Amphiproga* лежат на дне небольшой чашки, и *E. ambiguus*, ползая по дну, движется достаточно быстро, чтобы за сутки многократно пересечь чашку во всех направлениях.

Суммируя все данные по питанию *E. ambiguus* водорослью *Amphiproga*, мы приходим к следующим выводам: при интенсивности потребления пищи 7-9 клеток в час инфузории делятся через каждые 0,5-0,7 суток, при потреблении 1-2 клеток в час все инфузории гибнут; наконец, при промежуточных величинах потребления (3-5 клеток в час) инфузории делятся через 1,2-2,2 суток.

Попытаемся теперь рассчитать количество *Amphiproga*, потребляемое в течение индивидуальной жизни инфузории, т. е. за время, равное  $\bar{q}$ . При избытке корма инфузория съедает "за всю жизнь" около 110 клеток водоросли; при интенсивности потребления 3-5 клеток в час инфузория потребляет примерно 160 клеток. Это различие можно отнести за счет увеличения энергетических трат на обмен, в частности, расхода энергии на движение при удлинении жизни поколения.

#### Обсуждение результатов

Изложенные данные свидетельствуют о том, что инфузории являются важными потребителями водорослей в море. По нашим расчетам, в августе инфузории *Zoothamnium* составляют в районе г. Севастополя около 1,5% объема *Cladophora lacteigena*, на которых они сидят. В сообществе *Cladophora* инфузории *K. rubra*, *Hartmannula* sp. и *Strombidium* очень многочисленны. Таким образом, недостатка в потребителях диатомей из микрообрастаний макрофита нет. Различные виды *Cladophora* подвержены густому обрастанию диатомовыми водорослями (Прощкина-Лавренко, 1963). В сентябре мы сосчитали диатомей крупнее 20  $\mu$  на двух участках *Cladophora*, характеризующихся различной толщиной веточек. У основания макрофита (при общей длине обследованных веточек 29 мм и объеме их 5,01 мм<sup>3</sup>) было зарегистрировано 129 клеток диатомовых, на тонких ветвях ближе к вершине "куста" (при длине 15,6 мм и объеме 0,15 мм<sup>3</sup>) - 179 диатомей. Расчеты показывают, что 3-4 особи

К. гурга способны за сутки очистить от диатомей довольно большой участок *Cladophora*. Этого не происходит потому, что диатомей усиленно размножаются и тем самым восстанавливают свою численность. Кроме того, инфузории - активные потребители диатомей - не встречаются на *Cladophora* в количестве 3-4 особи на 15-30 мм макрофита. Тем не менее очевидно, что пищевые отношения в сообществе *Cladophora* напряженные, и инфузории являются серьезными пищевыми конкурентами различных многоклеточных животных, потребляющих диатомей. На *Cladophora* таковыми являются, по нашим наблюдениям, гарпактициды, личинки полихет, танаиды, некоторые турбеллярии.

Столь же очевидно, что появление на опущенных в море стеклах таких инфузорий, как *E. ambiguus*, *Holosticha gibba*, *Trichotaxis crassa*, *Orthodon hamatus*, в большой мере связано с развитием обильной диатомовой флоры - растительного микрооброства стекол.

Мы уже указывали, что многие из исследованных инфузорий могут питаться не только диатомовыми водорослями, но также бактериями и детритом. Это обстоятельство заслуживает внимания при анализе полученных нами данных по питанию инфузорий водорослями. Поскольку точно установлено, что *E. ambiguus* хорошо развивается на чисто бактериальной корме, то, несомненно, в наших опытах инфузории параллельно с водорослями потребляли в неучтенных количествах и бактерий. Может ли это количество быть достаточно большим, чтобы рассчитанные нами только по потреблению водорослей рационы оказались существенно заниженными? Вероятность этого как будто невелика по следующим причинам. *E. ambiguus* хорошо развивается на бактериальной корме в таких условиях, когда наличие мелких трупов планктонных животных или других источников органического вещества создает условия для особо пышного развития бактерий. В молодых культурах водорослей, которыми мы пользовались, условия для развития бактерий не являются благоприятными, а при низкой концентрации бактерий они не могли составить существенной доли в рационе водорослей. Гибель инфузорий при недостатке последних и выявленная нами зависимость между количеством водорослей и темпом деления инфузорий свидетельствуют о том, что в описанных опытах питание инфузорий в основном определялось диатомовыми водорослями.

С другой стороны, приведенные выше данные по питанию *E. ambiguus* водорослью *Amphirogma* показывают, что инфузория съедает за время индивидуальной жизни  $22-32 \cdot 10^{-5}$  мг пищи, в зависимости от концентрации корма. Поскольку средний вес одной инфузории, рассчитанный нами по объему тела, равен  $10 \cdot 10^{-5}$  мг, можно принять ориентировочно, что в течение жизни вес особи изменяется от  $6,65 \cdot 10^{-5}$  мг до  $13,3 \cdot 10^{-5}$  мг (этот расчет основан на предположении об удвоении веса в течении жизни, причем средний вес считается средним арифметическим из минимального и максимального весов). Следовательно, отношение прироста к потребленной пище (так называемый коэффициент  $K_1$ ) составляет  $21-30\% \left( \frac{13,3 - 6,65}{22 \text{ или } 32} \times 100 \right)$ .

Сравним наши результаты с данными Пропер и Гарвер / Proger, Garver, 1966/, полученными при изучении питания инфузории *Colpoda steini* бактерией *Escherichia coli*. Эта инфузория потребляла в эксперименте, по расчетам авторов, 4000 клеток *E. coli* за время индивидуальной жизни, что составляет  $16 \cdot 10^{-5}$  мг в расчете на сухой вес бактерий. Средний сухой вес инфузории при этом оценивается величиной  $12 \cdot 10^{-5}$  мг; если принять, как мы это сделали в случае с *E. ambiguus*, что вес инфузории за время между делениями удваивается, то получится, что *Colpoda steini* за время жизни изменяет вес от  $8 \cdot 10^{-5}$  мг до  $16 \cdot 10^{-5}$  мг, и тогда  $K_1 = 50\%$ . Но *Colpoda steini* делится в цистах, причем образуется от 2 до 16 дочерних клеток. Рассчитанные для этих условий коэффициенты  $K_1$  превышают 50%.

По данным, полученным В.Е. Заикой и Т.Ю. Авериной (1968), в планктоне Севастопольской бухты инфузории составляют (за период май-август) в среднем 41% биомассы сетного зоопланктона в горле бухты и 36% - у берега при биомассе сетного зоопланктона равной  $670 \text{ мг/м}^3$  (сырой вес). Сопоставление материалов по численности инфузорий, скорости их размножения с приведенными в настоящей работе данными по интенсивности питания позволяет сделать вывод, что роль инфузорий в морских сообществах велика и эта группа заслуживает дальнейшего тщательного исследования.

#### Л и т е р а т у р а

З а и к а В.Е. и А в е р и н а Т.Ю. Численность инфузорий в планктоне Севастопольской бухты Черного моря. - Океанология, 8, 6, 1968.

## СКОРОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ИНFUЗОРИИ

В.Е.Заика

Основными величинами для расчета продукции мелких организмов с быстрым размножением и кратковременной индивидуальной жизнью являются биомасса и скорость размножения. Как показано в статье В.Е.Заики и Н.П.Макаровой /см. наст.сборник/, этих показателей достаточно для довольно точных расчетов ряда продукционных характеристик. Поэтому целесообразно привести материалы по темпам деления инфузорий, что сможет облегчить выбор ориентировочных величин средней скорости размножения в случае отсутствия экспериментальных данных, необходимых для расчета продукции.

Следует учесть, что часто эти материалы получены в результате исследований, целью которых не являлось выяснение скорости размножения, поэтому авторы далеко не всегда описывают условия питания инфузорий, температуру и другие моменты, влияющие на темп деления. Кроме того, имеются работы, специально посвященные изменению скорости размножения инфузорий в зависимости от температуры, освещенности, концентрации пищи. Известно также, что в природе инфузории обнаруживают наличие определенных жизненных циклов, периоды интенсивного деления сменяются периодами массовой конъюгации или образованием цист покоя, когда деления вовсе не происходит.

Поскольку скорость размножения инфузорий — величина изменчивая, а условия для многих опытов не являлись строго контролируемыми, приведенные нами данные имеют ограниченное значение, и выводы из анализа цифр приходится делать с большой осторожностью. При ухудшении условий жизни скорость размножения инфузорий может быстро падать, вплоть до полного ее прекращения. Поэтому, сравнивая скорость размножения различных видов, уместно использовать максимальные скорости размножения /если производились многочисленные серии опытов, то мы использовали "среднемаксимальные" величины, т.е. средние из наибольших скоростей, полученных в ряде опытов/ /таблица/.

Т а б л и ц а  
Наибольшие скорости деления различных инфузорий

| Вид  | Темпе-<br>ратура,<br>°C | Время меж-<br>ду деления-<br>ми, час | Число<br>деле-<br>ний в<br>сутки | Авторы, год                               |
|--|-------------------------|--------------------------------------|----------------------------------|---|
| <i>Blepharisma undu-</i><br><i>lans</i> Stein          | 30                      | 8-12                                 | 2-3                              | Stolte, 1924                              |
| То же  | ?                       | 13,2                                 | 1,81                             | Richards, 1929                            |
| <i>Chilomonas parame-</i><br><i>cium</i>               | 24                      | 7                                    | 3,5                              | Mast a Pace, 1934<br>(Richards, 1941)     |
| " "  | 26-30,5                 | 7,1                                  | 3,36                             | Smith, 1936<br>(Richards, 1941)           |
| <i>Chlamydomon trique-</i><br><i>trus</i> (O.F.Müller) | 20-22                   | 10                                   | 2,4                              | Павловская,<br>/устное сооб-<br>щение/    |
| <i>Colpidium colpoda</i><br>(Ehrb.)                    | 23-25                   | 7,9                                  | 3,09                             | Hetherington,<br>1934                     |
| <i>Colpoda steini</i> Mau-<br>pas                      | 30                      | 3                                    | 8                                | Proper, Garver,<br>1966                   |
| <i>Colpoda</i> sp.                                     | 19,3                    | 24                                   | 1                                | Adolph, 1929                              |
| " "  | 21,6                    | 18,4                                 | 1,3                              | " "                                       |
| " "  | 26,5                    | 13,3                                 | 1,8                              | " "                                       |
| <i>Didinium nasutum</i><br>O.F.Müller                  | 21                      | 4,9                                  | 4,9                              | Beers, 1929                               |
| <i>Diophrys appendicu-</i><br><i>latus</i> Ehrb.       | 23-25                   | 16                                   | 1,5                              | Зайка, Аверина,<br>1969                   |
| <i>D. scutum</i> Duj.                                  | 23-25                   | 13-14                                | 1,8                              | Зайка, Аверина,<br>1969                   |
| <i>Epicolintes ambiguus</i><br>(O.F.Müller)            | 23-25                   | 10                                   | 2,4                              | Зайка, Аверина,<br>1969                   |
| То же  | 20-22                   | 1,34                                 | 1,8                              | Зайка, Павлов-<br>ская /наст.<br>сборник/ |

/см. продолжение табл./

| Вид                               | Темпе-<br>ратура,<br>°C | Время меж-<br>ду деления-<br>ми, час | Число<br>деле-<br>ний в<br>сутки | Авторы, год                     |
|-----------------------------------|-------------------------|--------------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|
| <i>Eupletos neapolitanus</i>      |                         |                                      |                                  |                                 |
| Wichtermann ?                     |                         | 13,7                                 | 1,75                             | Wichtermann, 1964               |
| <i>E. pavella</i> (O.F. Müller)?  |                         | 21                                   | 1,12                             | Cohen, 1934                     |
| <i>E. trisulcatus</i> Kahl 23-25  |                         | 6-9                                  | 2,7-4                            | Заика, Аверина,<br>1969 Borror, |
| <i>E. varnus</i><br>O.F. Müller   | 23-25                   | 12                                   | 2                                | Заика, Аверина,<br>1969         |
| То же                             | ?                       | 8                                    | 3                                | Borror, 1963                    |
| <i>E. sp. 1.</i>                  | 23-25                   | 24                                   | 1                                | Заика, Аверина,<br>1969         |
| <i>E. sp. 2.</i>                  | 23-25                   | 12                                   | 2                                | Заика, Аверина,<br>1969         |
| <i>Frontonia marina</i>           | 13                      | 34                                   | 0,67                             | Oberthür, 1937                  |
| Fabre Dom                         |                         |                                      |                                  |                                 |
| Engelmann                         | 6-8                     | 120                                  | -                                | Weyer, 1930                     |
| То же                             | 16                      | 19,5                                 | 1,25                             | " "                             |
| " "                               | 21                      | 13,75                                | 1,8                              | " "                             |
| " "                               | 26                      | 11                                   | 2,2                              | " "                             |
| <i>Glaucoma ficaria</i> Kahl?     |                         | 8                                    | 3                                | Johnson, 1936                   |
| <i>Histrio complanatus</i> ?      |                         | 7,3                                  | 3,3                              | Richards, 1929                  |
| Stokes                            |                         |                                      |                                  |                                 |
| <i>Holosticha diadema</i> - 23-25 |                         | 10                                   | 2,4                              | Заика, Аверина,<br>1969         |
| ta (Rees)                         |                         |                                      |                                  |                                 |
| <i>Keronopsis rubra</i>           | 22-26                   | 16-17                                | 1,4-1,5                          | Заика, Аверина,<br>1969         |
| (Ehrb.)                           |                         |                                      |                                  |                                 |
| <i>Ophryoscolecidae</i> *         | 39                      | 10-14                                | 1,7-2,4                          | Westpahl, 1934                  |
| <i>Oxytricha fallax</i> Stein?    |                         | 12                                   | 2                                | Baitsell, 1914                  |
| <i>Pramaecium aurelia</i> 21      |                         | 34                                   | 0,7                              | Woodruff a. Bait-<br>sell, 1911 |
| Ehrb.                             |                         |                                      |                                  |                                 |
| То же                             | 28                      | 10                                   | 2,4                              | Mitchell, 1929                  |
| " "                               | 28                      | 13,7                                 | 1,74                             | Woodruff, 1932                  |



| Вид   | Темпе-<br>ратура,<br>°C | Время меж-<br>ду деления-<br>ми, час | Число<br>делений<br>в сутки | Авторы, год                       |
|---|-------------------------|--------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------|
| <i>Paramecium aurelia</i>                                 | 27                      | 6                                    | 4                           | Whitson, 1964                     |
| То же   | 28                      | 12                                   | 2                           | Phelps, 1934<br>(Richards, 1941)  |
| <i>Paramecium bursaria</i> ?<br>(Ehrb.)                   |                         | 60                                   | 0,4                         | Loefer, 1936                      |
| <i>P. calkinsi</i> Woodruff ?                             |                         | 30                                   | 0,8                         | Parker, 1927                      |
| <i>P. caudatum</i> Ehrb.                                  | 25?                     | 11,4                                 | 2,1                         | Darby, 1930<br>(Richards, 1941)   |
| " " "   | 25-28                   | 13,3                                 | 1,8                         | Johnson, 1936<br>(Richards, 1941) |
| " " "   | 26                      | 10,4                                 | 2,3                         | Gause, 1934<br>(Richards, 1941)   |
| <i>P. lanceolata</i>                                      | ?                       | 15                                   | 1,6                         | Greenleaf, 1926                   |
| <i>P. multimicronucle-<br/>atum</i> Powers et<br>Mitchell | 27                      | 21,8                                 | 1,1                         | Stranghöner, 1932                 |
| <i>Pleurotricha lanceo-<br/>lata</i> (Ehrb.)              | ?                       | 6                                    | 4                           | Baitsell, 1914                    |
| <i>Spathidium spathula</i><br>O.F.Müller                  | ?                       | 12                                   | 2                           | Woodruff, Spen-<br>cer, 1924      |
| То же   | ?                       | 10                                   | 2,4                         | Woodruff, Moo-<br>re, 1924        |
| <i>Stentor coeruleus</i><br>(Ehrb.)                       | 18-20                   | 30                                   | 0,8                         | Hetherington,<br>1932             |
| " " "   | 25-28                   | 24                                   | 1                           | Schuberg, 1891                    |
| <i>Stylonychia myti-<br/>lus</i> (Ehrb.)                  | ?                       | 48                                   | 0,5                         | Machemer, 1964                    |

/см. продолжение табл./



/продолжение табл./

| Вид  | Темпе-<br>ратура,<br>°C | Время меж-<br>ду деления-<br>ми, час | Число<br>делений<br>в сутки | Авторы, год                |
|--|-------------------------|--------------------------------------|-----------------------------|----------------------------|
| <i>S. pustulata</i> Ehrb.                                  | ?                       | 10                                   | 2,36                        | Parker, 1927               |
| " " "  | ?                       | 9,6                                  | 2,5                         | Baitsell, 1922             |
| " " "  | ?                       | 8,8                                  | 2,7                         | Greenleaf, 1926            |
| " " "  | 25,2                    | 6,4                                  | 3,7                         | Maupas<br>(Richards, 1941) |
| " " "  | 25?                     | 4,8                                  | 4,5-5                       | Darby<br>(Richards, 1941)  |
| <i>Tetrahymena pyri-</i><br><i>formis</i> (Ehrb.)          | 24,2-25,2               | 2,76                                 | 8,7                         | Hetherington,<br>1936      |
| То же  | ?                       | 2,33                                 | 10,3                        | Scherbaum,<br>Rasch, 1957  |
| <i>Uroleptus mobilis</i> Engelm.                           | ?                       | 14                                   | 1,7                         | Galkins, 1919              |
| <i>Uronema acutum</i> von Buddenbrok, 1920                 | 23-25                   | 3-4                                  | 6-8                         | Заика, Аве-<br>рина, 1969  |
| <i>U. marinum</i> Duj.                                     | 23-25                   | 1,93                                 | 12,6                        | Заика, Аверина,<br>1969    |
| <i>Uronychia transfu-</i><br><i>ga</i> O.F.Müller          | 23-25                   | 8-10                                 | 1,7                         | Заика, Аверина,<br>1969    |
| <i>Vorticella</i> sp.                                      | 23-25                   | 13-6                                 | 1,7                         | Заика, Аверина,<br>1969    |
| <i>Zoothamnium alter-</i><br><i>nans</i> (Clap. et Lachm.) | 21                      | 8-12                                 | 2-3                         | Faure-Fremiet,<br>1930     |

\* Скорость деления для смешанной популяции.

\*\* Скорость удвоения массы колонии.

В таблице виды перечислены в алфавитном порядке. Не исключены таксономические ошибки, так как много данных взято из старых работ. Интересно отметить, что, несмотря на описанную пестроту данных в методическом отношении, большинство видов инфузорий обнаруживает достаточно близкие величины скоростей размножения и скорости эти велики. Заметим, что в списке приводятся инфузории морские и пресноводные, подвижные и прикрепленные, даже паразитические (*Ophryoscolecidae*).

Трудно сказать, насколько в каждом случае максимальные скорости приближаются к максимально возможным, т. е. насколько приведенные цифры отражают физиологические потенции видов. Остается неизвестным, оптимальны ли были для вида условия температуры, питания и среды. Однако можно предполагать, что большинство данных получено в условиях избытка пищи.

Основываясь на данных таблицы, мы видим, что при температуре 20–30°C около 14% исследованных инфузорий делится со скоростью менее одного деления в сутки, 36% — со скоростью одно-два, 26% — два-три и 24% — более трех делений в сутки.

Если отобрать данные более однородные в отношении температуры (20–25°C), то в общих чертах наблюдается подтверждение правила, согласно которому быстрее делятся мелкие формы. Действительно, скорости размножения более трех, пяти делений в сутки зарегистрированы в основном у инфузорий, имеющих объем тела до  $25 \cdot 10^{-6}$  (*Uronema acutum*, *U. marinum*, *Tetrahymena pyriformis*, *Didinium nasutum*, *Stylonychia pustulata*). У большинства прочих инфузорий объем тела оценивается величинами более  $70 \cdot 10^{-6}$ . Для более тщательного анализа зависимости между скоростью размножения и объемом тела инфузорий имеющиеся данные непригодны.

Сравнивая максимальные скорости размножения инфузорий с подобными данными по одноклеточным водорослям, можно убедиться, что инфузории практически не уступают водорослям в этом отношении.

Отметим, что скорость размножения исследована главным образом у видов, хорошо переносящих лабораторные условия. В то же время группы, типичные для пелагиали морей, такие как *Strombidium*, *Lohmanniella*, тинтиниды, содержать в лаборатории трудно, и в отношении их сведения о скоростях размножения отсутствуют. Таким образом, анализ суммированных нами материалов показывает, что исследование скорости размножения

эупланктонных форм инфузорий является в настоящее время первоочередной задачей.

### Л и т е р а т у р а

З а и к а В.Е. и А в е р и н а Т.Ю. О темпах деления некоторых видов черноморских инфузорий. - Вестник зоологии, 1969.

З а и к а В.Е. и М а к а р о в а Н.П. Теоретический анализ продукционного процесса в бактериопланктоне. - См. наст. сборник.

З а и к а В.Е. и П а в л о в о к а я Т.В. Питание морских инфузорий одноклеточными водорослями. - Там же.

A d o l p h E.F. The regulation of adult body size in the protozoan Colpoda. - J. exp. Zool., 53, 2, 1929.

B a i t s e l l G.A. Experiments on the reproduction of the hypotrichous infusoria. - J. exp. Zool., 13, 1, 1912.

B a i t s e l l G.A. Experiments on the reproduction of the hypotrichous infusoria. 11. A study of the so-called life cycle in Oxytricha fallax and Pleurotricha lanceolata. - J. exp. Zool., 16, 2, 1914.

B e e r s C.D. On the possibility of indefinite reproduction in the ciliate Didinium nasutum without conjugation or endomixis. - Amer. Nat., 63, 1929.

B o r r o r A.C. Morphology and ecology of the benthic ciliated protozoa of Alligator Harbor, Florida. - Arch. Protistenk., 106 (4), 1963.

C a l k i n s G.N. Uroleptus mobilis Engelm. II. - Renewal of vitality through conjugation. - J. expl Zool., 29, 2, 1919.

C o h e n B.M. On the inheritance of body form and of certain other characteristics, in the conjugation of Euplates patella. - Genetics, 19, 1934.

F a u r e - F r e m i e t E. Growth and differentiation of the colonies of Zoothamnium alternans (Clap. and Lachm). - Biol. Bull., 58, 1930.

G r e e n l e a f W.E. The influence of volume of culture medium and cell proximity on the rate of reproduction of infusoria. - J. exp. Zool., 46, 2, 1926.

H e t h e r i n g t o n A. The constant culture of Stentor coeruleus. - Arch. Protistenk., 76, 1932.

H e t h e r i n g t o n A. The role of bacteria in the

growth of *Colpidium colpoda*. - *Physiol. Zool.*, 7, 4, 1934.

H e t h e r i n g t o n A. The precise control of growth in a pure culture of a ciliate *Glaucoma pyriformis*. - *Biol. Bull.*, 70, 1936.

J o h n s o n D.E. Growth of *Glaucoma ficaria* Kahl in cultures with single species of other organisms. - *Arch. Protistenk.*, 86, 1936.

L o e f e r J.B. Bacteria-free culture of *Paramecium bursaria* and concentration of the medium as a factor in growth. - *J. Exp. Zool.*, 72, 1936.

M a c h e m e r H. Abhängigkeit der Lebensdauer und Teilung bei *Stylonychia mytilus* von äußeren Faktoren. - *Zool. Jahrb.*, 1, 71, 2, 1964.

O b e r t h ü r K. Untersuchungen an *Frontonia marina* Fabre-Dom, aus einer Binnenland-Salzquelle unter besonderer Berücksichtigung der pulsierenden Vakuole. - *Arch. Protistenk.*, 88, 3, 1937.

P a r k e r R.C. The effect of selection in pedigree lines of infusoria. - *J. Exp. Zool.*, 49, 2, 1927.

P r o p e r G. and G a r v e r J.C. Mass culture of the protozoa *Colpoda steinii*. - *Biotechnol. and Bioengineering*, 8, 1966.

R i c h a r d s O.W. The correlation of the amount of sunlight with the division rates of ciliates, 1929.

R i c h a r d s O.W. The growth of the Protozoa. In: *Protozoa in biological research*. New-York, Columbia Univ. Press, N-J., 1941.

S c h e r b a u m O. and R a s c h G. Cell size distribution and single cell growth in *Tetrahymena pyriformis* Gl. - *Acta pathol. et microbiol. Scand.*, 3, 41, 1957.

S c h u b e r g A. Zur Kenntnis des *Stentor coeruleus*. - *Zool. Jahrbuch., Abt. Anat.*, 4, 1891.

S t o l t e n A. Morphologische und physiologische Untersuchungen an *Blepharisma undulans* Stein. - *Arch. Protistenk.*, 48, 1924.

S t r a n g h ö n e r E. Teilungsrate und Kernreorganisationsprozeß bei *Paramecium multimicronucleatum* Powers und Mitchell. - *Arch. Protistenk.*, 78, 2, 1932.

W e s t p h a l A. Studies über Ophryoscoleciden in der Kultur. - *Zeitschr. Parasitenk.*, 7, 1, 1934.

W e y e r G. Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der *Gastrostyla steinii* Engelmann. - Arch. Protistenk., 71, 1, 1930.

W h i t s o n G.L. Temperature sensitivity and its relations to changes in growth, control of cell division, and stability of morphogenesis in *Paramecium aurelia* Syngen 4 Stock 51. - J. Cell. and Compar. Physiol., 64, 3, 1964.

W i c h t e r m a n R. Description and life cycle of *Euplotes neaplitanus* sp. nov. (Protozoa, Ciliophora, Hypotrichida) from the Gulf of Naples. - Trans. Amer. Microsc. Soc., 83, 3, 1964.

W o o d r u f f L.L. *Paramecium aurelia* in pedigree culture for twenty-five years. - Trans. Amer. Microsc. Soc., 51, 3, 1932.

W o o d r u f f L.L. and M o o r e E.L. On the longevity of *Spathidium spathula* without endomixis or conjugation. - Proc. Nat. Acad. Sci., 10, 5, 1924.

W o o d r u f f L.L. and S p e n c e r H. Studies on *Spathidium spathula*. - J. Exp. Zool., 39, 2, 1924.

## ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И ПОТРЕБНОСТЬ В ПИЩЕ ЧЕРНОМОРСКОЙ НОЧЕСВЕТКИ *Noctiluca miliaris* S u r.

Е.В.Павлова

Ночесветке посвящена достаточно обширная литература. Касается она в основном вопросов распределения, морфологии, цитологии и, в последнее время, некоторых вопросов физиологии этого любопытного организма, относящегося к группе жгутиковых водорослей (*Peridinea*), но по типу питания принадлежащего к сапрофитам.

В Черном море ночесветка - один из многочисленных организмов; зимой распределяется довольно равномерно по всей толще кислородного слоя (Кусморская, 1955; Петипа, Сажина, Делало, 1960; Битюков, 1966), а в летний период образует значительные скопления под слоем температурного скачка. До работ Т.С.Петипа (1960, 1964) ночесветку относили к некормовым объектам, и всю огромную биомассу, создаваемую этим видом в море, считали непригодной для морских организмов. На основании экспериментальных данных Т.С.Петипа доказала, что ночесветка является прекрасным и, главное, постоянным кормом для самого многочис-

ленного в Черном море планктонного рачка *Calanus finlandicus* (С и а и с). Оказалось, что за сутки один взрослый каланус съедает в среднем 3,3 - 7,7 мг живого веса ноктилюк, что составляет 8-19,6% веса его тела (Петипа, 1960). Поэтому и *N. miliaris* в значительной степени включается в общий пищевой оборот и к пищевым тупикам относится не может.

Пищей черноморской ночесветки в основном служат детрит и водоросли малого и среднего размера; определенную долю в рационе составляет животная пища, в том числе яйца копепод (Миронов, 1954). Данные по количеству потребляемой пищи у черноморской ночесветки почти отсутствуют.

Целью проводимых нами экспериментов было определение величины дыхания черноморской ночесветки на основании величин потребляемого кислорода и, кроме того, расчет количества потребляемой за сутки пищи. Эти величины необходимы для предварительной оценки роли *N. miliaris* в общем балансе вещества и энергии в планктонном сообществе Черного моря.

#### Дыхание ночесветки

Измерения величины кислорода, потребляемого ночесветкой в процессе дыхания, проводились непосредственно в море на борту э/с "Академик А.Ковалевский" в 1959 и 1960 гг. Корабль стоял на якорь в течение 20 суток в центре западной галистатической области Черного моря при условиях полного штиля и минимальных течений.

Сосудами для опытов служили склянки с притертыми пробками, объемом 30 - 45 мл, которые в специальных мешочках из дели подвешивались на тросе на нужную глубину с борта корабля. Вода для опытов бралась из батометров, с того горизонта, на какой вывешивались серии склянок, и фильтровалась через мелкопористый стеклянный фильтр, задерживающий частицы крупнее бактериальных.

Подопытные организмы использовались сразу после вылова из моря, без предварительной акклимации, поскольку условия опыта полностью соответствовали природным. В каждую склянку помещалось 400 - 800 экз. *Noctiluca*, контролем служила фильтрованная вода без них. После 4-6-часовой экспозиции на нужном горизонте склянки поднимали на борт, кислород фиксировали по методу Винклера, и по разнице содержания кислоро-



да в опытной и контрольной склянках определяли, потребленное количество кислорода. После оттитрования пробы измерялся (под биноклем) средний размер подопытных экземпляров и вторично подсчитывалось их количество. Средний размер ночесветки во всех опытах - 0,5 мм, по весу это составляет 0,065 мг сырого вещества.

Зависимость интенсивности обмена от температуры. Вывешивая склянки с *N. miliaris* одновременно на различные горизонты в море, где температура воды колебалась от 8,5 до 20°C, оказалось возможным проследить изменения величины интенсивности поглощения кислорода этим видом в зависимости от температуры (рисунок). С повышением температуры от 8,5 до 17°C, кривая, выражающая эту зависимость, закономерно растет в полном соответствии с известным правилом Аррениуса и эмпирически полученной "нормальной кривой" Крога. В пределах от 17 до 20°C наблюдаются значительные отклонения от "нормальной кривой": резкое повышение интенсивности дыхания при 18,5°C и сразу же - значительное снижение этих же величин при 20°C, хотя, согласно кривой Крога, дыхание должно равномерно повышаться.

Несмотря на большие колебания величин дыхания при параллельных измерениях, что представляет собой обычную картину в такого рода экспериментах, средние цифры, на основании которых построена кривая, вполне достоверны (табл. 1). По-видимому, температура воды выше 17°C плохо переносится черноморской ночесветкой, а при 20°C наступает депрессивное состояние, сопровождающееся резким понижением интенсивности обмена. Наиболее благоприятные температурные условия, видимо, находятся в пределах от 8 до 17°C. Именно в этом интервале зависимость интенсивности обмена от температуры воды очень хорошо согласуется с кривой Крога; температурный коэффициент ( $Q_{10}$ ), рассчитанный для интервала 8,5 - 11,5°C, равен 4,8, для интервала 11,5 - 17,0°C - 2,6. Выше 17°C, т. е. при температурах за пределом оптимальных для жизнедеятельности черноморской ночесветки, зависимость интенсивности обмена от температуры не соответствует "нормальной кривой" Крога.

В летнее время в черноморском планктоне основная масса *N. miliaris* распределяется под слоем температурного скачка при температуре воды около 12°C. Выше и ниже этого слоя числен-



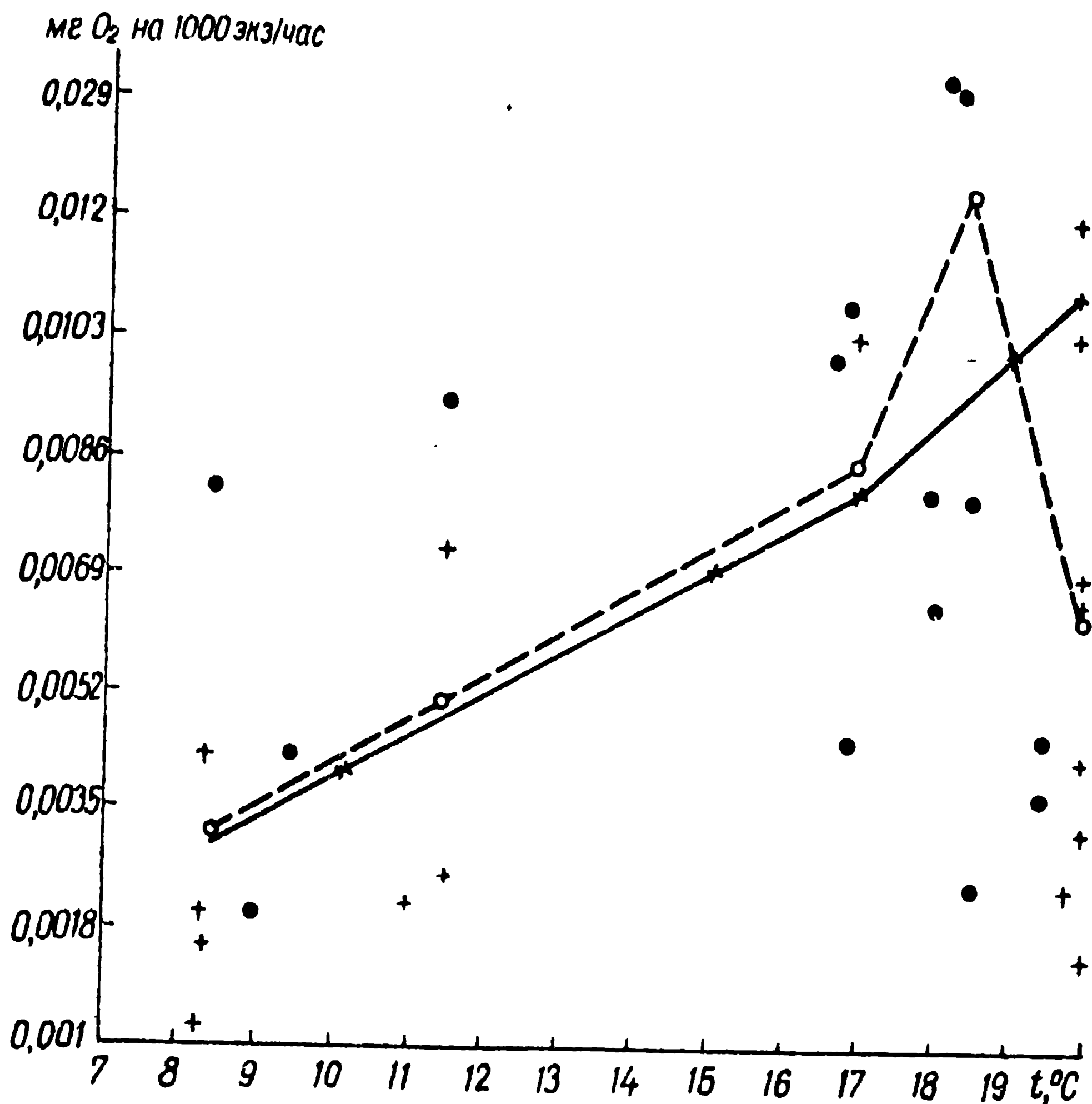


Рисунок . Зависимость интенсивности потребления кислорода *Nostilusa miliaris* (---o---) от температуры;  
-x-x- "Нормальная кривая" Круга.

Т а б л и ц а I  
Изменение интенсивности дыхания *N. miliaris*  
в зависимости от температуры (мг O<sub>2</sub> за час на 1000 экз.)

| Температура<br>воды, °C | Количество<br>измерений | Средняя<br>величина<br>дыхания | Ошибка<br>средней |
|-------------------------|-------------------------|--------------------------------|-------------------|
| 8,5                     | 6                       | 0,0031                         | 0,0011            |
| 11,5                    | 3                       | 0,0050                         | 0,0024            |
| 17,0                    | 6                       | 0,0086                         | 0,0019            |
| 18,4                    | 4                       | 0,0196                         | 0,0043            |
| 20,0                    | 11                      | 0,0060                         | 0,0013            |

ность ее незначительна (Петипа, Сакина, Делало, 1960; Битюков, 1969). Зимой, когда верхние слои воды охлаждаются и температуры воды выравниваются по вертикали, ночесветка в больших количествах появляется по всей водной толще, от поверхности до глубины. Значит, в естественных условиях этот вид предпочитает температуру окружающей среды около  $12^{\circ}$ . Исследуя интенсивность свечения *N. miliaris* в зависимости от температуры, В.И. Битюков обнаружил, что наибольшая интенсивность свечения продолжается при  $12-14^{\circ}$ , уменьшаясь в обе стороны температурного диапазона. Это позволило автору предположить, что  $12-14^{\circ}$  — оптимальные температурные условия для жизнедеятельности данного вида (Битюков, 1968).

Исследование зависимости интенсивности энергетического обмена от температуры воды позволило получить дополнительные сведения и окончательно ограничить область оптимальных температурных условий для жизнедеятельности *N. miliaris* в Черном море.

**Дыхание в открытом море.** В табл. 2 приведены величины интенсивности потребления кислорода *Noctiluca* при оптимальной для жизнедеятельности температуре воды. В среднем эти величины одинаковы как в 1959 г., так и в 1960 г. Несмотря на то, что все приведенные данные получены в различное время суток, существенных суточных изменений в интенсивности обмена у исследуемого вида обнаружить не удалось. Вероятно, суточного ритма активности у ночесветки нет вообще, поскольку данные по питанию (Миронов, 1954) предполагают потребление одной порции пищи за другой с учетом времени переваривания в течение полных суток. Следовательно, среднюю величину потребления кислорода *N. miliaris* за сутки можно получить простым умножением величин, приведенных в табл. 2 на 24.

Эти величины потребляемого ноктилюкой кислорода отражают, видимо, некоторую среднюю величину энергии, расходуемой организмом на общий энергетический обмен.

**Траты на движение.** Ночесветка относится к малоподвижным организмам. Небольшой жгутик, расположенный около перистомы, совершает обычно медленные покачивания и тем самым придает телу движение с некоторой, на глаз очень малой, скоростью. Была сделана попытка, определить, какова же скорость поступательного движения *N. miliaris*. Опыты проводились

Т а б л и ц а 2

Потребление кислорода *Noctiluca miliaris* в  
открытой части Черного моря при 12°C (мг O<sub>2</sub> в час на 1000 экз.)

| Время<br>суток,<br>час | 1959 г.                    | Время суток,<br>час | 1960 г.                     |
|------------------------|----------------------------|---------------------|-----------------------------|
| 5 - 7                  | 0,0068                     | 8 - 13              | 0,0023                      |
| 5 - 13                 | 0,0190                     | 8 - 13              | 0,0087                      |
| 5 - 13                 | 0,0250                     | 8 - 13              | 0,0063                      |
| 5 - 13                 | 0,0030                     | 12 - 17             | 0,0030                      |
| 13 - 15                | 0,0057                     | 17 - 22             | 0,0089                      |
| 13 - 20                | 0,0170                     | 22 - 3              | 0,0062                      |
| 13 - 20                | 0,0031                     | 22 - 3              | 0,0025                      |
| 13 - 20                | 0,0045                     | 22 - 3              | 0,0073                      |
| 18 - 20                | 0,0028                     | 20 - 1              | 0,0020                      |
| 21 - 5                 | 0,0010                     |                     |                             |
| 21 - 5                 | 0,0042                     |                     |                             |
| 21 - 6                 | 0,0050                     |                     |                             |
| 21 - 6                 | 0,0040                     |                     |                             |
| 21 - 6                 | 0,0038                     |                     |                             |
| 1 - 3                  | 0,0009                     |                     |                             |
| 1 - 3                  | 0,0118                     |                     |                             |
| Среднее                | 0,0077 <sup>±</sup> 0,0019 | Среднее             | 0,0052 <sup>±</sup> 0,00094 |

в выпаривательных чашках объемом 50 мл с экземплярами, выловленными из моря при температуре 12 - 15°C. В одной серии опытов ночесветки отбирались с целиком или наполовину заполненными пищевыми вакуолями. В этих случаях тело было окрашено в ясно видимый розовато-желтоватый цвет, что обычно является признаком сытых животных. В другой серии опытов определялась скорость перемещения у голодных организмов. С этой целью выловленных из моря ночесветок выдерживали в фильтрованной воде около 2 - 3 суток при температуре 18°C до тех пор, пока их тело не становилось прозрачным.

Под биноклем с помощью окуляр-микрометра определялся отрезок пути, который одна ночесветка проплывала по прямой линии за время, отмечаемое по секундомеру. Во всех случаях

скорость движения определялась у экземпляров, тело которых было полностью погружено в воду, чтобы исключить влияние тока воздуха. В каждой серии было проведено по 30 определений.

Средняя скорость движения *Nostilusa* в сытом состоянии оказалась равной  $0,75 \pm 0,03$  мм/мин; у голодных -  $2,5 \pm 0,4$  мм/мин. Видимо, в поисках пищи голодные ночесветки увеличивают скорость своего движения.

При расчете скорости движения за час следует учитывать остановки, которые, особенно при перемещении сытых животных, могут быть довольно частыми. Так, в сытом состоянии ночесветка при 20-минутном непрерывном наблюдении расходует на остановки 6 - 7 мин (около 40% времени движения), голодная - примерно вдвое меньше. Среднюю скорость передвижения ночесветок в сытом состоянии с учетом остановок можно принять равной 27 мм/час, голодных - до 120 мм/час.

На основании величин скорости движения *N. milliaris* было рассчитано сопротивление, которое оказывает ее тело при движении в морской воде при температуре  $15^{\circ}\text{C}$ . Расчеты велись по формуле, определяющей сопротивление шарообразного тела, движущегося в вязкой среде:

$$F = 6\pi\eta aV,$$

где  $F$  - сопротивление,  $\eta$  - вязкость (в нашем случае  $\eta = 0,0114$  пуаз),  $a$  - радиус движущегося тела,  $V$  - скорость движения этого тела. Работа  $P$ , затрачиваемая одной ночесветкой за единицу времени, равна:

$$P = F \cdot V.$$

Для голодных организмов при скорости движения равной в среднем 2,5 мм/мин работа, производимая одним экземпляром, будет равна  $74 \cdot 10^{-6}$  эрг/мин. В данном случае не принимается во внимание сопротивление жгутика при его движении. При аналогичных расчетах на бактериях Х.Моровиц (Morowitz, 1954) считает, что общий расход энергии на движение увеличивается вдвое за счет сопротивления самого жгутика. Приняв ту же величину для ночесветки, получим, что работа, затрачиваемая одним экземпляром в голодном состоянии, равна  $148 \cdot 10^{-6}$  эрг/мин. Переведя работу в калории и учтя, что коэффициент полезного действия при переходе механической энергии в химическую равен в среднем 25%, получим, что при непрерывном движении одна ноктилюка в голодном состоянии расходует  $13,6 \cdot 10^{-12}$  кал/мин.

Проведя такие же расчеты для сытых организмов, получим, что при непрерывном движении одна ноктилюка затрачивает  $1,3 \cdot 10^{-12}$  кал/мин.

Учитывая время остановок в течение часа, количество энергии, затрачиваемое на движение одной голодной ноктилюкой, выразится величиной  $656 \cdot 10^{-12}$  кал/час. Сытые ноктилюки за час расходуют намного меньше энергии -  $46 \cdot 10^{-12}$  кал/час.

Данные, приведенные в табл. 2, представляют собой некоторую среднюю величину общего обмена ночесветок, выловленных из моря. Весьма вероятно, что среди них были и сытые и голодные экземпляры, поэтому, возможно, что приведенная средняя величина потребления кислорода одной ноктилюкой за час при  $12^0$  отражает среднюю величину общего энергетического обмена и сытых, и голодных экземпляров. В таком случае сытые ноктилюки за час дневного времени расходуют на активный обмен 0,0002%, а голодные значительно больше - до 0,003% общего энергетического обмена.

#### Определение суточного рациона

О п р е д е л е н и е с у т о ч н о г о р а ц и о н а по данным Г.Н.Миронова. В отношении черноморской *N. miliaris* существует единственная работа, в которой подробно рассмотрен состав ее пищи, число захватов и соотношение пищевых компонентов в рационе (Миронов, 1954). Однако величина самого рациона в абсолютных или относительных величинах автором получена не была. Нами была сделана попытка на основании полевых и экспериментальных данных Г.Н.Миронова по питанию ночесветки в открытом море рассчитать примерную величину ее суточного рациона.

В октябре 1949 г. в 38 милях от берега в северо-восточной части Черного моря под  $1 \text{ м}^2$  наблюдалось  $231574$  экз. *N. miliaris*. Температура воды равнялась примерно  $14 - 15^0$ . По расчетам Миронова, указанное число организмов съело за сутки  $3235000$  экз. различных водорослей (табл. 3 из статьи Миронова), что при пересчете на биомассу составило  $51,6$  мг (в том числе  $44,9$  мг перидиниевых и  $6,7$  мг диатомовых водорослей), и  $27000$  яиц копепод, что составило  $24,3$  мг.

Просмотрев пищевые вакуоли у 350 особей ночесветок, Г.Н.Миронов определил соотношение пищевых компонентов в рационе (животная пища - растительная пища - детрит): 1:3:5

(рис. 11). В таком случае количество детритной пищи должно составить 121,5 мг. Следовательно, общий рацион 231574 экз. равен 197,4 мг по сырому весу. Если принять, что вес одной ночесветки (при среднем размере 0,5 мм) равен 0,065 мг, то суточный ее рацион составит 1,3% веса тела.

По калорийности отдельных пищевых компонентов была рассчитана общая калорийность всего рациона. Калорийность ее водорослевой части оказалась равной 23,2 кал (если перидиниевые водоросли содержат 14,5% сухого вещества при калорийности 1 г сухого вещества 3,5 ккал, а диатомовые — соответственно 12% сухого вещества и 2,5 ккал). Животная пища при калорийности 5,5 ккал и 22%-ном содержании сухого вещества составляла в рационе 29,4 кал. Содержание воды и калорийность детрита, к сожалению, точно не известны. По данным А. Остапени (1968), калорийность детрита в среднем можно принять 4,2 ккал на 1 г сухого вещества. Количество воды было принято равным 60%. В таком случае калорийность детритной части рациона будет равна 204,1 кал. Суммарная калорийность рациона составит 256,7 кал.

Калорийность тела ночесветки была рассчитана по химическому составу (Петипа, 1964) и составляет 4,4 ккал на 1 г сухого веса. В теле *N. miliaris* из открытого моря, собранной летом 1959 г., воды содержится 98% (при расчете на сухой вес), белка — 38,4, жира — 6,6, углеводов — 37,0, зола — 18,0%.

В таком случае общий рацион, рассчитанный в калориях, будет составлять 19,0% калорийности тела ночесветки.

О п р е д е л е н и е р а ц и о н а п о в е л и ч и н е д ы х а н и я и п р и р о с т а. На основании балансового равенства, предполагающего, что рацион организма равен сумме величин трат на энергетический обмен, прирост и неусвоенную пищу ( $R = P + T + H$ ), и, зная величину потребляемого в сутки кислорода и суточного прироста *N. miliaris*, можно рассчитать общий суточный рацион. Расчеты проведены при наиболее благоприятных для ночесветки температурных условиях — 12°.

Расходы на энергетический обмен рассчитаны по величине потребляемого кислорода. За сутки одна ночесветка (средний сырой вес 0,065 мг) потребляет 0,00015 мг  $O_2$ , что в переводе на калории составляет 0,00052 кал/сутки.

Расчет суточного расхода пищи на пластический обмен произведен на основании экспериментальных данных Т.С. Петипа. В



лабораторных условиях ею было показано, что при 12° черноморская *N. miliaris* делится один раз через 30 часов. При весе одного экземпляра 0,065 мг за каждые 30 час прирастает 0,032 мг сырого веса. За сутки прирост одной ночесветки выразится величиной 0,026 мг сырого вещества, или 0,00234 кал. В таком случае общий расход энергии одного экземпляра на дыхание и прирост равен 0,00276 кал/сутки.

Для перевода этой величины из калорий в сырое вещество тела ночесветки следует рассчитать калорийность пищи, потребляемой организмом. Это было сделано на основании вышеизложенных расчетов рациона по данным Г.Н.Миронова. 1 мг сырого вещества пищи ночесветки содержит, как оказалось, 1,3 кал. В таком случае рацион, рассчитанный по обмену и приросту, (0,00276 кал/сутки) составит 0,000042 мг сухого вещества, или при переводе на сырой вес тела ночесветки - 0,0021 мг. Рацион *Nostilusa* равен 3,2% веса тела. С учетом неусвоенной пищи (около 40%), его, видимо, следует увеличить до 5,0% веса тела.

Надо полагать, что такой рацион свойственен организмам в наиболее благоприятных пищевых условиях. Действительно, величины поглощаемого ночесветками кислорода были определены у животных сразу после вылова их из моря. Популяция *N. miliaris* в 1959 г. в море в течение 20 суток была многочисленной и увеличивалась в числе от начала к концу наблюдений, что при малом выедании может быть косвенным подтверждением наличия в данный момент благоприятных условий для ее развития.

Величины рациона, полученные двумя разными путями, достаточно близки, и потому, возможно, что и тот и другой могут иметь место в море при наблюдении в различные сезоны года.

#### Потребление и расход пищи популяцией *N. miliaris* в открытой части Черного моря

На многосуточной станции в 1959 г. проведены детальные наблюдения за динамикой численности и биомассы *Nostilusa* в течение четырех суток с промежутками в 4 час. Время исследования - июнь, когда жизненная толща в Черном море разделена по вертикали на два слоя - над температурным скачком и под ним. В летнее время термоклин разграничивает два разных планктонных сообщества, характеризующихся различными показателя-



Т а б л и ц а 3

Количество *Noctiluca miliaris* и ее пищи в открытой части моря в 1954 г. (в мг сырого веса за сутки под 1 м<sup>2</sup>)

| Пища, мг                              | эпипланктонное сообщество<br>0-12 м | Батипланктонное сообщество |         |          |
|---------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------|---------|----------|
|                                       |                                     | 12-150 м                   | 12-18 м | 18-150 м |
| Биомасса <i>Noctiluca</i>             | 28658                               | 81379                      | 33000   | 48379    |
| Продукция "                           | 21265                               | 35613                      | 24486   | 11127    |
| Детрит                                | 13592                               | 15123                      | -       | -        |
| Водоросли (мелкие и среднего размера) | 434                                 | 431                        | -       | -        |
| Яйца копепод                          | 13                                  | 121                        | -       | -        |

ми качественного состава, биомассы и эффективности продуцирования (см. наст. сборник, Петипа, Павлова, Миронов). Над термоклином - эпипланктонное сообщество, под ним - батипланктонное. Для обоих сообществ был рассчитан полный баланс прихода и расхода органического вещества и энергии для всей популяции *N. miliaris*. Все исходные данные приведены в табл. 3.

Для расчетов были сделаны следующие предположения: 1) суточный рацион одной ночесветки равен 5,0% веса тела, поскольку в момент наблюдений температурные условия были благоприятными; пищи, особенно детрита, в море было много и прирост мог быть наибольшим - 0,8 делений в сутки; 2) соотношение пищевых компонентов (детрита, мелких и средних водорослей и яиц копепод) в рационе было принято аналогичным соотношению этих же компонентов под 1 м<sup>2</sup> поверхности каждого из двух рассматриваемых сообществ.

В эпипланктонном сообществе вся масса ночесветок под 1 м<sup>2</sup> потребляет в сутки 1433 мг сырого веса пищи. Этот рацион состоит из 1388 мг детрита, 44 мг водорослей и 1,3 мг животной пищи. Перевод в калории проведен так же, как при расчете рациона по данным Г.П.Миронова. Прирост и обмен рассчитан по калорийности и сухому веществу пищи (сухой вес - 39%, калорийность 1 г сухого вещества - 4,2 ккал).

В батипланктонном сообществе, в слое, прилегающем к тор-  
моклину, при температуре воды около  $12^{\circ}$  размножению почесвет-  
ки, как и в эпиланктоне, максимальное - через 30 час. Глубоже  
18 м в июле 1959 г. температура воды снижалась до  $8^{\circ}$ , соответ-  
ственно должны были замедляться и процессы роста и дыхания.  
Темп деления в этом слое снижается до 0,3 делений в сутки.  
Величина трат энергии на обмен при соответствующей температуре  
рассчитана на основании данных, приведенных в табл. 1.

Результаты проведенных расчетов представлены в табл. 4  
и 5. В эпиланктонном сообществе основная масса энергии рас-  
ходуется на прирост (78% рациона), пища достаточно хорошо  
усваивается (14% неусвоенной), на энергетический обмен тра-  
тится сравнительно небольшая часть рациона - 8%. В батипланк-  
тонном сообществе под слоем температурного скачка *N. miliaris*  
значительно хуже переваривает пищу (37% неусвоенной) и не-  
сколько меньше расходует на обмен (5% рациона), но все-таки  
основная часть энергии (58%) идет на рост и размножение.

Т а б л и ц а 4

Суточное потребление и расход вещества и энергии  
популяцией *Noctiluca miliaris* в июне 1959 г. в  
эпиланктонном сообществе (по весу и калорийнос-  
ти пищи)\*/

| Элементы балансового<br>равенства | Сырое ве-<br>щество, мг | Сухое веществ-<br>во, мг | Калории |
|-----------------------------------|-------------------------|--------------------------|---------|
| Рацион                            | 1433,3                  | 559,3                    | 2362    |
| Детрит                            | 1388                    | 555                      | 2332    |
| Водоросли                         | 44                      | 4                        | 14      |
| Животная пища                     | 1,3                     | 0,3                      | 16      |
| Прирост                           | 1141                    | 445                      | 1870    |
| Обмен                             | 106                     | 41                       | 174     |
| Неусвоенная пища                  | 186,3                   | 73,3                     | 318     |

\*/ Температура воды  $16^{\circ}\text{C}$ .

Все произведенные расчеты помогают оценить роль *N. miliaris*  
в летнем планктоне Черного моря. Почесветка является в основном

Т а б л и ц а 5

Суточное потребление и расход вещества и энергии популяции  
Nostilusa millaris в июне 1959 г. в батипланктонном сообществе (по весу и калорийности пищи)

| Элементы              |      | В слое 12 - 18 м <sup>ж</sup> |                              |         | В слое 18 - 150 м <sup>жж</sup> |                              |         | В слое 12 - 150 м <sup>жж</sup> |                              |         |
|-----------------------|------|-------------------------------|------------------------------|---------|---------------------------------|------------------------------|---------|---------------------------------|------------------------------|---------|
| балансового равенства |      | Сырое ве-<br>щество,<br>: мг  | Сухое ве-<br>щество,<br>: мг | Калории | Сырое ве-<br>щество,<br>: мг    | Сухое ве-<br>щество,<br>: мг | Калории | Сырое ве-<br>щество,<br>: мг    | Сухое ве-<br>щество,<br>: мг | Калории |
| Рацион                |      | 1656                          | 648                          | 2720    | 1450                            | 567                          | 2383    | 3106                            | 1215                         | 5103    |
| Детрит                |      | 1599                          | 639                          | 2684    | 1400                            | 560                          | 2352    | 2999                            | 1199                         | 5036    |
| Вздорос-<br>ли        | 44   |                               | 6                            | 16      | 39                              | 5                            | 17      | 83                              | 11                           | 33      |
| Животная<br>пища      | 13   |                               | 3                            | 20      | 11                              | 2                            | 14      | 24                              | 5                            | 34      |
| Прирост               | 1317 |                               | 513                          | 2155    | 600                             | 233                          | 979     | 1917                            | 746                          | 3134    |
| Обмен                 | 77   |                               | 30                           | 126     | 70                              | 27                           | 114     | 147                             | 57                           | 240     |
| Неусвоенная<br>пища   | 262  |                               | 105                          | 439     | 780                             | 307                          | 1290    | 1042                            | 412                          | 1729    |

ж/ Температура воды 12°С.  
жж/ Температура воды 8°С.

детритофагом. Основная часть рациона расходуется на прирост; коэффициент использования пищи на рост II порядка ( $K_2$ ) очень высок во всех слоях. Видимо, следует более подробно исследовать причины, влияющие на деление *N. miliaris* непосредственно в море. Траты энергии на обмен в общем очень незначительны, что хорошо согласуется с малоподвижностью ночесветки и пассивностью ее питания.

#### Выводы

1. Получены средние величины потребления кислорода *N. miliaris* в естественных условиях, которые позволили судить об интенсивности дыхания исследуемого вида.

2. Величины интенсивности дыхания ночесветки при разных температурах показали, что для черноморской *Nostilusa* интервал температур от 8 до 17° является наиболее благоприятным для жизнедеятельности. При температуре выше 17° дыхание резко повышается, а при 20° - резко падает, то есть выше 17° зависимость интенсивности дыхания ночесветки от температуры отличается от "нормальной кривой" Крюга.

3. Получены средние величины скоростей движения *N. miliaris*. В сытом состоянии скорость ночесветки равна 27 мм/час, в голодном увеличивается до 120 мм/час. Расход энергии на активный обмен, в связи с небольшой скоростью движения, очень невелик: от 0,0002 до 0,003% общего энергетического обмена при одинаковых условиях.

4. На основании экспериментальных данных Г.Н.Миронова и с помощью балансового равенства получена примерная величина суточного рациона ночесветки при 12° - от I до 5% веса тела животного.

5. Сделана попытка оценить роль популяции *N. miliaris* в открытой части Черного моря в летнее время.

#### Л и т е р а т у р а

Б и т ю к о в Э.П. Биолуминесценция *Nostilusa miliaris* S u r. в разных температурных условиях. - ДАН СССР, 1968.

Б и т ю к о в Э.П. Распределение и экология *Nostilusa miliaris* S u r. в Черном море. - В кн.: Продукционно-биологические процессы в планктоне южных морей. "Наукова думка", К., 1969.

К у с м о р с к а я А.П. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря. - В кн.: Тр. Всесоюз. Гидробиол. об-ва, 6, 1955.

М и р о н о в Г.Н. Питание планктонных хищников. I. Питание ноктилюки. - В кн.: Тр. Севаст. биол. ст., 8, 1954.

П е т и п а Т.С. Роль ночесветки *Noctiluca miliaris* Б у г. в питании *Calanus helgolandicus* (С л а у с) . - ДАН СССР, 132, 4, 1960.

П е т и п а Т.С. Суточный ритм в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* (С л а у с) в Черном море. - В кн.: Тр. Севаст. биол. ст., 15, 1960.

П е т и п а Т.С., С а ж и н а Л.И., Д е л а л о Е.П. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море в связи с гидрологическими условиями. - ДАН СССР, 133, 4, 1960.

О с т а п е н я А.П. Калорийность водных беспозвоночных животных и энергетическая оценка взвешенного органического вещества в водоемах. Автореф. канд. дисс. Минск, 1968.

М о г о w i t z H.J. Energy requirements for bacterial motility. - Science, 119, 5087, 1954.

## О ЛИНЕЙНОМ И ВЕСОВОМ РОСТЕ ЧЕРНОМОРСКОЙ *SAGITTA SETOSA* M U L L.

Г.Н.Миронов

При расчетах величины биологической продукции существенное значение имеет определение величины и скорости прироста, а также продолжительности жизни особей в популяции. Особый интерес в этом отношении представляют виды, дающие большую биомассу. Так, в планктонном комплексе Черного моря сагитты по биомассе стоят на втором месте после ракообразных. Рост наиболее массовых представителей ракообразных достаточно полно освещен в литературе (Павлова, 1960; Петипа, 1966, 1966а; Сажина 1968, и др.), что же касается роста сагитт, то для них имеются только расчетные данные, основанные на анализе изменений возрастной структуры популяций в море (Заика, 1969).

В настоящей статье сообщается о линейном и весовом росте *Sagitta setosa*, содержащейся довольно продолжительное время в лаборатории.

### Материалы и методика

Сагитта относится к организмам, наиболее быстро погибающим после ловли. Но, например, Рай (Ray, 1964) говорит о воз-

возможности содержания *Sagitta hispida* С о н а н т. в лаборатории в течение двух недель в проточной воде и при обильном кормлении. Используя опыт лаборатории зоопланктона ИНБЮМ по содержанию мелких планктонных организмов, нам удалось содержать сагитт в лаборатории от 2 до 27 дней и провести наблюдения над их ростом.

Сборы планктона проводили в открытом море на расстоянии 10 миль от берега ступенчатым ловом (на глубинах 40, 20, 15, 10, 5 м) в течение трех минут. Использовали планктонметр Грезе из газа № 43 с входным отверстием 31 см.

Собранный планктон тотчас же выливали в цилиндр высотой 50 и диаметром 15 - 16 см, наполненный водой, взятой в районе лова планктона. После доставки в лабораторию (примерно через 1 - 1,5 час после лова) весь осевший на дно цилиндра планктон удаляли стеклянной трубкой, а затем часть планктона осторожно переносили в другой цилиндр, предварительно наполненный водой из открытого моря. Цилиндры дополняли водой до самого верха и закрывали стеклянной пластинкой от пыли. Через некоторое время сагитты собирались в верхней части цилиндра, откуда их отлавливали в стеклянную чашку и измеряли с помощью бинокулярного микроскопа при увеличении  $\times 10$  с точностью до 0,1 миллиметра. После измерения каждую сагитту осторожно пересаживали пипеткой в отдельный мерный цилиндр емкостью 0,5 л, после чего цилиндры закрывали бумажными колпачками и ставили на окно, выходящее на север. Ежедневно из цилиндров удаляли организмы, осевшие на дно и, по мере надобности, подсаживали в изобилии планктонные рачки, которыми сагитты питались. Здоровые сагитты, как правило, держатся у поверхности воды с освещенной стороны цилиндра, причем их головы часто находятся в мениске у стенки сосуда, выше уровня воды в центральной части и не видны при просмотре сбоку<sup>х/</sup>.

Через некоторое время (5 - 8 дней) животных снова измеряли.

Вторичный отлов сагитты переносят сравнительно хорошо, уже на следующий день они держатся у поверхности воды, питают-

---

<sup>х/</sup> Бурфильд (Burfield, 1927) никогда не наблюдал *S. bipunctata* у стенок или на дне сосуда.

Т а б л и ц а I

Длина и вес черноморской *Sagitta setosa* Müll.

| Общая<br>длина<br>тела,<br>мм | Средняя<br>длина,<br>мм | Средний<br>вес, мг | Уровень<br>значимости,<br>% | Теорети-<br>ческий ряд<br>веса, мг |
|-------------------------------|-------------------------|--------------------|-----------------------------|------------------------------------|
| 3,0 - 3,3                     | 3,5                     | $0,045 \pm 0,0012$ | 2                           | 0,030                              |
| 4,0 - 4,9                     | 4,5                     | $0,109 \pm 0,0154$ | I                           | 0,110                              |
| 5,0 - 5,9                     | 5,5                     | $0,223 \pm 0,0179$ | I                           | 0,215                              |
| 6,0 - 6,9                     | 6,5                     | $0,376 \pm 0,0631$ | I                           | 0,372                              |
| 7,0 - 7,9                     | 7,5                     | $0,595 \pm 0,0894$ | I                           | 0,611                              |
| 8,0 - 8,9                     | 8,5                     | $1,020 \pm 0,0377$ | I                           | 0,998                              |
| 9,0 - 9,9                     | 9,5                     | $1,340 \pm 0,0964$ | I                           | 1,354                              |
| 10,0 - 10,9                   | 10,5                    | $1,815 \pm 0,1757$ | 10                          | 1,882                              |

### Линейный и весовой рост

| Дата<br>наблюдений |        | Продолжитель-<br>ность наблю-<br>дений, сут-<br>ки | Температура в те-<br>чение наблюдений |                           | Длина тела, мм |               |
|--------------------|--------|--|---------------------------------------|---------------------------|----------------|---------------|
| начало             | конец  |  | средняя                               | пределы<br>колеба-<br>ний | началь-<br>ная | конеч-<br>ная |
| 2.XII              | 7.XII  | 5  | 14,3                                  | 12 - 17                   | 3,1            | 4,1           |
| 30.XI              | 15.XII | 15   | 14,7                                  | 9 - 19                    | 5,5            | 7,7           |
| 30.XI              | 27.XII | 27   | 14,7                                  | 9 - 19                    | 7,0            | 12,5          |
| 2.XII              | 8.XII  | 6  | 14,3                                  | 12 - 17                   | 5,2            | 6,7           |
| 30.XI              | 8.XII  | 8  | 14,7                                  | 12 - 17                   | 4,0            | 7,0           |
| 30.XI              | 2.XII  | 2  | 15,0                                  | 14 - 16                   | 4,0            | 4,8           |
| 2.XII              | 11.XII | 9  | 15,1                                  | 12 - 19                   | 4,0            | 6,1           |
| 30.XI              | 2.XII  | 2  | 15,1                                  | 14 - 16                   | 4,0            | 4,4           |
| 2.XII              | 8.XII  | 6  | 14,3                                  | 12 - 17                   | 4,0            | 5,7           |
| 2.XII              | 9.XII  | 7  | 14,9                                  | 12 - 19                   | 5,2            | 6,6           |
| 6.XII              | 8.XII  | 2  | 15,3                                  | 14 - 17                   | 5,8            | 6,8           |



ся и уходят от тени руки, подносимой к сосуду. Все же через 3 - 4 дня они опускаются на дно сосуда, что является признаком их скорой гибели. Пока лежащая на дне сосуда сагитта сохраняет стеклянную прозрачность и реагирует на прикосновение, ее можно измерить.

Для поддержания жизни сагитт в лаборатории следует проявлять в обращении с ними максимальную осторожность как во время лова, так и при последующих операциях, оберегая от встряски, неосторожного прикосновения и длительного пребывания в малых объемах воды.

Средняя температура во время наблюдений была равна 14,7°С. Пределы измерений температуры для каждого опыта указаны в табл. 2.

Поскольку при продукционных расчетах необходимы данные о весовом, а не о линейном росте, то предварительно было про-

Т а б л и ц а 2

*Sagitta setosa* Müll.

| Линейный прирост, мм |              |  | Вес (расчетный), мг |               | Весовой прирост, мг |         |   |
|----------------------|--------------|--|---------------------|---------------|---------------------|---------|---|
| всего                | в сут-<br>ки | суточ-<br>ный, в<br>% от на-<br>чальной<br>длины | началь-<br>ный      | конеч-<br>ный | всего               | в сутки | суточный<br>прирост<br>в % от<br>веса (по<br>Г.Г.Вин-<br>бергу) |
| 0,9                  | 0,18         | 5,1  | 0,03                | 0,06          | 0,03                | 0,006   | 14,9  |
| 2,2                  | 0,14         | 2,1  | 0,21                | 0,64          | 0,43                | 0,028   | 7,7   |
| 5,5                  | 0,20         | 2,1  | 0,48                | 3,40          | 2,92                | 0,108   | 7,5   |
| 1,5                  | 0,25         | 4,2  | 0,18                | 0,42          | 0,24                | 0,040   | 15,6  |
| 3,0                  | 0,38         | 6,8  | 0,06                | 0,48          | 0,42                | 0,051   | 29,7  |
| 0,8                  | 0,40         | 9,1  | 0,06                | 0,14          | 0,08                | 0,004   | 51,4  |
| 2,1                  | 0,23         | 4,6  | 0,06                | 0,30          | 0,24                | 0,026   | 19,4  |
| 0,4                  | 0,20         | 4,6  | 0,06                | 0,09          | 0,03                | 0,015   | 22,5  |
| 1,7                  | 0,28         | 5,8  | 0,06                | 0,24          | 0,18                | 0,030   | 26,6  |
| 1,4                  | 0,20         | 3,4  | 0,18                | 0,40          | 0,28                | 0,040   | 12,0  |
| 1,0                  | 0,50         | 8,0  | 0,26                | 0,44          | 0,10                | 0,090   | 30,1  |

изведено изменение длины и веса живых сагитт. Взвешивание проводилось на торсионных весах типа ВТ-20. Всего было измерено и взвешено 40 особей длиной от 3,7 до 10,5 мм. Полученные данные были сгруппированы в классы (по длине) с интервалом 1 мм. Средние веса классов статистически достоверны (табл. 1). Связь линейного размера сагитты с ее весом носит параболический характер и хорошо описывается уравнением  $W = 0,000685 L^{3,37}$ . Теоретические средние веса и экспериментальные данные вполне совпадают.

Среднесуточный линейный прирост определяли по разности между конечной и начальной длиной тела, деленной на число дней наблюдения. Среднесуточный прирост веса рассчитывали по формуле  $C_{sp}' = [10^{\frac{1}{n}} (\lg W_n - \lg W_0) - 1] \cdot 100$ , предложенной Г.Г.Винбергом (1956).

### Результаты наблюдений

Сопоставление величин суточного линейного прироста в разных опытах показывает довольно значительные колебания их (от 0,14 до 0,50 мм), что объясняется различиями в исходной длине и состоянием животных, а также ошибками измерений.

С учетом указанных индивидуальных колебаний суточный прирост длины у одной особи в среднем составляет 0,26 мм в сутки. Среднесуточный прирост (в % от длины тела) равен 5,6: наименьший процент - 2,1, наибольший - 9,1. Наибольший прирост в 3,5 - 4 раза выше наименьшего.

Следует иметь в виду, что при одном и том же линейном приросте относительный прирост с возрастом уменьшается. Так, для особи длиной 3,1 мм суточный прирост 0,18 мм составляет около 5,7% длины, а для особи в 10,5 мм тот же суточный прирост составит только 1,8%.

Кратковременность наблюдений, а, главное, отсутствие промежуточных промеров и наблюдений над особями длиннее 10,5 мм не позволяют сделать уверенного заключения о характере прироста в течение всей жизни сагитты.

Изменение веса у наблюдавшихся сагитт рассчитано по линейному росту и представлено в табл. 2 (графы 12 - 16). Суточный прирост веса в среднем на одну особь составлял 0,0367 мг.

у отдельных особей он колебался в значительных размерах - от 0,004 до 0,108 мг. Среднесуточный прирост в процентах к среднему весу тела был равен 21,6 с колебаниями от 7,5 до 51,4%. В табл. 2, где приведены эти данные, в некоторых случаях большие абсолютные величины прироста веса в сутки не совпадают с большими значениями среднесуточной величины в процентах. Это вызвано тем, что наблюдаемые животные были разного веса и поэтому небольшие абсолютные величины прироста веса для мелких особей имеют большее относительное значение, чем сравнительно большие весовые приросты для более крупных.

### Л и т е р а т у р а

В и н б е р г Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. - Изд-во Минского университета, Минск, 1956.

З а и к а В.Е. О продукции аппендикулярий и сагитт в неритической зоне Черного моря - В кн.: Продукционно-биологические процессы в планктоне южных морей. Наукова думка, К., 1969.

П а в л о в а Е.В. Биология *Penilia avirostris* Д а н а в Черном море. Автореф. дисс. Севастополь, 1960.

П е т и п а Т.С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* ( С л а н в ) в Черном море. - В кн.: Физиология морских животных, "Наука", М., 1966.

П е т и п а Т.С. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* Г и е в б р . - Там же, 1966а.

В у р ф и е л д S.T. Sagitta. Liverpool Marine Biology Committee. - Mem., 28, London, 1927.

К е е в е M.R. Feeding of Zooplankton with special reference to some experiments with Sagitta. - Nature, 201 (4915), 1964.

### ПЛОДОВИТОСТЬ *IDOTEA BALTICA LASTERI* ( А н д . ) И ВОЗМОЖНОСТЬ ЕЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПО ДЫХАНИЮ ЖИВОТНЫХ

Н.Н.Хмелева

Количественное определение взаимосвязи размножения с другими физиологическими процессами у водных ракообразных позволяет более правильно оценивать их продукционную роль в водоеме. При изучении трансформации энергии у отдельных

представителей данной группы одним из важных параметров балансового равенства являются затраты энергии на репродукцию. В обоих случаях прежде всего необходимо знать абсолютную плодовитость у изучаемого вида ракообразных, т.е. общее число яиц или молоди, образуемое самкой за один помет или в течение всей жизни. Представляют интерес также относительная плодовитость, понимаемая здесь как отношение абсолютной плодовитости, выраженной в весовых единицах, к весу тела самки, что дает возможность сопоставлять между собой репродукционную способность различных видов животных. Представитель равноногих раков - *Idotea baltica basteri* входит в состав прибрежных биоценозов Черного моря, зачастую образуя массовые, устойчивые популяции (Желтенкова, 1951; Бокова, 1952; Шаронов, 1952; Гаевская, 1958) и является пищей для многих черноморских рыб. Кроме того, не исключается возможность культивирования этого вида изопод в качестве кормового объекта для рыб или дополнительного источника животных белков и других питательных веществ. В связи с этим были проведены наблюдения по биологии размножения идотей и изучение их плодовитости в зависимости от размеров. Соответствующие литературные данные для *I. baltica basteri* очень малочисленны (Гондзикевич, 1906; Желтенкова, 1951).

Сбор полевого материала производили ежемесячно в течение 1966 г. в Севастопольской, Хрустальной и Стрелецкой бухтах Черного моря, а также в районе Карадага. Проведен анализ 336 самок. У предварительно взвешенных яйценосных особей вскрывали выводковые сумки, удаляли половые продукты, а самих рачков взвешивали повторно. Одновременно просчитывали число яиц, эмбрионов или личинок, заключенных в марсупиуме, и количество молоди в помете. Для взвешивания самок и личинок пользовались микроаналитическими весами СМД-1000.

Яйценосные самки встречались на протяжении всего года, однако наибольшее их число приходилось на весенние (апрель-май) и осенние (сентябрь) месяцы. В эти же периоды появившаяся молодежь составляла основную численность в популяции идотей. Вес молоди после выхода из зародышевой сумки равен 0,11-0,14 мг, длина - 1,2 - 1,4 мм. Максимальный сырой вес взрослых самцов был равен 230 мг при длине тела 25 - 26 мм. Самки значительно мельче. Их дефинитивный вес в 3, а длина в 1,6 раза меньше, чем у самцов.

Оплодотворение у *I. baltica basteri* внутреннее и происходит в общем так же, как это описано для других видов идотей (Kjennerud, 1952; Naylor, 1955). Самки откладывают яйца в выводковую камеру и вынашивают их там до полного развития личинок. Некоторые исследователи сообщают, что в marsupium идотей личинки проходят первую линьку и только после этого происходит их вымет (Forsmann, 1944; Kjennerud, 1952; Naylor, 1955). Развитие у представителей данного семейства прямое, и появившаяся молодь мато чем отличается от имаго.

Наблюдения показывают, что идотеи впервые приступают к размножению при длине 6,5 - 7 мм и сыром весе 7 - 9 мг. Такого размера при 20°C самки достигают через 40 - 46 суток после рождения, а при 10 - 11°C примерно в два раза позднее. За период от начала роста до достижения дефинитивного веса (70 - 75 мг) самка дает в среднем 12 пометов.

Анализ эмпирических данных по соотношению длины и веса у изученного вида показал, что данная зависимость выражается параболическим уравнением ( $W = qL^{\delta}$ ), установленным ранее для других ракообразных (Камшилов, 1951; Щербakov, 1952; Константинова, 1961; Гудкова, 1963; Петипа, 1966а, и др.). В численном виде уравнение для самцов имеет вид:

$$W = 0,0535 L^{2,566}, \quad (1)$$

где  $W$  - сырой вес в мг,  $L$  - длина в мм. Для самок с пустыми выводковыми камерами оно выражается следующим образом:

$$W_{\emptyset} = 0,0227 L^{2,912}, \quad (2)$$

Для самок с выводковыми сумками, заполненными половыми продуктами, соответственно:

$$W_{\Sigma} = 0,0341 L^{2,874}. \quad (3)$$

Одноразмерные самцы и самки с пустыми выводковыми сумками имеют практически сходный вес (рис. 1). Вес самок с личинками в marsupium заметно отличается как от веса самцов, так и от веса неяйценосных самок (рис. 1, 2). Рассчитав по уравнениям (2) и (3) разницу в весе одноразмерных самок с полными и пустыми marsupiumами во всем размерном диапазоне данного вида и отложив эти величины на график (рис. 2, 3), была установлена зависимость между длиной самок ( $L$ ) и весом половых продуктов ( $W_{\Sigma}$ ):

(4)

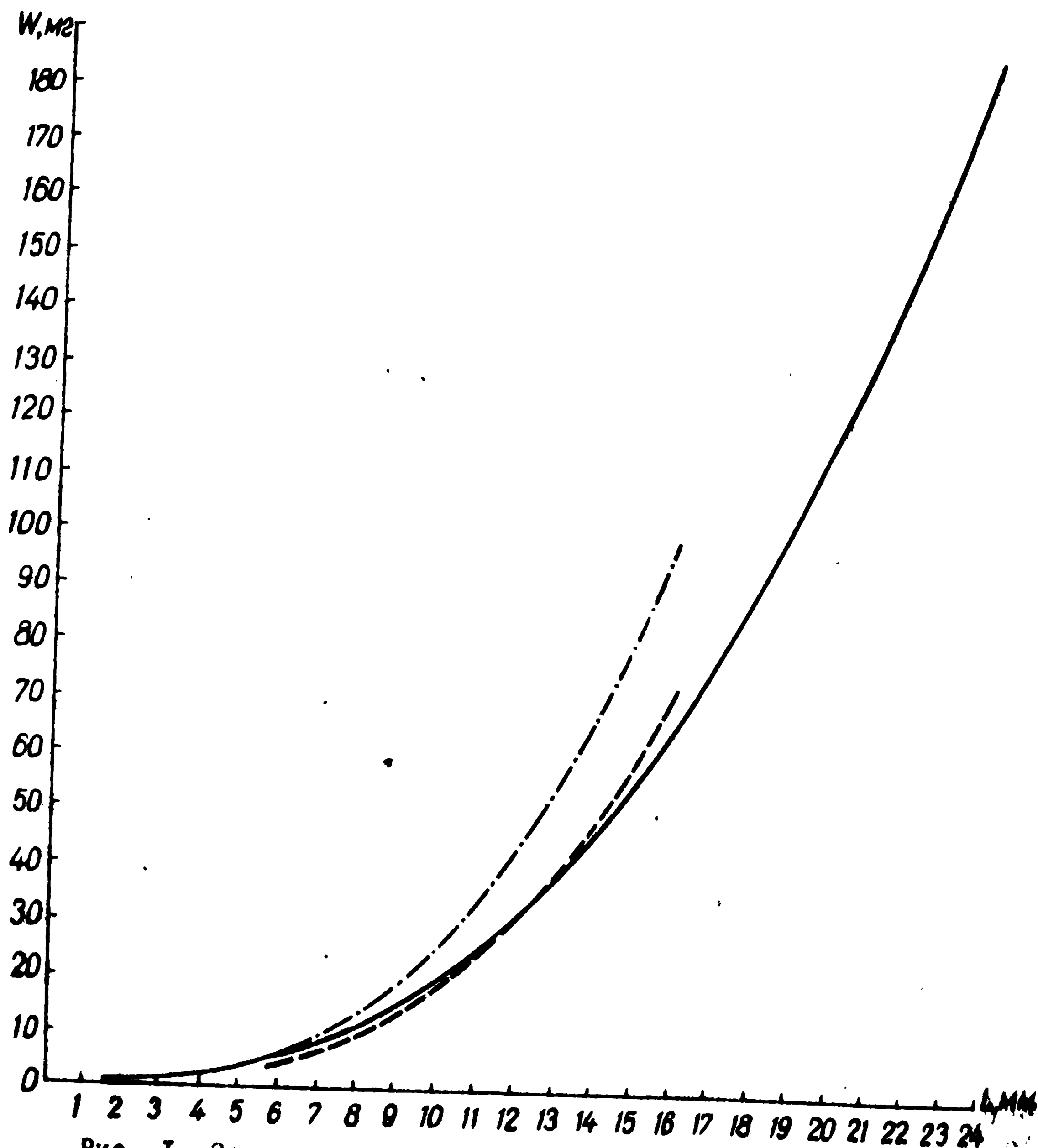
$$W_F = 0,366 W_{\varphi} . \quad (5)$$


Рис. I. Зависимость между длиной и весом тела икотей:

— — — — — самцы, — — — — — неяйценосные самки, — — — — — яйценосные самки.



Зависимость числа молоди в помёте (  $E$  ) от размеров самки (  $L$  ) имеет сходный характер (рис. 4) и выражается:

$$E = 0,273L^{2,32}$$

(6)

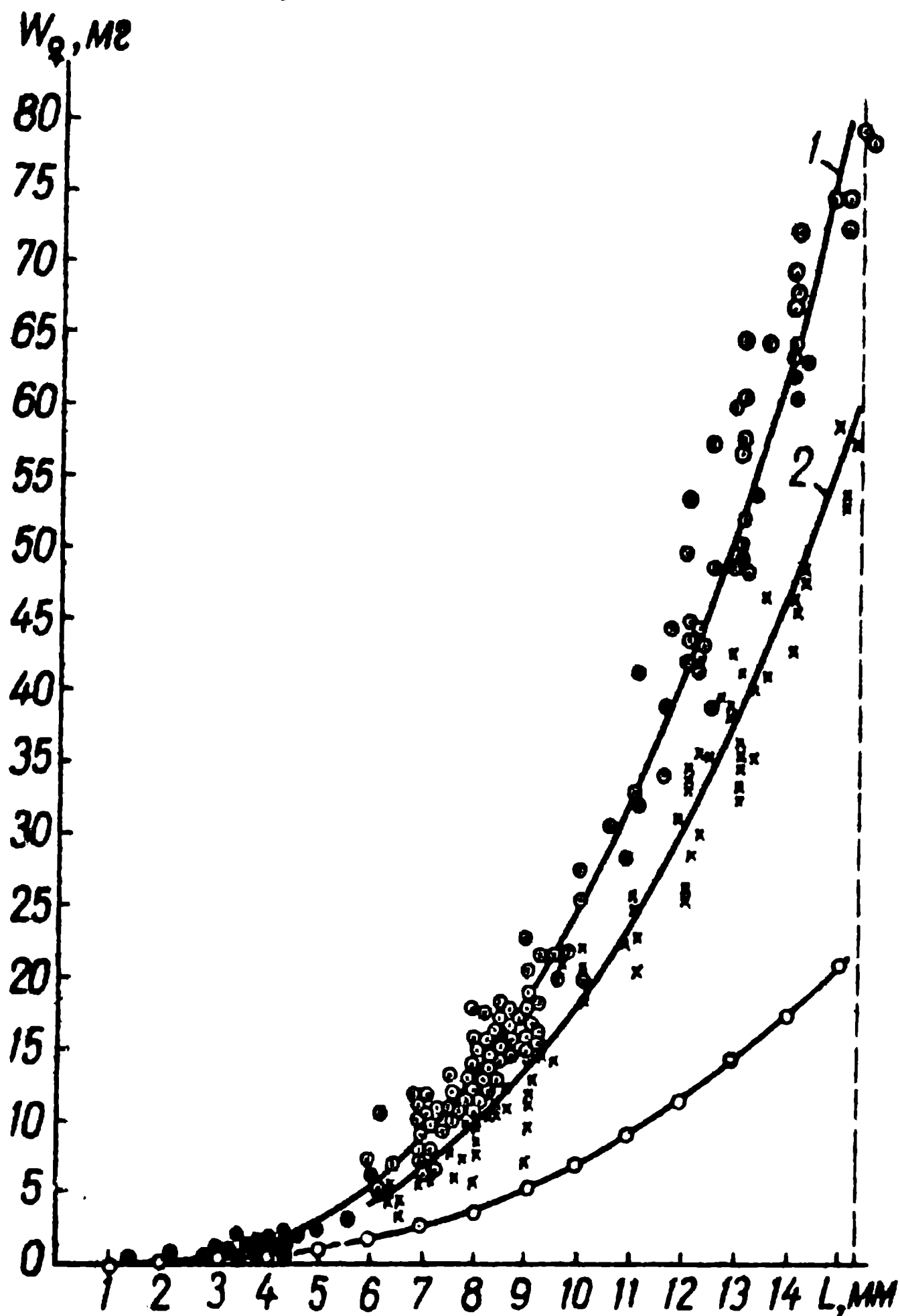


Рис. 2. Зависимость длины от веса тела самок и дотей.  
1 - яйценосные самки, 2 - неяйценосные самки.

Каждая точка на графике представляет собой среднюю величину плодовитости (  $E$  ) для 6 - 16 самок данной размерной группы. По имеющимся литературным данным, для ряда ракообразных получена аналогичная зависимость плодовитости от размера тела, которая в целом пропорциональна кубу длины ( Jensen, 1958; Schütz, 1963 ). В случае изопод (уравнение 6) степень при длине (  $L$  ) оказалась ниже трех, что, по-видимому, связано с некоторыми особенностями геометрического роста последних. На основании уравнений (2) и (6) выведена зависимость плодовитости от веса самок:

$$E = 5,652W_q^{0,79},$$

(7)



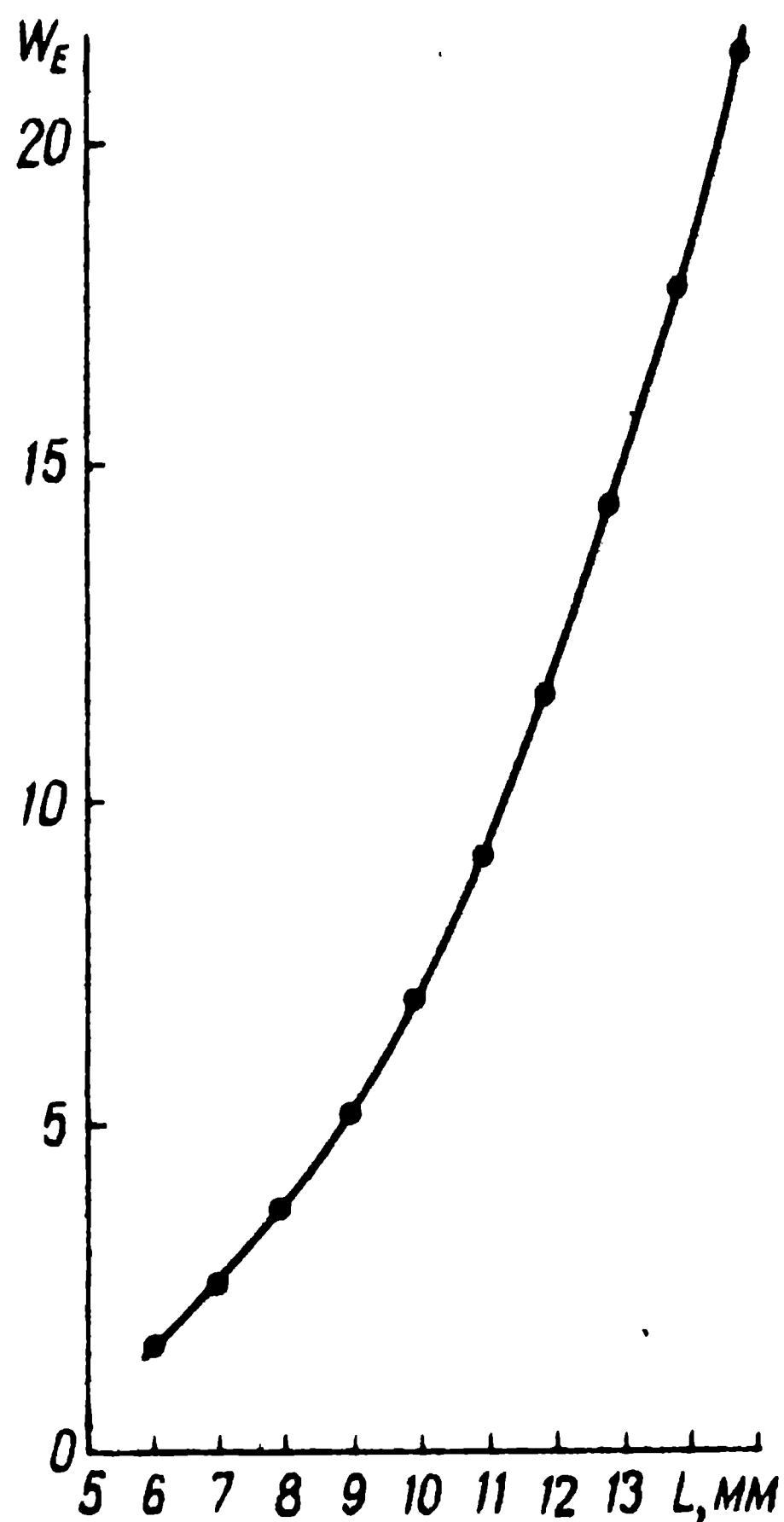


Рис. 3. Зависимость между длиной самок и весом половых продуктов.

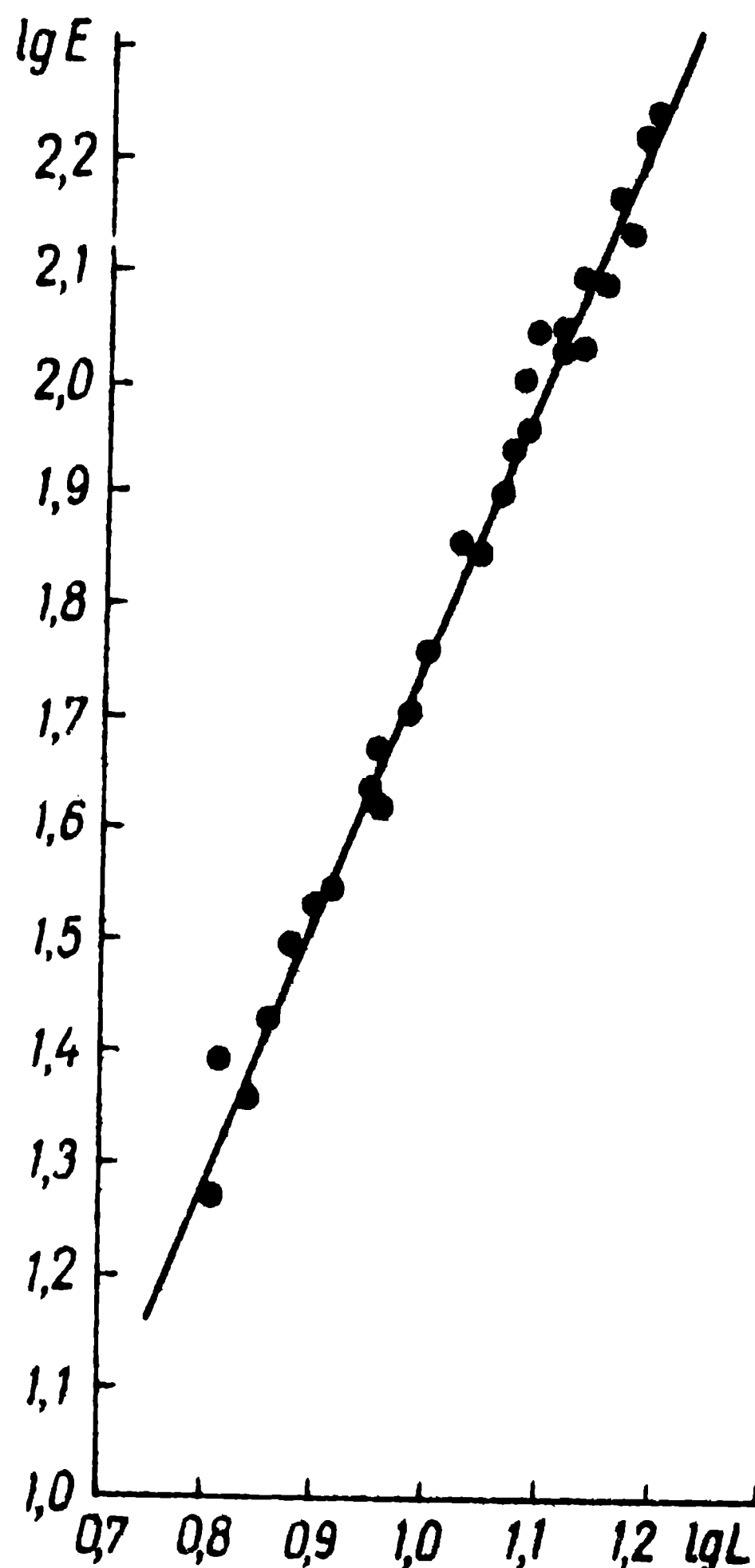


Рис. 4. Зависимость плодовитости от размера самок и дотей.

где  $W_{\phi}$  - сырой вес самки в мг. Полученная связь выразилась параболическим уравнением с показателем степени при  $W$  меньше единицы. Это означает, что при увеличении веса число молодых в помете возрастает не прямо пропорционально, а с некоторым замедлением.

Ориентировочно можно считать, что на образование яиц самка затрачивает количество энергии, примерно равное энергии, заключенной в общей массе последних в момент вымета. После вымета яиц, вынашивая их в марсупиуме или на абдоминальных конечностях, самка, по-видимому, не снабжает их питательными ве-

Т а б л и ц а I  
Соотношение между размерами и плодовитостью  
идотей

| Длина,<br>мм | Сырой вес са-<br>мок с пустыми<br>марсупиумами,<br>мг | Общий сырой<br>вес личинок<br>в марсупиу-<br>ме, мг | Отношение общего ве-<br>са личинок в марсу-<br>пиуме к весу самок,<br>% |
|--------------|---|---|---|
| 6            | 4,20  | 1,663   | 39,0  |
| 7            | 6,57  | 2,552   | 38,8  |
| 8            | 9,70  | 3,700   | 38,0  |
| 9            | 13,67   | 5,130   | 37,6  |
| 10           | 18,58   | 6,861   | 36,8  |
| 11           | 24,50   | 8,940   | 36,4  |
| 12           | 31,60   | 11,380  | 36,0  |
| 13           | 39,80   | 14,200  | 35,6  |
| 14           | 49,40   | 17,460  | 35,3  |
| 15           | 60,50   | 21,130  | 34,7  |
| 16           | 73,00   | 25,260  | 34,6  |

ществами и они развиваются только за счет внутренних энергетических резервов. При этом исключено, что развивающиеся в марсупиуме эмбрионы и личинки могут ассимилировать метаболиты, выделяемые самой самкой или растворенные в воде и попадающие с ней в выводковую камеру. В данный период самки обеспечивают развивающуюся молодь достаточным количеством кислорода. Для этих целей они специальными движениями конечностей и оостегитов создают постоянный проток свежей воды через марсупиум. Поскольку выметанные яйца некоторое время, а во многих случаях вплоть до выхода из них молоди, остаются вместе с самкой, то общие затраты на энергетический обмен особи окладываются из расходов энергии, идущих на дыхание самой самки и эмбрионов, заключенных в выводковой сумке. Для дифференцированной оценки важно знать в каком соотношении находятся оба этих элемента энергетического обмена и какую часть составляет соответственно от общей величины дыхания самки. Зависимость между скоростью потребления кислорода ( $Q$  - в мл  $O_2$ /эка. в час

при 20°) и сырым весом ( $W$ ) у изученного вида изопод в диапазоне 0,14–210 мг подчиняется следующим параболическим уравнениям:

а) в состоянии покоя (основной обмен) –

$$Q_{осн} = 0,183W^{0,82}; \quad (8)$$

б) в расчете на средний суточный час с учетом суточного ритма подвижности рачков (общий обмен) –

$$Q_{общ} = 0,217W^{0,79}. \quad (9)$$

Измерение дыхания у одноразмерных самцов и самок с пустыми выводковыми сумками не показало существенных различий в потреблении кислорода. Иная картина наблюдалась при постановке опытов с яйценосными самками. Во всех случаях дыхание у них оказалось на 28–35% выше по сравнению с равными по весу самцами и самками без половых продуктов в марсупиуме. В связи с этим были сделаны следующие расчеты. Отдельно по уравнению (8) вычисляли дыхание самок с пустыми марсупиумами и дыхание имеющихся у них личинок (табл. 2, гр. 6, 7). При этом расчет потребления кислорода личинками производился не через их общий вес, а исходя из скорости дыхания одной личинки среднего веса (0,13 мг), которая умножалась затем на общее число их в выводковой сумке. Общее дыхание в этом случае представляло сумму двух полученных величин (табл. 2, гр. 8). Данную величину сопоставляли с дыханием самцов и неяйценосных самок, равных по весу яйценосным (табл. 2, гр. 9), рассчитанному так же по уравнению (8). Разница составляла 32,8 – 35,4%, т.е. величину близкую к экспериментальной (табл. 2, гр. 10). Это объясняется более высокой интенсивностью дыхания личинок, связанной с их мелкими размерами.

Величина потребления кислорода самками с личинками в марсупиуме примерно на 100% выше, чем у тех же самок без половых продуктов (табл. 2, гр. 7, 8). Сходные соотношения в дыхании одноразмерных самок без эмбрионов и с эмбрионами в зародышевой камере получил Ричман (Richman, 1958) для *Daphnia pulex*. Например, самка дафнии длиной 1,61 мм (без эмбрионов в зародышевой камере) потребляет  $0,16 - 0,31 \mu l O_2 \text{ экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ , а с эмбрионами при длине 1,83 мм соответственно 0,028 и  $0,054 \mu l O_2 \text{ экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ .

Расчеты показали, что у *I. baltica basteri* суммарное дыхание личинок, заключенных в марсупиуме, практически равно потреблению кислорода на энергетический обмен самой самкой (табл. 2,

Т а б л и ц а 2

Связь между энергетическим обменом и плодовитостью

*I. baltica basteri*

| Длина,<br>мм<br>(L) | Сырой вес самки,<br>мг             |                                       | Сырой вес личинок в марсупиуме, мг ( $\Sigma W_p$ ) |                                       | Количество личинок в марсупиуме на I самку (E) | Потребление кислорода (в мл <sup>3</sup> экз-I час-I) при 20° |  | Разница дыханий, в дыхательных по весу (3)х/в % от (8) |      |
|---------------------|------------------------------------|---------------------------------------|---|---------------------------------------|--|---|--|--|------|
|                     | без личинок в марсупиуме ( $W_0$ ) | с личинками в марсупиуме ( $W_{pe}$ ) | без личинок в марсупиуме ( $W_0$ )                  | с личинками в марсупиуме ( $W_{pe}$ ) |  | самками без личинок в марсупиуме ( $Q_0$ )                    | самками с личинками в марсупиуме ( $Q_p$ ) | по весу (8)-(9), (3)х/в % от (8)                       |      |
| I                   | 2                                  | 3                                     | 4   | 5                                     | 6  | 7   | 8  | 9  | 10   |
| 8                   | 9,70                               | 13,40                                 | 3,70  | 33                                    | 3,93   | 4,09  | 8,02                                       | 5,33   | 33,6 |
| 10                  | 18,58                              | 25,44                                 | 6,86  | 56                                    | 6,70   | 6,98  | 13,68                                      | 9,01   | 34,2 |
| 12                  | 31,60                              | 42,98                                 | 11,38   | 89                                    | 10,60  | 10,77   | 21,37                                      | 13,82  | 35,4 |
| 14                  | 49,40                              | 66,88                                 | 17,46   | 120                                   | 14,30  | 15,53   | 29,63                                      | 19,92  | 32,8 |
| 16                  | 73,00                              | 98,26                                 | 25,26   | 170                                   | 20,30  | 21,41   | 41,71                                      | 27,30  | 34,6 |

х Расчет произведен по уравнению (8).

гр. 6, 7). Следовательно, зная скорость потребления кислорода самкой данного размера без половых продуктов ( $Q_p$ ) и определив (по такому же уравнению) дыхание одной личинки ( $Q_o$ ) известного веса ( $W_o$ ), получаем возможность рассчитать ее плодовитость:

$$E = \frac{Q_p}{Q_o}, \quad (10)$$

где  $E$  - плодовитость, т.е. число личинок или яиц репродуцируемых самкой за один помет. Поскольку  $Q_p = a W_p^k$ ,  $a Q_o = a W_o^k$ , то  $E = \frac{a W_p^k}{a W_o^k}$  или

$$E = \left( \frac{W_p}{W_o} \right)^k. \quad (11)$$

Иначе эту зависимость можно выразить следующим образом:

$$E = \left( \frac{1}{W_o} \cdot W_p \right)^k = \left( \frac{1}{W_o} \right)^k \cdot W_p^k. \quad (11a)$$

Подставляя численные значения  $W_o$  и коэффициента  $k$  из уравнения (8) получаем:

$$E = \left( \frac{W_p}{0,13} \right)^{0,82} \text{ или } E = \left( \frac{1}{0,13} \times W_p \right)^{0,82} = (7,7 \times W_p)^{0,82} = 7,7^{0,82} \times W_p^{0,82}.$$

В окончательном виде уравнение, связывающее индивидуальную плодовитость ( $E$ ) *I. baltica basteri* с весом самок ( $W_p$ ), будет выглядеть следующим образом:

$$E = 5,248 W_p^{0,82}. \quad (12)$$

В результате этих расчетов найдено уравнение очень близкое по численным значениям коэффициентов к уравнению (7), отражающему на основании полевых данных зависимость между плодовитостью и весом самок. Интересно отметить, что степенной коэффициент в уравнении (7) оказался практически одинаковым с таковым в уравнениях (8), (9), связывающих обмен и вес животных. Это свидетельствует о том, что оба физиологических процесса - дыхание и размножение - тесно связаны друг с другом, являются функцией веса и изменяются с возрастанием последнего одинаковым образом. В общем виде уравнение может быть записано, как:

$$E = m W_p^k. \quad (13)$$

На основании соотношения (11а) была сделана попытка получить уравнения аналогичные (12), рассчитать по ним плодовитость для ряда других водных ракообразных и сопоставить полученные результаты с непосредственными подсчетами числа яиц или родившейся молоди у самок данного размера (табл. 3). В большинстве случаев наблюдается хорошее соотношение расчетных и эмпирических данных у представителей различных отрядов ракообразных. Таким образом, вполне очевидно, что коррелятивная связь между энергетическим обменом и репродукцией существует не только у *L. baltica basteri*, но и у других видов рассматриваемого класса животных.

Представленные в табл. 3 результаты подтверждают также высказанное выше предположение, что обмен самок во всем размерном диапазоне практически равен суммарному обмену имеющейся у них молоди. Только в этом случае при условии, что с увеличением их размеров относительная плодовитость мало изменяется, оправдывается уравнение (13). Таким образом, наряду с другими способами расчета, по-видимому, появляется еще одна возможность определить индивидуальную плодовитость ракообразных, не занимаясь трудоемким и механическим подсчетом у них числа яиц в кладке или молоди в помете. На основании анализа многочисленных данных по энергетическому обмену в зависимости от веса животных для большинства ракообразных можно принять, что коэффициент  $k$  в параболическом уравнении  $Q = \alpha W^k$  составляет 0,75 - 0,8. Для определения возможных границ колебания плодовитости ракообразных, обычно наблюдаемых в естественных условиях, при расчетах целесообразно использовать указанные крайние значения коэффициента  $k$ , а не его среднюю величину. Наиболее сложным при этом является правильное установление  $W_0$ . В том случае, когда известна, например, плодовитость для какой-нибудь одной размерной группы животных, предварительно можно рассчитать вес новорожденной молоди или яиц и принять его за средний для всего размерного диапазона яйценосных самок данного вида. Это допущение подтверждается тем, что при значительных изменениях веса самок (в 10 и более раз) различия в весе яиц или развивающейся молоди у них не превышает 1,5 раза. Согласно уравнению (11а), путем соответствующих преобразований получаем, что исходный вес равен:

$$W_0 = \frac{1}{\left(\frac{E}{W_0^k}\right)^{\frac{1}{k}}} \quad (14)$$

Т а б л и ц а 3

Индивидуальная плодовитость некоторых ракообразных

| Вид                    | Сырой вес, мг                          |                            | к    | Плодовитость        |   |     | Автор  |  |
|------------------------|--|----------------------------|------|---------------------|---|-----|--|--|
|                        | яиц или<br>молоди<br>(w <sub>0</sub> ) | самок<br>(w <sub>q</sub> ) |      | m = $\frac{1}{w_p}$ | получен-<br>ная эмпи-<br>рически<br>(E <sub>T</sub> ) |     |  |  |
|                        |  |                            |      |                     | расчет-<br>ная (E)                                    |     |  |  |
| I                      | 2                                      | 3                          | 4    | 5                   | 6   | 7   | 8  |  |
| <u>Entomostraca</u>    |  |                            |      |                     |   |     |  |  |
| Varonia pulex          | 0,0304                                 | 0,25                       | 0,88 | 19,60               | 7   | 6   | В и с н я н , 1958   |  |
|                        |  | 0,64                       |      |                     | 19  | 17  |  |  |
| Acartia clausi         | 0,0006                                 | 0,031                      | 0,81 | 378,0               | 20  | 23  | П е т и п а , 1966<br>(гр.2,4,6)<br>С а ж и н а , 1968<br>(гр.6)   |  |
| Calanus finmarchicus   | 0,01                                   | 1,20                       | 0,8  | 39,8                | 40  | 46  | М а г в а л 1 , 0 г<br>1955, (гр.2,3,6);<br>п о в е р , 1960(гр. 3 |  |
| Centropages kröyeri    | 0,0007                                 | 0,05                       | 0,77 | 25,80               | 23  | 26  | Ч а я н о в а , 1950;<br>С а ж и н а , 1968                        |  |
| Artemia salina         | 0,025                                  | 5,0                        | 0,7  | 13,2                | 50  | 45  | Х м е л е в а , 1968   |  |
|                        |  | 3,7                        |      |                     | 30  | 36  |  |  |
| <u>Malacostraca</u>    |  |                            |      |                     |   |     |  |  |
| Idotea baltica basteri | 0,13                                   | 9,7                        |      |                     | 33  | 34  | С о б с т в е н н ы е д а н н ы е                                  |  |
|                        |  | 18,6                       | 0,82 | 5,25                | 56  | 58  |  |  |
|                        |  | 31,6                       |      |                     | 88  | 90  |  |  |
|                        |  | 49,4                       |      |                     | 120   | 128 |  |  |



|                     |       |        |      |       |        |        |                       |
|---------------------|-------|--------|------|-------|--------|--------|-----------------------|
| I. ochotensis       | 0,25  | I3I    | 0,77 | 2,9I  | I19    | I20    | Собственные данные    |
|                     |       | 204    |      |       | I55    | I74    | (фиксированный ма-    |
|                     |       | 293    |      |       | 230    | 238    | териал для обработки  |
|                     |       |        |      |       |        |        | представлен З.И.К. О- |
|                     |       |        |      |       |        |        | бьяков И              |
|                     |       |        |      |       |        |        | О.Г.Кусякиным         |
| <hr/>               |       |        |      |       |        |        |                       |
| Gammarus locusta    | 0,07  | I8,5   | 0,75 | 7,34  | 55     | 66     |                       |
|                     |       | 3I,6   |      |       | 9I     | 97     | Г р е з е, I967       |
|                     |       | 36,0   |      |       | I13    | I08    |                       |
| <hr/>               |       |        |      |       |        |        |                       |
| Euphausia sp.*      | 0,043 | 2I,0   | 0,8  | I2,30 | I5I    | I42    | Собственные данные    |
|                     |       | 34,0   |      |       | 253    | 206    | (фиксированный ма-    |
|                     |       |        |      |       |        |        | териал для обработ-   |
|                     |       |        |      |       |        |        | ки представлен        |
|                     |       |        |      |       |        |        | В.К.Морьяков -        |
|                     |       |        |      |       |        |        | вой)                  |
| <hr/>               |       |        |      |       |        |        |                       |
| Leander adpersus    | 0,120 | 2900   | 0,75 | 4,90  | 20I3   | I958   | В и н о г р а д о -   |
|                     |       |        |      |       |        |        | ва, I95I; И в л е в,  |
|                     |       |        |      |       |        |        | I963                  |
| <hr/>               |       |        |      |       |        |        |                       |
| L.squilla           | 0,136 | 775    | 0,8  | 4,93  | I04I   | I0I0   |                       |
| <hr/>               |       |        |      |       |        |        |                       |
| Crangon crangon     | 0,125 | 2540   | 0,8  | 5,28  | 2845   | 2795   |                       |
| <hr/>               |       |        |      |       |        |        |                       |
| Pachygrapsus marmo- | 0,02  | I650   | 0,8  | 22,87 | 7770   | 8535   | Собственные данные;   |
| ratus               |       |        |      |       | 8900   |        | В и н о г р а д о -   |
|                     |       | 9500   |      |       | 34000  | 34800  | ва, I950, I95I;       |
|                     |       |        |      |       |        |        | Д я х о в, I95I;      |
|                     |       |        |      |       |        |        | И в л е в, С у щ е -  |
|                     |       |        |      |       |        |        | ва, I96I              |
| <hr/>               |       |        |      |       |        |        |                       |
| Brithia spinifrons  | 0,06  | 40000  |      |       | 70850  | 59640  | Д я х о в, I947;      |
|                     |       | 78000  | 0,82 | I0,04 | I02000 | I03I00 | В и н о г р а д о -   |
|                     |       | I18000 |      |       | I43000 | I40000 | ва, I95I; С у щ е -   |
|                     |       |        |      |       |        |        | на, I967              |

Отсюда, зная  $W_0$  и коэффициент  $K$ , можно найти зависимость плодовитости от веса самок для всего их размерного диапазона. Естественно ожидать, что полученная зависимость может быть иной у ракообразных с сильно различающейся экологией, способом размножения или другим соотношением между энергетическим обменом самок и развивающейся молоди. В последнем случае так же возможно рассчитать уравнения, связывающие плодовитость и вес самок у изучаемого вида ракообразных, о чем будет сообщено в другой работе.

Как показали наблюдения, индивидуальная плодовитость *I. baltica basteri* мало зависит от температуры воды, при которой происходит развитие молоди. Число молоди в помете у одноразмерных самок зимней и летней популяции находится в одних пределах, и в результате средние значения плодовитости у них оказывается сходными. Об этом свидетельствует рис. 4, где показаны средние величины плодовитости самок независимо от времени года, в которое они были собраны. Все точки хорошо укладываются на одной прямой и отражают зависимость числа молоди в помете от величины тела. К подобному заключению приводят и уравнения (IO), (II) т.е. когда расчет плодовитости производится по соотношению между потреблением кислорода самками и личинками или между их весом. Если уравнение (IO) справедливо, то разовое число выметываемых личинок у одноразмерных особей, очевидно, должно мало зависеть от температуры воды, при которой они образовывались. При изменении температуры скорость потребления кислорода самками и их личинками изменяется, согласно "кривой Крюга" (Винберг, 1956), на одинаковую величину и, таким образом, соотношение дыхания у них сохраняется прежним. Согласно уравнению (II), плодовитость зависит только от соотношения веса самки и исходного веса. Температурный фактор в данном случае должен оказывать существенное влияние на скорость роста, сроки наступления половозрелости, продолжительность инкубационного периода и тем самым за равные периоды при разных температурах менять только суммарную величину плодовитости. При низких температурах следует ожидать, что за определенный промежуток времени суммарная плодовитость особи будет значительно более низкой, чем за то же время при высоких температурах, но не за счет изменения числа молоди в одном помете, а за счет разницы в количестве пометов.

Литературные данные относительно влияния температурного фактора на плодовитость противоречивы. Ряд авторов (Зеликман, 1944; Jensen, 1958, и др.) утверждают, что на индивидуальную плодовитость ракообразных сильно влияет температура воды, другие (Кудилина, 1950; Константинова, 1961; Грезе, 1967) придерживаются противоположного мнения. Выводы, сделанные первой группой авторов, при более детальном анализе не подтверждаются, и на самом деле оказывается, что одноразмерные самки, независимо от температуры, имеют в выводковой сумке примерно одинаковое число яиц или личинок. Наиболее показательна в этом отношении работа А.Зеликман (1944), которая специально посвящена изучению плодовитости *Cyclops serrulatus* в зависимости от температуры. Автор приходит к заключению, что "численность помета подвержена значительным колебаниям от ряда условий и от температуры окружающей среды". В табл. 4 приведены исходные данные, на основании которых автором был сделан подобный вывод. Действительно, индекс  $Q/T$ , введенный А.Зеликман, с увеличением температуры закономерно повышается. Однако данный индекс может характеризовать только скорость размножения, показывая, что суммарная плодовитость за время равное  $T$  должна увеличиваться с повышением температуры, о чем было сказано выше. При расчете же численности науплий в помете (табл. 4) оказывается, что индивидуальная плодовитость самок циклопа в диапазоне температуры 13 - 23°C практически не меняется.

Т а б л и ц а 4

Зависимость плодовитости *Cyclops serrulatus*  
от температуры

| Температура, °C | Число кладок | Общее количество подсчитанных яиц | Количество яиц на 1 самку в день ( $Q/T$ ) | Среднее число яиц в одной кладке |
|-----------------|--------------|-----------------------------------|--|----------------------------------|
| 13              | 28           | 1270                              | 11,2                                       | 45                               |
| 15              | 48           | 2012                              | 12,8                                       | 42                               |
| 17              | 38           | 1489                              | 15,6                                       | 40                               |
| 20              | 60           | 2248                              | 17,9                                       | 37                               |
| 23              | 36           | 1456                              | 23,1                                       | 40                               |

Таким образом, на основании изложенного материала по плодовитости *I. baltica basteri* можно сделать следующие выводы:

1. Установлена связь между длиной тела ( $L$ ) и плодовитостью самок ( $E, W_E$ ), которая представляется параболическим уравнением:

$$E = 0,273 L^{2,32}, \quad (1)$$

где  $E$  — количество яиц в марсупиуме или молоди в помете. Если вместо количества взять вес яиц или молоди, то плодовитость ( $W_E$ ) может быть выражена следующим образом:

$$W_E = 0,0116 L^{2,772}. \quad (2)$$

2. Относительная плодовитость икотей мало изменяется с увеличением размера самок и составляет в среднем 36,6% веса тела, тогда:

$$W_E = 0,366 W_p. \quad (3)$$

3. Зависимость плодовитости от веса самок ( $W_p$ ) подчинена параболическому уравнению с показателем степени при  $W$  меньше единицы:

$$E = 5,652 W_p^{0,79}. \quad (4)$$

4. Влияние температуры на численность яиц в одной кладке или молоди в помете у *I. baltica basteri* незначительно, т.е. плодовитость одноразмерных самок на протяжении года практически постоянна.

5. При дифференцированной оценке энергетического обмена самки и личинок, заключенных в марсупиуме, обнаружено, что обе эти величины находятся в равном соотношении. В результате оказалось возможным рассчитать плодовитость по весу молоди ( $W_0$ ) и коэффициенту  $k$ , взятому из уравнения дыхания ( $Q = a W^k$ ):

$$E = \left( \frac{1}{W_0} \right)^k \cdot W_p^k.$$

В числовом выражении указанное равенство для *I. baltica basteri* равно:

$$E = 5,248 W_p^{0,85}.$$

Данная зависимость совпадает с зависимостью, полученной эмпирически на основании непосредственного подсчета числа яиц и молоди в помете. Соответствующие расчеты для ряда других ракообразных подтвердили возможность применения такого метода определения индивидуальной плодовитости. Это свидетельствует о

том, что оба физиологических процесса - дыхание и размножение - тесно связаны друг с другом, являются функцией веса и изменяются с возрастанием последнего одинаковым образом.

### Л и т е р а т у р а

Б о к о в а Е.Н. Питание *Idothea baltica* ( P a l l a s ) (Isopoda) в Черном море. - В кн.: Тр. Карадагск. биол. ст., 12, 1952.

В и н б е р г Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во БГУ, Минск, 1956.

В и н о г р а д о в а З.А. О плодовитости травяного краба *Carcinides* (*Carcinus*) *maenas* L. в Черном море. - В кн.: Тр. Карадаг. биол. ст., 9, 1950.

В и н о г р а д о в а З.А. Материалы о плодовитости десятиногих раков (*Decapoda*) Черного моря. - В кн.: Тр. Карадагск. биол. ст., 11, 1951.

Г а в е с к а я Н.С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение IV. Питание *Idothea baltica* ( P a l l a s ) (Isopoda). - Зоол. журн., 37, 11, 1958.

Г о д з и к е в и ч В.И. К биологии *Idothea tricuspidata*. - Изв. Акад. наук, сер. У, 24, 1906.

Г р е з е И.И. Биология бокоплава *Gammarus locusta* L. в Черном море. - В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. - Биология моря, 15, 1967.

Г у д к о в а Н.С. Соотношение между длиной и весом некоторых высших ракообразных. - Науч. докл. высш. школы, 4, 1963.

Ж е л т е н к о в а М.В. Некоторые данные о размножении и росте *Idothea baltica* ( P a l l a s ) (Isopoda) в Черном море. - В кн.: Тр. Карадагск. биол. ст., 11, 1951.

З о л и к м а н А. Плодовитость *Cyclops serrulatus* Fischer и ее зависимость от температуры. - Зоол. журн., 23, 6, 1944.

И в л е в В.С., С у щ е н я Л.М. Интенсивность водного и атмосферного дыхания некоторых морских ракообразных. - Зоол. журн., 15, 9, 1961.

И в л е в В.С. Расход энергии при движении креветок. - Зоол. журн., 17, 10, 1963.

К а ш м и л о в М.М. Определение веса *Calanus finmarchicus* Г у л п е г на основании измерения длины тела. - ДАН СССР, нов. серия, 76, 6, 1951.

К о н с т а н т и н о в а Н.С. О темпе роста ветвистоусых рачков и определении их продукции. - Вопр. ихтиологии, 1, 2 (19), 1961.

К у д и л и н а Е.И. Влияние температуры на размножение, развитие и плодовитость *Calanipeda aquae=dulcis* К ü т е с х . - В кн.: Тр. Каспийск. бассейна, филиал ВНИРО, 41, 1950.

Л я х о в С.М. Материалы по биологии черноморского мраморного краба *Pachygrapsus marmoratus* (F a b r) . - В кн. Тр. Карадагск. биол. ст., 41, 1951.

П е т и л а Т.С. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* G i e v b r.-

В кн.: Физиология морских животных. "Наука", М., 1966.

П е т и л а Т.С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих рачков *Acartia clausi* G i e v b r. и *A. latisetosa* К r i t e z - Зоол. журн., 10, 3, 1966.

С а ж и н и Л.И. Об индивидуальной плодовитости и продолжительности развития некоторых массовых пелагических *Sopropoda* Черного моря. - Гидробиол. журн., 2, 1968.

С у ш е н я Л.М. Изучение питания каменного краба *Erip-hia spinifrons* из Черного моря. - Отчет ИнБЮМ АН УССР, Севастополь, 1967.

Х м е л е в а Н.Н. Затраты энергии на дыхание, рост и размножение у *Artemia salina* . - В кн.: Физиологические основы экологии водных животных. "Наукова думка", К., 1969.

Ш а р о н о в И.В. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Карадага. - В кн.: Тр. Карадагск.биол.ст., 12, 1952.

Ч а я н о в а Л.А. Размножение и развитие пелагических *Sopropoda* Черного моря. - В кн.: Тр.Карадагск. биол. ст., 10, 1950.

Щ е р б а к о в А.П. Соотношение размеров и веса у пресноводных планктонных рачков. - ДАН СССР, 84, 1, 1952.



- C o n o v e r R. The feeding behavior and Respiration of some marine planktonic Crustacea. - Biol. Bull., 19, 3, 1960.
- K j e n n e r u d J. - Ecological observations on *Idotea neglecta* G.O. S a r s . - Universitet in Bergen Arbok, 1950. Bergen, 1952.
- M a r s c h a l l S., O r r A. On the biology of *Calanus finmarchicus* (G u n n) III. Food uptake assimilation and excretion in adult and stage V. *Calanus*. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 34, 3, 1955.
- N a y l o r E. The Life Cycle of the Isopod *Idotea emarginata* (Fabricius). - J. Anim. Ecol., 24, 2, London, 1955.
- R i c h m a n S. The Transformation of Energy by *Daphnia pulex*. - Ecolog. Monogr., 28, 1958.
- S c h ü t z L. Die Beziehung zwischen Ei-, Embryonen- zahl und Körpergröße der einiger Peracarida aus dem Nord-Ostsee-Kanal (Mesonalinikum). - Zool. Anz., 171, 5-8, 1963.
- J e n s e n J.P. The Relation between Body Size and the Number of Eggs in Marine Malacostraces. - Meddel. Danmarks Fis., 11, 19, 1958.

## ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА В БАКТЕРИОПЛАНКТОНЕ

В.Е.Заика, Н.П.Макарова

В последние годы гидробиологи почти достигли единства взглядов на сущность продукционного процесса у бактерий, и такое понятие как "продукция бактерий" определяется теперь однозначно. Это создало условия для разработки более точных схем расчета продукционных характеристик применительно к водным бактериям (Гак, 1967; Заика, 1967).

Основные трудности при изучении продуктивности естественных популяций бактерий в настоящее время заключаются в отсутствии надежных методов получения исходных данных, необходимых для продукционных расчетов. Изучение же продукции бактерий разнотипными методами неизбежно повлечет за собой изменение основной схемы расчета продукции в связи с характером конкретных величин, полученных исследователем. В этих



условиях определенное значение приобретает теоретический анализ связи между основными продукционными параметрами в зависимости от конкретных условий. Такой анализ не только поможет безошибочно модифицировать методы расчета продукции, но, на основании исследований математических моделей, оценить направление процессов в реальных условиях в конкретном выражении.

### Основные продукционные показатели и величины, необходимые для их расчета

К числу основных продукционных показателей можно отнести следующие: продукцию, удельную продукцию, скорость продукции, удельную скорость продукции.

**П р о д у к ц и я** бактерий ( $P_t$ ) за время  $t$  есть сумма синтезированного или ассимилированного ими за этот период органического вещества, вошедшего в состав тела бактерий. Если элиминация бактерий (слагающаяся из естественной смертности и выедания) за рассматриваемый период равна нулю, то

$$P_t = B_t - B_0, \quad (1)$$

где  $B_0$  - начальная и  $B_t$  - конечная биомасса бактерий. Если же происходила элиминация, то имеем:

$$P_t = B_t - B_0 + B_e, \quad (2)$$

где  $B_e$  - биомасса элиминированных за время  $t$  бактерий. Очевидно, уравнение (2) отражает общий случай. Заметим, что при  $B_t = B_0$  (неизменна наличная биомасса)  $P_t = B_e$  (вся продукция элиминируется).

**С к о р о с т ь** п р о д у к ц и и ( $P$ ), исходя из уравнения (2), математически выражается в виде:

$$P = \frac{dP_t}{dt} = \frac{dB}{dt} + E, \quad (3)$$

где  $E = \frac{dB_e}{dt}$  - скорость элиминации.

Таким образом, термин "продукция" отнесен к массе органического вещества, произведенного за любое время; "скорость продукции" - продукция, произведенная в единицу времени.

**У д е л ь н а я** (о т н о с и т е л ь н а я) п р о д у к ц и я ( $C_t$ ) есть продукция, произведенная за время  $t$  единицей биомассы. Для расчета этого сравнительного показателя используют уравнения:

$$C_t = \frac{P_t}{B_0} \quad \text{и} \quad (4)$$

$$C_t = \frac{P_t}{B_t}, \quad (5)$$

где  $B$  - средняя для периода  $t$  биомасса. Уравнения (4) и (5) отражают различные стороны процесса. В целях сравнения величины удельной продукции должны вычисляться для одинаковых  $t$ .

Удельная скорость продукции ( $C$ ), или удельная продукция за единицу времени, является в ряде случаев наилучшим сравнительным показателем и математически выражается в виде

$$C = \frac{P}{B_0}. \quad (6)$$

Мы ограничимся перечисленными показателями, которые сохраняют одинаковый смысл применительно к любым организмам и достаточно полно характеризуют продуктивность популяций. Более подробный анализ параметров продукционного процесса можно найти в ряде работ (Тен, 1964; Тен и Заика, 1967; Заика, 1967).

Расчет основных продукционных показателей для многих микроорганизмов обладает большим своеобразием, связанным с особенностями их роста и размножения. Действительно, если организмы делятся надвое, причем все особи имеют в среднем одинаковый вес, то в основу расчетов продукции можно положить данные по скорости размножения. Поскольку рост биомассы происходит по закону геометрической прогрессии

$$B_t = B_0 \cdot 2^{\frac{t}{q}} \quad \text{или} \quad B_t = B_0 e^{kt}, \quad (7)$$

где  $q$  - время между делениями особи,  $k = \frac{\ln 2}{q}$  - коэффициент деления, то для расчета продукции и других показателей по уравнениям (2) - (6) достаточно знать величины  $q, E, B_0, B_t$  (в настоящей работе время дается в час).

Определение величин  $q$  и  $E$  для бактерий является методически весьма сложным; практически часто приходится делать те или иные допущения. Так, определение величины  $E$  методом экспозиции склянок с нефилтрованной водой строится на следующих допущениях (Иванов, 1955; Романова и Зонов, 1964):

- 1) за время опыта ( $t < 24$  час) численность зоопланктона (точнее - различных потребителей бактерий) в склянках не меняется;
- 2) элиминация сводится к выеданию; 3) выедание пропорционально численности потребителей и, следовательно,  $E = const$ .

При иной методике постановки опытов могут быть справедливыми и другие предположения о величине элиминации. Например, иногда считают, что в склянках с водой, фильтрованной через частое планктонное сито,  $E=0$ .

В связи со сказанным, мы произведем ниже с помощью математических моделей анализ нескольких возможных ситуаций, чтобы определить, какие изменения придется вносить в схему расчета продукции в каждом случае.

#### Зависимость удельной скорости продукции от характера элиминации

На основании изложенного в предыдущем разделе очевидно, что рассчитывать продукцию можно по уравнению (2) и по

$$P_t = \int_0^t cB dt. \quad (8)$$

Ранее было показано (Заика, 1967), какой вид принимают уравнения (2) и (8) в частной ситуации (когда элиминация сводится к выеданию, имеющему постоянную скорость). Схемы расчета продукции при этом строились так, что было необходимо знание величин  $B_0$ ,  $B_t$ ,  $g$ ,  $E$ .

В основу расчета удельной скорости продукции было положено известное уравнение для удельной скорости роста

$$c = \frac{\ln B_t - \ln B_0}{t}, \quad (9)$$

которое широко применяется при исследовании роста любых организмов или популяций. Оно дает возможность, в частности, вычислить удельную скорость продукции популяции при отсутствии элиминации.

Но к определению величины  $c$  можно подойти иным путем. Рассмотрим три случая: 1) скорость элиминации бактерий пропорциональна их биомассе; 2) скорость элиминации — постоянная величина; 3) элиминация отсутствует.

1.  $E = \kappa_1 B$ , где  $\kappa_1$  — коэффициент элиминации. В этом случае изменение биомассы бактерий выразится в виде:

$$dB = kB dt - \kappa_1 B dt,$$

где, как и ранее,  $k = \frac{\ln 2}{g}$  — коэффициент деления.

После интегрирования получаем

$$B_t = B_0 e^{(k-\kappa_1)t}.$$

При условии, что

$$B_e = \int_0^t k_1 B dt = \frac{k_1 B_0}{k - k_1} (e^{(k-k_1)t} - 1).$$

Исходя из уравнений (2) и (4), при  $t=1$  имеем:

$$C = \frac{k}{k - k_1} (e^{k-k_1} - 1). \quad (10)$$

2.  $E = \text{const}$ ,

В этом случае изменение биомассы задается в виде:

$$dB = k B dt - E dt,$$

откуда аналогичным путем получаем уравнение для  $C$ :

$$C = \frac{E}{B_0} \cdot \frac{1 - e^k + k}{k} + e^k - 1. \quad (11)$$

При расчете  $C$  по уравнениям (10) и (11) получаются очень близкие величины, практически одинаковые при  $g > 1$ . В обоих случаях уменьшение элиминации приводит к увеличению  $C$ , причем

$$\lim_{E \rightarrow 0} C = e^k - 1.$$

3.  $E = 0$ . Отсутствие элиминации, на основе сказанного выше, можно считать частной (предельной) ситуацией любого из двух предыдущих случаев, причем при  $E = 0$  имеем  $C = C_{\text{max}}$ , т.е. при отсутствии элиминации удельная скорость продукции максимальна. Тогда

$$C_{\text{max}} = e^k - 1. \quad (12)$$

Уравнение (12) можно получить иначе: по (1) и (7) при  $E = 0$  и  $t=1$  имеем:

$$P = B_1 - B_0 = B_0 (e^k - 1),$$

откуда, согласно уравнения (4), получаем уравнение (12).

Возникает вопрос, как соотносятся уравнения (9) и (12) так как оба они являются выражениями удельной скорости продукции при  $E = 0$ , но получены разными математическими путями.

По (9) и (7) можно установить, что в уравнении (9)  $C = k$ .

Из теории рядов известно, что  $e^k = 1 + k + \frac{k^2}{2!} + \frac{k^3}{3!} + \dots$

При малых  $k$  (при  $g > 1$ ) имеем:

$$e^k \approx 1 + k.$$

Следовательно, уравнения (9) и (12) дают почти идентичный результат. Этот же способ убеждает, что по уравнениям (10) и (11) величина  $C$  очень мало отличается от  $k$ .

Из приведенный анализ дает возможность сделать следующие выводы: при  $E=0$  величину удельной скорости продукции  $C$  можно рассчитать по (12), зная только  $q$ . Если элиминация происходит, то  $C$  вычисляется по (10) и (11), причем, как установлено,  $C$  мало отличается от  $C_{max}$ .

Таким образом, можно предполагать, что вычисляя  $C_{max}$  вместо  $C$  при  $E>0$ , мы сделаем лишь незначительную ошибку; в то же время это избавляет нас от необходимости оценки величины  $E$ , что является затруднительным.

С помощью математических моделей можно выяснить, каковы отличия  $C$  от  $C_{max}$  при различных условиях. На рис. 1 изображены прямые, отражающие величину  $C$  при разных  $q$  и при изменении доли элиминируемой биомассы в пределах  $0 \leq \frac{E}{B} \leq 1$ . Расчет произведен по уравнению (11). Для каждого  $q$  верхний предел  $C$  есть  $C_{max}$ . Ясно, что если  $E>0$ , при любом  $q$  величина  $C$  меньше  $C_{max}$ . Если вместо  $C$  вычислять  $C_{max}$ , появится ошибка. Обозначим ошибку  $C$  через  $\Delta_C$ , тогда

$$\Delta_C = C_{max} - C.$$

Очевидно,  $\Delta_C$  всегда имеет одинаковый знак, т.е. мы всегда будем завышать величину удельной скорости продукции. С увеличением  $q$  снижается изменчивость  $C$  (по абсолютной величине), следовательно,  $\Delta_C$  с ростом  $q$  уменьшается.

Однако относительная погрешность  $\delta_C = \frac{\Delta_C}{C} \cdot 100$  будет при этом расти по закону, графически изображенному на рис. 2 для случая  $\frac{E}{B} = 0,5$ . На рисунке видно, что при  $0,5 \leq q \leq 50$  и при  $\frac{E}{B} = 0,5$  (т.е. при очень высоком уровне элиминации),  $\delta_C$  изменяется только в пределах 19-26%. Можно считать, что в большинстве реальных ситуаций расчет  $C$  по (12), если допустить отсутствие элиминации, приведет к незначительным ошибкам. Действительно, ожидаемые ошибки расчета  $C$  очень малы, если учесть, что современные методы количественного исследования бактериопланктона дают гораздо большие погрешности. В зависимости от  $\frac{E}{B}$  значение  $\delta_C$  изменяется следующим образом в интервале  $0,5 \leq q \leq 50$ :

|                  |     |      |       |       |       |
|------------------|-----|------|-------|-------|-------|
| $\frac{E}{B} \%$ | 10  | 20   | 30    | 40    | 50    |
| $\delta_C \%$    | 4-5 | 8-10 | 11-14 | 15-20 | 19-26 |

Полученные результаты дают возможность рассчитывать продукцию только на основе величин  $q$  и кривых изменения биомассы.

Рассмотренные нами при анализе пределы  $q$  (от 0,5 до 50 час) охватывают большую часть указываемых в литературе значений  $q$ .

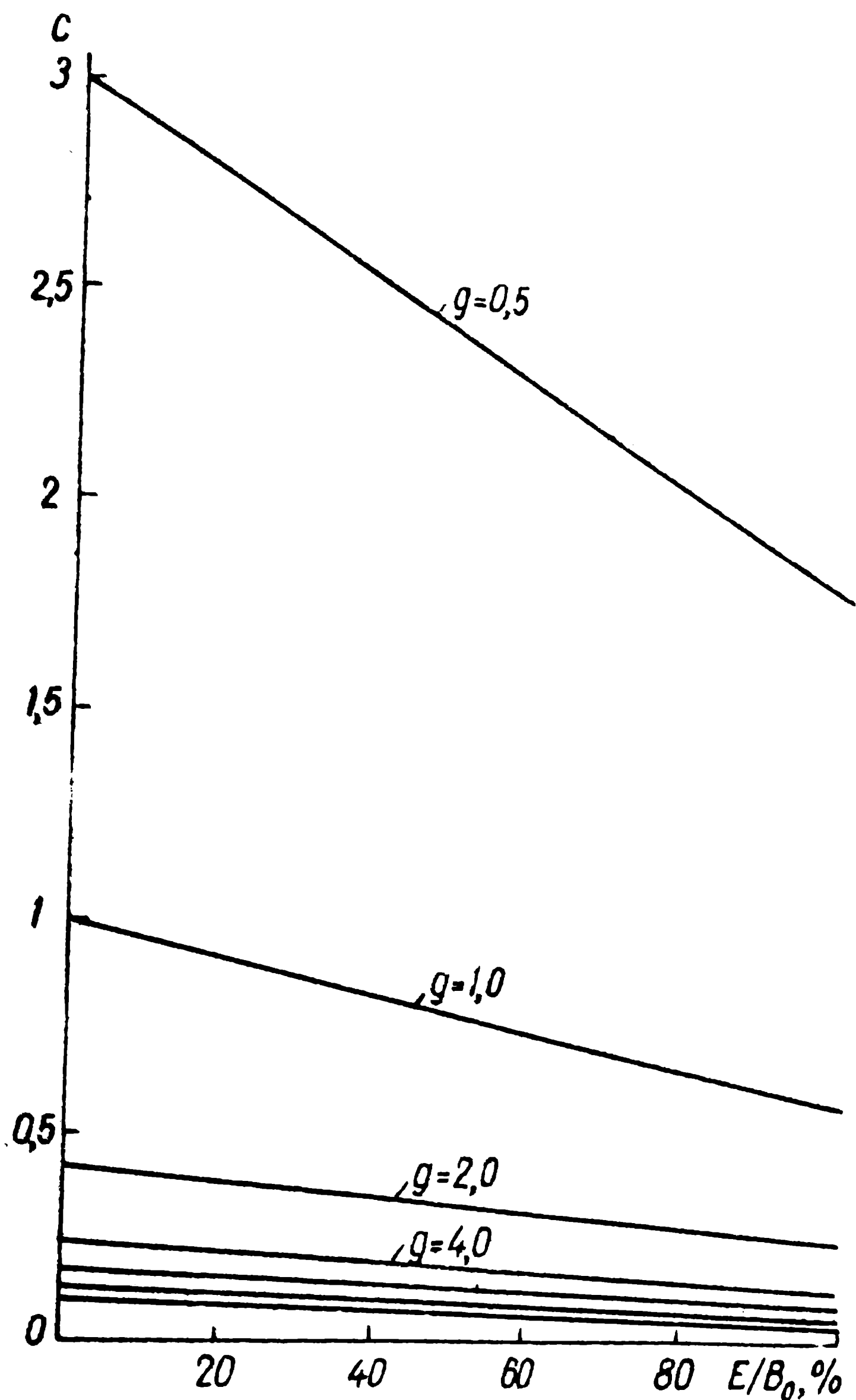


Рис. 1. Зависимость удельной скорости продукции от уровня элиминации (объяснение в тексте).

причем при больших  $q$  мало  $K$  и, следовательно, расчет  $C$  по (12) дает пренебрежительно малые ошибки. Труднее оценить реальные пределы величин смертности. Для косвенной оценки можно использовать математическую модель.

Примем некий исходный уровень биомассы за 1, положим  $q = 10$  час и рассмотрим на такой модели два случая: 1) элиминация имеет постоянную величину, причем  $\frac{E}{B} = 30\%$  и 2) элиминация пропорциональна биомассе, причем ежечасно элиминируется 30% наличной биомассы. Воспользовавшись соответствующими уравнениями

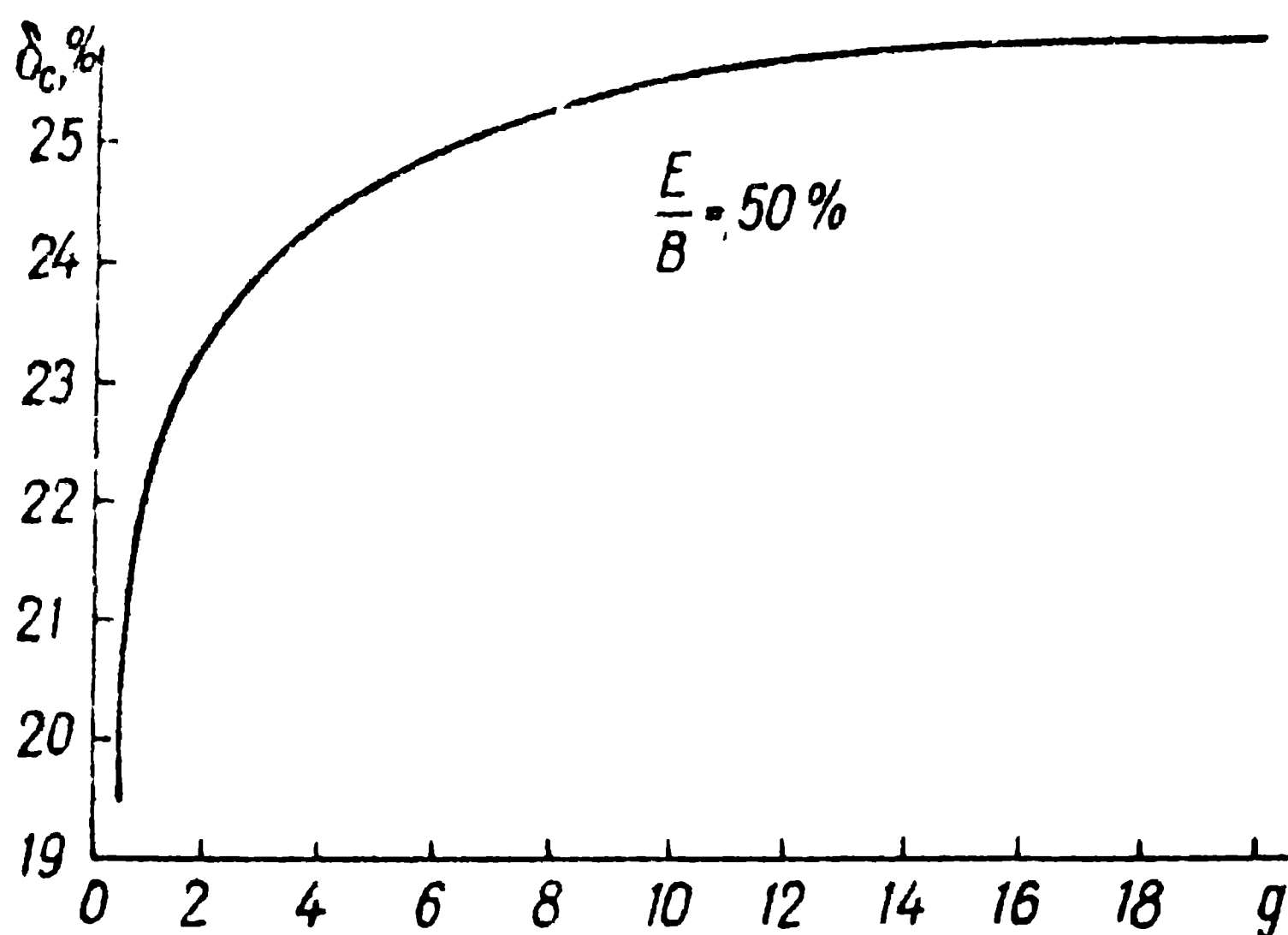


Рис. 2. Зависимость относительной ошибки расчета удельной скорости продукции от времени между делениями.

из числа ранее приведенных, покажем (графически) изменение  $B$  во времени в обоих случаях (рис. 3). Мы видим, что биомасса в обоих случаях быстро падает, причем в одном случае все бактерии исчезают за 4 час, в другом — уже через 20 час остается 1% исходной биомассы. На основании этого можно утверждать, что в водоемах такой режим элиминации бактерий долго существовать не может, иначе бактериопланктона бы не существовало. Согласно нашим данным, при 30% элиминации  $\delta_c$  составляет всего 11 — 14%. Следовательно, если в расчете на относительно длительные периоды средний уровень элиминации не может достигать 30% биомассы в час, то, рассчитывая удельную скорость продукции по (12) и исключая тем самым наличие элиминации, мы ошибаемся не более, чем на 10%.

В этих условиях первостепенное значение приобретает разработка точных методов определения темпов деления бактерий в природных условиях.

#### Выводы

I. Математический анализ продукционного процесса бактериальных популяций показал, что игнорирование элиминации при расчете удельной скорости продукции и продукции за любой период приводит к незначительным ошибкам.



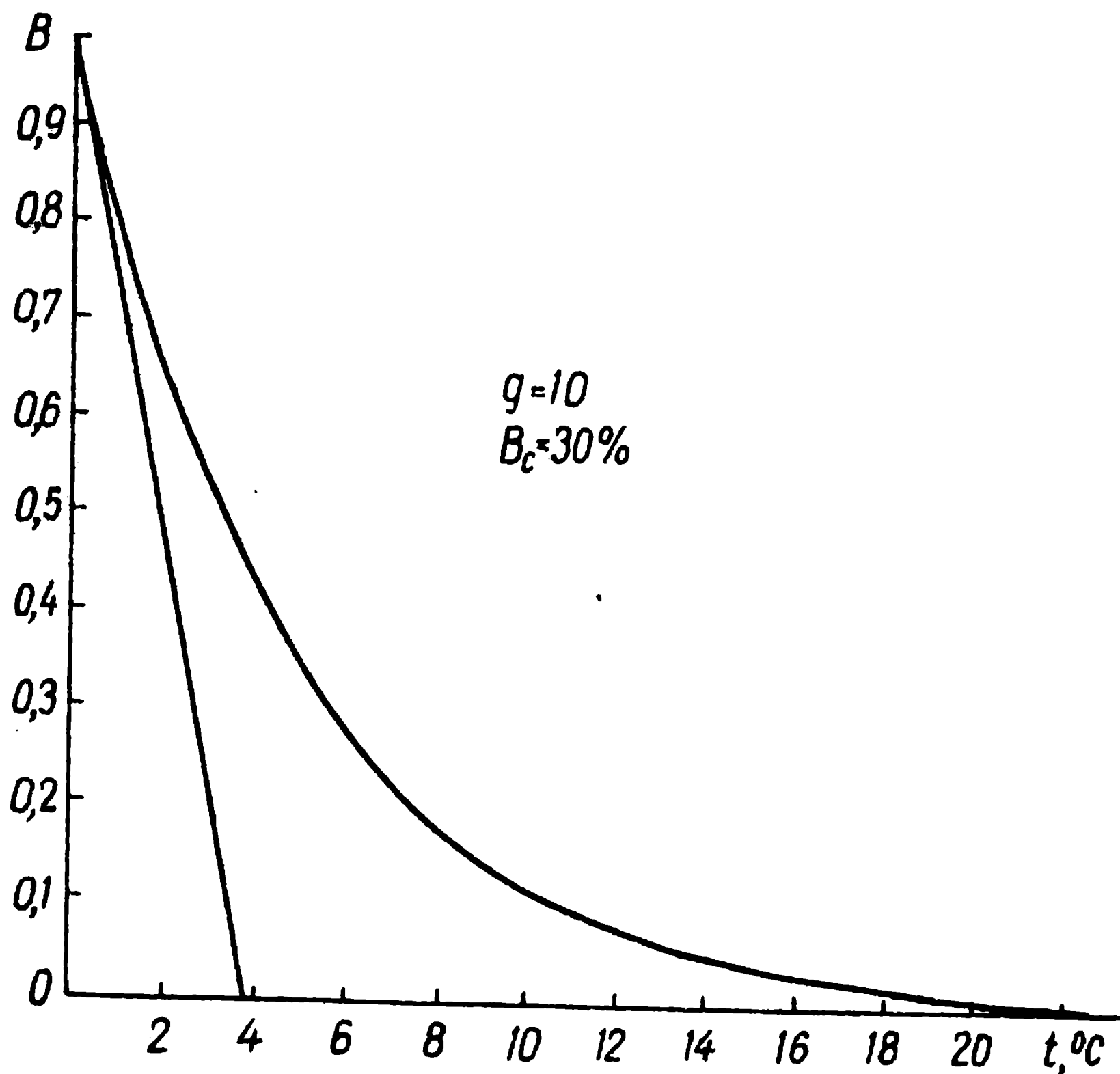


Рис. 3. Кривые изменения биомассы бактерий при разных режимах элиминации (объяснение в тексте).

2. Продукцию можно вычислить, зная ход изменения биомассы бактерий и средний темп деления клеток при данных условиях.

3. Для расчетов достаточно следующих уравнений:

$$P_t = \int_0^t CB dt,$$

где  $P_t$  - продукция за период времени от 0 до  $t$ ,  $B$  - биомасса (переменная величина) и  $C$  - удельная скорость продукции.

$$C = e^k - 1,$$

где  $k = \frac{\ln 2}{g}$ , а  $g$  - время между делениями.

4. Если средний темп элиминации за время от 0 до  $t$  ниже 30% биомассы в час (что, по-видимому, в большинстве случаев является справедливым), то ошибка расчетов не превышает 10%.

#### Л и т е р а т у р а

Г а к Д.З. К расчету бактериальной продукции водоема. - Гидробиол. журн., 5, 1967.

З а и к а В.Е. О методах расчета продукции бактерий. - Океанология, 7, 3, 1967.

И в а н о в М.В. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. - Микробиология, 24, I, 1955.

Р о м а н о в а А.П. и З о н о в А.И. К определению продукции бактериальной биомассы в водоемах. - ДАН СССР, 155, I, 1964.

Т е н В.С. Метод расчета продукции фитопланктона. - В кн.: Тр. Севастоп. биол. ст., 15, 1964.

Т е н В.С. и З а и к а В.Е. Основные параметры продукционного процесса в популяциях водных беспозвоночных. - В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. "Наукова думка", К., 1967.

### МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЭЛЕКТИВНОГО ПИТАНИЯ

В.С. Тен

Институт биологии южных морей АН УССР,  
Донецкий вычислительный центр АН УССР

Количественное изучение трофического взаимодействия между популяциями в сообществе из  $n$  - видов организмов в простейшем случае можно свести к анализу системы дифференциальных уравнений следующего типа:

$$\frac{d\rho_i}{dt} = \pi_i - \sum_{j=1}^n L_{ij}, \quad i=1, n,$$

где  $\rho_i$ ,  $\pi_i$  - соответственно численность и скорость прироста популяции  $i$ -го вида,  $L_{ij}$  - скорость выедания  $j$ -м видом особей  $i$ -го вида, ( $i \neq j$ ),  $L_{ij}$  - естественная смертность в случае отсутствия каннибализма.

В модели Вольтерра (Volterra, 1937) функция  $L_{ij}$  имеет вид:

$$L_{ij} = \alpha_{ij} \rho_i \rho_j, \quad (I)$$
$$\alpha_{ij} = \text{const} \geq 0, \quad i \neq j.$$

По характеру питания консументы водных сообществ грубо можно подразделить на два больших класса: хватателей и фильтраторов. Если  $j$ -й вид относится к фильтраторам, то функция  $L_{ij}$  вида (I) может достаточно хорошо аппроксимировать реальную связь. В случае же хватателей функция  $L_{ij}$  не описывается формулой (I) (Ивлев, 1955).

Пусть  $1, 2, \dots, n$  - номера видов в сообществе, служащие кормом  $k$ -го вида. Функция  $R_i = \frac{L_{ik}}{\rho_k}$  (скорость выедания  $i$ -го вида одним хищником  $k$ -го вида) зависит не только от  $\rho_i$ , но от всех остальных координат вектора  $\rho = (\rho_1, \dots, \rho_n)$ . Возникает вопрос: каким образом хищник из множества возможных вариантов выбирает один определенный при заданной ситуации режим питания?

Мы постулируем, что трофическая стратегия хищника является оптимальной<sup>х/</sup>, причем такая, что при заданной ситуации достигается максимум функции

$$F = \sum_{i=1}^n \rho_i R_i,$$

где  $\rho_i$  - некоторые трофо-физиологические параметры взаимодействия, не зависящие от состава кормовых объектов.

В случае, когда  $\rho_i$  - биомасса одной особи  $i$ -го вида жертвы, введенный принцип означает, что консумент строит стратегию так, чтобы при заданной ситуации съесть максимально возможное количество пищи.

Для того, чтобы выявить наиболее существенные стороны явления элективности, в работе проведено подробное изучение действия введенного принципа в его простейшей ситуации, когда кормовые объекты в среде равномерно перемещены. Ниже приводится описание модели взаимодействия и основные теоремы, позволяющие определить важнейшие свойства элективности при полифагии, а также дается анализ опытных данных по полифагии, взятых из монографии В.С.Ивлева (1955). Эти данные и сейчас являются уникальными в мировой литературе как по красоте задуманного плана эксперимента, так и по тщательности исполнения.

### І. Описание модели взаимодействия хищника с кормовыми видами

Будем считать, что  $n$  - видов кормовых объектов распределены в среде однородно и случайно. Поведение хищника в этой среде может быть двоякое. Если хищник настроен на охоту (это состояние хищника обозначим через  $E_0$ ), то он, совершая поисковые перемещения с постоянной скоростью, при обнаружении жертвы настраивается на поимку - в этом случае хищник обязательно поймает и съест замеченную жертву. Расправившись с одной

---

<sup>х/</sup>Тен В.С. О принципе лимитирующих факторов (в печати).

жертвой, он вновь настраивается на охоту. Обозначим состояние хищника с момента, когда заметив жертву  $i$ -го вида, хищник настроился на поимку ее, до момента, когда, расправившись с пойманной добычей, хищник вновь настраивается на охоту. через  $E_i$  ( $i=\overline{1,n}$ ). Если же хищник, заметив кормовой объект не настроится на поимку, то он продолжает поиски новой жертвы, т.е. продолжает оставаться в состоянии  $E_0$ . Условие, что хищник, настроенный поймать замеченную жертву, обязательно поймает ее, означает, что хищник существенно превосходит жертву по силе и проворности.

Далее перейдем к изложению модели описанного процесса. Безразлично, в какой системе координат будет вестись описание, однако если наблюдение связать с системой координат, жестко связанной с хищником, то тогда встреча хищника с кормовыми объектами будет аналогична стационарному потоку (Хинчин, 1963) из  $n$ -типов частиц, движущихся на вход системы  $S$  (хищник).

1. Поток каждого из  $n$ -типов частиц простейший, т.е. имеет место стационарность, отсутствие последействия, ординарность;  $\lambda_i$  - интенсивность потока  $i$  ( $i=\overline{1,n}$ ); все  $n$ -потоков независимы между собой.

2. Пусть система  $S$  находится в состоянии  $E_0$  и на вход поступает частица  $i$ -го типа, тогда система  $S$  может принять (с вероятностью  $x_i$ ) частицу и перейти в состояние  $E_i$  или отвергнуть ее (с вероятностью  $1-x_i$ ) и оставаться в состоянии  $E_0$ ; функция распределения  $\Phi_i(t)$  по длительности пребывания системы в состоянии  $E_i$  имеет четыре первых момента  $\tau_i = \int_0^\infty t d\Phi_i(t)$ . Из состояния  $E_i$  система может переходить только в состояние  $E_0$  ( $i=\overline{1,n}$ ).

О п р е д е л е н и е . Будем считать, что система оптимизирована, с весом  $\rho = (\rho_1, \dots, \rho_n)$ , если вектор  $x = (x_1, \dots, x_n)$  выбранный системой таков, что обеспечивает функции

$$F = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{i=1}^n \rho_i M N_i(t),$$

где  $N_i(t)$  - число частиц  $i$ -го типа, принятых системой  $S$  за время  $t$ .

3. Существует вес  $\rho = (\rho_1, \dots, \rho_n)$ ;  $\rho_i > 0$ ,  $i=\overline{1,n}$ , такой что система  $S$  оптимизирована с весом  $\rho$ .

1. В условии I требование ординарности и отсутствия последо-  
действия являются несколько жесткими. Ординарность осуществ-  
ляется при достаточной разреженности пищевых объектов, когда  
в поле зрения хищника попадает, как правило, не более одной  
жертвы. Отсутствие последодействия является следствием хорошего  
смешивания популяций жертв. В природе нередки случаи пятни-  
стого распределения кормовых объектов, тогда гипотеза отсут-  
ствия последодействия неверна и вместе с тем сильно осложняется  
оптимальная стратегия хищника. Это будет предметом отдельного  
изучения.

2. Выбор оптимизирующей функции основан на следующем  
соображении: при наблюдении за поведением некоторых хищников  
удается заметить, что вся стратегия направлена на то, чтобы  
съесть больше пищи, и в этом случае  $\rho_i$  является весом  
живой биомассы одной особи  $i$ -го вида. Мы предполагаем, что  
в общем случае существуют  $\rho_i$ -характеристики степени пред-  
почитаемости хищником  $i$ -го вида.

3. В силу стационарности и отсутствия последодействия  
изучение прошлого потока до момента  $t$  не дает бóльшей  
информации о событии в интервале  $(t, t+dt)$ , чем та, что со-  
держится в  $f=(f_1, \dots, f_n)$ . Поэтому лучшей стратегии, чем  
выбор определенных значений  $(x_1, \dots, x_n)$ , при данной ситуации  
не существует. Если бы стационарный поток имел последодействие,  
то в лучшей стратегии обязательно была бы использована инфор-  
мация о будущем, содержащаяся в прошлых событиях.

### Т е о р е м а I

Пусть  $x_k = \text{const}$ ;  $k = \overline{1, n}$ ,

$$R_k = \frac{x_k f_k}{1 + \sum_{i=1}^n x_i f_i \tau_i}, \quad k = \overline{1, n}, \quad (2)$$

тогда

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} M N_k(t) = R_k.$$

поэтому

$$F = \frac{\sum_{i=1}^n \rho_i x_i f_i}{1 + \sum_{i=1}^n x_i f_i \tau_i}. \quad (3)$$

Переходим к отысканию оптимальной стратегии  $x=(x_1, \dots, x_n)$ ,  
которая при постоянстве внешних условий  $f=(f_1, \dots, f_n)$ , согласно  
замечанию (3), должна быть постоянной. Введем обозначения:  
 $\tau_i = \rho_i f_i$ ,  $\rho_i^0 = \rho_i \tau_i^{-1}$  - соответственно приведенные значения

доступности и веса жертвы  $i$ -го вида ( $i = \overline{1, n}$ );  $\Gamma = (\Gamma_1, \dots, \Gamma_n)$ ;

$$F^0 = \max \{ F / F = \sum_{i=1}^n x_i \Gamma_i \cdot [1 + \sum_{j=1}^n x_j \Gamma_j \rho_j^0]^{-1}, 0 \leq x_i \leq 1 \};$$

$K = \{ y / y = (y_1, \dots, y_n), 0 \leq y_i < \infty, i = \overline{1, n} \}$ ;  $K'$  - внутренность конуса  $K$ ;

$$F_k = \sum_{i=1}^k \Gamma_i [1 + \sum_{j=1}^k \Gamma_j \rho_j^0]^{-1}.$$

Примем, что вектор  $x$  является оптимальным при заданном  $\Gamma \in K'$ , если  $0 \leq x_i \leq 1$  для всех  $i = \overline{1, n}$  и

$$F = \frac{\sum_{i=1}^n x_i \Gamma_i}{1 + \sum_{i=1}^n x_i \frac{\Gamma_i}{\rho_i^0}} = F^0.$$

### Т е о р е м а 2 а

Для любых  $\Gamma \in K'$

$$\max_{i=\overline{1, n}} \rho_i^0 > F^0 > 0.$$

б) Для того, чтобы вектор  $x$  был оптимальным, необходимо и достаточно, чтобы он удовлетворял следующим условиям: если  $\rho_i^0 > F^0$ , то  $x_i = 1$ ; если  $\rho_i^0 < F^0$ , то  $x_i = 0$ ; если  $\rho_i^0 = F^0$ , то  $x_i \in [0, 1]$ .

Доказательство. Пусть  $\Gamma (\in K')$  фиксировано.  $F^0$  можно определить из  $F^0 = \max \{ S / S \in Q \}$ , где

$$Q = \{ S / \sum_{i=1}^n \left( \frac{1}{S} - \frac{1}{\rho_i^0} \right) \Gamma_i x_i = 1; 0 \leq x_j \leq 1, j = \overline{1, n}; x \neq 0 \}.$$

Из этого определения  $F^0$  сразу следует неравенство (а). Легко показать, что существует вектор  $x^0 = (x_1^0, \dots, x_n^0)$ ,

$$\text{тогда} \quad \sum_{i=1}^n \left( \frac{1}{F^0} - \frac{1}{\rho_i^0} \right) \Gamma_i x_i^0 = 1. \quad (4)$$

Если при некотором  $k \in \overline{1, n} : F^0 < \rho_k^0$  и  $x_k^0 < 1$ , то можно подобрать такие  $x'_k \in (x_k^0, 1)$  и  $F' > F^0$ , что при замене  $F^0$  на  $F'$  и  $x_k^0$  на  $x'_k$  равенство сохранится.

Таким образом, доказано, что при  $\rho_i^0 > F^0 : x_i^0 = 1$ . Аналогично доказывается и утверждение, что при  $\rho_i^0 < F^0 : x_i^0 = 0$ . В случае  $\rho_i^0 = F^0$  утверждение очевидно.

С л е д с т в и е 1. Пусть состояния  $E_i$  пронумерованы в порядке убывания приведенных весов, т.е.

$$\rho_1^0 \geq \rho_2^0 \geq \dots \geq \rho_n^0,$$

тогда

$$F^0 = \max_{k=\overline{1,n}} F_k.$$

Оптимальный вектор можно задать однозначно, если условиться, что при  $\rho_i^0 = F : x_i^0 = 0$ , что мы и примем в дальнейшем.

**С л е д с т в и е 2.** Для того, чтобы при любых  $\Gamma \in K'$  оптимальный вектор  $x^0$  имел одинаковые координаты ( $x_{k_1}^0 = x_{k_2}^0 = \dots = x_{k_s}^0$ ), необходимо и достаточно, чтобы имело место равенство  $\rho_{k_1}^0 = \rho_{k_2}^0 = \dots = \rho_{k_s}^0$ .

Это означает, что кормовые виды, имеющие одинаковые веса, хищником не различаются. Таким образом, объединив такие виды, мы приходим к случаю, когда веса между группами кормовых объектов строго различаются, и, следовательно, не уменьшая общности, можно ограничиться случаем, когда

$$\rho_1^0 > \rho_2^0 > \dots > \rho_n^0,$$

что и примем в дальнейшем.

Переходим к выяснению зависимости  $F^0$  и  $x = (x_1, \dots, x_n)$  от параметров среды  $\Gamma$ . Пусть

$$Q_k = \left\{ \Gamma \mid \rho_k^0 = \sum_{i=1}^{k-1} \Gamma_i \left( 1 - \frac{\rho_i^0}{\rho_k^0} \right), \Gamma \in K \right\}, \quad k = \overline{2,n}.$$

$K_k$  - ограниченный конус с вершиной в начале координат и основанием  $Q_k$  ( $k = \overline{2,n}$ ).

**Т е о р е м а 3.**

$$а) \quad \begin{cases} Q_k \cap Q_l = \emptyset, k, l = \overline{2,n}, k \neq l; \\ \emptyset \neq K_n \subset K_{n-1} \subset \dots \subset K_2. \end{cases}$$

$$б) \quad F^0 = \begin{cases} F_n & \dots \dots \dots \text{при } \Gamma \in K_n, \\ F_k & \dots \dots \dots \text{" } \Gamma \in K_k / K_{k+1}, k = \overline{2, n-1}, \\ F_1 & \dots \dots \dots \text{" } \Gamma \in K / K_2, \\ \rho_k^0 = F_{k-1} = F_k & \dots \dots \text{" } \Gamma \in Q_k, k = \overline{2, n}. \end{cases}$$

$$в) \quad x_1(\Gamma) = 1 \quad \text{для всех } \Gamma \in K';$$

$$x_k(\Gamma) = \begin{cases} 1 & \text{при } \Gamma \in K'_k, \\ 0 & \text{" } \Gamma \in K / K'_k, k = \overline{2, n}. \end{cases}$$

Как видно, сечения  $Q_k$  важны тем, что на них происходит смена режима питания. Из теоремы 3 можно вывести ряд практически важных следствий о характере питания при полифагии.



## II. Основные свойства переходного режима при полифагии

Дальнейшее изложение будет вестись при дополнительном предположении, что

$$f_i = f_i^0 p_i, \quad (5)$$

где  $p_i$  — концентрация жертв  $i$ -го вида. Вектор  $p = (p_1, \dots, p_n)$  представим в виде  $\{\mu, v = (v_1, \dots, v_n)\}$ ,

$$\text{где } \mu = \sum_{i=1}^n p_i, \quad v_i = \frac{p_i}{\mu}.$$

Уравнение гиперплоскостей смены режима питания имеет вид:

$$\mu = \left[ \sum_{i=1}^{k-1} \beta_{ik} v_i \right]^{-1} \equiv \mu_k(v), \quad k = \overline{2, n}$$

$$\beta_{ik} = \left\{ \begin{aligned} & f_i^0 \left( \frac{p_i}{p_k} \tau_k - \tau_i \right), & i = \overline{1, k-1}, \quad k = \overline{2, n}, \\ & 0, & i = \overline{k, n}, \end{aligned} \right.$$

При фиксированном  $v$  ( $v_i > 0; \sum_{i=1}^n v_i = 1$ ) — изменение  $\mu$  от 0 до  $\infty$  означает перемещение вектора  $p$  вдоль луча внутри конуса  $K$ ,  $\mu_k(v)$  — точки, в которых происходит смена режима питания, т.е.

$$Q_k = \left\{ \Gamma / \Gamma_i = f_i^0 v_i \mu_k(v); \quad v_i \geq 0; \sum_{i=1}^n v_i = 1 \right\}.$$

I. Пусть  $x = (x_1, \dots, x_n)$  — оптимальный вектор, тогда

$$x_k = \begin{cases} 1 & \text{при } \mu \in (0, \mu_k(v)), \\ 0 & \text{при } \mu \in (\mu_k(v), \infty), \quad k = \overline{2, n}, \end{cases}$$

причем, при  $v_i > 0, i = \overline{1, n}; \sum_{i=1}^n v_i = 1$

$$0 < \mu_n(v) < \mu_{n-1}(v) < \dots < \mu_2(v) < \infty.$$

Пусть  $m_i$  — биомасса одной особи  $i$ -го вида жертв,  
 $R = \frac{\sum_{i=1}^n m_i x_i f_i^0 p_i}{1 + \sum_{i=1}^n \tau_i x_i f_i^0 p_i}$  — скорость потребления, выраженная

в единицах биомассы. Величина  $R$  может иметь разрыв в точках смены режима, а именно:

$$\begin{aligned} \Delta_k &= R|_{\mu=\mu_k(v)+0} - R|_{\mu=\mu_k(v)-0} = \\ &= \frac{p_k f_k^0 v_k}{\tau_k} \cdot \frac{\sum_{i=1}^{k-1} (p_k m_i - m_k p_i) f_i^0 v_i}{\sum_{i=1}^{k-1} \sum_{j=1}^k p_i p_j f_i^0 f_j^0 v_i v_j}; \quad k = \overline{2, n} \end{aligned} \quad (6)$$

Введем  $\tilde{Q}_k = \{ \rho / \rho = \nu \mu_k(\nu), \nu_i \geq 0; \sum_{j=1}^n \nu_j = 1 \}$ .

$\tilde{K}_k$  - ограниченный конус с вершиной в начале координат и основанием  $\tilde{Q}_k$  ( $k = \overline{2, n}$ )

2. а) Скорость потребления  $R$  непрерывна и монотонно возрастает в пределах каждого из множеств  $(\tilde{K}_k / K_{k+1})'$ ,  $k = \overline{1, n}$ , где  $\tilde{K}_{n+1} = \{0\}$ ,  $\tilde{K}_1 = K$  (отношение порядка векторов индуцируется конусом  $K$ ).

б) Для того, чтобы  $\Delta_k = 0$ ,  $k = \overline{2, n}$  при произвольных  $\nu$  ( $\nu_i > 0$ ,  $\sum_{j=1}^n \nu_j = 1$ ), необходимо и достаточно, чтобы имело место

$$m_1 : m_2 : \dots : m_n = \rho_1 : \rho_2 : \dots : \rho_n.$$

Для того, чтобы функция  $R$  была монотонно возрастающей на конусе  $K(\Delta_k \geq 0; k = \overline{2, n})$ , необходимо и достаточно, чтобы имело место

$$\frac{m_i}{m_{i+1}} \geq \frac{\rho_i}{\rho_{i+1}} \quad i = \overline{1, n-1}.$$

В этом случае, если  $\Delta_k \neq 0$ , то  $\Delta_k$  монотонно растет с ростом  $\nu_k$ .

Все эти свойства легко просматриваются в формуле (6). Ввиду важности функций  $\mu_k(\nu)$  приведем некоторые свойства, определяющие границы изменения этих величин.

3. а) Для любого сколь угодно большого  $M < \infty$  и при произвольном  $k = \overline{2, n}$  существует  $\nu = (\nu_1, \dots, \nu_n)$ ,  $\sum_{i=1}^n \nu_i = 1$ ,  $\nu_i > 0$  такой, что

$$\mu_k(\nu) > M.$$

б) Функция  $\mu_k(\nu)$  ( $k = \overline{2, n}$ ) не может принимать сколь угодно малое значение, нижняя грань  $\mu_k^0$  определяется в виде

$$\mu_k^0 = \inf \{ \mu_k(\nu) / \nu_i > 0; \sum_{i=1}^n \nu_i = 1 \} = \left[ \frac{\max}{i=\overline{1, k-1}} \beta_{ik} \right]^{-1},$$

причем  $0 < \mu_n^0 < \mu_{n-1}^0 < \dots < \mu_2^0 < \infty$ .

в) Пусть

$$\tilde{\mu}_k(\nu) = \lim_{\rho_{k+1}^0 \rightarrow \rho_k^0 = 0} \frac{\mu_k - \mu_{k+1}}{\rho_{k+1}^0 - \rho_k^0} = \sum_{i=1}^k \gamma_i^0 \rho_i \nu_i \mu_k^2(\nu),$$

тогда

$$0 < \frac{\mu_k^0}{\rho_{k+1}^0 - \rho_1^0} < \frac{\mu_k - \mu_{k+1}}{\rho_{k+1}^0 - \rho_k^0} < \tilde{\mu}_k(\nu), \quad k = \overline{2, n-1},$$

т.е. разность  $\mu_k - \mu_{k+1}$  ограничена снизу, но может принимать сколь угодно большое положительное значение.

Влияние изменения состава на смену режима питания рассмотрим при следующих условиях.

$$\begin{aligned} v_{\kappa_0} &= \alpha, \quad \kappa_0 \in \overline{1, n}; \\ v_i &= \frac{1-\alpha}{n-1}, \quad i \neq \kappa_0, \quad i \in \overline{1, n}; \\ \mu &= \mu_0 = \text{const} > 0. \end{aligned}$$

4. Пусть  $\kappa_0 \in \overline{1, n}$  фиксировано, вводим обозначения

$$\left. \begin{aligned} \delta_{\kappa_0 k} &= \frac{1}{n-1} \sum_{i \neq \kappa_0} \beta_{ik}, \\ \mu_{\kappa_0 k}^1, \mu_{\kappa_0 k}^2 &= \min, \max \left\{ \frac{1}{\delta_{\kappa_0 k}}, \frac{1}{\beta_{\kappa_0 k}} \right\}, \\ \alpha_{\kappa_0 k} &= \frac{1 - \mu_0 \delta_{\kappa_0 k}}{\mu_0 (\beta_{\kappa_0 k} - \delta_{\kappa_0 k})}. \end{aligned} \right\} k = \overline{2, n}$$

а) Выделим произвольное  $k = \overline{2, n}$ ; при любом  $\alpha \in (0, 1)$ :

$x_k = 1$ , если  $\mu_0 < \mu_{\kappa_0 k}^1$ ;  $x_k = 0$ , если  $\mu_0 \geq \mu_{\kappa_0 k}^2$ .

б) Пусть при заданном  $k \in \overline{2, n}$ ,  $\mu_0 \in (\mu_{\kappa_0 k}^1, \mu_{\kappa_0 k}^2) = \Omega_{\kappa_0 k}$ ,  
если  $0 \leq \beta_{\kappa_0 k} < \delta_{\kappa_0 k}$ , то

$$\begin{aligned} x_k &= \begin{cases} 0, & \alpha \in (0, \alpha_{\kappa_0 k}), \\ 1, & \alpha \in (\alpha_{\kappa_0 k}, 1), \end{cases} \\ \frac{\partial \mu_k}{\partial \alpha} &> 0, \quad \alpha \in (0, 1). \end{aligned}$$

Если  $\beta_{\kappa_0 k} > \delta_{\kappa_0 k}$ , то

$$\begin{aligned} x_k &= \begin{cases} 1, & \alpha \in (0, \alpha_{\kappa_0 k}), \\ 0, & \alpha \in (\alpha_{\kappa_0 k}, 1), \end{cases} \\ \frac{\partial \mu_k}{\partial \alpha} &< 0, \quad \alpha \in (0, 1). \end{aligned}$$

### III. Анализ опытных данных Ивлева

При модельном исследовании оперируем главным образом такими понятиями и величинами, которые позволяют лучше усматривать сущность процесса, и выбор их в значительной степени произволен. Экспериментатор же ограничен лишь эмпирически доступными величинами, поэтому интерпретация данных на языке модели подчас сопряжена с большими трудностями.

Ниже покажем, как интерпретировать данные монографии В.С.Ивлева (1955) о зависимости питания от концентрации кормовых объектов на примере питания карпа. В работе приведены лишь относительные рационы

$$r_k = \frac{K_k}{\sum_{i=1}^n R_i}$$

Задача заключается в том, чтобы из опытных данных по зависимости  $r_k$  от концентрации извлечь по возможности больше сведений о характере изучаемого процесса.

В табл. I приведена зависимость  $r_k$  от общей концентрации  $\mu$  при постоянстве состава ( $v=const$ ). По этим данным будут получены такие характеристики питания, которые позволят предсказать исход опытов по изучению зависимости  $r_k$  при ситуации, описанной в 4-м пункте II раздела. Проверка же будет проведена на данных табл.2.

Т а б л и ц а I

Зависимость относительного рациона карпа от концентрации  $\mu$  при постоянстве состава ( $v=const$ )

| Суммарная концентрация $\mu$ |       | 0    | 1    | 2    | 3    | 4    | 5    | 6    |
|------------------------------|-------|------|------|------|------|------|------|------|
| Личинки                      | $r_1$ | 26,0 | 31,3 | 34,6 | 40,2 | 44,0 | 48,2 | 51,3 |
| хитиноид                     | $x_1$ | 1,0  | 1,0  | 1,0  | 1,0  | 1,0  | 1,0  | 1,0  |
| Бокоплавы                    | $r_2$ | 21,0 | 24,0 | 29,8 | 32,4 | 33,7 | 31,3 | 29,5 |
|                              | $x_2$ | 1,0  | 0,95 | 1,07 | 1,00 | 0,96 | 0,81 | 0,72 |
| Неживой корм                 | $r_3$ | 20,0 | 19,4 | 20,7 | 18,1 | 19,2 | 19,5 | 20,2 |
|                              | $x_3$ | 1,0  | 0,80 | 0,77 | 0,58 | 0,57 | 0,53 | 0,51 |
| Водяные ослики               | $r_4$ | 19,1 | 16,2 | 11,0 | 8,5  | 3,1  | 1,0  | 0    |
|                              | $x_4$ | 1,0  | 0,71 | 0,44 | 0,29 | 0,09 | 0,03 | 0    |
| Моллюски                     | $r_5$ | 14,0 | 9,1  | 3,9  | 0,8  | 0    | 0    | 0    |
|                              | $x_5$ | 1,0  | 0,54 | 0,21 | 0,04 | 0    | 0    | 0    |

П р и м е ч а н и е.  $\mu = 1$ , т. е. 1 экз. на  $25 \text{ см}^2$ ;  
 $v_i = \frac{1}{5}$ ,  $i = 1,5$ ; вес карпа 14 г.

Раскрывая  $r_k$  с помощью формул (2), (5), получаем

$$r_k = \frac{x_k r_k^0 p_k}{\sum_{i=1}^n x_i r_i^0 p_i}$$

где виды пронумерованы в порядке убывания приведенных весов. Тогда, согласно теореме 3,  $x_1 = 1$  при любом  $\rho = (\rho_1, \dots, \rho_n) > 0$ .

Поэтому 
$$x_k = \frac{r_k}{r_1} \cdot \frac{\tau_1^0}{\tau_k^0} \cdot \frac{\rho_1}{\rho_k}, \quad k = \overline{2, n}. \quad (7)$$

Таким образом, если известны  $r_k(\rho)$  и  $\tau^0 = (\tau_1^0, \dots, \tau_n^0)$ , то можно найти  $x_k = x_k(\rho)$ .

Пусть  $\nu = \text{const}$ , тогда, согласно 3,6 раздела II,  $\lim_{\mu \rightarrow 0} x_k(\mu) = 1, k = \overline{1, n}$ , следовательно

$$r_k^0 = \lim_{\mu \rightarrow 0} r_k(\mu) = \frac{\tau_k^0 \nu}{\sum_{i=1}^n \tau_i^0 \nu_i}, \quad (8)$$

$$\tau_1^0 : \tau_2^0 : \dots : \tau_n^0 = r_1^0 : r_2^0 : \dots : r_n^0 \quad (\nu_i = \nu_j = \frac{1}{n}). \quad (9)$$

Учитывая свойство (8), находим значение  $r_k^0$  (рис. I и табл. I). Согласно (9), вектор  $\tau^0$  определен с точностью до произвольной множителя. Это связано с тем, что  $r_k$  — величины безразмерные, а  $\tau_k^0$  — величины, зависящие от выбора единицы времени и расстояния. Примем

$$\tau_1^0 = 2,6; \quad \tau_2^0 = 2,1; \quad \tau_3^0 = 2,0; \quad \tau_4^0 = 1,9; \quad \tau_5^0 = 1,4.$$

Используя формулу (7), вычислим  $x_k(\mu)$  (рис. 2; табл. I).

Кривые  $x_k(\mu)$ ,  $k=2,4,5$  имеют перевернутый S-образный вид,  $\lim_{\mu \rightarrow 0} x_k(\mu) = 1$ ;  $\lim_{\mu \rightarrow \infty} x_k(\mu) = 0$ . Необычная форма кривой (3) объясняется, по-видимому, тем, что корм (3) приготовлен экспериментатором, в отличие от остальных кривых ( $k=1,2,4,5$ ), отражающих обычный корм карпа. Это означает, что переходный режим не четко выражен, а охватывает полосу значений  $\mu$ , что и можно было ожидать.

Значения  $\mu_k$  определяем из следующих соображений.

Функция  $\varphi_k(\mu) = -\frac{dx_k(\mu)}{d\mu} \geq 0$  имеет один максимум и  $\lim_{\mu \rightarrow 0} \varphi_k(\mu) = \lim_{\mu \rightarrow \infty} \varphi_k(\mu) = 0$ . Примем, что

$$\varphi_k(\mu) \Big|_{\mu=\mu_k} = \max_{\mu} \varphi_k(\mu).$$

Оценка  $\mu_k$  по данным табл. I приводит к значениям (рис. 2)

$$\mu_2 \approx 7; \quad \mu_3 \approx 4,8; \quad \mu_4 \approx 2; \quad \mu_5 \approx 1,2.$$

Если по данным  $\mu_k$  удастся найти параметры  $\beta_{ik}$ , то, используя свойство 4, можно полностью описать ситуацию, соответствующую данным табл. 2. В опытах пищевые объекты взяты одинаковых размеров, т.е.  $m_i = m_j$ ,  $i, j = \overline{1, n}$ .

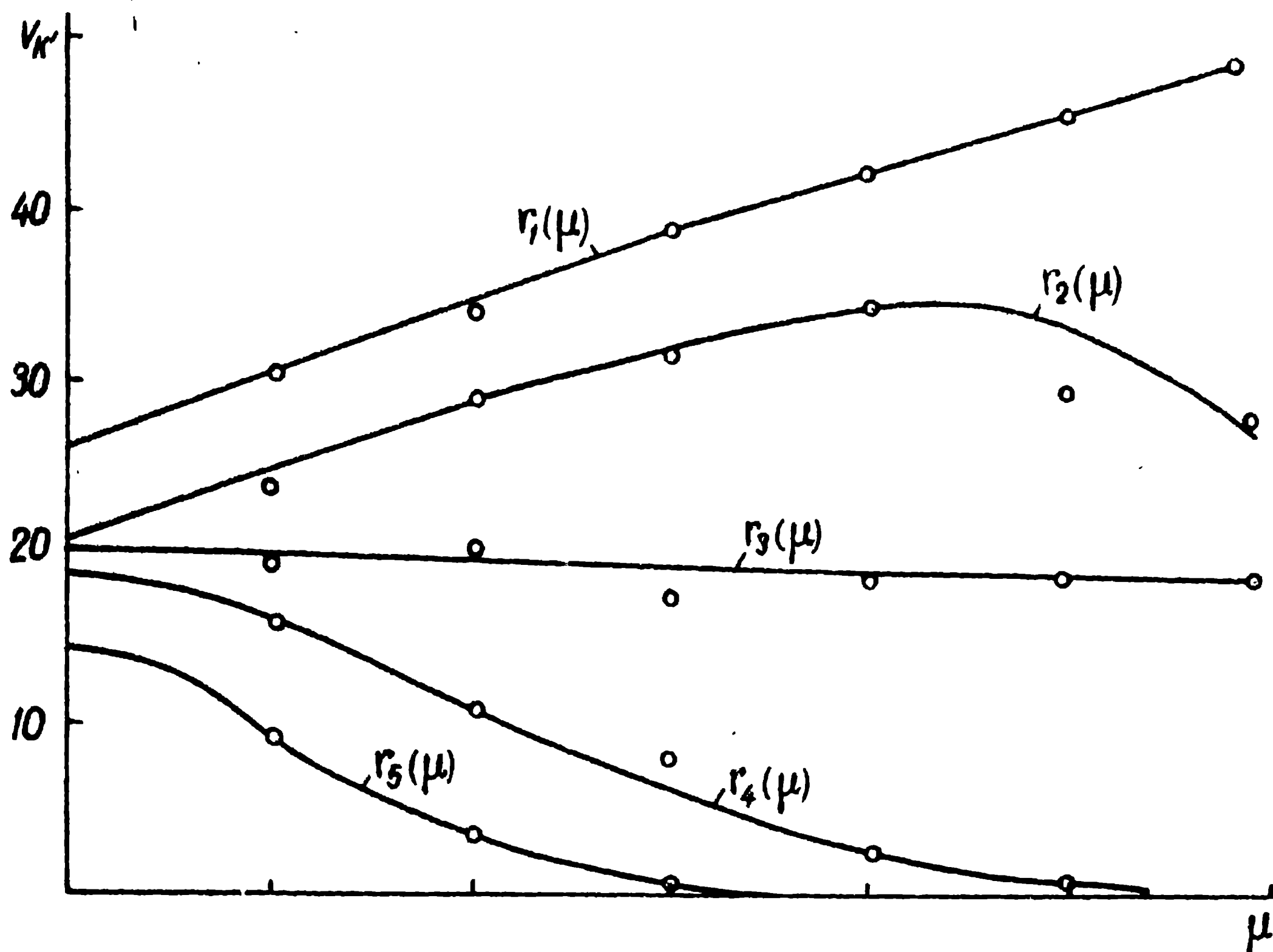


Рис. I. Зависимость относительного рациона  $r_k^{\alpha}$  от концентрации  $\mu$ .

Если требовать непрерывность общего рациона  $\bar{R}$  от  $\rho$ , то, согласно 2б), должно быть  $\rho_i = \rho_j$ . Примем это условие, тогда, согласно теореме 3,  $\tau_1 < \tau_2 < \dots < \tau_n$ , следовательно,  $\rho_{ik} = \tau_i^0 (\tau_k - \tau_i)$ . Так как известны  $\tau_i^0$ , то достаточно найти  $\tau_i - \tau_1 = \Delta_i$ ,  $i = 2, n$ . В опыте (табл. I)  $\nu_i = \frac{1}{n}$ , тогда

$$\Delta_k = \frac{1}{\sum_{i=1}^{k-1} \tau_i^0} \left[ \frac{n}{\mu_k} + \sum_{i=2}^{k-1} \tau_i^0 \Delta_i \right], k \geq 3,$$

$$\Delta_2 = \frac{5}{\mu_2 \tau_1^0}.$$

Теперь переходим к изучению табл. 2. Для этого составим список полученных параметров, приведенных в табл. 3. В качестве исходных данных взяты:

$$n = 4; \quad \tau_1^0 = 2,6; \quad \tau_2^0 = 2,1; \quad \tau_3^0 = 1,9; \quad \tau_4^0 = 1,4; \quad \Delta_1 = 0;$$

$$\Delta_2 = 0,27; \quad \Delta_3 = 0,56; \quad \Delta_4 = 0,76; \quad \mu_0 = 0,8. \quad \rho_i = \rho_j; \quad i, j = 1, 4.$$

Для нахождения  $\beta_{k_0 k}$  и  $\delta_{k_0 k}$  использованы формулы

$$\beta_{ik} = \tau_i^0 (\Delta_k - \Delta_i),$$

$$\delta_{k_0 k} = \frac{1}{3} \sum_{1 \leq i \neq k_0}^{k-1} \beta_{ik}.$$

Зависимость относительного рациона карпа

| $\alpha$<br>$\kappa_0$ | $K$ | $10^{-2}$ |       | $10^{-1}$ |       |
|------------------------|-----|-----------|-------|-----------|-------|
|                        |     | $r_K$     | $x_K$ | $r_K$     | $x_K$ |
| Личинки<br>хитиноид    | 1   | 4,8       | 3,76  | 14,4      | 1,00  |
|                        | 2   | 41,6      | 1,02  | 39,7      | 1,14  |
|                        | 3   | 30,6      | 0,99  | 26,7      | 0,84  |
|                        | 4   | 23,0      | 1     | 19,2      | 0,81  |
| Бокоплав               | 1   | 52,9      | 1,00  | 47,9      | 1,00  |
|                        | 2   | 1,4       | 1,07  | 9,6       | 0,7   |
|                        | 3   | 27,3      | 0,72  | 24,5      | 0,7   |
|                        | 4   | 18,4      | 0,65  | 18,0      | 0,68  |
| Водяные<br>ослики      | 1   | 46,2      | 1,00  | 46,1      | 1,00  |
|                        | 2   | 34,9      | 0,94  | 30,6      | 0,83  |
|                        | 3   | 0,6       | 0,46  | 4,7       | 0,41  |
|                        | 4   | 18,3      | 0,74  | 18,6      | 0,74  |
| Моллюски               | 1   | 44,4      | 1,00  | 43,9      | 1,00  |
|                        | 2   | 30,9      | 0,88  | 28,1      | 0,80  |
|                        | 3   | 24,7      | 0,77  | 23,5      | 0,73  |
|                        | 4   | 0         | 0     | 4,5       | 0,55  |

П р и м е ч а н и е . Вес карпа 14 г.

В табл. 3 величины расположены так, чтобы можно было, применяя свойство (4) раздела II, судить о поведении  $x_K(\alpha)$  при заданном  $\kappa_0$ .

Сформулируем некоторые свойства  $x_K$ , исходя из табл. 3.

I. Пусть  $\alpha \rightarrow 0$ , тогда

а) при  $\kappa_0 = 1, 2, 3$   $x_{\kappa_0} \rightarrow 0$ ;

б) при  $\kappa_0 = 4$   $x_{\kappa_0} \rightarrow 0$ .



от концентрации при  $\mu_0 = 0,8$ ;  $\nu_{\kappa_0} = \alpha$ ;  $\nu_{\kappa} = \frac{1-\alpha}{3}$ ;  $\kappa \neq \kappa_0$  Таблица 2

| 0,25              |              | 0,4               |              | 0,55              |              | 0,70              |              |
|-------------------|--------------|-------------------|--------------|-------------------|--------------|-------------------|--------------|
| $\Gamma_{\kappa}$ | $x_{\kappa}$ | $\Gamma_{\kappa}$ | $x_{\kappa}$ | $\Gamma_{\kappa}$ | $x_{\kappa}$ | $\Gamma_{\kappa}$ | $x_{\kappa}$ |
| 36,2              | 1,00         | 59,2              | 1,00         | 82,8              | 1,00         | 97,0              | 1,00         |
| 26,4              | 0,91         | 21,8              | 0,93         | 10,0              | 0,55         | 1,4               | 0,09         |
| 20,1              | 0,76         | 12,2              | 0,55         | 6,0               | 0,35         | 1,6               | 0,10         |
| 17,3              | 0,89         | 6,8               | 0,41         | 1,2               | 0,07         | 0                 | 0            |
| 36,2              | 1,00         | 37,2              | 1,00         | 28,0              | 1,00         | 21,6              | 1,00         |
| 26,4              | 0,91         | 38,3              | 0,64         | 56,6              | 0,67         | 71,8              | 0,58         |
| 20,1              | 0,76         | 14,6              | 0,54         | 11,0              | 0,54         | 7,2               | 0,46         |
| 17,3              | 0,89         | 9,9               | 0,50         | 4,4               | 0,30         | 0,4               | 0,04         |
| 36,2              | 1,00         | 36,6              | 1,00         | 41,9              | 1,00         | 52,3              | 1,00         |
| 26,4              | 0,91         | 25,4              | 0,86         | 17,6              | 0,53         | 12,0              | 0,27         |
| 20,1              | 0,76         | 24,5              | 0,46         | 31,7              | 0,28         | 34,0              | 0,13         |
| 17,3              | 0,89         | 13,5              | 0,68         | 8,8               | 0,39         | 1,7               | 0,06         |
| 36,2              | 1,00         | 28,0              | 1,00         | 46,6              | 1,00         | 55,7              | 1,00         |
| 26,4              | 0,91         | 23,5              | 1,05         | 17,2              | 0,46         | 12,6              | 0,29         |
| 20,1              | 0,76         | 17,2              | 0,88         | 11,8              | 0,35         | 6,6               | 0,17         |
| 17,3              | 0,89         | 21,3              | 0,70         | 24,4              | 0,50         | 25,1              | 0,12         |

2. Пусть  $\alpha \rightarrow 1$ , тогда

- а) при  $\kappa_0 = 1$   $x_3, x_4 \rightarrow 0$ ;  $x_2 \rightarrow 1$ ;
- б) при  $\kappa_0 = 2$   $x_2 \rightarrow 1$ ;  $x_3 \rightarrow 0$ ;  $x_4 \rightarrow 0$ ;
- в) при  $\kappa_0 = 3$   $x_2, x_4 \rightarrow 0$ ;  $x_3 \rightarrow 1$ ;
- г) при  $\kappa_0 = 4$   $x_2, x_3 \rightarrow 0$ ;  $x_4 \rightarrow 1$ .

3. При  $\alpha$  близких к 0,5 при любом  $\kappa_0$  ни одно  $x_{\kappa}$  не должно приближаться к нулю.

Проверка этих свойств по значениям  $x_{\kappa}$  табл. 2 показывает, что свойства 1,3 выполняются удовлетворительно, в свойстве 2 приблизительно выполняются все пункты, за исключением

Т а б л и ц а 3

Поведение параметра  $\chi_k$  в эк. функции  $\alpha$ , где  $\nu_{k_0} = \alpha$ ;  
 $\nu_i = \frac{1}{3}(1-\alpha)$ ;  $i \neq k_0$ ;  $i, k_0 = 1, 4$  при  $\mu_0 = 0,8$

| $k_0$                                    | 1                        |                          |                          |                          | 2                           |                             |                  |                  | 3                           |                             |                             |                             | 4                           |                             |          |          |
|--|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------|------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|----------|----------|
| $k$                                      | 1                        | 2                        | 3                        | 4                        | 1                           | 2                           | 3                | 4                | 1                           | 2                           | 3                           | 4                           | 1                           | 2                           | 3        | 4        |
| $\beta_{k_0 k}$                          | 0,70                     | 1,45                     | 1,98                     | 1,98                     | 0                           | 0,61                        | 1,03             | 1,03             | 0                           | 0                           | 0                           | 0,57                        | 0                           | 0                           | 0        | 0        |
| $\delta_{k_0 k}$                         | 0                        | 0,20                     | 0,53                     | 0,53                     | 0,23                        | 0,49                        | 0,85             | 0,85             | 0,23                        | 0,69                        | 0,69                        | 1,00                        | 0,23                        | 0,69                        | 1,19     | 1,19     |
| $\mu_{k_0 k}$                            | 1,42                     | 0,68                     | 0,51                     | 0,51                     | 4,27                        | 1,64                        | 0,97             | 0,97             | 4,27                        | 1,45                        | 1,45                        | 1,00                        | 4,27                        | 1,45                        | 0,84     | 0,84     |
| $\mu_{k_0 k}^2$                          | $\infty$                 | 4,93                     | 1,88                     | 1,88                     | $\infty$                    | 2,06                        | 1,18             | 1,18             | $\infty$                    | $\infty$                    | $\infty$                    | 1,75                        | $\infty$                    | $\infty$                    | $\infty$ | $\infty$ |
| $\mu_0$                                  | $\langle \mu_1' \rangle$ | $\in \Omega_{13}$        | $\in \Omega_{14}$        | $\in \Omega_{14}$        | $\langle \mu_{22}' \rangle$ | $\langle \mu_{23}' \rangle$ | $\leq \mu_{24}'$ | $\leq \mu_{24}'$ | $\langle \mu_{32}' \rangle$ | $\langle \mu_{33}' \rangle$ | $\langle \mu_{43}' \rangle$ | $\langle \mu_{34}' \rangle$ | $\langle \mu_{42}' \rangle$ | $\langle \mu_{43}' \rangle$ | $\infty$ | $\infty$ |
| $\frac{\partial \mu_k}{\partial \alpha}$ | $\langle \mu_2' \rangle$ | $\langle \mu_3' \rangle$ | $\langle \mu_4' \rangle$ | $\langle \mu_4' \rangle$ | $\langle \mu_{22}' \rangle$ | $\langle \mu_{23}' \rangle$ | $\leq \mu_{24}'$ | $\leq \mu_{24}'$ | $\langle \mu_{32}' \rangle$ | $\langle \mu_{33}' \rangle$ | $\langle \mu_{43}' \rangle$ | $\langle \mu_{34}' \rangle$ | $\langle \mu_{42}' \rangle$ | $\langle \mu_{43}' \rangle$ | $\infty$ | $\infty$ |
| $\chi_k$                                 | $\langle \mu_2' \rangle$ | $\langle \mu_3' \rangle$ | $\langle \mu_4' \rangle$ | $\langle \mu_4' \rangle$ | $\langle \mu_{22}' \rangle$ | $\langle \mu_{23}' \rangle$ | $\leq \mu_{24}'$ | $\leq \mu_{24}'$ | $\langle \mu_{32}' \rangle$ | $\langle \mu_{33}' \rangle$ | $\langle \mu_{43}' \rangle$ | $\langle \mu_{34}' \rangle$ | $\langle \mu_{42}' \rangle$ | $\langle \mu_{43}' \rangle$ | $\infty$ | $\infty$ |
| $\alpha_{k_0 k}$                         | 0,83                     | 0,83                     | 0,50                     | 0,50                     | 0,50                        | 0,50                        | 0,50             | 0,50             | 0,50                        | 0,50                        | 0,50                        | 0,50                        | 0,50                        | 0,50                        | 0,50     | 0,50     |

П р и м е ч а н и е. Z,  $\infty$  - означает соответственно убывающую и возрастающую функцию  $\chi_k$  от  $\alpha$ .

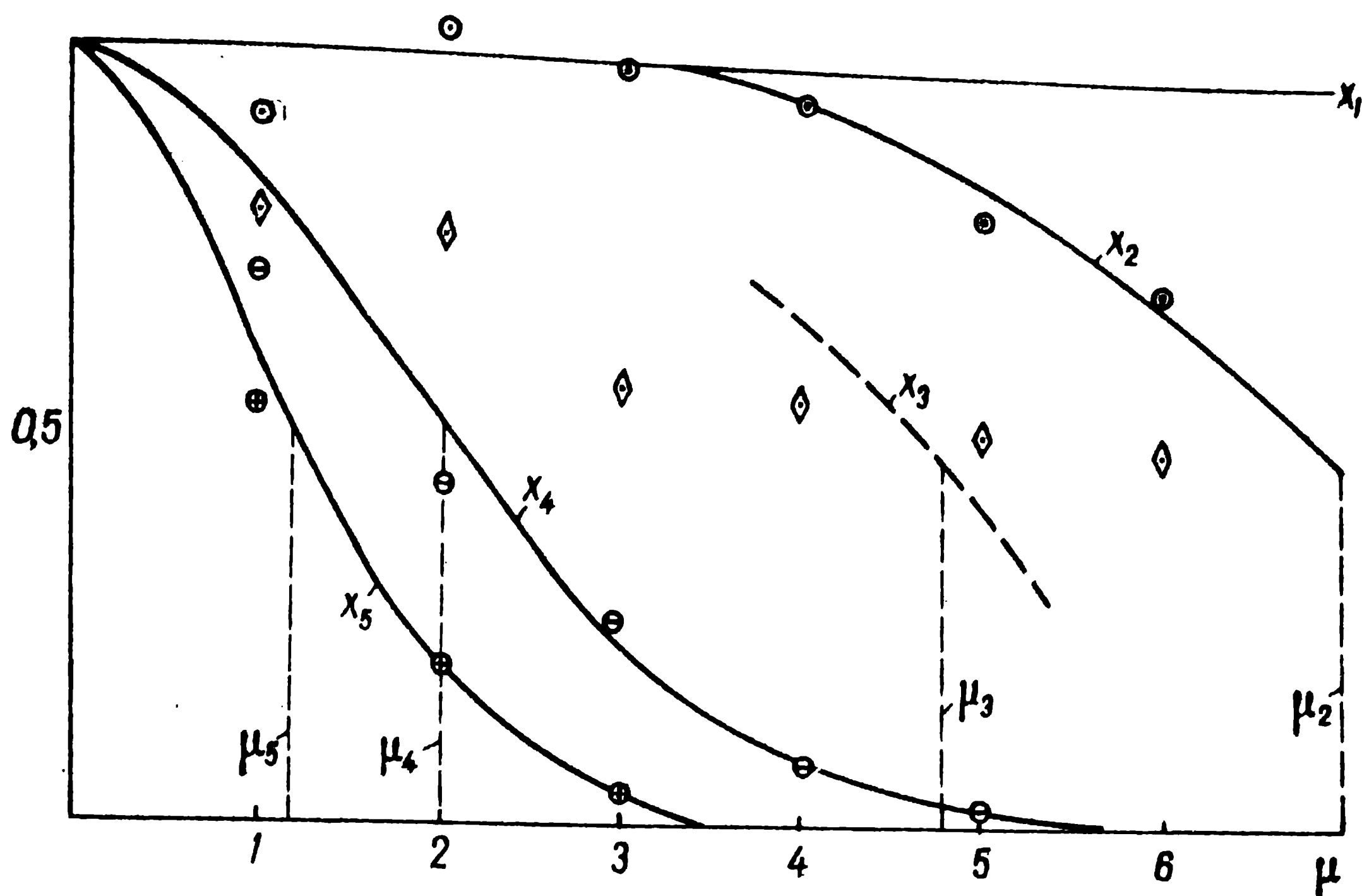


Рис. 2. Зависимость вероятности захвата от суммарных концентраций пищевых объектов при постоянстве состава по В.С.Ивлеву (1955).

а)  $x_2 \rightarrow 0$ ,

в), г)  $x_{k_0} \rightarrow 1$ .

Не исключено, что эти расхождения порождены случайными ошибками наблюдений.

Более или менее удовлетворительный результат проверки модели на основании опытных данных указывает, на наш взгляд, что вид оптимизирующей функции  $F$  выбран нами правильно. Что касается структуры входящего потока, то следует ожидать, что общие свойства переходного режима не существенно изменятся при замене простейшего потока потоком более сложной структуры. Не ясно, однако, в чем главная причина того, что полоса переходного режима гораздо шире, чем мы предполагали. Возможно, это связано с тем, что природа не довела до конца оптимизацию или что в реальном потоке требования ординарности и отсутствия последствий не выполнимы. Поэтому имеет смысл искать оптимальные стратегии при снятии каждого из перечисленных требований, но при прежнем виде оптимизирующей функции.

Л и т е р а т у р а

V o l t e r r a V. Principes de biologie mathematique.-  
Acta biotheoretica, 3, 1, 1957.

И в л е в В.С. Экспериментальная экология питания рыб.  
Пищепромиздат, М., 1955.

Т е н В.С. О принципе лимитирующих факторов (в печати).

Х и н ч и н А.Я. Работы по математической теории мас-  
сового обслуживания. Физматгиз, М., 1963.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ПИТАНИЮ ACARTIA CLAUDI  
G I E S V R . С ПОМОЩЬЮ РАДИОУГЛЕРОДНОГО  
МЕТОДА

Т.С.Петипа, Ю.И.Сорокин, Л.А.Ланокая

В связи с тем, что в Черном море питание планктонных вес-  
лоногих рачков исследовалось ранее только визуальными метода-  
ми (Яновская, 1956; Петипа, 1959а,б, и др.), представляет инте-  
рес использовать для этой цели более точный метод меченых ато-  
мов. Сравнение результатов, полученных с применением различных  
методик для одних и тех же исследований, дает возможность оце-  
нить, с одной стороны, правильность этих результатов, с другой -  
выявить методические погрешности.

Метод меченых атомов был применен впервые для изуче-  
ния питания морских планктонных веслоногих рачков Маршалл  
(Marshall, 1952). Благодаря использованию радиоактивного фосфо-  
ра и радиоактивного углерода ей удалось определить возмож-  
ность поедания рачками тех или иных водорослей, величины  
потребления и усвоения пищи и степень накопления усвоенного  
вещества отдельными тканями организма (например, яйцами).

Радиоуглеродный метод, примененный в настоящей работе,  
был разработан одним из авторов (Сорокин, 1966) для изуче-  
ния различных сторон процесса питания пресноводных животных.  
Особое внимание было уделено изучению количественных зависи-  
мостей потребления и использования организмами различной пи-  
щи. В частности, предложенная методика дает возможность од-  
новременно определить все основные компоненты пищевого балан-  
сового равенства. Эта методика в настоящее время может быть  
применена для экспериментального исследования энергетиче-  
ских превращений не только у отдельных организмов, но и у  
популяций и сообществ.

Описание радиоуглеродного метода в применении к морским организмам дано в статье Е.В.Павловой и Ю.И.Сорокина (см. наст. сборник).

В данной работе представлены результаты изучения питания и последующего использования потребленной пищи черноморским веслоногим *Acartia clausi*.

#### Методика

Общая схема постановки экспериментов приведена в вышеупомянутой работе Е.В.Павловой и Ю.И.Сорокина.

В первой серии опытов определяли спектр питания, измеряя "индекс усвоения" -  $C_u/C$ , или отношение усвоенного и отложенного в теле углерода к общему количеству углерода, содержащемуся в животном. При этом рачков из свежесобранных проб планктона в течение суток или нескольких часов кормили разными видами водорослей, простейшими и бактериями. Культуры водорослей были подготовлены и помещены заранее, а штамм бактерий и инфузорий выделяли из морской воды перед постановкой опытов. Бактерий выращивали на морской воде, содержащей 0,5 г/л меченой глюкозы. На этой среде они давали гомогенную взвесь. Инфузорий метили путем их разведения на гомогенной взвеси меченых бактерий.

Далее, установив, какие из предложенных пищевых объектов являются оптимальными, использовали один из них для постановки следующих двух серий экспериментов. Вторая серия - определение влияния концентрации корма на интенсивность питания животных. Третья серия - определение исходных компонентов для расчета пищевого балансового равенства.

Во второй серии опытов рачков в течение двух часов в период интенсивного питания содержали в сосудах с различной концентрацией меченого кормового объекта. Общее количество пищи в опытном сосуде при самой низкой концентрации не менее чем в 3 раза превышало оптимальный рацион рачков. Затем животных отмывали 2-3 л чистой морской воды и несколькими миллилитрами дистиллированной воды от меченой пищи и солей и определяли их радиоактивность. В третьей серии в течение, обычно, 15 - 40 мин (также в период интенсивного питания) рачков кормили мечеными водорослями, затем в течение 40 мин - 1,5 час содержали на немеченом корме. Меченый и немеченый корм был один и тот же. Время экспозиции животных на меченом и не-

меченом корме в разные часы суток было определено для *Acartia* ранее (Петипа, 1959а, 1966б). Оно соответствует, в первом случае, времени, необходимому для однократного заполнения кишечника животного пищей, во втором - продолжительности переваривания этого количества пищи. Продолжительность переваривания была также определена по  $C^{14}$  методикой, описанной ранее (Сорокин, 1966).

Во всех сериях экспериментов исследовались половозрелые *Acartia*.

### Результаты

1. Качественный состав пищи *Acartia* и степень усвоения ее того или иного кормового объекта представлены в табл. I. Сравнение индекса  $C_y/C$  при кормлении *Acartia* 10 видами различной пищи показало, что лучше всего *Acartia* потребляет и усваивает округлых перидиней среднего размера - от 14 до 50 мк. Так, при потреблении *Chlorella*, *Glenodinium* и *Prorocentrum* *Acartia* имеет самые высокие индексы усвоения (8 - 38%). Более крупные компактные *Diatomea* (*Coscinodiscus*), мелкие, нежные колониальные формы (*Asterionella*) и инфузории, хотя и могут интенсивно потребляться рачками, но усваиваются значительно хуже. Индексы усвоения на этой пище у *Acartia* колеблются от 2 до 4,6. И наконец, самые мелкие организмы, как бактерии, крупные палочковидные *Diatomea* и клетки с грубыми выростами (*Ditylum*) оказались наихудшей пищей, так как  $C_y/C$  в этих случаях равны 0,43 - 1,56. Потребление растительного детрита (убитые и начавшие разлагаться водоросли *Prorocentrum*) было также крайне низким -  $C_y/C$  равен 1,8.

2. Для выяснения влияния концентрации пищи на интенсивность питания *Acartia* в качестве пищевого объекта был использован *Prorocentrum*. Выбранные концентрации пищи соответствовали наблюдаемым в море (рис. I; табл. 2). Обе иллюстрации свидетельствуют о четкой зависимости интенсивности питания *Acartia* от концентрации кормовой водоросли. При увеличении концентрации *Prorocentrum* от 1 до 300 кл/мл, или от 0,1 до 3 г/м<sup>3</sup>, интенсивность питания резко возрастает. При дальнейшем увеличении концентрации она растет очень медленно.

Характеристика спектра питания Asartia clausi\* по индексу усвоения  $C_y/C_x$ 

| Вид пищи                           | Ср      |                         |                           | Число                               |                                     | Время и дата                 |                     | Су      |          | имп/экз |          | имп/экз за сутки               |          | C <sub>y</sub> /C <sub>x</sub> |  |
|------------------------------------|---------|-------------------------|---------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------|---------------------|---------|----------|---------|----------|--------------------------------|----------|--------------------------------|--|
|                                    | пищи,   | t <sup>р</sup> ,<br>мкг | t <sup>с</sup> ,<br>C/имп | рач-<br>ков в<br>опыте,<br>экз.     | рач-<br>ков в<br>опыте,<br>экз.     | питания на ме-<br>ченой пище | за время опы-<br>та | имп/экз | за сутки | имп/экз | за сутки | C <sub>y</sub> /C <sub>x</sub> | за сутки | %                              |  |
| <i>Procentrum miscans</i>          | 0,00053 | 18                      | 61                        | 12 <sup>27</sup> - 12 <sup>30</sup> | 12 <sup>27</sup> - 12 <sup>30</sup> | 296,7                        | 296,7               | 0,157   | 8,4      |         |          |                                |          |                                |  |
|                                    |         |                         |                           | 13.х - 14/х                         |                                     |                              |                     |         |          |         |          |                                |          |                                |  |
| <i>Glenodinium foliaceum</i>       | 0,002   | 18                      | 47                        | 18 <sup>20</sup> - 18 <sup>20</sup> | 18 <sup>20</sup> - 18 <sup>20</sup> | 256,5                        | 256,5               | 0,513   | 27,5     |         |          |                                |          |                                |  |
|                                    |         |                         |                           | 13.х - 14/х                         |                                     |                              |                     |         |          |         |          |                                |          |                                |  |
| <i>Coscinodiscus granii</i>        | 0,00022 | 18                      | 50                        | 20 <sup>50</sup> - 20 <sup>50</sup> | 20 <sup>50</sup> - 20 <sup>50</sup> | 237,6                        | 237,6               | 0,052   | 2,8      |         |          |                                |          |                                |  |
|                                    |         |                         |                           | 13.х - 14/х                         |                                     |                              |                     |         |          |         |          |                                |          |                                |  |
| Бактерии                           | 0,003   | 18                      | 63                        | 11 <sup>27</sup> - 16 <sup>27</sup> | 11 <sup>27</sup> - 16 <sup>27</sup> | 2,0                          | 2,0                 | 0,029   | 1,56     |         |          |                                |          |                                |  |
| Бактериальные культуры             | 0,0035  | 20,5                    | 53                        | 17 <sup>25</sup> - 21 <sup>25</sup> | 17 <sup>25</sup> - 21 <sup>25</sup> | 1,2                          | 1,2                 | 0,025   | 1,35     |         |          |                                |          |                                |  |
| <i>Exuviaella cordata</i>          | 0,01    | 18,5                    | 58                        | 20 <sup>50</sup> - 20 <sup>50</sup> | 20 <sup>50</sup> - 20 <sup>50</sup> | 70,4                         | 70,4                | 0,704   | 37,8     |         |          |                                |          |                                |  |
|                                    |         |                         |                           | 24.х - 25/х                         |                                     |                              |                     |         |          |         |          |                                |          |                                |  |
| <i>Ditylum brightwellii</i>        | 0,00061 | 18,5                    | 45                        | 15 <sup>10</sup> - 15 <sup>10</sup> | 15 <sup>10</sup> - 15 <sup>10</sup> | 32,2                         | 32,2                | 0,020   | 1,1      |         |          |                                |          |                                |  |
|                                    |         |                         |                           | 24.х - 15/х                         |                                     |                              |                     |         |          |         |          |                                |          |                                |  |
| <i>Asterionella japonica</i>       | 0,00446 | 18,5                    | 44                        | 23 <sup>15</sup> - 23 <sup>15</sup> | 23 <sup>15</sup> - 23 <sup>15</sup> | 19,4                         | 19,4                | 0,086   | 4,6      |         |          |                                |          |                                |  |
|                                    |         |                         |                           | 24.х - 25/х                         |                                     |                              |                     |         |          |         |          |                                |          |                                |  |
| <i>Thalassiothrix mediterranea</i> | 0,00085 | 18,5                    | 53                        | 18 <sup>00</sup> - 18 <sup>00</sup> | 18 <sup>00</sup> - 18 <sup>00</sup> | 9,4                          | 9,4                 | 0,008   | 0,43     |         |          |                                |          |                                |  |
|                                    |         |                         |                           | 24.х - 24/х                         |                                     |                              |                     |         |          |         |          |                                |          |                                |  |
| Инфузории                          | 0,003   | 20                      | 53                        | 18 <sup>00</sup> - 23 <sup>10</sup> | 18 <sup>00</sup> - 23 <sup>10</sup> | 5,7                          | 5,7                 | 0,079   | 4,1      |         |          |                                |          |                                |  |
| Инфузории                          | 0,003   | 19,5                    | 29                        | 23 <sup>00</sup> - 23 <sup>00</sup> | 23 <sup>00</sup> - 23 <sup>00</sup> | 12,7                         | 12,7                | 0,038   | 2,1      |         |          |                                |          |                                |  |
|                                    |         |                         |                           | 26.х - 27/х                         |                                     |                              |                     |         |          |         |          |                                |          |                                |  |

\* Среднее из трех определений содержания углерода в теле Asartia составляет 1,36 мкг/Секз.

\*\* Часы и минуты.



Т а б л и ц а 2

Зависимость интенсивности питания Асегтия слявзі от  
концентрации Кгогосентгум місалъ при 17 - 18,5° С

| Концентрация<br>пищи | Концентрация<br>ккл/мл | Объем во-<br>ды в опы-<br>те, мл | Число рач-<br>ков в<br>опыте,<br>экз. | Время питания<br>на меченой<br>пище | Радиоактивность<br>препарата,<br>имп/мин | Радиоактивность<br>А. слявзі<br>имп/экз | Всего<br>радиоактивности<br>в теле, имп/экз |
|----------------------|------------------------|----------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|--|---|---|
|                      |                        |                                  |                                       |                                     |  |   |   |
| 1                    | 0,01                   | 2000                             | 49                                    | 15 <sup>05</sup> - 17 <sup>05</sup> | 36,4                                     | 0,74                                    | 0,00019                                     |
| 3                    | 0,03                   | 1000                             | 50                                    | 15 <sup>15</sup> - 17 <sup>15</sup> | 80,1                                     | 1,60                                    | 0,00040                                     |
| 5                    | 0,05                   | 1100                             | 52                                    | 19 <sup>00</sup> - 21 <sup>00</sup> | 702,0                                    | 13,5                                    | 0,00350                                     |
| 15                   | 0,15                   | 1000                             | 50                                    | 18 <sup>30</sup> - 20 <sup>30</sup> | 1858,0                                   | 37,2                                    | 0,00970                                     |
| 50                   | 0,50                   | 500                              | 49                                    | 18 <sup>20</sup> - 20 <sup>20</sup> | 4632,0                                   | 94,5                                    | 0,02400                                     |
| 150                  | 1,50                   | 300                              | 48                                    | 18 <sup>10</sup> - 20 <sup>10</sup> | 6208,0                                   | 129,3                                   | 0,03400                                     |
| 300                  | 3,00                   | 600                              | 50                                    | 16 <sup>00</sup> - 18 <sup>00</sup> | 14382,0                                  | 287,6                                   | 0,07500                                     |
| 500                  | 5,00                   | 100                              | 48                                    | 17 <sup>50</sup> - 19 <sup>50</sup> | 14136,0                                  | 294,5                                   | 0,07700                                     |
| 1000                 | 10,0                   | 100                              | 50                                    | 17 <sup>45</sup> - 19 <sup>45</sup> | 15829,0                                  | 316,6                                   | 0,08200                                     |
| 2000                 | 20,0                   | 100                              | 51                                    | 22 <sup>00</sup> - 24 <sup>00</sup> | 18930,0                                  | 371,1                                   | 0,09600                                     |

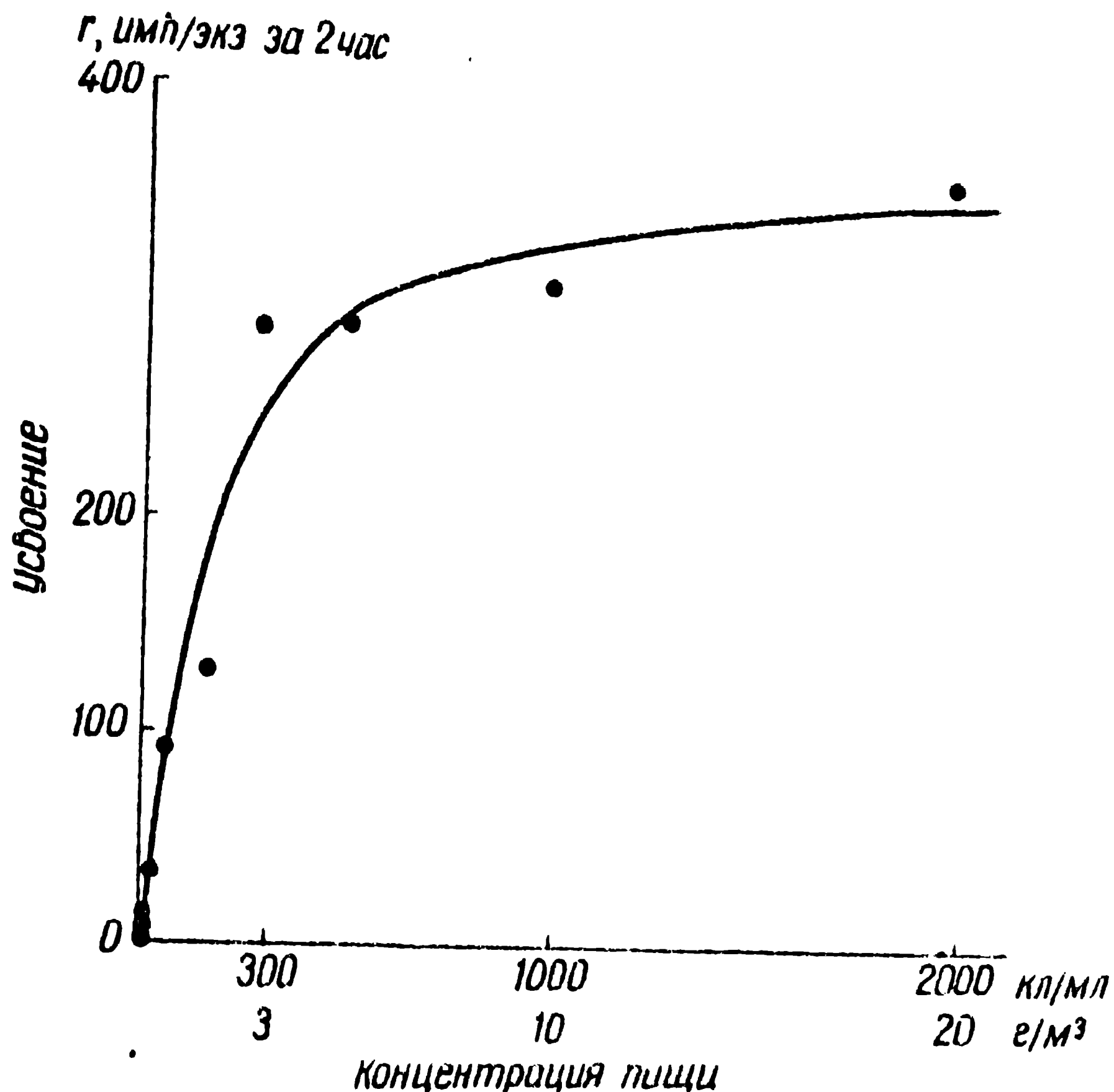


Рис. 1. Влияние концентрации пищи на интенсивность питания *Acartia clausi*.

3. Исходными компонентами пищевого балансового равенства являются: величина отложенного в теле вещества ( $R_e$ ), энергетические потери меченой пищи на дыхание ( $r_c$ ), твердые фекалии ( $r_f$ ) и жидкие органические ( $r_a$ ) выделения. Все компоненты получены в результате кратковременного питания и однократного заполнения всего кишечника рачков меченой пищи. Определение жидких органических выделений ( $r_a$ ) проводилось только в двух случаях.

Результаты определения всех этих компонентов при разных концентрациях пищи приведены в табл. 3. Их сумма представляет общее количество потребленной меченой пищи за время питания ( $R_1$ ). Величина  $r_a$  в  $R_1$  не включена и для обоих случаев отмечена отдельно.

Для расчета суточного баланса поступления и последующего расхода вещества и энергии у *Acartia* необходимо знать продолжительность прохождения пищи по кишечнику, или время пере-

| Количество<br>экз. | Температура<br>воды,<br>°C | С <sub>р</sub><br>корма,<br>мкг С/инд | Время суток                         | Время<br>экспози-<br>ции,<br>мин | Число<br>раков<br>опыте<br>экз. |
|--------------------|----------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|
| 20                 | 18 <sup>0</sup>            | 0,00026                               | 19 <sup>30</sup> - 19 <sup>50</sup> | 20                               | 50                              |
| 20                 | 19 <sup>0</sup>            | 0,00177                               | 21 <sup>38</sup> - 21 <sup>58</sup> | 20                               | 51                              |
| 30                 | 19 <sup>0</sup>            | 0,00177                               | 21 <sup>07</sup> - 21 <sup>27</sup> | 20                               | 47                              |
| 50                 | 18 <sup>0</sup>            | 0,0013                                | 20 <sup>53</sup> - 21 <sup>13</sup> | 20                               | 43                              |
| 100                | 18 <sup>0</sup>            | 0,0013                                | 21 <sup>00</sup> - 21 <sup>20</sup> | 20                               | 46                              |
| 300                | 20 <sup>0</sup>            | 0,000547                              | 17 <sup>22</sup> - 17 <sup>42</sup> | 20                               | 89                              |
| 300                | 18 <sup>0</sup>            | 0,0013                                | 21 <sup>10</sup> - 21 <sup>30</sup> | 20                               | 49                              |
| 300                | 19 <sup>0</sup>            | 0,00177                               | 21 <sup>10</sup> - 21 <sup>30</sup> | 20                               | 49                              |
| 350                | 19 <sup>0</sup>            | 0,00053                               | 24 <sup>15</sup> - 24 <sup>30</sup> | 15                               | 100                             |
| 300-400            | 20 <sup>0</sup>            | 0,0034                                | 17 <sup>50</sup> - 18 <sup>05</sup> | 15                               | 38                              |
| 380                | 19 <sup>0</sup>            | 0,00042                               | 18 <sup>00</sup> - 18 <sup>15</sup> | 15                               | 71                              |
| 370                | 20 <sup>0</sup>            | 0,0034                                | 15 <sup>17</sup> - 15 <sup>32</sup> | 15                               | 44                              |
| 820                | 18 <sup>0</sup>            | 0,00053                               | 21 <sup>18</sup> - 21 <sup>38</sup> | 20                               | 55                              |
| 820                | 18 <sup>0</sup>            | 0,00053                               | 21 <sup>18</sup> - 21 <sup>32</sup> | 14                               | 20                              |
| 1000               | 18 <sup>0</sup>            | 0,0013                                | 21 <sup>50</sup> - 22 <sup>10</sup> | 20                               | 38                              |
| 2000               | 18 <sup>0</sup>            | 0,00026                               | 19 <sup>25</sup> - 19 <sup>48</sup> | 23                               | 30                              |
| 15600              | 21 <sup>0</sup>            | 0,001                                 | 12 <sup>28</sup> - 12 <sup>43</sup> | 15                               | 48                              |
| 300<br>(мертвые)   | 20 <sup>0</sup>            | 0,000547                              | 24 <sup>40</sup> - 22               | 20                               | 61                              |

\* / Накопление в теле -  $R_2$ ; выделенная  $CO_2$  -  $r_c$ ; фекалии -  $r_f$ ;  
 \*\* / Средний размер *Acartia* - 1,18 мм, средний сырой вес - 0,046 мг,

варивания, в разные часы суток. Поэтому в данной работе было определено время переваривания для двух периодов питания: интенсивного (13-24 час) и слабого (24-13 час). Суточный ритм интенсивности питания представлен на рис. 2, время переваривания в табл. 4. Как видно из таблицы, основная масса пищи в период интенсивного питания проходит через кишечник за 40 мин., в период слабого питания - за 1,5 час.

Расчет суточных величин поступления и расхода вещества и энергии у *Acartia* осуществлялся следующим образом. Сначала по рис. 1 определялся коэффициент для приведения всех исход-

Т а б л и ц а 3  
балансового равенства при кратковременном кормлении *Acartia* clausi и водорослью *Proocentrum micans*

| $R_e$   | $r_c$        | $r_f$ | $R_e$               | $r_c$        | $r_f$ | $R_e$             | $r_c$        | $r_f$        | $R_e$             |
|---------|--------------|-------|---------------------|--------------|-------|-------------------|--------------|--------------|-------------------|
| имп/экз |              |       | $10^{-3}$ мкг С/экз |              |       | $10^{-4}$ кал/экз |              |              | $10^{-4}$ кал/экз |
| 0,31    | 2,89         | 2,11  | 0,08                | 0,75         | 0,55  | 0,007             | 0,07         | 0,05         | 0,127             |
| 1,22    | 1,30         | 1,18  | 2,15                | 2,30         | 2,10  | 0,20              | 0,22         | 0,20         | 0,64              |
| 1,34    | 2,12         | 2,30  | 2,37                | 3,74         | 4,07  | 0,22              | 0,35         | 0,38         | 0,95              |
| 1,09    | 6,92         | 7,06  | 1,42                | 9,00         | 9,20  | 0,13              | 0,84         | 0,86         | 1,83              |
| 1,10    | 2,31         | 8,09  | 1,43                | 3,00         | 10,50 | 0,13              | 0,28         | 0,98         | 1,39              |
| 16,84   | 13,88        | 8,15  | 9,21                | 7,58         | 4,45  | 0,86              | 0,71         | 0,42         | 1,99              |
|         | $r_d = 7,68$ |       |                     | $r_d = 4,20$ |       |                   | $r_d = 0,39$ | $r_d = 0,39$ |                   |
| 1,85    | 5,55         | 16,72 | 2,40                | 7,19         | 21,70 | 0,22              | 0,86         | 2,03         | 3,11              |
| 6,45    | 7,19         | 5,84  | 11,41               | 12,72        | 10,30 | 1,07              | 1,19         | 0,96         | 3,22              |
| 15,42   | 5,27         | 1,71  | 8,20                | 2,80         | 0,91  | 0,77              | 0,26         | 0,08         | 1,11              |
| 2,47    | 1,27         | 3,41  | 8,40                | 4,30         | 11,60 | 0,79              | 0,40         | 1,08         | 2,27              |
| 24,18   | 19,87        | 2,18  | 10,00               | 8,30         | 0,92  | 0,94              | 0,78         | 0,086        | 1,81              |
| 3,80    | 0,93         | 3,67  | 13,00               | 3,10         | 12,50 | 1,22              | 0,29         | 1,17         | 2,68              |
| 33,60   | 17,82        | 9,43  | 17,80               | 9,39         | 5,00  | 1,67              | 0,88         | 0,47         | 3,02              |
| 26,37   | 13,28        | 4,91  | 13,97               | 7,03         | 2,60  | 1,31              | 0,66         | 0,24         | 2,21              |
| 6,80    | 13,71        | 34,01 | 9,00                | 17,80        | 44,20 | 0,84              | 1,67         | 4,14         | 6,65              |
| 67,00   | 96,44        | 77,70 | 17,40               | 24,80        | 20,20 | 1,63              | 2,32         | 1,90         | 5,85              |
| 7,20    | 0,54         | 4,64  | 23,80               | 2,00         | 17,20 | 2,70              | 0,19         | 1,60         | 4,49              |
| 0,95    | 0,97         | 2,46  | 0,52                | 0,53         | 1,34  | 0,48              | 0,050        | 0,13         | 0,23              |
|         | $r_d = 2,30$ |       |                     | $r_d = 1,25$ |       |                   | $r_d = 0,12$ | $r_d = 0,12$ |                   |

выделенное растворенное органическое вещество -  $r_d$  ;

содержание энергии в теле - 0,041 кал/экз (Петипа, 1966).

ных компонентов баланса из табл. 3 к среднесуточной величине. Этот коэффициент равен 1,35. Затем было определено среднесуточное время переваривания. Оно равно 1 час. При непрерывном питании, наблюдавшемся у *Acartia* , и при учете среднесуточной величины наполнения содержимое кишечника рачков в течение суток будет полностью сменяться 24 раза. Используя оба коэффициента и приведя предварительно все величины исходных компонентов баланса к 40 минутной экспозиции на меченом корме, получаем для *Acartia* суточные величины поступления и расхода

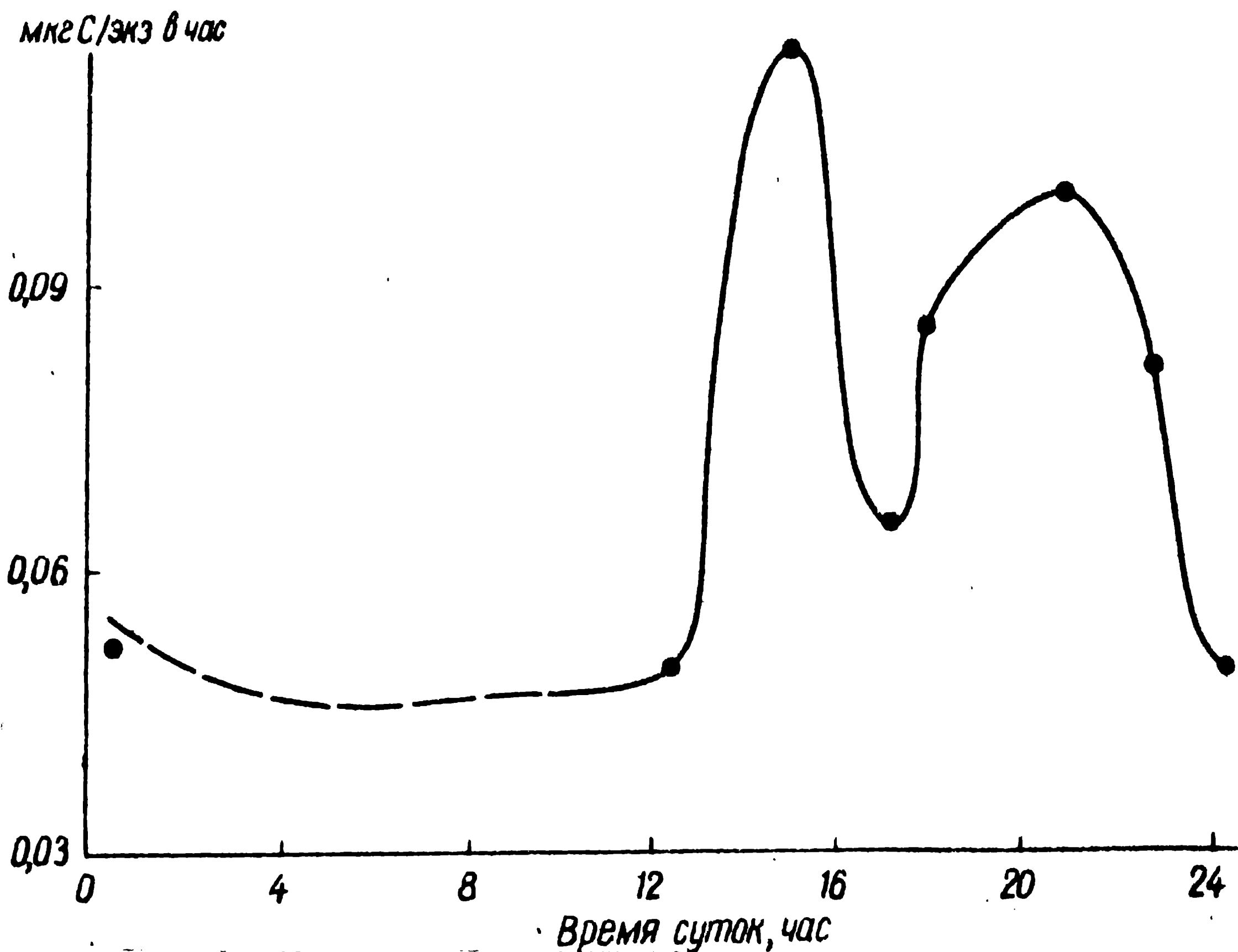


Рис. 2. Суточный ритм питания у *Acartia clausi*.

меченого вещества и энергии. Так, например, чтобы получить суточную величину выделенных фекалий, необходимо значение

$r_f$ , полученное в период интенсивного питания и приведенное к 40 минутной экспозиции, разделить на 1,35 и умножить на 24, значение же  $r_f$ , полученное в период слабого питания и тоже приведенное к 40 минутной экспозиции, надо умножить на 1,35 и на 24.

Полученные указанным путем суточные показатели для компонентов баланса дают суточные величины усвоенной пищи  $[(r_c + R_d) \rightarrow U]$ , неусвоенное за сутки твердое ( $r_f \rightarrow E$ ) и жидкое органическое ( $r_d \rightarrow D$ ) вещество. Все выделения — твердая и жидкая фракции — составляют общее количество неусвоенной пищи ( $F$ ).

Таким образом мы получаем основные элементы пищевого балансового равенства, сумма которых составляет суточный рацион. Балансовое равенство может быть представлено в виде:  $R = U + F$ . Изменение этих элементов для *A. clausi* при постепенном увеличении концентрации растительной пищи показано в табл. 5 и на рис. 3.

Иллюстрации свидетельствуют о том, что  $R, U$  и  $F$  при увеличении концентрации корма от 20 до 300-500 кл/мл, или от 0,2 до

Т а б л и ц а 4

Определение времени переваривания пищи у  
*Acartia clausi*

| Число жи-<br>вотных в<br>опыте,<br>экз. | Время экспозиции<br>на немеченой пище | Радиоактивность<br>фекалий после<br>экспозиции,<br>имп | Основное вре-<br>мя перевари-<br>вания,<br>мин |
|---|---------------------------------------|--|--|
| 80                                      | 21 <sup>55</sup> - 22 <sup>35</sup>   | 1150   | 40   |
|   | 22 <sup>50</sup> - 23 <sup>30</sup>   | 304  |  |
|   | 23 <sup>35</sup> - 23 <sup>50</sup>   | 247  |  |
| 40                                      | 21 <sup>50</sup> - 22 <sup>30</sup>   | 101  | 40   |
|   | 22 <sup>30</sup> - 22 <sup>40</sup>   | 41   |  |
|   | 22 <sup>40</sup> - 22 <sup>45</sup>   | 39   |  |
|   | 23 <sup>05</sup> - 23 <sup>20</sup>   | 11   |  |
|   | 23 <sup>20</sup> - 23 <sup>50</sup>   | 33   |  |
| 100                                     | 14 <sup>50</sup> - 15 <sup>25</sup>   | 2801   | 40   |
|   | 15 <sup>25</sup> - 15 <sup>45</sup>   | 291  |  |
|   | 15 <sup>50</sup> - 16 <sup>50</sup>   | 200  |  |
| 50                                      | 11 <sup>00</sup> - 11 <sup>40</sup>   | 174  | 95   |
|   | 11 <sup>50</sup> - 12 <sup>35</sup>   | 111  |  |
|   | 12 <sup>40</sup> - 13 <sup>00</sup>   | 17   |  |
|   | 13 <sup>00</sup> - 14 <sup>25</sup>   | 34   |  |

3-5 г/м<sup>3</sup>, резко возрастают, а при дальнейшем увеличении концентрации до 2000 кл./мл, или 20 г/м<sup>3</sup>, практически держатся на одном уровне. Концентрацию около 3 г/м<sup>3</sup>, при которой потребление становится относительно постоянным, можно считать оптимальной.

Величины рациона при исследованных концентрациях колеблются от 1,1 до 94,8% веса тела, при минимальной концентрации (20 кл./мл) они в среднем составляют 3,3, при оптимальной (300-500 кл./мл) - 26,1% веса тела. Количество усвоенной пищи в большинстве случаев примерно вдвое выше, чем неусвоенной. Выделения растворенной органики были определены только при оптимальной концентрации *Progosentrum*. Эти выделения составляют 48%

Суточный баланс поступления и  
У *Acartia clausi* при разной концент-

| Концентрация<br>пищи |                  | Усвоенная пища, U |                   | Неусвоенная  |
|----------------------|------------------|-------------------|-------------------|--------------|
| кл /мл               | г/м <sup>3</sup> | кал/экз           | %<br>веса<br>тела | кал/экз      |
| 20                   | 0,2              | 0,000278          | 0,7               | 0,000180     |
| 20                   | 0,2              | 0,001512          | 3,7               | 0,000720     |
| 50                   | 0,5              | 0,002060          | 5,0               | 0,001368     |
| 50                   | 0,5              | 0,003484          | 8,5               | 0,003096     |
| 100                  | 1,0              | 0,001468          | 3,6               | 0,003528     |
| 300                  | 3,0              | 0,005656          | 13,8              | 0,001512     |
|                      |                  |                   |                   | Д = 0,001400 |
| 300                  | 3,0              | 0,003896          | 9,5               | 0,007308     |
| 300                  | 3,0              | 0,008144          | 19,9              | 0,003456     |
| 350                  | 3,5              | 0,008948          | 21,8              | 0,000712     |
| 300-400              | 3,4              | 0,005768          | 14,1              | 0,005184     |
| 370                  | 3,7              | 0,007948          | 19,4              | 0,005616     |
| 680                  | 6,8              | 0,008244          | 20,1              | 0,000400     |
| 820                  | 8,2              | 0,009188          | 22,4              | 0,001692     |
| 820                  | 8,2              | 0,010124          | 24,7              | 0,001224     |
| 1000                 | 10,0             | 0,009032          | 22,0              | 0,014904     |
| 2000                 | 20,0             | 0,012392          | 30,2              | 0,005904     |
| 15600                | 156,0            | 0,024940          | 60,8              | 0,013932     |
| 300                  | 3,0              | 0,000360          | 0,9               | 0,000468     |
| (мертвые)            |                  |                   |                   | Д = 0,000432 |

\*/ Выделения растворенной органики, определенные в указанных



использования энергии  
рации растительной пищи *Procorosentrum*

| пища,<br>F<br>%<br>веса<br>тела | Рацион, R* |                   | Усвояемость,<br>$\frac{U}{R}$ , % |
|---------------------------------|------------|-------------------|-----------------------------------|
|                                 | кал/экз    | %<br>веса<br>тела |                                   |
| 0,4                             | 0,000458   | 1,1               | 60,7                              |
| 1,8                             | 0,002232   | 5,4               | 68,5                              |
| 3,3                             | 0,003428   | 8,4               | 59,5                              |
| 7,5                             | 0,006580   | 16,0              | 53,1                              |
| 8,6                             | 0,004996   | 12,2              | 29,5                              |
| 3,7                             | 0,007168   | 17,5              | 78,9                              |
| 17,8                            | 0,011204   | 27,3              | 34,8                              |
| 8,4                             | 0,011600   | 28,3              | 70,3                              |
| 1,7                             | 0,009660   | 23,6              | 92,4                              |
| 12,6                            | 0,010952   | 26,7              | 52,8                              |
| 13,7                            | 0,013564   | 33,1              | 58,6                              |
| 1,0                             | 0,008644   | 21,1              | 95,3                              |
| 4,1                             | 0,010880   | 26,5              | 84,5                              |
| 3,0                             | 0,011348   | 27,7              | 89,2                              |
| 36,3                            | 0,023936   | 58,4              | 37,7                              |
| 14,4                            | 0,018296   | 44,6              | 67,7                              |
| 34,0                            | 0,038872   | 94,8              | 64,1                              |
| 1,1                             | 0,000828   | 2,0               | 45,0                              |

двух случаях, в величину R не включены.

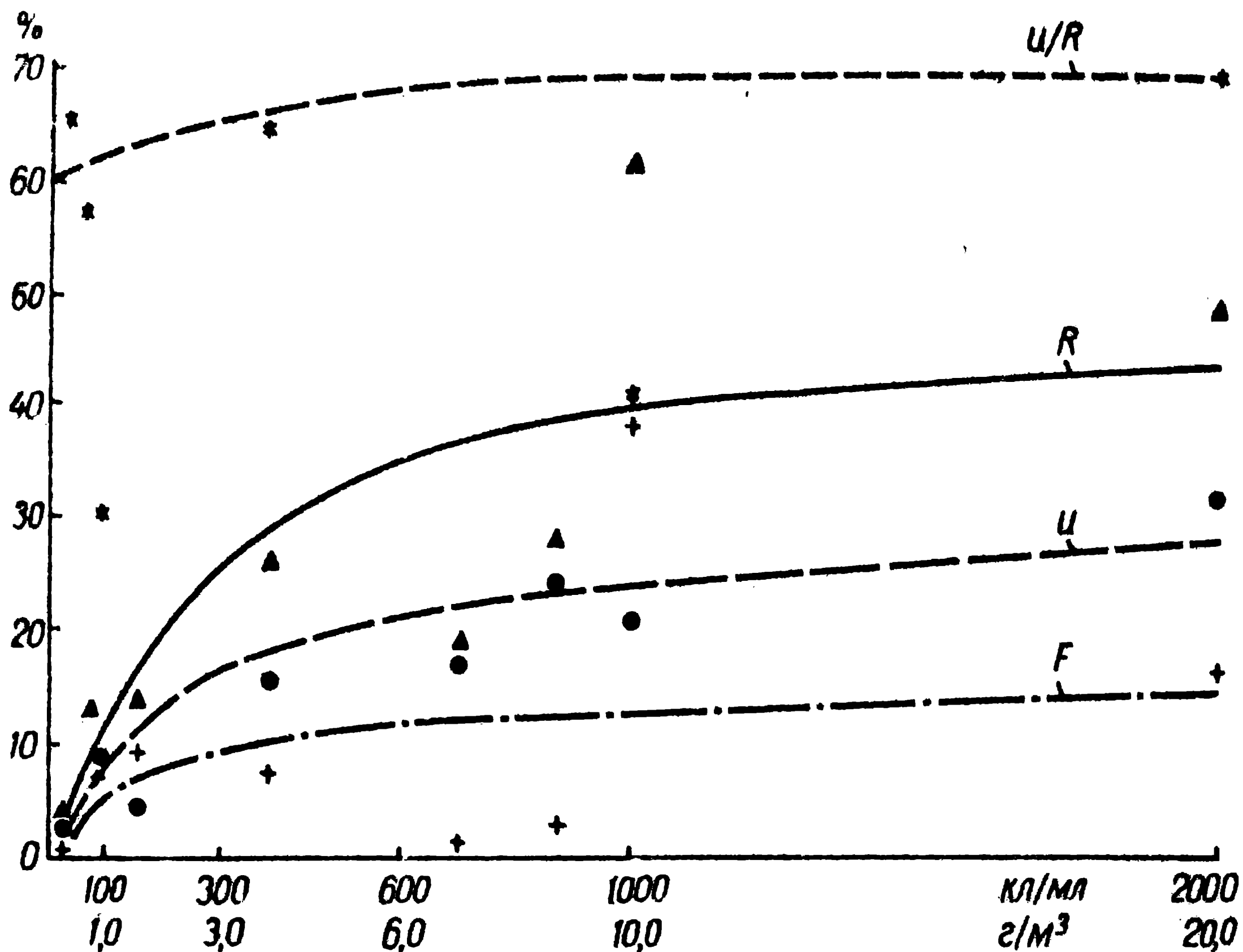


Рис. 3. Изменение элементов пищевого балансового равенства при разной концентрации пищи (в % веса тела, выраженного в калориях):  $R$  - суточный рацион;  $U$  - усвоенная пища;  $F$  - неусвоенная пища;  $\frac{U}{R}$  - усвояемость.

всей неусвоенной пищи, около 20% рациона и 3,4% веса тела. Если учесть выделенное растворенное органическое вещество, то суточный рацион *Acartia* при оптимальной концентрации растительного корма возрастет до 30% веса тела.

Усвояемость пищи ( $\frac{U}{R}$ ) при всех концентрациях изменялась одинаково - от 30 до 95%, составляя в среднем около 65% (табл. 5).

Один балансовый опыт был сделан на детрите - мертвом полуразложившемся *Pterocentrum*. Результаты опыта свидетельствуют о плохом потреблении и использовании этого корма (табл. 5). Суточный рацион в данном случае был равен всего 2% веса тела.

Количество выделенной растворенной органики, как и на живом корме, составляло около 50% всей неусвоенной пищи.

#### Обсуждение и выводы

Сравнение результатов изучения питания *Acartia* радиоуглеродным и визуальным методами показало, что оба метода могут быть использованы для решения различных вопросов питания планктонных организмов. При этом в большинстве случаев получаются совершенно аналогичные выводы. В частности, в более ранних работах по питанию *Acartia* (Петипа, 1959а,б; 1966б) возможность потребления и степень предпочтения рачком тех или иных кормовых объектов, время переваривания, суточный ритм питания полностью соответствуют данным настоящего исследования. Так, например, при изучении суточного пищевого ритма было обнаружено два пика наиболее интенсивного питания в светлое и темное время суток. Хотя эти пики могут несколько смещаться во времени и по интенсивности, они всегда наблюдаются. Одни и те же величины времени переваривания получены обоими методами для периодов интенсивного и слабого питания. Так, во время интенсивного питания пища у *Acartia* переваривается за 40 мин., в период слабого питания - за 1,5 час.

Поскольку в данной работе исследовались половозрелые рачки, которые в период опытов не откладывали яиц, то можно полагать, что все усвоенное вещество и соответствующая ему энергия расходуется при дыхании рачка. Сопоставление энергетических трат на обмен, определенных по формуле  $Q = 0,437 W^{0,81}$ , основанной на кислородном методе (дыхание *Acartia* при  $t = 24-25^{\circ}$  примерно то же, что и при  $20^{\circ}$ ) (Петипа, 1966а), с полученными величинами усвоенной пищи показало, что *Acartia* за счет водорослей своих дыхательных потребностей не удовлетворяет. Этот результат тоже согласуется с ранее сделанным выводом о том, что *A. clausi* в Черном море является потребителем смешанной пищи - растительной и животной, причем животная пища играет наиболее важную роль. Только при потреблении животной пищи рачки начинают интенсивно размножаться (Петипа, 1959б).

Если в элементы балансового равенства при оптимальной концентрации пищи внести "дыхательную поправку", сопоставив величины усвоения с тратами на энергетический обмен, как указывалось выше, то мы получим новые данные усвоения, которые

вместе с неусвоенной пищей дадут полный суточный рацион этого рачка. Это — рацион, который должен быть, если бы дыхательные потребности рачка удовлетворялись. Он равен в данном случае 0,2% веса тела. Точно такие же величины рациона у *Acartia* получаются путем расчета по приросту и обмену (Петипа, 1966б).

Основным преимуществом радиоуглеродного метода по сравнению с визуальным является значительно бо́льшая его точность при определении количественных показателей питания, а также ценности кормовых объектов для данного потребителя. Последнее возможно благодаря тому, что радиоуглеродный метод позволяет установить степень усвоения потребителем различных кормовых организмов.

Одним из недостатков радиоуглеродного метода при изучении питания водных организмов оказалось использование не радиоуглеродного способа (так называемого метода мокрого сжигания) определения содержания углерода в теле этих организмов и их калорийности. Результаты, полученные методом мокрого сжигания, очень сильно зависят от величины, строения и биохимического состава объектов исследования. Эти результаты отличаются от данных методов определения органического вещества и калорийности организмов по биохимическому составу или прямым сжиганием на 50—100%.

При изучении зависимостей поступления и расхода вещества у планктонных ракообразных от концентрации пищи была обнаружена определенная биомасса кормовых объектов ( $3 - 4 \text{ г/м}^3$ ), которую можно считать оптимальной, так как при этой биомассе у рачков обычно устанавливается постоянная скорость различных процессов. В данных экспериментах при этой биомассе у *Acartia* наблюдаются относительно постоянные скорости потребления и усвоения пищи, а также выделения фекалий (рис. 3). В опытах у *Calanus helgolandicus* при этой же биомассе начинается отложение яиц и накопление жира (Петипа, 1964).

При сопоставлении соотношения элементов баланса при разной концентрации пищи у планктонных ракообразных — хватателей и тонких фильтраторов обнаружены некоторые различия. У тонких фильтраторов обычно количество усвоенного вещества падает с увеличением концентрации корма выше оптимальной, а количество неусвоенной пищи растет (Хмелева, неопубл. материалы; уст. сообщ.; Павлова, Сорокин, наст. сб.). У *Copepoda* —

хватателей, к которым относится и *Acartia*, при тех же условиях количество усвоенного и неусвоенного вещества практически держится на одном уровне.

Обнаруженные различия в изменении элементов пищевого балансового равенства можно связать с особенностями способа питания животных. У фильтраторов процесс отфильтровывания пищи оказывается более автоматическим, чем процесс хватания у хватателей, так как движения ротных ножек фильтраторов, в противоположность хватателям, почти непрерывны, а скорость этих движений меняется слабо. Поэтому условия среды, особенно пищевой фактор - концентрация пищи, гораздо сильнее отражается на фильтраторах, чем на хватателях. При больших концентрациях пищи возможности фильтрационного и пищеварительного аппаратов фильтраторов ограничены, в результате этого усвоение падает, а количество неусвоенной пищи растет. Хвататели, по-видимому, способны в значительно большей степени регулировать процесс питания.

#### Л и т е р а т у р а

П а в л о в а Е.В., С о р о к и н Ю.И. Бактериальное питание планктонного рачка *Penilia avirostris* из Черного моря. - См. наст. сборник.

П е т и п а Т.С. Питание веслоногого рачка. - В кн.: Тр. Севастоп. биол. ст., 11, Севастополь, 1959а.

П е т и п а Т.С. Питание *Acartia clausi* G i e s s e n g., *A. latisetosa* K r i t o z в Черном море. - В кн.: Тр. Севастоп. биол. ст., 12, Севастополь, 1959б.

П е т и п а Т.С. О жировом обмене у *Calanus heidebrandicus* (Claus) в экспериментальных условиях - ДАН СССР, 2, 155, 1964.

П е т и п а Т.С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих рачков *Acartia clausi* G i e s s e n g и *A. latisetosa* K r i t o z. - Зоол. журн., 14, 3, 1966а.

П е т и п а Т.С. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* G i e s s e n g. - В кн.: Физиология морских животных. Изд-во АН СССР, 1966б.

С о р о к и н Ю.И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. - В кн.:

Тр. ин-та биологии внутренних вод, 12 (15). Планктон и бентос внутренних водоемов. "Наука", М.-Л., 1966.

Н о в с к а я Т.Я. Питание веслоногих ракообразных и их личинок в Черном море. I. *Centropages kroyeri* G i e s b r

В кн.: Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 7, 1956.

М а г в а л л S.M. а О г г A.P. On the biology of *Calanus finmarchicus*, 7 Factors affecting egg production. - J. marine biol. assoc., 30, 3, 1952.

## БАКТЕРИАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ ПЛАНКТОННОГО РАЧКА

### *PENILIA AVIROSTRIS* D A N A ИЗ ЧЕРНОГО МОРЯ

Е.В.Павлова, Ю.И.Сорокин

Ветвистоусый рачок *Penilia avirostris* D a n a , относящийся к группе тонких фильтраторов, в теплое время года развивается в массовых количествах в планктоне Черного моря. Предыдущие исследования показали, что пенилия, благодаря морфологическому строению фильтрационного аппарата, способна отфильтровывать из воды частицы размером не крупнее 8 мк. Поэтому пищей этому рачку могут служить мелкие водоросли, бактерии и частицы мелкого детрита, подходящие по размеру (Павлова, 1959). Активного выбора пищи у пенилии не наблюдается, поскольку вид относится к пассивным фильтраторам. Обычно рацион этого рачка рассчитывался на основании количественных соотношений пищевых компонентов в море и скорости фильтрации рачка в течение суток. Бактерии учитывались чаще всего вместе с детритом. Способны ли пенилии отфильтровывать в достаточном количестве дисперсно распределенных бактерий и удовлетворять за их счет свои пищевые потребности до сих пор с определенностью выяснено не было. Этому способствовали методические трудности: большая ошибка при количественном учете бактерий, невозможность отделить бактерий, полученных с пищей, от бактериальной флоры кишечника подопытного животного и отсутствие достаточно эффективного метода получения жизнеспособных стерильных животных.

Применение радиоуглеродного метода, описанного Ю.И.Сорокиным, дало возможность по-новому подойти к решению вопросов, связанных с проблемой бактериального питания морских планктонных животных. Кормление рачков мечеными  $C^{14}$  бактериями, о



одной стороны, исключило необходимость подсчета бактериальных клеток и стерилизацию животных, а с другой — значительно увеличило объективность оценки результатов эксперимента и точность определения усвоения и усвояемости пищи.

#### Методика

Радиоуглеродный метод в применении к изучению питания пресноводных животных описан ранее одним из авторов (Сорокин, 1966). Ниже описывается общая схема постановки опытов и специфические особенности их выполнения в морской среде. Данный метод был применен для исследования питания планктонных ракообразных Черного моря. В качестве корма использовали одноклеточных водорослей, простейших и бактерий. Штамм бактерий для опытов был выделен из морской воды на простой минеральной среде, приготовленной на морской воде с добавкой 0,5 г/л глюкозы. Бактерии из рода *Pseudomonas* имели объем клеток  $0,72 \mu^3$ , выращивались на той же среде, содержащей меченую  $C^{14}$  глюкозу, и давали на этой среде гомогенную взвесь. Бактерий отделяли от среды центрифугированием. Из осадка клеток бактерий готовили густую суспензию, в которой определяли численность бактерий и обратную удельную активность углерода их тел ( $C_r$ ).

Культуры различных водорослей были выращены Л.А.Ланской по разработанной ею методике<sup>ж/</sup>. Водоросли метили  $C^{14}$ , выращивая их на среде Аллена-Нельсона, приготовленной на морской воде, из которой был предварительно удален  $NaHCO_3$ . Удаление иона  $NaHCO_3$  производилось с целью повышения удельной активности углерода карбоната —  $C^{14}$ , вносимого в среду. Для удаления иона  $NaHCO_3$  морскую воду подкисляли 0,3 мл концентрированной  $HCl$ , кипятили 5 — 10 мин, охлаждали и нейтрализовали до pH-8 щелочью, очищенной от  $CO_2$ . Водоросли отделяли от среды фильтрацией через мембранные фильтры, отмывая их от остатков карбоната  $C^{14}$  несколькими порциями морской воды. Осадок омывали в небольшой объем морской воды. В приготовленной взвеси подсчитывали число клеток в камере Фукса-Розенталя и затем использовали в опытах по кормлению рачков. Одновременно из той же культуры

---

<sup>ж/</sup> Авторы глубоко признательны Л.А.Ланской за любезное участие в работе и разведение культур водорослей.



водорослей готовили взвесь на дистиллированной воде для определения величины  $C_p$ . Радиоактивность взвеси корма при определении  $C_p$  анализировали, подсчитывая ее на стеклянных мишенях. На мишени наносили точный объем взвеси, распределяли ее на площади круга в 3 см<sup>2</sup> и высушивали. Органический углерод во взвешях определяли мокрым сжиганием при титровании хромовой смеси.

Подопытных рачков отлавливали из проб свежесобранного сетного планктона и использовали в опытах без предварительной их адаптации к условиям лаборатории. При этом полагали, что такая адаптация может изменить естественный уровень их активности, обмена и пищевые потребности. Температура воды в опытах соответствовала той, которая наблюдалась в море. В опытах изучали: спектр питания, зависимость интенсивности питания от концентрации пищи, элементы пищевого балансового равенства. В качестве показателя интенсивности и эффективности потребления и усвоения разных видов корма при определении спектра их питания использовали величину  $C_y/C$ . Опыты для получения исходных компонентов, необходимых для определения элементов пищевого балансового равенства, производили следующим образом. Животные, отловленные из планктона в количестве 50 - 100 экз. были помещены в сосуд с морской водой, профильтрованной через мембранный фильтр № 3. В сосуды вносили меченый корм в соответствующей концентрации, рассчитанной, исходя из численности водорослей или бактерий в исходной взвеси меченого корма. Конечная концентрация меченого корма также контролировалась, при этом использовали сосуды разного объема. Продолжительность экспозиции животных в сосуде с меченым кормом была равна времени, необходимому для однократного заполнения пищи кишечника животных.

После окончания экспозиции животных отмывали от меченого корма и переносили в сосуд с 40 - 50 мл воды, обедненной на 90% ионом  $\text{HCO}_3$  и имеющей pH около 8,2, в которую добавляли немеченый корм. Сроки экспозиции животных в сосуде с неактивным кормом были выбраны в соответствии с временем, необходимым для полного переваривания порции захваченной пищи. Затем животных фиксировали подогреванием, отбирали из сосуда и отмывали последовательным перенесением в серию сосудов с дистиллированной водой. Отбитые животные растирались в ступке.

Полученный гомогенат переносили на мишени, высушивали. Радиоактивность гомогената учитывалась под счетчиком в условиях обратного удельной активности корма ( $C_r$ ). Величина радиоактивности животных ( $R_a$ ) рассчитывалась в имп/сек. Эта величина представляет собой часть усвоенного и отложенного в теле вещества при однократном выполнении кишечника. В воде, оставшейся после экспозиции животных, определяли величины  $R_c$  и  $R_f$ , то есть радиоактивность  $HCO_3$  или выделенной при дыхании  $CO_2$ , и радиоактивность фекалий. Для этого воду подщелачивали 0,2 M раствором KOH и профильтровывали через мембранный фильтр № 4. На фильтре оставляли фекалии, радиоактивность которых подсчитывали под счетчиком на высушенном фильтре, вводя поправочный коэффициент, отражающий приведение к условиям счета препаратов на стеклянной мишени при определении  $C_r$ . В наших опытах этот коэффициент был равен 1,08. Полученную величину радиоактивности фекалий - твердой части неусвоенной пищи - относили к одному рачку ( $R_f$ ). В фильтрате определяли  $R_c$  - энергетические затраты за счет меченой пищи. Для этого в приборе Ю.И. Сорокина из подкисленного фильтрата отгоняли  $CO_2$ , улавливали последнюю щелочью и осаждали в виде  $BaCO_3$  при добавлении 1 мл 10%-ного раствора  $BaCl_2$ . Радиоактивность осадка  $BaCO_3$  определяли на фильтре № 2, вводя поправку на самопоглощение и упомянутый выше коэффициент 1,08.

В некоторых опытах была сделана попытка учесть также и потери меченого органического вещества в процессе его усвоения в виде растворенной фракции, формирующейся за счет жидких выделений животных и при размывании фекалий. Для этого фильтрат после отделения фекалий выпаривали досуха на водяной бане. Сухой остаток заливали 3 - 5 мл 70%-ной  $H_2SO_4$ , тщательно перемешивали и оставляли стоять в течение нескольких часов. За этот срок большая часть карбонатов и хлоридов разрушается с выделением  $CO_2$  и газообразного хлора. Затем жидкость количественно переносили в пробирку для сжигания в приборе Сорокина, через который продували воздух в течение получаса. За это время жидкость почти нацело освобождается от  $CO_2$  и хлоридов, мешающих мокрому сжиганию органического вещества. Далее в пробирку для сжигания вносили 50 мг сухого  $K_2Cr_2O_7$  и кристаллик  $Ag_2SO_4$ , в поглотитель заполняли 0,2 M раствором KOH. Сжигание

длилось 15 мин. Связанная щелочью  $\text{CO}_2$  осаждалась в виде  $\text{BaCO}_3$ , как и при определении  $R_2$ , и ее радиоактивность определялась в осадке, отфильтрованном на мембранный фильтр № 2. Радиоактивность жидких выделений, найденная при введении тех же поправок, что и при определении величины  $R_2$ , рассчитывалась на одно животное ( $R_d$ ). Радиоактивность потребленной животными пищи ( $R_1$ ) находили по сумме компонентов баланса за время кратковременного опыта:  $R_1 = R_2 + R_c + R_f + R_d$ . Переход от величин радиоактивности к абсолютному количеству органического вещества в виде углерода осуществляли путем умножения этих величин на обратную удельную активность исходного корма ( $C_r$ ). Перевод в калории производили по соотношению: 1 мгС=9,361 кал. (Винберг, 1960). Определение суточного баланса поступления и расхода вещества, то есть суточного рациона ( $R$ ), суточного прироста ( $P$ ), суточных трат на обмен ( $T$ ) и неусвоенной за сутки пищи ( $F$ ) в виде фекалий ( $E$ ) и растворенной органики ( $D$ ) дается при описании результатов.

В настоящей работе исследовалось бактериальное питание ветвистоусых рачков *Penilia avirostris*, развивавшихся в планктоне прибрежных вод Восточного Крыма в октябре 1967 г. в больших количествах. Все эксперименты проведены на базе Карадагского Отделения Института биологии ~~и~~ морей АН УССР.

Облов слоя 0-20 м производили планктонными сетями Джеди с газом № 49. В лаборатории планктон разбавляли чистой фильтрованной водой. Наиболее активно плавающие экземпляры пенилий отбирали и дважды последовательно переносили в стаканы с водой, фильтрованной через мембранный фильтр. Время пребывания рачков в этих сосудах не превышало одного часа.

При определении спектра питания пенилий о степени усвоения предложенной пищи судили по "индексу усвоения". Концентрация пищи во всех опытах была одинаковой - около 0,7 г/м<sup>3</sup>, время экспозиции - 7 час дневного времени, температура воды - одинаковой и постоянной.

Опыты по потреблению пенилией бактерий при разной концентрации последних проводились во второй половине дня - в 16-19 час чтобы исключить влияние разной интенсивности питания в течение суток. Объемы опытных сосудов подбирали с расчетом, чтобы при данной концентрации убыль пищи не превышала 10%-ной начальной концентрации. Время экспозиции - два часа, количество рачков в опыте - около 50 экз.

При проведении балансовых опытов для определения рациона пенилий продолжительность экспозиции животных в сосуде с меченым кормом составляла 10 мин, время их пребывания в воде с немеченым кормом - 20 мин. В качестве корма использовали бактерии и культуры мелких жгутиковых водорослей размером не более 8 мк.

### Результаты

Спектр питания. Было поставлено несколько опытов с целью выяснить, в какой степени пенилии способны отфильтровывать взвешенных в воде бактерий и каково их усвоение по сравнению с излюбленной пищей - мелкими жгутиковыми водорослями и детритом.

"Индекс усвоения" дисперсно распределенных бактерий (7,0%) оказался одинаковым с  $C_y/C$  мелких жгутиковых водорослей - *Redinella* sp. (8,2%) и *Platyonas viridis* (10,0%). Это убедительно показывает, что бактериальные клетки улавливаются фильтрационным аппаратом пенилий и достаточно хорошо усваиваются. Интересно, что "индекс усвоения" водоросли *Euglenella gracilis* оказался необычайно низким, несмотря на подходящий размер клеток. Эту водоросль, видимо, следует признать неподходящим кормом для пенилии, поскольку усваивается она очень плохо -  $C_y/C=0,7\%$  (рис. 1). Об усвоении пенилиями детритной пищи можно составить некоторое представление по "индексу усвоения" мертвых клеток *Pl.viridis* (18,0%).  $C_y/C$  при питании этим кормом вдвое выше, чем при потреблении бактериальной пищи. Весьма вероятно, что в данном случае мы имеем дело со смешанной пищей (бактерии и мертвые водоросли) и добавка бактерий к водорослям значительно увеличивает ее усвояемость.

Потребление бактерий. Серией опытов была выявлена зависимость количества потребляемых пенилиями бактерий от их концентрации. Следовало выяснить, при какой концентрации бактериальной пищи ее усвоение достигнет предельной величины. Оказалось, что при концентрации бактерий выше 330 тыс. клеток, или 0,7 - 1,4 г/м<sup>3</sup>, потребление бактерий происходит практически с одинаковой скоростью. Вероятно, концентрацию бактериальной пищи около 0,6 - 0,7 г/м<sup>3</sup> можно принять оптимальной. Результаты опытов представлены в табл. 1, а ход кривой, показывающей зависимость количества потребленной пищи от концентрации бактерий, на рис. 2.

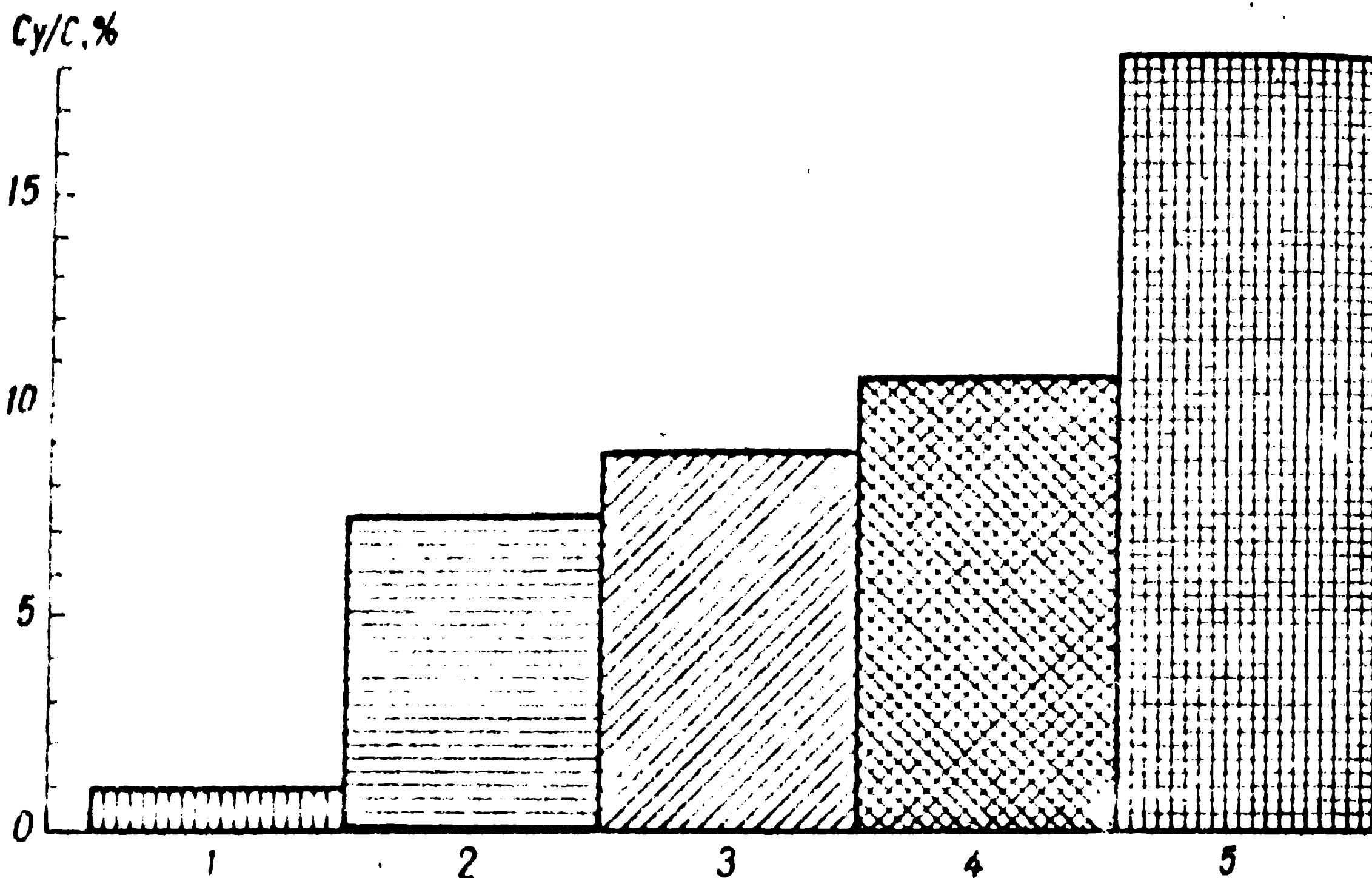

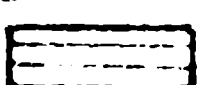
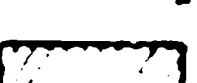

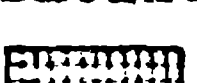


Рис. I. Сравнительная интенсивность усвоения *Penilia avirostris* при кормлении разными видами пищи:  - *Primmesium parvum*,  - дисперсно распределенные бактерии,  - *Pedinella* sp.,  - *Platymonas viridis* /живая культура/,  - *Platymonas viridis* /мертвая культура/.

Определение элементов пищевого балансового равенства. Как уже говорилось, в балансовых опытах измерялось накопление меченой пищи в теле рачков ( $R_2$ ), количество выдыхаемой  $CO_2$  ( $r_c$ ) и радиоактивность выделенных фекалий ( $r_f$ ), что в итоге дало возможность определить усвоение предложенной пищи и общее количество потребленной за время опыта ( $R_1$ ). Результаты разовых опытов представлены на табл. 2. Для сравнения полученных величин на бактериальном корме было проведено три опыта при оптимальной концентрации мелких жгутиковых водорослей *Pedinella* sp. В двух параллельных балансовых опытах при кормлении водорослями, наряду с количеством твердых фекалий, было определено растворенное органическое вещество, выделяемое подопытными животными из порции потребленной меченой пищи. Оказалось, что жидкие органические выделения у пенилий составляют около 30% количества всей неусвоенной пищи (твердые + жидкие выделения) и около 10% потребленной.



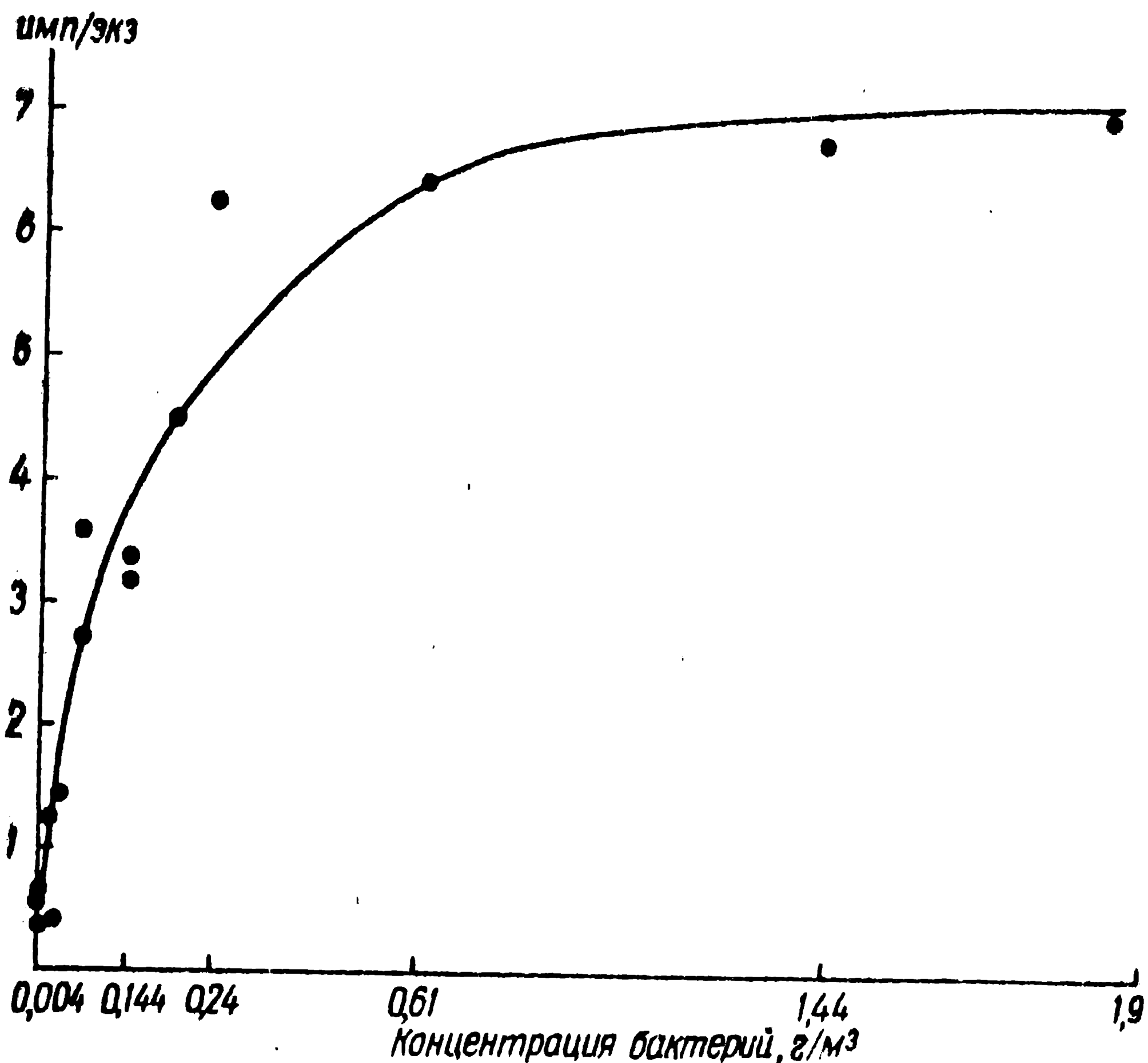


Рис. 2. Зависимость интенсивности усвоения *Penilia avirostris* от концентрации бактериального корма.

Для расчета общего рациона и количества усвоенной пищи в расчете на сутки был принят во внимание суточный ритм в питании *P. avirostris*, изображенный на рис. 3. Суточный ритм питания был выявлен на основании полевых материалов и по круглосуточным наблюдениям в лаборатории (Павлова, 1960). В период максимального питания рачков время заполнения кишечника и время переваривания пищи было равно 10 мин, при минимальном питании (в вечерние и утренние часы суток) это время увеличивается вдвое.

После каждого опыта перед растиранием рачков и приготовлением препарата фиксированные рачки просматривались под биноклем. Кишечники рачков во всех случаях были заполнены пищей, что еще раз подтверждает правильность выбранного времени экспозиции пенилий в меченой пище. За 14 часов интенсив-

Т а б л и ц а I

Изменение интенсивности питания в зависимости  
от концентрации бактериальной пищи

| Объем воды<br>в опыте,<br>мл | Количество<br>животных в<br>опыте | Количество бактерий |        | мкг С/экз |
|------------------------------|-----------------------------------|---------------------|--------|-----------|
|                              |                                   | экз/мл              | мг/л   |           |
| 2000                         | 46                                | 5000                | 0,004  | 0,00279   |
| 2000                         | 45                                | 5000                | 0,004  | 0,00150   |
| 2000                         | 49                                | 12000               | 0,0084 | 0,00123   |
| 2000                         | 45                                | 12000               | 0,008  | 0,00150   |
| 2000                         | 51                                | 25000               | 0,018  | 0,00358   |
| 2000                         | 50                                | 25000               | 0,018  | 0,00126   |
| 2000                         | 49                                | 50000               | 0,036  | 0,00489   |
| 1000                         | 50                                | 100000              | 0,072  | 0,00846   |
| 1000                         | 54                                | 100000              | 0,072  | 0,01101   |
| 700                          | 49                                | 200000              | 0,144  | 0,00969   |
| 700                          | 50                                | 200000              | 0,144  | 0,00924   |
| 800                          | 50                                | 300000              | 0,215  | 0,01326   |
| 1000                         | 50                                | 330000              | 0,240  | 0,02070   |
| 500                          | 48                                | 850000              | 0,610  | 0,01926   |
| 200                          | 52                                | 2000000             | 1,440  | 0,02100   |
| 200                          | 54                                | 2600000             | 1,900  | 0,02241   |
| 100                          | 44                                | 3300000             | 2,400  | 0,02361   |

ного питания в течение суток один рачок в этом случае заполнит свой кишечник 84 раза, за 10 часов минимального питания — 30 раз. Следовательно, чтобы рассчитать суточное потребление меченой пищи все величины разового потребления за 10 минут нужно взять 114 раз (если опыт по разовому потреблению проведен во время суток, когда отмечено интенсивное питание). Если кормление меченой пищей проведено во время суток, когда имеет место ослабленное питание, то величину разового потребления за 10 минут следует удвоить и умножить на 114.

#### ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Вопрос о том, способны ли клadoцеры-тонкие фильтраторы к



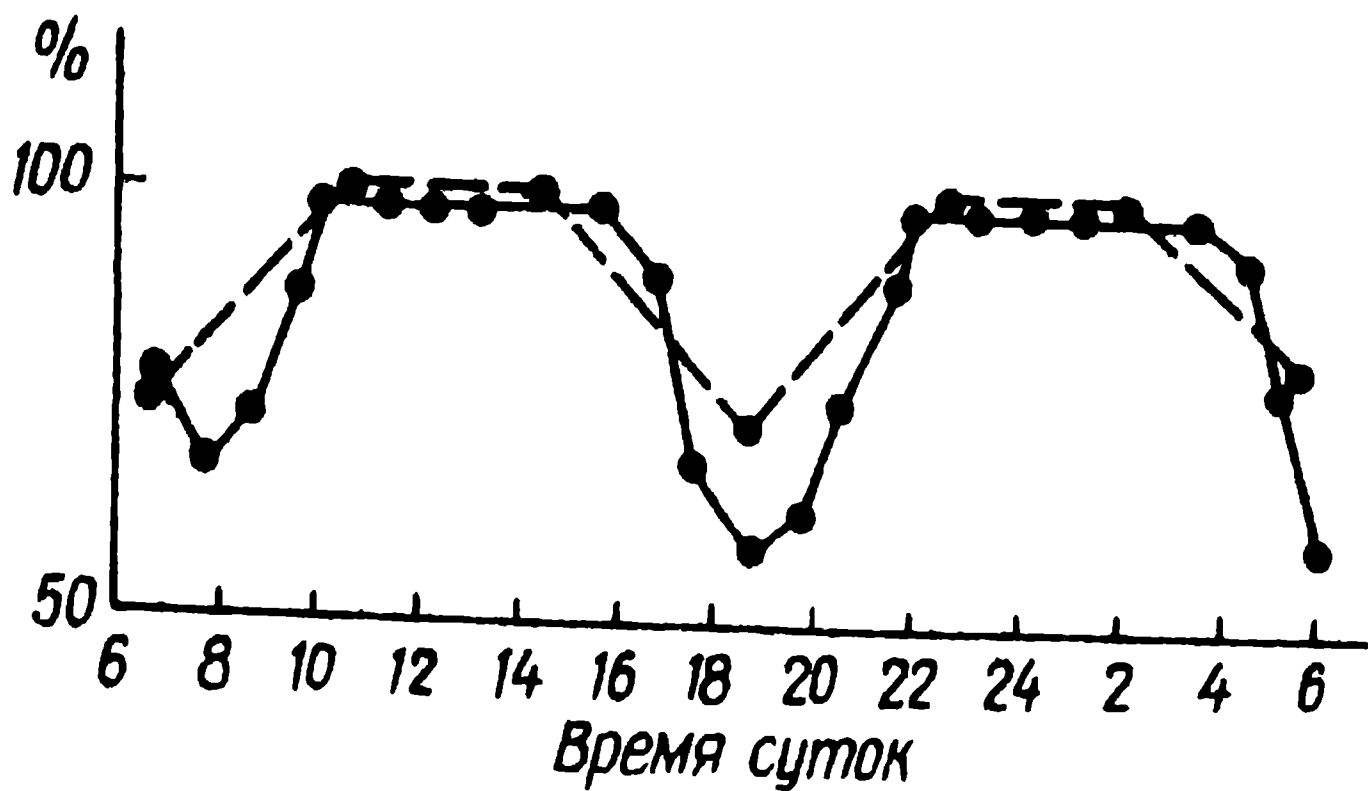


Рис. 3. Суточный ритм в питании самок *Penilia avirostris* по полевым материалам — — — — — и лабораторным наблюдениям — — — — —

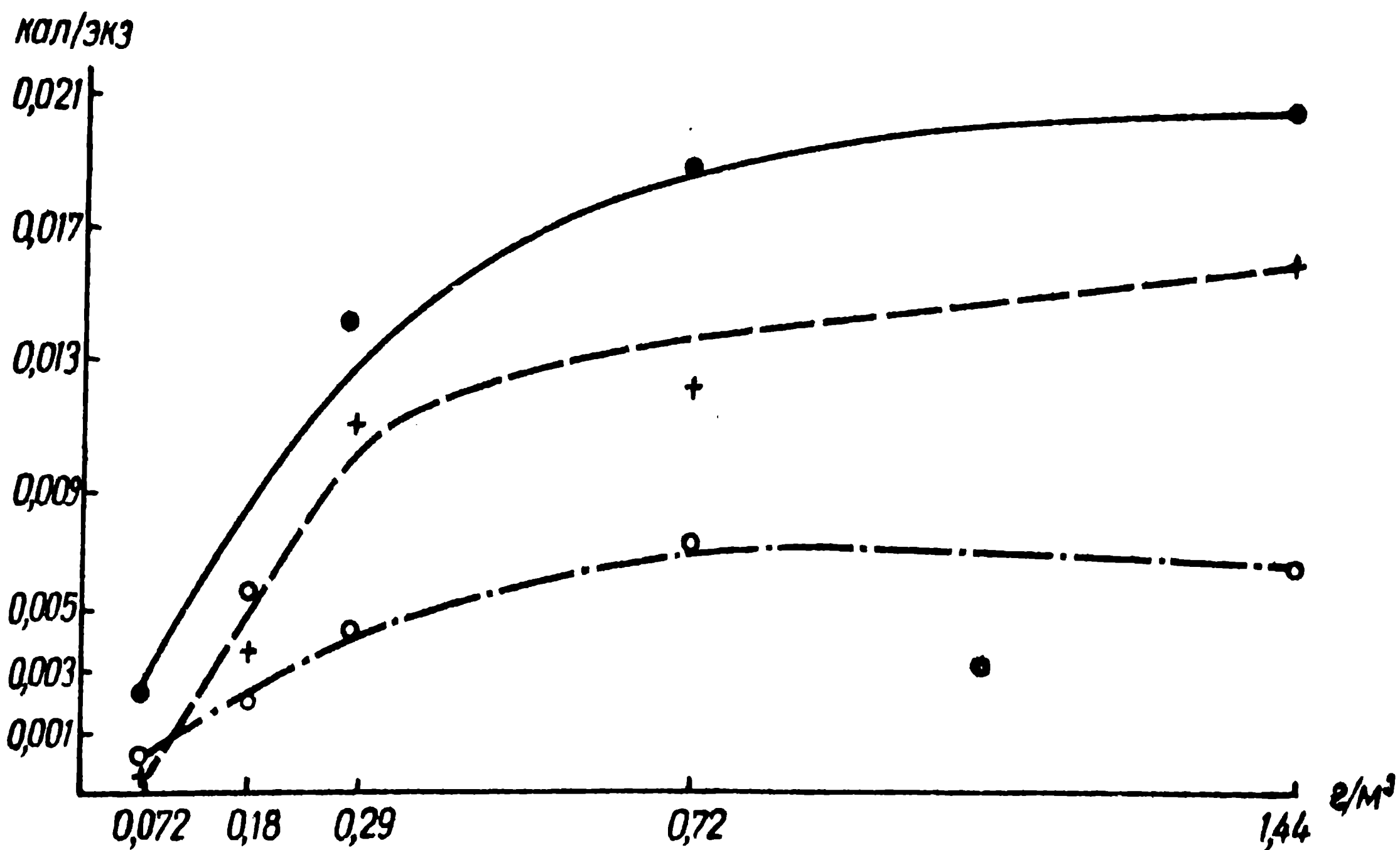


Рис. 4. Соотношение элементов балансового равенства при суточном потреблении *Penilia avirostris* меченых бактерий разной концентрации: \*— - рацион; +— - неусвоенная пища; o— - усвоенное органическое вещество.

которым относительно и пениция, отфильтровывать из воды взвешенных бактерий был решен ранее (Родина, 1948, 1949; Павлова, 1959, и др.). Полученные данные на меченом корме лишь подтвердили этот вывод. Оставалось невыясненным, в какой степени бактериальная пища усваивается организмом и может ли она быть полноценным кормом. Опыты по сравнительному усвоению

Результаты определений накопления  
выдыхаемой  $CO_2$  ( $r_c$ ) и количества фекалий ( $r_f$ )  
*Penilia avirostris* бактериальной

| $t^{\circ}C$<br>воды | Время<br>суток,<br>час | Число<br>рачков<br>в опы-<br>те,<br>экз | $C_r$<br>корма,<br>мкгС/имп | Вид<br>корма         | Концентрация<br>корма |                  | $R_2$ |
|----------------------|------------------------|---|-----------------------------|----------------------|-----------------------|------------------|-------|
|                      |                        |   |                             |                      | кл/мл                 | г/м <sup>3</sup> |       |
| 17,5                 | 16                     | 100                                     | 0,00300                     | Бактерии             | 100000                | 0,07             | 0,13  |
| 17,5                 | 15                     | 99                                      | 0,00300                     | "                    | 250000                | 0,18             | 0,50  |
| 21,0                 | 15                     | 95                                      | 0,00300                     | "                    | 400000                | 0,29             | 0,81  |
| 18,0                 | 18                     | 97                                      | 0,00300                     | "                    | 1000000               | 0,72             | 1,26  |
| 20,5                 | 16                     | 136                                     | 0,00300                     | "                    | 2000000               | 1,44             | 0,92  |
| 20,0                 | 16                     | 96                                      | 0,00031                     | <i>Redinella</i> sp. | 7000                  | 0,62             | 28,50 |
| 20,0                 | 17                     | 198                                     | 0,00035                     | "                    | 7000                  | 0,62             | 5,00  |
| 20,0                 | 17                     | 197                                     | 0,00036                     | "                    | 7000                  | 0,62             | 4,60  |

х/ Выделенная растворенная органика ( $r_d$ ) =

пенилией различных пищевых объектов - водорослей, бактерий и детрита ( мертвых водорослей ) показали, что при одинаковой концентрации бактериальный корм усваивается примерно в той же степени, что и водорослевый (рис. I). Балансовые опыты дали возможность получить количественные данные по соотношению величин потребленного, усвоенного и неусвоенного вещества при кормлении бактериальной пищей.

Кратковременные балансовые эксперименты с применением радиоактивного углерода дают количественные данные о распределении в организме одной порции активного корма, равной объему кишечника пенилии. Общее количество ассимилированного вещества из этой порции пищи определяется суммой отложенного в теле меченого вещества и части его, пошедшей на

органического вещества в теле ( $R_2$ ),  
при кратковременном кормлении  
и водорослевой пищей

| $r_c$   | $r_f$ | $R_2$ | $r_c$                     | $r_f$               | $R_2$                    | $r_c$ | $r_f$ | $R_2$                    |
|---------|-------|-------|---------------------------|---------------------|--------------------------|-------|-------|--------------------------|
| имп/экз |       |       | мкгС/экз $\times 10^{-3}$ |                     | кал/экз $\times 10^{-4}$ |       |       | кал/экз $\times 10^{-4}$ |
| 0,25    | 0,24  | 0,39  | 0,75                      | 0,72                | 0,036                    | 0,070 | 0,067 | 0,173                    |
| 0,36    | 1,01  | 1,50  | 1,08                      | 3,03                | 0,140                    | 0,101 | 0,284 | 0,525                    |
| 0,30    | 3,30  | 2,48  | 0,90                      | 9,90                | 0,232                    | 0,084 | 0,927 | 1,243                    |
| 0,33    | 1,57  | 2,16  | 1,00                      | 4,71                | 0,202                    | 0,094 | 0,534 | 0,830                    |
| 0,88    | 4,84  | 2,76  | 2,64                      | 14,50               | 0,258                    | 0,247 | 1,357 | 1,862                    |
| 18,20   | 17,20 | 7,28  | 5,64                      | 5,27                | 0,681                    | 0,528 | 0,493 | 1,702                    |
| 4,18    | 2,30  | 1,81  | 1,51                      | 0,83 <sup>хх/</sup> | 0,169                    | 0,141 | 0,078 | 0,388                    |
| 2,70    | 2,60  | 1,66  | 0,98                      | 0,94 <sup>хх/</sup> | 0,155                    | 0,092 | 0,088 | 0,335                    |

$$0,00021; \text{хх/} r_a = 0,00058.$$

дыхание за время пребывания в немеченном корме. Расчет примерного суточного рациона пенилий на пище разной концентрации представлен табл. 3.

Общая величина суточного рациона при питании бактериальной пищей колеблется в пределах от 11 до 118% от веса тела, выраженного в калориях, что обусловлено различной концентрацией бактерий в опыте. С повышением концентрации бактерий от 0,07 до 0,72 г/м<sup>3</sup> суточный рацион увеличивается в 10 раз, дальнейшее повышение концентрации до 1,44 г/м<sup>3</sup> приводит лишь к незначительному повышению величины суточного рациона. Усвояемость пищи с повышением концентрации падает примерно в два раза.

Соотношение элементов балансового равенства при различной концентрации бактериальной пищи представлено графически на рис. 4. С увеличением концентрации до  $0,72 \text{ г/м}^3$  количество усвоенного органического вещества заметно нарастает, при дальнейшем повышении до  $1,44 \text{ г/м}^3$  несколько снижается. Количество же неусвоенной пищи значительно повышается с увеличением концентрации бактерий: при максимальной концентрации не усваивается большая часть рациона — 86% веса тела, выраженного в калориях. Можно полагать, что оптимальной концентрацией пищи для пенилий нужно считать  $0,7 \text{ г/м}^3$ , поскольку примерно при этой концентрации суточный рацион устанавливается на одном уровне и величины усвоенной и накопленной в теле энергии имеют максимальные значения.

Чтобы определить, какая часть ассимилированного вещества пошла на дыхание, а какая на прирост и размножение, следует сопоставить суточную величину ассимилированного вещества с величиной дыхания этого организма за сутки, определенной каким-либо другим методом, например, кислородным. Для пенилии такие данные были получены на популяции в Севастопольской бухте (Павлова, 1961); на основании этих величин были рассчитаны суточные расходы на энергетический обмен по кислородному методу (табл. 4). Оказалось, что при концентрации бактериального корма  $0,07 \text{ г/м}^3$  ассимилированного вещества недостаточно даже чтобы покрыть необходимые энерготраты на дыхание. Увеличение концентрации в 2,5 раза ( $0,18 \text{ г/м}^3$ ) дает возможность пенилии покрыть ассимилированным веществом эти затраты. При концентрации бактерий в 4 раза выше начальной ( $0,29 \text{ г/м}^3$ ) усвоенное вещество несколько больше величины, расходуемой на дыхание, но, видимо, не настолько, чтобы осуществить нормальные линьки и прирост организма. По опубликованным данным при нормальном росте и размножении, какое имеет место в природе, самки пенилий расходуют в среднем за сутки (при температуре около  $20^\circ$ ) на обмен — 26%, прирост — 21% и на размножение — 53% всего ассимилированного вещества (Павлова, 1964).

Бактериальный корм только в количестве  $0,72 \text{ г/м}^3$  дает возможность рачкам для нормального роста и размножения. Водорослевый корм при концентрации  $0,62 \text{ г/м}^3$  также обеспечивает пенилиям потребности на дыхание, рост и размножение (табл. 4). Сравнение элементов балансового равенства при кормлении пенилий бактериальной и водорослевой пищей примерно оптималь-

**Т а б л и ц а 3**  
**Суточный баланс поступления и расходования энергии самками *Penilia avirostris***  
**при кормлении бактериями и водорослями**

| Усвоено ( U ) |                     | Не усвоено ( F ) |                     |         | Рацион ( R ) |                     |         | Усвояемость, % R    |     |
|---------------|---------------------|------------------|---------------------|---------|--------------|---------------------|---------|---------------------|-----|
| кал/экз       | % калорийности тела | кал/экз          | % калорийности тела | кал/экз | кал/экз      | % калорийности тела | кал/экз | % калорийности тела | % R |
| 0,0012        | 6,7                 | 0,0008           | 4,2                 | 0,0020  | 11           | 60                  |         |                     |     |
| 0,0027        | 15,0                | 0,0032           | 18,0                | 0,0059  | 33           | 45                  |         |                     |     |
| 0,0036        | 20,0                | 0,0106           | 58,7                | 0,0142  | 80           | 25                  |         |                     |     |
| 0,0067        | 37,2                | 0,0123           | 67,8                | 0,0189  | 105          | 35                  |         |                     |     |
| 0,0058        | 32,2                | 0,0155           | 85,9                | 0,0213  | 118          | 27                  |         |                     |     |
| 0,0138        | 76,7                | 0,0056           | 31,9                | 0,0194  | 108          | 71                  |         |                     |     |
| 0,0071        | 39,4                | 0,0018           | 9,9                 | 0,0089  | 50           | 80                  |         |                     |     |
| 0,0056        | 31,1                | 0,0020           | 11,2                | 0,0076  | 43           | 74                  |         |                     |     |

П р и м е ч а н и е. Калорийность 1 экз. - 0,018 кал.

Т а б л и ц а 4

Распределение ассимилированной энергии у *Periplaneta americana*

при кормлении пищей разной концентрации

| Усвоенное<br>вещество,<br>кал/экз за<br>сутки | : | : | : | : | : | Накоплено в теле                                   |       |            |          |
|---|---|---|---|---|---|--|-------|------------|----------|
|   |   |   |   |   |   | Дыхание по методу<br>Винклера, кал/экз за<br>сутки |       |            |          |
|   |   |   |   |   |   | кал/экз за<br>сутки                                | всего | усвоенного | вещества |
| 0,0012  |   |   |   |   |   | 0  | 0     |            |          |
| 0,0027  |   |   |   |   |   | 0  | 0     |            |          |
| 0,0036  |   |   |   |   |   | 0,0008   | 23    |            |          |
| 0,0067  |   |   |   |   |   | 0,0046   | 68    |            |          |
| 0,0058  |   |   |   |   |   | 0,0032   | 56    |            |          |
| 0,0138  |   |   |   |   |   | 0,0112   | 80    |            |          |
| 0,0026  |   |   |   |   |   | 0,0045   | 63    |            |          |
| 0,0028  |   |   |   |   |   | 0,0028   | 50    |            |          |

ной концентрации представлено на рис. 5. Средняя величина рациона при бактериальном питании несколько больше, нежели при водорослевом, количество усвоенного и накопленного органического вещества одинаково при обоих видах корма. Видимо, можно с достаточным основанием считать, что процессы накопления органического вещества в организме при потреблении бактерий происходят в пределах тех же количественных соотношений, что и при потреблении водорослевой пищи, то есть что дисперсно распределенные в воде бактерии могут быть полноценным кормом для кладоцер, если их концентрация достигает оптимальных величин.

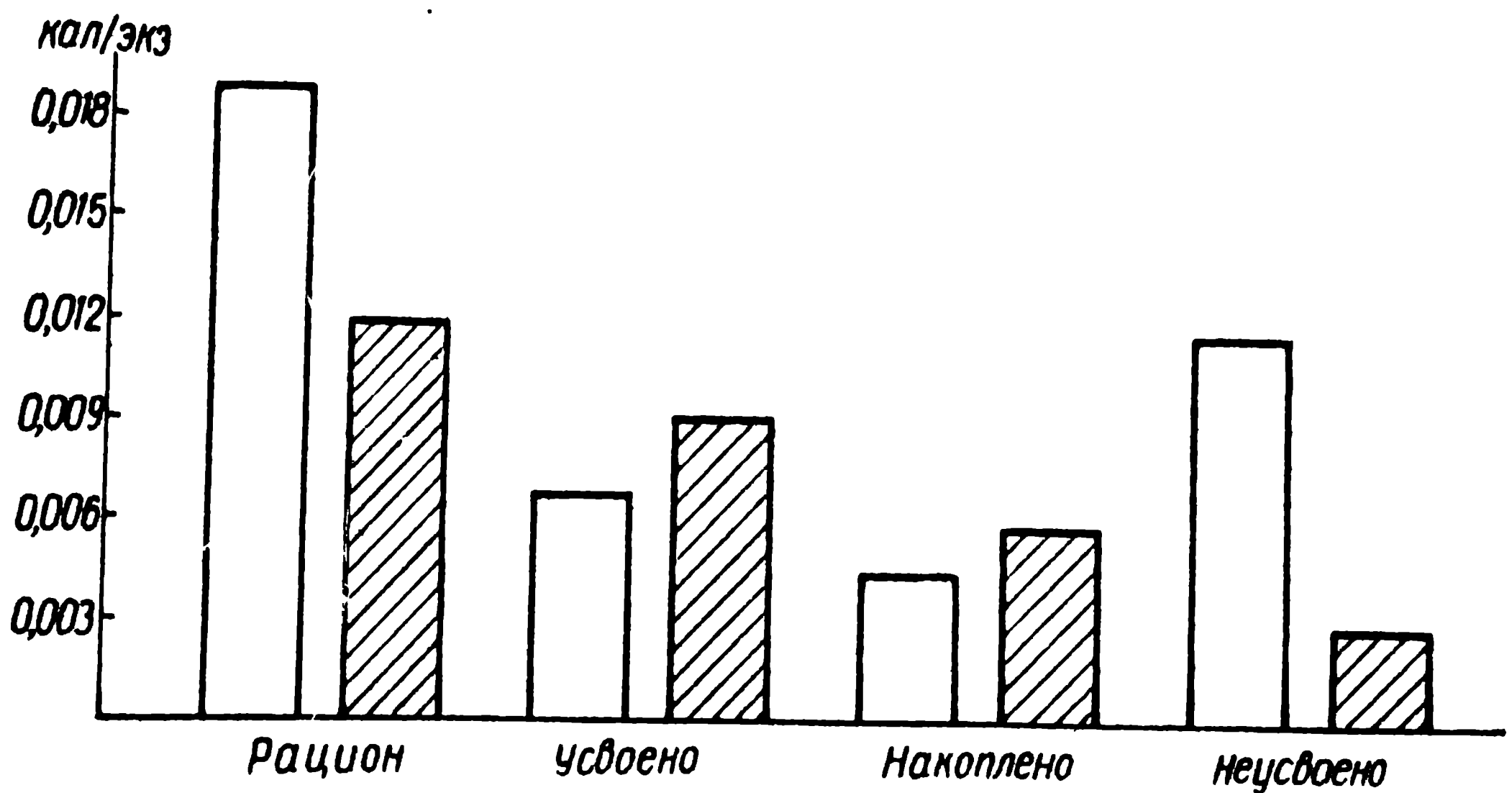


Рис. 5. Сравнение элементов балансового равенства при кормлении *Penilia avirostris* бактериальной  $\square$  и водорослевой  $\text{штриховка}$  пищей в одинаковых концентрациях.

Проведение серии опытов по определению усвояемости бактериального корма в зависимости от концентрации бактерий выявило интересную особенность морских кладоцер отфильтровывать одиночных бактерий из среды с очень малой их концентрацией. 5000 клеток в 1 мл ( $0,004 \text{ г/м}^3$ ) — минимальная величина концентрации бактерий в наших опытах — достаточно хорошо отлавливалась фильтрационным аппаратом пенилий. К сожалению, не было поставлено опытов с еще более низкой концентрацией. Видимо, морские кладоцеры приспособились к более низким концентрациям пищи в среде, чем пресноводные.



Л и т е р а т у р а

В и н б е р г Г.Г. Первичная продукция водоемов. - Изд-во АН БССР, Минск, 1960.

П а в л о в а Е.В. О питании *Penilia avirostris* Д а н а, - В кн.: Тр. Севастоп. биол. ст., 41, Изд-во АН СССР, М., 1959.

П а в л о в а Е.В. Биология *Penilia avirostris* Д а н а в Черном море. Автореф. канд.дисс. Севастополь, 1960.

П а в л о в а Е.В. Поглощение кислорода некоторыми планктонными рачками Севастопольской бухты. - В кн.: Тр. Севастоп. биол. ст., 14, Изд-во АН СССР, М., 1961.

П а в л о в а Е.В. Пищевые потребности и их удовлетворение у черноморской кладоцеры *Penilia avirostris*. - В кн.: Тр. Севастоп. биол. ст., 15. Изд-во АН СССР, Севастополь, 1964.

Р о д и н а А.Г. Бактерии и дрожжевые грибки как пища для *Cladocera*. - ДАН СССР, 29, 3, 1940.

Р о д и н а А.Г. Роль бактерий и дрожжевых грибков в питании *Cladocera*. - В кн.: Тр. Зоол. ин-та, 8, 3, 1948.

С о р о к и н Ю.И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. - В кн.: Тр. Ин-та биологии внутренних вод, 12 (15). Планктон и бентос внутренних водоемов. "Наука", М.-Л., 1966.

УДК 591.553 + 591.53

Структура пищевых сетей, передача и использование  
вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря.

Петипа Т.С., Павлова Е.В., Миронов Г.Н. –  
В кн.: Биология моря, 19. Продукция и пищевые связи планктон-  
ных животных, "Наукова думка", К., 1970, с. 3

Представлены результаты исследования эпи- и батипланк-  
тонной экологических систем в Черном море. При сочетании ла-  
бораторных экспериментов и полевых наблюдений получены первые  
количественные данные по структуре пищевых связей, величине  
и характеру потока энергии в этих экосистемах.

В описанных сообществах организмов обнаружены различия  
в изменении удельных скоростей потока энергии и эффективности  
ее передачи через трофические уровни. Показано, что абсолют-  
ная величина общего потока энергии от первого трофического  
уровня к последнему в обоих сообществах уменьшается в 20 раз.

Сопоставлены два метода расчета продукции трофических  
уровней и описаны факторы, изучение которых необходимо для  
дальнейшего успешного исследования структуры и продуктивности  
планктонных сообществ.

Таблиц 16. Иллюстраций 4. Библиография – 12 назв.

УДК 576.809.56

Исследование численности, продукции и функциональной  
активности бактерий в Черном море. Сорокин Ю.И. – В  
кн.: Биология моря, 19. Продукция и пищевые связи планктонных  
животных, "Наукова думка", К., 1970, с. 42

В результате измерения интенсивности хемосинтеза, скорости

редукции сульфатов, распределения общего числа бактерий, сапрофитов и активности тионовых бактерий в Черном море установлено, что в зоне смещения в слое максимума идет интенсивный хемосинтез (до 3-8 мкг С/л в сутки). В толще воды под слоем смещения и в придонном слое отмечена редукция сульфатов. В слое хемосинтеза общее число бактерий максимально, ниже 500 м численность бактерий чрезвычайно низка. Полученные данные использованы при обсуждении причин стабильности сероводородной зоны в Черном море.

Таблиц 5. Иллюстраций 17. Библиография - 22 назв.

УДК 582.26

Расчет продукции фитопланктона в Черном море по содержанию хлорофилла. Ф и н е н к о З.З. - В кн.: Биология моря, 19. Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов, "Наукова думка", К., 1970, с. 72

Анализируются существующие схемы расчета продукции фитопланктона по содержанию хлорофилла "а" в морском планктоне. На основании экспериментов, проведенных в Черном море, выведена формула расчета первичной продукции по содержанию хлорофилла, в которой учтен фактор световой адаптации фитопланктона и его распределение в водной толще. На основании выведенной формулы рассчитана продукция фитопланктона за вегетационный период в прибрежной части Черного моря, которая составила 100 гС/м<sup>2</sup>.

Иллюстраций 3. Библиография - 6 назв.

УДК 593.17 113 26

Питание морских инфузорий одноклеточными водорослями. З а и к а В.Е., П а в л о в с к а я Т.В. - В кн.: Биология моря, 19. Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов, "Наукова думка", К., 1970, с. 80

Исследована интенсивность потребления диатомовых водорослей инфузориями *Keratopsis tubra*, *Hartmannula* sp., *Epiclontes ambiguus*. На инфузории *K. ambiguus* при различных концентрациях пищи изучалось питание и зависимость скорости размножения от типа и количества пищи. При питании водорослью *Achnanthes* инфузории делятся через 0,5 - 0,7 суток

при потреблении 7 - 9 клеток в час, через 1,2 - 2,2 суток при потреблении 3 - 5 клеток в час. В течение индивидуальной жизни *E. ambigua* потребляет 110 - 160 клеток *Amphiproga*, что составляет около  $22-32 \cdot 10^{-5}$  мг пищи. Отношение прироста к потребленной пище составляет 21-30%.

Иллюстраций 3. Библиография - 4 назв.

УДК 593.17-1164.

Скорости размножения инфузорий. Заика В.Е. - В кн.: Биология моря, 19. Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов, "Наукова думка", К., 1970, с. 94

Приводятся скорости размножения для 42 видов инфузорий. При температуре 20-30°C около 14% исследованных инфузорий делятся со скоростью менее одного деления в сутки, 36% - со скоростью одно-два деления, 26% - два-три деления, 24% - более трех делений в сутки. Мелкие формы делятся чаще, чем крупные.

Библиография - 34 назв.

УДК 591.53

Энергетический обмен и потребность в пище черноморской ночесветки *Noctiluca miliaris* Sur. Павлова Е.В. - В кн.: Биология моря, 19. Продукция и пищевые связи планктонных организмов, "Наукова думка", К., 1970, с. 102

Получены средние величины потребления кислорода для одного из массовых планктонных организмов Черного моря. При температуре воды выше 17°C дыхание значительно повышается, а при 20°C - резко падает. На основании скорости движения ночесветки рассчитаны энергетические траты ее на активный обмен. Рассчитан суточный рацион при 12°C и сделана попытка оценить роль популяции *Noctiluca* в общем балансе вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря.

Таблиц 5. Иллюстрация 1. Библиография - 9 назв.

УДК 591.134: 595.135 (252.5)

О линейном и весовом росте черноморской *Sagitta setosa* Mull. Миронов Г.Н. - В кн.: Биология моря, 19. Продукция и пищевые связи в сообществе планктонных организмов, "Наукова думка", К., 1970, с. 116

Определили величину среднесуточного прироста длины у оаргитт. Она составляет 5,6% первоначальной длины с колебаниями от 2,1 до 9,1%.

Связь линейного размера с весом устанавливалась на живых саргиттах. Эта связь описывается уравнением  $W = 0,000686 L^{3,37}$ .

Суточный прирост веса вычислялся по формуле, предложенной Г.Винбергом (1956), и оказался в среднем равным 21% с колебаниями от 7 до 54%.

Таблиц 2. Библиография - 8 назв.

УДК: 61.201 4. - 577.9 : 595.3

Плодовитость *Idotea baltica basteri* (A u d .) и возможность ее определения по дыханию животных. Х м е л е в а Н.Н.  
В кн.: Биология моря, 19. Продукция и питательные связи в сообществах планктонных организмов, "Наукова думка", К., 1970, с. 122

Установлена связь между длиной тела ( $L$ ) и плодовитостью самок ( $E, W_E$ ), которая представляется параболическими уравнениями:  $E = 0,273 L^{2,32}$ , где  $E$  - число яиц в марсупиуме или молоди в помете. Если вместо количества взять вес яиц или молоди, то плодовитость ( $W_E$ ) может быть выражена следующим образом:  $W_E = 0,0116 L^{2,772}$ . Относительная плодовитость идо-тей мало изменяется с увеличением размера самок и составляет в среднем 36,6% веса тела, тогда:  $W_E = 0,366 W_0$ . Зависимость плодовитости от веса самок ( $W_\varphi$ ) подчинена параболическому уравнению с показателем степени при  $W$  меньше единицы:  $E = 5,652 W_\varphi^{0,79}$ . Влияние температуры на численность яиц в одной кладке или молоди в помете у *I. baltica basteri* незначительно, т.е. плодовитость одноразмерных самок на протяжении года практически постоянна. При дифференцированной оценке энергетического обмена самки и всех личинок, заключенных в марсупиуме, оказалось, что обе эти величины находятся в равном соотношении друг к другу. На основе этого показана возможность расчета плодовитости, исходя из среднего веса молоди ( $W_0$  - в мг) и коэффициента  $K$  из уравнения дыхания ( $Q = aW^K$ ) в соответствии с равенством:  $E = \left(\frac{1}{W_0}\right)^K \cdot W_\varphi^K$ , которое в численной форме для *I. baltica basteri* представлено следующим образом:  $E = 5,248 W_0^{0,82}$ . Данная зависимость совпадает с полученной эмпирически на основании непосредственного подсчета количества яиц и молоди в помете. Соответствующие расчеты для ряда других ракообразных

подтвердили возможность применения такого метода определения индивидуальной плодовитости. Это свидетельствует о том, что оба физиологических процесса - дыхание и размножение тесно связаны друг с другом, являются функцией веса и изменяются с возрастом последнего одинаковым образом.

Таблиц 4. Иллюстраций 4. Библиография - 32 назв.

УДК 591.164

Теоретический анализ продукционного процесса в бактериопланктоне. З а и к а В.Е., М а к а р о в а Н.П. - В кн.: Биология моря, 19. Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов, "Наукова думка", К., 1970, с. 140

На основе математического анализа делается вывод, что игнорирование элиминации при расчете удельной скорости продукции  $C$  и продукции ( $P_t$ ) в популяциях бактерий за любой период времени приводит к незначительным ошибкам.

Продукцию предлагается вычислять по уравнению

$$P_t = \int_0^t CB dt,$$

в котором  $B$  - биомасса бактерий.

Удельная скорость продукции вычисляется по уравнению

$$C = e^k - 1,$$

где  $k = \frac{\ln 2}{g}$  и  $g$  - время между делениями.

Если средний темп элиминации за время от 0 до  $t$  ниже 30% биомассы в час, то ошибка расчетов (за счет игнорирования элиминации) не превышает 10%.

Иллюстраций 3. Библиография - 6 назв.

УДК 578.087.1

Математическая модель элективного питания. Т о н В.С. - В кн.: Биология моря, 19. Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов, "Наукова думка", К., 1970, с. 149

Для выявления наиболее существенных сторон явления элективности построена математическая модель. Предлагается вид оптимизирующей функции

$$F = \sum_{i=1}^n \rho_i R_i,$$

которая достигает максимума при оптимальной трофической стратегии хищника, где  $\rho_i$  - биомасса одной особи жертвы  $i$ -го вида;  $R_i$  - скорость выедания  $i$ -го вида хищником  $k$ -го вида.

Встреча хищника с кормовым объектом предполагается анало-



гичной стационарному потоку из  $n$  -типов частиц, движущихся на вход системы  $S$  (хищник).

Модель проверяется на анализе опытных данных, взятых из монографии В.С.Ивлева. Удовлетворительный результат проверки модели показывает, что вид оптимизирующей функции  $F$  выбран правильно. Что касается структуры входящего потока, общие свойства переходного режима существенно не изменяются при замене простейшего потока потоком более сложной структуры.

Таблиц 3. Иллюстраций 2. Библиография - 4 назв.

УДК 595.34 *Acartia* : 591.12+591.13

Исследования по питанию *Acartia clausi* G i e s s e r,  
с помощью радиоуглеродного метода. П о т и п а Т.С., С о -  
р о к и н Ю.И., Л а н с к а я Л.А. - В кн.: Биология моря,  
19. Продукция и пищевые связи планктонных животных. "Наукова  
думка", К., 1970, с. 185

В статье представлены результаты изучения питания весло-  
ногого рачка *Acartia clausi* при помощи радиоуглеродного ме-  
тода. Описывается качественный состав пищи, влияние концент-  
рации пищи на интенсивность питания *Acartia* и соотношение  
элементов пищевого балансового равенства.

Приведено сравнение результатов, полученных при визуальном  
и радиоуглеродном методах исследования. Показаны отличия в  
соотношении элементов баланса у рачков-фильтраторов и хвата-  
телей.

Таблиц 6. Иллюстраций 3. Библиография - 9 назв.

УДК 591.13 : 591.524.12

Бактериальное питание планктонного рачка *Penilia*  
*avirostris* из Черного моря. П а в л о в а Е.В., С о р о -  
к и н Ю.И. - В кн.: Биология моря, 19. Продукция и пищевые  
связи в сообществах планктонных организмов, "Наукова думка",  
К., 1970, с. 182

С помощью метода  $C^{14}$  выяснено, что бактериальная пища  
является полноценным кормом для тонких фильтраторов. Усвоение  
бактерий, дисперсно распределенных в воде, и мелких жгутико-  
вых водорослей при одинаковых концентрациях примерно одинако-  
во. Оптимальной можно считать концентрацию бактерий около



1,0 г/м<sup>3</sup>, когда суточный рацион устанавливается на одном уровне, а величины усвоенной и накопленной в организме энергии имеют максимальные значения. Сравнение соотношения элементов балансового равенства при кормлении бактериальной и водорослевой пищей показало, что все процессы накопления и расходования органического вещества при потреблении бактерий происходят в тех же количественных соотношениях, что и при водорослевом корме.

Таблиц 3. Иллюстраций 5. Библиография - 8 назв.

Поправка к сборнику "БИОЛОГИЯ МОРЯ", вып. 18

В Приложении на стр. 214-217 вместо отпечатанных подписей к рис. 1-7 следует читать:

- Рис. 1. Оседание и прорастание спор *Porphyra leucosticta* в контроле /х 400/.
- Рис. 2. Оседание спор *Porphyra leucosticta* под действием меди /х 180/.
- Рис. 3. Зрелые цистокарпы *Callithamnion sorumbosum* в контроле /х 400/.
- Рис. 4. Зрелые цистокарпы *Callithamnion sorumbosum* под действием меди /х 400/.
- Рис. 5. Оседание спор *Enteromorpha intestinalis* в контроле /х 180/.
- Рис. 6. Пятидневные проростки *Callithamnion sorumbosum* в контроле /х 400/.
- Рис. 7. Пятидневные проростки *Callithamnion sorumbosum* под действием меди /х 400/.

## СОДЕРЖАНИЕ

|  |     |
|--|-----|
| П е т и п а Т.С., П а в л о в а Е.В., М и р о н о в Г.Н.<br>Структура пищевых сетей, передача и использование вещества<br>и энергии в планктонных сообществах Черного моря ..... | 3   |
| С о р о к и н Ю.И. Исследование численности, продукции и<br>функциональной активности бактерий в Черном море .....   | 43  |
| Ф и н е н к о З.З. Расчет продукции фитопланктона в Черном<br>море по содержанию хлорофилла .....  | 74  |
| З а и к а В.Е., П а в л о в с к а я Т.В. Питание морских<br>инфузорий одноклеточными водорослями .....   | 82  |
| З а и к а В.Е. Скорости размножения инфузорий .....  | 96  |
| П а в л о в а Е.В. Энергетический обмен и потребность в пи-<br>ще черноморской ночесветки <i>Noctiluca miliaris</i> Sur. . . .   | 104 |
| М и р о н о в Г.Н. О линейном и весовом росте черноморской<br><i>Sagitta setosa</i> Mull. . . . .  | 118 |
| Х м е л е в а Н.Н. Плодовитость <i>Idotea baltica basteri</i><br>(Aud.) и возможность ее определения по дыханию жи-<br>вотных .....  | 123 |
| З а и к а В.Е., М а к а р о в а Н.П. Теоретический ана-<br>лиз продукционного процесса в бактериопланктоне .....   | 141 |
| Т е н В.С. Математическая модель элективного питания ....  | 150 |
| П е т и п а Т.С., С о р о к и н Ю.И., Л а н с к а я Л.А.<br>Исследования по питанию <i>Acartia clausi</i> Giesbr. с по-<br>мощью радиоуглеродного метода .....                   | 166 |
| П а в л о в а Е.В., С о р о к и н Ю.И. Бактериальное пи-<br>тание планктонного рачка <i>Penilia avirostris</i> Dana из<br>Черного моря .....                                     | 182 |
| Рефераты .....   | 199 |

Редактор Т.Г.Кондрацкая  
Художественный редактор Ю.С.Семендяев  
Технич.редактор Г.Н.Лукомская  
Корректоры: Т.Я.Губарь, Н.Б.Игнатовская

---

БФ 03759. Зак. № **215**. Изд. № 173, Тираж 1100. Бумага № 2.  
Формат 60х90 1/16. Печ. физ. листов 13, Уч.-изд. листов 12,03.  
Усл. печ. листов 12,75. Подписано к печати 10. III 1970 г. Цена 97 коп.

---

Издательство "Наукова думка", Киев, Репина, 3.

Киевская книжная типография № 5, Киев, Репина, 4.

2-10-4

294-70 м

