

- tion of selected coelenterates // *Chemical Zoology* / Ed. by M. Florkin, B. T. Scherer. — New York: London: Academic Press. — 1968, vol. 2. — P. 157—221.
9. Möller H. Scyphomedusae as predators and food competitors of larval fish // *Berichta Deutsch. Wiss. Kommission Meeresforsch.* — 1980. — 28, N 2/3. — P. 90—100.
 10. Mullin M. M., Brooks E. R. Laboratory culture, growth rate and feeding behaviour of a planktonic marine copepod. — *Limnol. and Oceanogr.* — 1967. — 12, N 4. — P. 657—666.
 11. Muscatine L., Lenhoff H. M. Symbiosis of hydra and algae. II. Effects of limited food and starvation on growth of symbiotic and aposymbiotic hydra // *Biol. Bull.* — 1965. — 129, N 2. — P. 316—328.
 12. Purcell J. E. Digestion rates and assimilation efficiencies of siphonophores fed zooplankton prey // *Mar. Biol.* — 1983. 73, N 3. — P. 257—261.
 13. Reeve M. R., Walter M. A., Ikeda T. Laboratory studies of ingestion and food utilization in lobate and tentaculate ctenophores // *Limnol. and Oceanogr.* — 1978. — 23, N 4. — P. 740—751.

Институт биологии южных морей

им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 29.08.86

В. Е. ANNINSKY

THE RATE AND EFFICIENCY OF COPEPOD ASSIMILATION BY SCYPHOID MEDUSA AURELIA AURITA L.

Summary

The rate and efficiency of foodstuff digestion by *A. aurita* medusas changed in conformity with the load on digestion structures. Complete digestion of *Calanus helgolandicus* copepods ended during 7-24 hours and proceeded more rapidly at a high temperature ($Q_{10}=1.2-1.4$). Zooplankton was assimilated in the experiments by 39-86%, but maximum possible values are apparently close to 90%. The nutrition intensity is the most probable reason of variability of the results obtained while the temperature, medusa sizes and food content have insignificant effect on the digestion nutrition.

УДК 551.465.8+594.124:578

Г. А. ФИНЕНКО

РОЛЬ ДЕТРИТА В ПИТАНИИ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAM.

Детрит — вторая после растворенного органического вещества (РОВ) большая часть органических ресурсов морей и океанов. На долю детрита в разных районах приходится от 20 до 99% взвешенного органического вещества. В прибрежных областях, эстуариях, маршах эта величина выше, чем в открытых районах.

Большое количество органического детрита во взвеси, его размерный и химический составы дают основание полагать, что он может быть важным источником питания животных-фильтраторов, в том числе и двустворчатых моллюсков. Разнообразие источников детрита в природе, одновременное присутствие в экосистеме детрита разной степени зрелости и невозможность разделения детрита и живой фракции взвеси создают трудности в изучении его трофодинамической роли в природных экосистемах. До сих пор практически отсутствуют экспериментальные работы, количественно оценивающие скорость потребления мертвого органического вещества и его значение в питании моллюсков-фильтраторов, хотя имеются указания на его использование [2, 7, 15].

С целью выяснения способности моллюсков *Mytilus galloprovincialis* потреблять детрит и его роли в пищевом рационе животных были проведены эксперименты по определению скорости фильтрации взвеси фитогенного детрита и степени его усвоения.

Материал и методика. Фитогенный детрит разного срока разложения (1, 5, 10, 30 и 40 сут) готовили из макрофитов *Ulva rigida*, собранных в Севастопольской бухте. Свежий (однодневный) детрит представляет собой высушенные свежесобранные растения, детрит других возрастов получали путем аэробного разложения макрофитов при тем-

пературе 18—20°С в больших объемах воды с последующим высушиванием при 60°С. Сухой детрит измельчали до размеров, пригодных для фильтрации моллюсками — от 10 до 100 мкм. Исходную пищевую взвесь готовили, суспендируя 500 мг сухого детрита в 700 мл отфильтрованной через мембранный фильтр (размер пор 1,5 мкм) морской воде. Одна из сложностей работы с мертвым органическим веществом состоит в трудности поддержания его во взвешенном состоянии в течение продолжительного периода.

Для избежания оседания детрита в эксперименте из исходной суспензии путем декантации выделяли размерную группу частиц, оставшуюся во взвеси в течение 20 мин. Это время превышает время нахождения материала в пищевой камере, определяемое скоростью протока воды в экспериментальной установке (рис. 1). Предупреждая этим значительное оседание детритных частиц, одновременно добивались более единообразной размерной структуры пищевой суспензии.

Эксперименты проводили в проточной установке при скорости протока 3,8—4,6 л·ч⁻¹, превышающей возможную скорость фильтрации воды моллюсками. Этим сводили к минимуму возможность повторного отфильтровывания взвеси животными. Непрерывная аэрация воды в пищевой камере (4) и сосуде с детритом (2) уменьшала его оседание и обеспечивала постоянную концентрацию корма в опыте. Скорость фильтрации рассчитывали по формуле

$$F = (1 - C_o/C_k) \cdot V, \quad (1)$$

где F — скорость фильтрации, л·экз.⁻¹·ч⁻¹; C_k и C_o — концентрации детрита на входе и выходе системы; V — скорость протока, л·ч⁻¹. Концентрацию детрита определяли весовым методом, отфильтровывая по 500 мл взвеси на предварительно взвешенные мембранные фильтры с диаметром пор 1,5 мкм. Продолжительность опыта 4—4,5 ч; пробы отбирали через 20—30 мин; каждая цифра — средняя из 6—8 определений. Проведено пять серий экспериментов с мидиями трех весовых групп (I — 2—3, II — 10—15 и III — 40—50 г) на детрите 1-, 5-, 10-, 30- и 40-суточного срока разложения при концентрации 1 мг·л⁻¹ сухой массы. В тех же опытах определяли усвояемость пищи мидиями. По окончании питания животных пересаживали на 24 ч в отфильтрованную воду, определяли сухую массу фекалий, выделенных мидиями в течение опыта и через 24 ч после его завершения. Температура наблюдений 16—22°С. Калорийность детрита определяли стандартным методом бихроматного окисления.

Результаты. Мидии всех трех весовых групп активно отфильтровывали растительный детрит разной степени разложения, при этом скорость фильтрации не зависела от степени разложения детрита (рис. 2). Так, у животных массой 3 г объем отфильтрованной взвеси составлял 0,35—0,52 л·ч⁻¹·экз.⁻¹ на детрите 1—40-суточного возраста. Относительное постоянство скорости фильтрации на детрите разного возраста наблюдалось также у животных второй и третьей весовых групп. Меньшая скорость фильтрации 30- и 40-суточного детрита животными второй группы вызвана более низкой температурой воды в экспериментах (16 и 22°С в других опытах). Животные отфильтровывали детрит и пропускали его через кишечник, о чем свидетельствуют наличие фекалий и отсутствие псевдофекалий в пищевой камере. Таким образом, детрит использовался мидиями как пищевой материал. Высокая калорийность

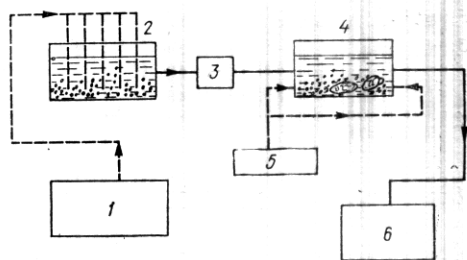


Рис. 1. Проточная установка для исследования питания мидий:

1, 5 — компрессоры, 2 — сосуд с пищевой взвесью, 3 — перистальтический насос, 4 — пищевая камера, 6 — сосуд для сбора отфильтрованной взвеси

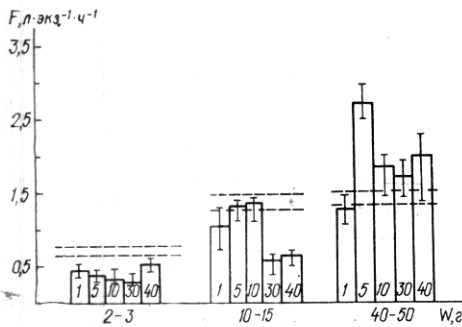


Рис. 2. Скорость фильтрации детрита разного возраста разноразмерными мидиями (пунктир — скорость фильтрации на взвеси водорослей по уравнениям (2) и (3)). Здесь и на рис. 3 цифры — возраст детрита, сут

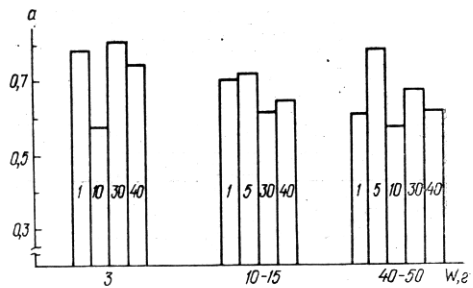


Рис. 3. Усвояемость (а) детрита разного возраста мидиями

предлагаемого мидиям мертвого органического вещества (3,3—3,6 кал × мг⁻¹ сухой массы) подтверждает возможность использования его в качестве энергетического источника. Калорийность детрита разного возраста (0—30 сут) изменялась от 3,65 до 3,31 кал·мг⁻¹ сухого вещества, т. е. за 30 сут снижалась на 9%. По-видимому, при разложении макроводорослей в данных условиях разложение отдельных фракций органического вещества идет с одинаковой скоростью. При более длительном разложении (40 сут) калорийность детрита возрастала (до 3,83 кал·мг⁻¹ сухого вещества). Это может быть связано с накоплением в детрите гуминовых соединений, имеющих высокую физическую калорийность и способных повышать калорийность детритного материала.

Мидии эффективно усваивали растительный детрит. Усвояемость составляла 57—80% и была одинаково высокой у животных всех трех весовых групп при потреблении детрита разного срока разложения (рис. 3).

Обсуждение. Для оценки роли детрита в питании черноморских мидий сопоставляли скорость фильтрации водорослевой и детритной взвесей моллюсками в идентичных условиях. Фильтрационная активность мидий определена ранее на взвеси протококковых водорослей *Peridinium triquetrum* при их концентрации 2 мг·л⁻¹ и различной массе тела животных. Связь между скоростью фильтрации и массой тела мидий количественно описана в форме уравнений [4].

Зависимость скорости фильтрации водорослевой взвеси (F , л × экз.⁻¹·ч⁻¹) от общей массы тела моллюсков (W , г) при исследованных температурах описывается следующими уравнениями:

$$F = 0,470 W^{0,435}, t = 18^\circ; \quad (2)$$

$$F = 0,169 W^{0,552}, t = 22^\circ. \quad (3)$$

Рассчитанные по уравнению (2) для первой и второй весовых групп и по уравнению (3) для третьей группы скорости фильтрации водорослей по-разному соотносятся со скоростью фильтрации детритного материала у мидий разной массы (рис. 2, табл. 1).

Мелкие животные отфильтровывают живые водоросли более интенсивно, чем детритные частицы, а самые крупные мидии потребляют с большей скоростью мертвое органическое вещество. Примерно одинаково оба вида взвеси потребляются мидиями среднего размера. Таким образом, детрит может играть различную, но всегда значительную роль как пищевой источник во все периоды жизни моллюсков.

Эффективность усвоения фитогенного детрита мидиями близка к усвояемости одноклеточных водорослей. Различные виды водорослей и детритный материал разного срока разложения усваиваются мидиями

достаточно эффективно — 56—84% (табл. 2). Для сравнения фильтрационных возможностей мидий с запасами органического вещества в естественных условиях, в частности в Севастопольской бухте, по скорости фильтрации и концентрации органической взвеси в бухте были рассчитаны суточные рационы разноразмерных мидий в течение года и данные сопоставлены с дыхательными потребностями¹. При расчете учитывали изменение фильтрационной активности моллюсков в зависимости от концентрации взвеси. Скорость фильтрации, наблюдавшуюся у мидий всех возрастов при концентрации органической взвеси 2—3 кал·л⁻¹, принимали равной единице, ее значения при других концентрациях рассчитывали в процентах

Таблица 1. Средние скорости фильтрации (л·экз.⁻¹·ч⁻¹) водорослей и детрита и их соотношение у черноморских мидий

Вид пищи	Масса мидий, г		
	2—3	10—15	40—50
Водоросли	0,696	0,424	1,312
Детрит	0,456	1,193	1,885
Детрит/водоросли	1,655	0,838	1,437

Таблица 2. Усвояемость разных видов пищи мидиями

Вид пищи	Температура, °С	Концентрация, 10 ⁶ кл·л ⁻¹	Сухая масса мягких тканей, г	Усвояемость а, % рациона	Литературный источник
Dunaliella tertiolecta	12	20	0,88	71,9	[16, 17]
Tetraselmis	5—15	1,5	—	84±4	[15]
	5—15	5,5	—	69±5	[15]
Isochrisis + Monochrisis	10	2—6	0,007—1,000	78,2	[13]
Фитопланктон	19—21	—	0,47	74,7	[12]
Органическая взвесь	—	—	0,006—0,160	62,7—66,1	[3]
Peridinium triquetrum	19—21	0,5—3,5	0,08—1,2	70,0	—
Детрит ульвы свежий	18	1 мг сухой массы	0,1	78±2	Наши данные
5-суточный	18	То же	0,3	68±5	„ „
10-суточный	18	„ „	0,3	71	„ „
30-суточный	18	„ „	0,3	61	„ „
40-суточный	18	„ „	0,3	64	„ „

скорости фильтрации при 2 кал·л⁻¹. Температурную поправку вводили исходя из полученных ранее величин Q_{10} в интервале температур 7—22 °С [4].

Проведенные расчеты показывают, что высокая концентрация органической взвеси в Севастопольской бухте в течение всего года (2,3—

Таблица 3. Суточные рационы (С, кал·экз.⁻¹·сут⁻¹) и траты энергии на дыхание (R, кал·экз.⁻¹·сут⁻¹) у мидий разной массы в Севастопольской бухте в течение года

Месяц	Температура, °С	Концентрация взвеси, кал·л ⁻¹	Масса мидий, г								
			3			10			50		
			C	R	R/C, %	C	R	R/C, %	C	R	R/C, %
Январь	7,6	2,90	17,42	1,42	8,2	45,21	6,88	15,2	71,32	24,20	33,9
Февраль	6,8	7,08	25,53	1,28	5,0	65,79	6,30	9,5	104,13	21,91	21,0
Март	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Апрель	10,6	8,70	60,93	1,87	3,1	161,80	9,21	5,7	253,21	32,20	12,7
Май	15,3	4,87	47,25	2,80	5,9	123,24	13,52	10,9	194,80	47,19	24,2
Июнь	19,4	8,80	81,85	4,08	5,0	215,60	19,80	9,2	340,65	69,16	20,3
Июль	21,3	5,89	35,89	3,38	9,4	94,79	20,41	21,5	156,14	57,16	36,6
Август	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сентябрь	20,0	2,33	36,1	4,08	11,3	95,14	19,80	20,8	150,5	69,15	45,9
Октябрь	15,5	3,88	34,9	2,80	8,0	91,63	13,52	14,7	145,1	47,19	32,5

¹ Данные о концентрации взвеси в Севастопольской бухте предоставлены М. В. Кириковой, о дыхании мидий — И. В. Ивлевой.

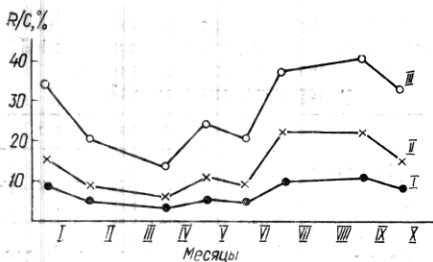


Рис. 4. Соотношение трат на обмен и потребленной энергии у мидий в течение года в Севастопольской бухте (I — 3 г, II — 10 г, III — 50 г)

можно сделать вывод об общих закономерностях потребления и усвоения мидиями живой и мертвой взвеси и рассматривать взвешенное в воде органическое вещество как единый пищевой пул, комбинация отдельных элементов которого (водоросли и детрит) позволяет обеспечить моллюскам-фильтраторам более постоянный источник энергии, чем каждый компонент в отдельности.

8,8 кал·л⁻¹) может обеспечить затраты энергии на дыхание моллюсков и создать благоприятные условия для роста животных (табл. 3). Относительно низкая доля энергии, затрачиваемая на дыхание, по сравнению с потребленной энергией (февраль—июль) свидетельствует о том, что в этот период жизни животные используют большую часть пищи на генеративный и соматический рост (рис. 4).

Таким образом, исходя из трофодинамических характеристик

1. Витюк Д. М. Взвешенное вещество и его биогенные компоненты. — Киев: Наук. думка, 1983. — 210 с.
2. Миронов Г. Н. Фильтрационная работа и питание мидий Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1947. — Вып. 6. — С. 21—27.
3. Мирзоян З. А. Взвесь Азовского моря и ее роль в питании планктонных и донных животных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь, 1984. — 21 с.
4. Печень-Финенко Г. А. Скорость фильтрации воды *Mytilus galloprovincialis* L. как функция массы тела и температуры // Экология моря. — 1987. — Вып. 27. — С. 101—103.
5. Сущенко Л. М. Некоторые данные о количестве сестона в водах Эгейского, Ионического и Адриатического морей // Океанология. — 1961. — 1, № 4. — С. 664—669.
6. Финенко З. З. Содержание органического вещества в сестоне Черного и Азовского морей // Исследования планктона Черного и Азовского морей. — Киев: Наук. думка, 1965. — С. 12—16.
7. Дихон-Луканина Е. А. Питание митилид (*Bivalvia*, *Mytilidae*). // Промысловые двусторчатые моллюски-мидии и их роль в экосистеме. — Л., 1979. — С. 124—126.
8. Lenz J. On Detritus as a Food Source for Pelagic Filter-Feeders. // Mar. Biol. — 1977. — 41, N 1. — P. 39—48.
9. Manuels M. W., H. Postma. Measurements of ATP and organic carbon in suspended matter of the Dutch Wadden Sea // Neeth. J. Sea Res. — 1974. — 8, N 2/2. — P. 292—311.
10. Parsons T. R. Suspended organic matter in sea water // Progress in oceanography. — Oxford: Pergamon Press, 1963. — Vol. 1. — P. 205—239.
11. Postma H. Hydrography of the Dutch Waddensea. A study of the relations between water movement, the transport of suspended materials and the production of organic matter // Arch. Neetherland. Zool. — 1954. — 10, N 4. — P. 405—512.
12. Tenore K. R., Dunstan W. M. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels // Mar. Biol. — 1973. — 21, N 2. — P. 190—195.
13. Vahl O. Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* L. of different sizes // Ophelia. — 1973. — 12, N 1/2. — P. 45—52.
14. Widdows J., Bayne B. Z. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. — 1971. — 51, N 4. — P. 827—843.
15. Widdows J., Fieth P., Worral C. W. Relationships between Seston, Available Food and Feeding Activity in the Common Mussel *Mytilus edulis* // Mar. Biol. — 1979. — 50, N 3. — P. 195—209.
16. Winter J. E. Über den Einfluss der Nahrungskonzentration und anderer Faktoren auf Filtrier. — Leistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln *Arctica islandica* und *Modiolus modiolus* // Ibid. — 1960. — 4, N 1. — P. 87—135.
17. Winter J. E. A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchiata bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems // Aquaculture. — 1978. — 13. — P. 1—33.

**SIGNIFICANCE OF DETRITUS
IN THE NUTRITION OF BIVALVED MOLLUSK
MYTILUS GALLOPROVINCIALIS LAM.**

Summary

The filtration rate of phylogenous detritus of different maturity degree by the Black Sea mussels *M. galloprovincialis* is determined under experimental conditions in the flowing system. The filtration rates and assimilability in unidimensional mussels are shown to be practically constant during consumption of detritus whose age is 0-40 days. Mussels actively filter detritus and assimilate it with efficiency of 57-80% similar to the efficiency of alga assimilation. Comparison of the filtration potentialities of mollusks with concentration of the organic matter from the Sevastopol Bay has established that a high content of organic suspended matter during the whole year (2,3-8,8 cal·l⁻¹) not only provides respiratory requirements of the animals but also creates favourable conditions for the mussel growth in certain periods.

УДК 597.8:591.12:591.134(26)

Л. П. САЛЕХОВА, Г. И. АБОЛМАСОВА,
Ю. С. БЕЛОКОПЫТИН, Г. И. РУЗОВА

**РОСТ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН
ДВУКРЫЛОЙ ЛЕТУЧЕЙ РЫБЫ
EXOSOETUS VOLITANS (LINNÉ)**

Литературные сведения о возрасте и росте летучих рыб ограничены сообщениями японских исследователей, изучавших летучих рыб *Parexocoetus mento*, *Cypselurus hirai*, *C. starksi*, *Cheilopogon heterurus dodderleini* [6—8]. Эти виды были собраны в субтропической зоне южных вод Японии, где периодичность жизненных процессов у рыб выражена четко. На основании анализа чешуи и отолитов, частотно-размерного распределения длины тела и установления сроков нерестового сезона авторы считают, что перечисленные виды живут в среднем один год и большинство из них погибает после первого нереста.

Данные о росте летучих рыб в тропической зоне океана, в частности двукрылой летучей рыбы *Ex. volitans*, наиболее массового вида семейства *Exocoetidae*, населяющего эпипелагиаль открытых районов тропической и субтропической областей Атлантического, Индийского и Тихого океанов, отсутствуют. Нет сведений и об энергетическом обмене этого и других видов летучих рыб, за исключением исследований Н. Я. Липской [4].

Наша задача — выяснить, характеризуют ли морфологические отметки на регистрирующих структурах (чешуе и отолитах) возраст этого вида, изучить индивидуальный рост, дать оценку его основных параметров, определить скорость общего энергетического обмена и на основании этих данных рассчитать среднесуточный рацион.

Материал и методика. Использованы материалы, собранные на световых дрейфовых станциях сачками и накидными сетками в 1-, 10-, 11- и 18-м рейсах нис «Профессор Водяницкий», и ихтиопланктонные сборы¹ икры и личинок. Проанализированы траловые сборы этого вида (близнецовый лов в поверхностном слое), проведенные СРТМ Югрыбпромразведки «Керченский пионер» и «Генерал Аршинцев». В разных районах тропической Атлантики собрано и изучено 1319 экз. *Ex. volitans* длиной (*l*) 4,0—17,9 см.

Скорость общего энергетического обмена изучали у нескольких видов летучих рыб: *Ex. volitans*, *Ex. obtusirostris*, *Ch. nigricans*, *H. spi-*

¹ Данные обработки ихтиопланктонных проб представлены А. Д. Гординой.