

ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМЕНИ А. О. КОВАЛЕВСКОГО

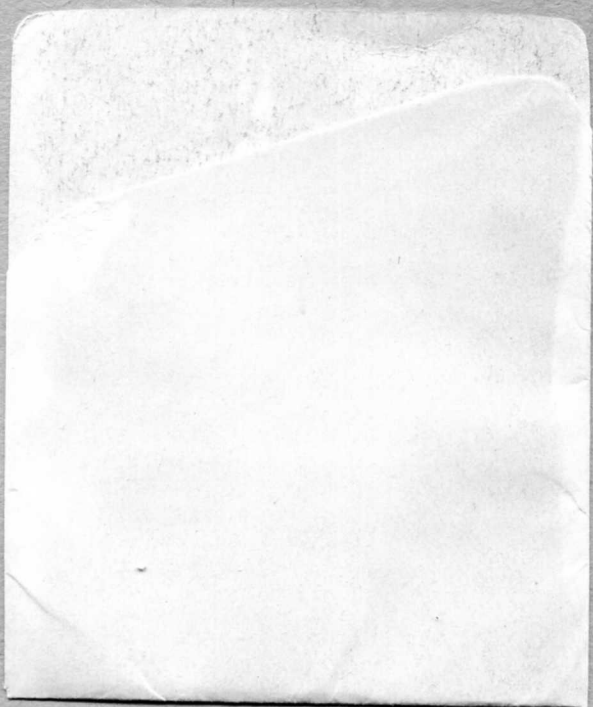
Г. И. АБОЛМАСОВА

БИОЛОГИЯ И БАЛАНС ЭНЕРГИИ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КРАБОВ ЧЕРНОГО МОРЯ

105. Гидробиология

Автореферат
диссертации на соискание
ученой степени кандидата
биологических наук

Севастополь - 1971



ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
имени А. О. КОВАЛЕВСКОГО

S95.3

A 15

Г. И. АБОЛМАСОВА

БИОЛОГИЯ И БАЛАНС ЭНЕРГИИ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ КРАБОВ ЧЕРНОГО МОРЯ

105. Гидробиология

Автореферат
диссертации на соискание
ученой степени кандидата
биологических наук

1013.6.х.

Севастополь - 1971

Работа выполнена в Институте биологии южных морей
имени А.О.Ковалевского АН УССР

Научный руководитель - доктор биологических наук
Л.М.Суцёна

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор Г.И.Шпет
Кандидат биологических наук И.И.Грезе

Оппонирующая организация:

Институт Океанологии имени П.П.Ширшова АН СССР

Диссертация изложена на 158 страницах машинописного текста и состоит из введения, шести глав и выводов, иллюстрирована 34 таблицами и 23 рисунками. Список цитируемой литературы содержит 100 отечественных и 100 зарубежных авторов.

Автореферат разослан "25" августа " 1971 г.

Защита состоится "середь октября" 1971 г.
на заседании Ученого Совета Института биологии южных морей имени А.О.Ковалевского АН УССР.

Отзывы на автореферат просим направлять по адресу:
Севастополь, пр-т Нахимова 2, Институт биологии южных морей имени А.О.Ковалевского АН УССР.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Института биологии южных морей АН УССР

УЧЕНЫЙ СЕКРЕТАРЬ СОВЕТА,
кандидат биологических наук

Важнейшей проблемой современной гидробиологии является проблема биологической продуктивности водоемов, с решением которой связано развитие большого комплекса теоретических и прикладных исследований. Поскольку все превращения вещества и энергии в водных экосистемах осуществляются через трофические связи организмов, широкие возможности открывает трофодинамический подход к изучению продукционных процессов. В основе его лежит энергетический принцип количественного изучения пищевых потребностей водных животных.

Известно, что энергетический подход к проблеме продуктивности имеет два основных аспекта: экологический и физиологический /Ивлев, 1945, 1966/. Экологический аспект связан с количественной оценкой поступления энергии в организм с пищей. Задача второго аспекта - изучение физиологических закономерностей превращения энергии пищи внутри организма. В исследованиях, посвященных анализу баланса энергии у животных, оба эти аспекта имеют первостепенное значение.

Количественные исследования в рассматриваемом плане могут быть разделены на две характерных группы. Наибольшее количество работ посвящено оценке отдельных показателей: величины рациона, дыхания или скорости роста животных. Значительно меньше работ связано с одновременным определением всех элементов баланса энергии на уровне организма / Леванидов, 1949; Сущеня, 1962,

1968; Ивлева, 1964; Виленкин, 1966; Клековский, Шушкина, 1966; Пети-
типа, 1966; Хмелева, 1967, 1971; Richman, 1958; Lasker, 1966/
или оценкой экологической эффективности популяций и роли послед-
них в общем круговороте вещества и энергии в водоемах /Сушня,
1967; Павлова, 1967; Петица, 1967; Odum, Smalley, 1959; Clut-
ter, Thailacker, 1971/. Настоящую работу, посвященную анализу
элементов баланса и потока энергии, проходящего через популяции
черноморских крабов, следует отнести ко второй группе названных
исследований.

В рассматриваемом направлении наиболее полно изучены планк-
тонные ракообразные. Высшие раки, в частности отряд десятиногих,
к которому относятся крабы, изучены очень слабо. Имеются работы,
посвященные определению отдельных показателей у десятиногих:
обмена, питания и роста /Логвинович, 1945; Montuori, 1913; Broek-
huysen, 1936; Hiatt, 1948; Carlisle, 1957; Butler, 1961;
Inoue, 1964; Takeuchi, 1967 и др./. Однако ни в одной из них
не ставилась задача изучения всего комплекса исходных величин,
необходимых для определения баланса энергии и эффективности
превращения последней животными данной группы.

Подобного рода данные практически отсутствуют и для черно-
морских крабов. Нет сведений по численности и биомассе этих жи-
вотных, количественным закономерностям питания, роста и т. д.
Исключение составляют единичные работы по интенсивности обмена
у некоторых видов /Ивлев, Сушня, 1961/, плодовитости /Ляхов,
1940, 1947, 1951; Виноградова, 1948, 1950, 1951/ и химическому
составу тканей /Аблямитова-Виноградова, 1949/.

В связи со сказанным, объектом изучения в настоящей работе
взяты наиболее массовые виды крабов, обитающие в прибрежной зоне
Черного моря: каменный краб - *Eriphia spinifrons* (Rathke),
травяной - *Garcinus mediterraneus* (Czern.), мраморный -

Pachygrapsus marmoratus (Fabr.) и краб-водолюб - *Xantho hydrophilus* (Herbst). Выбор этих видов определяется тем, что они характеризуются широким географическим распространением, отличаются большой численностью и биомассой, а их личинки, проходящие развитие в планктоне, имеют большое значение в питании многих видов рыб. Следовало ожидать, что эти виды десятиногих играют важную роль в процессах круговорота вещества и энергии в море, особенно в прибрежной зоне, представляющей первостепенный практический интерес для человека.

Слабая изученность крабов Черного моря может быть объяснена сложностью их исследования. Во-первых, это связано с относительно медленным ростом этих животных. Своеобразие роста, сопровождающегося редкими линьками, не дает возможности учесть количественную сторону этого процесса в кратковременных опытах и требует длительных лабораторных и полевых наблюдений. Во-вторых, эти виды почти не поддаются культивированию в лабораторных условиях, что затрудняет их исследование в течение всего онтогенеза, начиная с первых личиночных стадий.

Для расчета баланса энергии в теле животных было предложено несколько схем /Ивлев, 1939; Ивлев, Ивлева, 1948; Винберг, 1962; Ивлев, Зонов, 1963; Brody, 1945/. Наибольшее распространение в исследованиях последнего десятилетия получила схема Г.Г. Винберга /1962/ согласно которой :

$$P = \Pi + T + H ,$$

где P - рацион или количество энергии, поступившее в организм с пищей, Π - часть рациона или энергии, используемая на рост, T - траты вещества или энергии в процессе дыхания и H - неузвоянная часть пищи, выделяемая в виде фекалий. В данном равенстве величина Π представляет собою то количество энергии, кото-

рое используется организмом на прирост биомассы.

Было показано /Хмелева, 1967, 1968, 1971/, что при расчете суточного баланса энергии это равенство удовлетворяет поставленной задаче. Однако, в случае необходимости определения энергетического баланса за сравнительно длительную часть жизненного цикла или всю жизнь особи, а также при оценке экологической эффективности популяций, требуется дополнительно учитывать энергию, аккумулируемую животными в генеративных продуктах - P_T и периодически сбрасываемых экзuviaх - P_E . Учет этих элементов роста приводит к более правильным представлениям о величине самого пластического обмена и его соотношении с энергетическим обменом животных.

Для полного анализа энергетического баланса животных, особенно с длительным жизненным циклом, требуется сочетание полевых биологических наблюдений с экспериментальным изучением ряда физиологических показателей. В связи с этим, перед нами стояла задача получить данные по численности, биомассе и размерной структуре популяций, размерно-весовым соотношениям, плодовитости, калорийности животных и их пищи, величине рациона и скорости дыхания, дифференцированной оценке роста /истинно соматического, экзувияльного и генеративного/.

Все количественные показатели, необходимые для расчета суточного баланса энергии и удельной продукции, установлены только для двух видов крабов: мраморного и краба-водолюба. Для двух других было получено большинство величин, однако, в связи с трудностями изучения роста, динамики численности и некоторых других показателей, требующих специальных подводных исследований, для них не удалось провести соответствующие балансовые и продукционные расчеты.

Глава I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые наблюдения и экспериментальная часть исследований проведены в 1966 - 1969 гг.

Отлов мраморного краба и водолюба проводили в литоральной зоне бухт Омега и Казачья в районе Севастополя. Травяного и каменного крабов добывали с помощью мережек на больших глубинах.

В связи с миграцией на глубину, наблюдающейся у черноморских крабов в зимнее время, наши исследования приурочены в основном к весенне-летне-осеннему периоду, когда животные обитают в прибрежной зоне моря. Следует отметить, что указанное время исследования охватывает наиболее важную часть жизненного цикла изученных видов, в том числе период их массового размножения. Придерживаясь установившейся терминологии, указанный отрезок жизненного цикла, охватывающий теплое время года, мы называем вегетационным периодом. Продолжительность его у черноморских крабов составляет 6 - 6,5 месяцев. Животные появляются в литорали в конце мая при температуре воды около 16° и уходят на глубину в конце ноября при 14° . С наступлением весны, каменный и травяной крабы также мигрируют из более глубоких слоев на мелководье, но в отличие от двух других видов, они не подходят к самому берегу и обычно встречаются на глубине 2 и более метров.

Численность и биомассу мраморного краба и краба-водолюба определяли еженедельно в течение всего вегетационного периода и рассчитывали на 1 м^2 площади. Анализ размерной структуры популяций проводили при обработке проб в лабораторных условиях.

Сбор животных для определения размерно-весовых соотношений и плодовитости проводили с марта 1966 по апрель 1967 г. Животных взвешивали и измеряли непосредственно после отлова. Материал для определения калорийности собран с марта 1966 по ноябрь

1967 г. При этом исследовали животных только с твердым панцирем, т.е. находившихся на средней или поздней стадии межлиночного периода. Калорийность определяли двумя методами: в калориметрической бомбе /Дроздов, 1962/ и методом бихроматной окисляемости /Винберг и др., 1935; Сивко, 1960; Остапеня, Сергеев, 1963/.

Сведения по плодовитости, общему весу и размерам яиц получены на основании анализа полевого материала в течение мая - августа 1967 г.

Величину среднесуточного рациона определяли по разности между количеством предложенной и оставшейся пищи в опытных садках. Поскольку крабы питаются не регулярно, надежные величины рациона могли быть получены только при длительных наблюдениях. В связи с этим продолжительность опытов по питанию была в среднем около месяца. Корм в садки вносили раз в три дня. В качестве него использовали ставриду /*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev / и половые железы мидий / *Mytilus galloprovincialis* Lk. /. Усвояемость рассчитана по разности между общей калорийностью потребленной пищи и неусвоенной.

При изучении дыхания у крупных животных /каменный краб/ использовали проточный респирометр типа Крога, а при работе с мелкими объектами /краб-водолюб/ - метод замкнутых сосудов. Температура воды в опытах была в пределах 10,2 - 25,5⁰C. В дальнейшем все данные приведены к 20⁰C с помощью соответствующих температурных поправок /Винберг, 1956/.

Рост животных изучали в лабораторных условиях в течение июня - ноября 1969 г. при температуре, близкой к 20⁰. Длину межлиночного периода определяли на основании учета линьки в естественных условиях.

Для математической обработки данных использованы метод наименьших квадратов и метод регрессии. Параметры всех установ-

ленных зависимостей оценены статистически. В основу расчетов положен сырой вес животных в граммах. Однако, полученные нами показатели могут быть при необходимости легко пересчитаны на сухой вес животных, поскольку для каждого из изученных видов было определено соотношение между сырым и сухим весом, а также между длиной и весом животных.

Объем выполненной работы указан в таблице I:

Вид определений	Число измерений	Период исследования	Район
Численность и биомасса	334	VI-XI-1969	Бухты Омега, Казачья
Размерно-весовые соотношения	134	III-1966- IV-1967	" " Омега, Казачья, Севастопольская
Калорийность крабов и их яиц	128	III-1966- XI-1967	" "
Питание /рацион и усвояемость/	75	V-VIII-1968, 1969	" "
Дыхание	40	III-VIII-1966" VI-VII-1967	" " Казачья и Севастопольская
Рост	101	VI-XI-1969	" " Омега, Казачья, Севастопольская

Глава II. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ, РАЗМЕРНО-ВЕСОВАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И КАЛОРИЙНОСТЬ ЖИВОТНЫХ

Изученные виды крабов относятся к отряду Decapoda и являются типично морскими животными. Лишь один вид - травяной краб - может обитать и в солоноватых водах. Преимущественно они заселяют прибрежную зону моря. Травяной краб может, однако, встречаться до глубины 70 м, а каменный - до 25 - 30 м. Два других - характерные обитатели мелководий.

Численность мраморного краба в течение вегетационного периода колебалась от 3 до 17, краба-водолюба - от 2 до 19 экз/м². Биомасса находилась соответственно в пределах 0,3 - 86 и 0,8 - 140 г/м². Период размножения растянутый /май - август/, так как половозрелые самки приступают к размножению не одновременно. Основной пик размножения приходится на июль. Средняя индивидуальная плодовитость у самок каменного краба составляет 113, травяного - 42, мраморного - 27 и краба-водолюба - 16 тыс. яиц.

Между числом вынашиваемых яиц и длиной тела самок установлена степенная зависимость, общее уравнение которой для четырех изученных видов имеет следующую численную форму:

$$N = 0,012 \cdot l^{2,56}$$

где N - число яиц в тыс. экз⁻¹, l - длина тела самки в мм.

В течение вегетационного периода в популяции мраморного краба и краба-водолюба представлены в основном годовики / 10 - 19 мм/ и двухлетки / 20 - 26 мм/. Трехлетки / свыше 26 мм/ составляют незначительный процент популяции. В сентябре, с выходом сеголеток, размерный состав популяций изменяется. В популяции мраморного краба в это время крупные особи постепенно исчезают и популяция на 80 - 90% состоит из молоди. В популяции краба-водолюба также наблюдается снижение численности крупных особей, но значительно слабее, чем у мраморного. Молодь в этот период составляет только около 1/3 общей численности популяций.

Максимальный сырой вес каменного краба при длине 67 мм составляет 307 г, травяного /53 мм/ - 84 г, мраморного /32 мм/ - 25 г и краба-водолюба /27,5 мм/ - 24 г. У всех четырех видов самки меньше самцов. Общий сухой вес крабов / \bar{W} , г/ в среднем составляет 1/2 сырого / \bar{W} , г/, что объясняется значительным удельным весом каракакса. Зависимость между весом и линейными

размерами тела подчинена следующему уравнению:

$$W = gl^b$$

где W - сырой вес в г, g - константа, характерная для данного вида, l - длина в см, b - константа, указывающая в какой мере рост рассматриваемого объекта отличается от роста с сохранением геометрического подобия формы. Численные значения коэффициентов указанного степенного уравнения для изученных видов приведены в таблице 2:

В и д	$g \pm S_g$	$b \pm S_b$
<i>Eriphia spinifrons</i>	$1,280 \pm 0,05$	$2,89 \pm 0,08$
<i>Carcinus mediterraneus</i>	$0,445 \pm 0,04$	$3,08 \pm 0,07$
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	$0,614 \pm 0,07$	$3,05 \pm 0,10$
<i>Xantho hydrophilus</i>	$0,820 \pm 0,04$	$3,27 \pm 0,08$

Общей особенностью высших ракообразных является изменение веса тела практически только в момент линьки, когда вес мягких тканей резко возрастает благодаря интенсивной их гидратации. В течение межлиночного периода вес изменяется слабо, практически только за счет хитинизации и обизвествления панциря. Такие показатели, как сухой вес мягких тканей, соотношение сырого и сухого веса их, калорийность сырого веса значительно отличаются у только что полинявших крабов и у животных на стадии твердого панциря. На примере мраморного краба показано, что сухой вес сразу после линьки равен 15,7% сырого, в то время как у особей с твердым панцирем он возрастает до 54,7%. Калорийность единицы сырого веса в последнем случае в два раза выше.

Данные по калорийности, необходимые для расчета баланса энергии, были получены на средней и поздней стадиях межлиночного цикла, когда соотношение между сырым и сухим весом тканей наиболее стабильно. Они показывают, что калорийность мягких тканей каменного краба составляет 4,1 - 4,6, травяного - 3,9 - 4,8, мраморного - 3,8 - 4,7 и водолюбя - 3,5 - 4,1 ккал·г⁻¹ сухого вещества. Зольность находилась в пределах 10,2 - 24,6 % сухого веса животных. Калорийность яиц каменного краба равна в среднем 5,9, травяного - 5,2, мраморного и водолюбя - 5,8 ккал·г⁻¹ сухого вещества.

Глава III. ПИТАНИЕ

Крабы питаются в основном животной пищей, хотя в их рацион могут входить растительные компоненты и детрит. Калорийность пищи в опытах с каменным крабом и травяным составляла 4,6, а в опытах с мраморным и водолюбом - 4,0 ккал·г⁻¹ сухого веса. Калорийность фекалий была весьма стабильной: у каменного и травяного - в среднем 1,5, у мраморного и водолюбя - около 2,5 ккал·г⁻¹ сухого веса.

Абсолютная величина среднесуточного рациона с увеличением размеров тела возрастает, а относительная соответственно снижается. Суточный рацион у молодежи /0,03 г/ не превышал 8% и снижался у взрослых животных до 1% и менее от веса тела. Как было показано ранее для других ракообразных /Сушеня, Кларо, 1966; Сушеня, Хмелева, 1967; Цихон-Луканина, 1967; Inoue, 1964/ величина среднесуточного рациона находится в степенной зависимости от веса тела животных:

$$r = rW^m,$$

где r - величина рациона в г сырого веса пищи, W - сырой вес

животного в г, р - константа, определяющая уровень потребления пищи в данных условиях при $W = I$, м - коэффициент, определяющий скорость изменения величины рациона при возрастании веса животных. Полученные нами данные в целом удовлетворительно описываются с помощью этого уравнения. Численные значения соответствующих коэффициентов для каждого вида приведены в таблице 3.

Таблица 3.

Коэффициенты степенного уравнения, отражающего зависимость величины суточного рациона от веса тела у черноморских крабов

Вид животных	коэффициенты	
	р	м
<i>Eriphia spinifrons</i>	0,046	0,64
<i>Carcinus mediterraneus</i>	0,084	0,64
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	0,052	0,57
<i>Xantho hydrophilus</i>	0,030	0,71
Общие для 4-х видов	0,042	0,71

Стандартное отклонение коэффициента р (S_p) равно 0,21, коэффициент м (S_m) - 0,04. Коэффициент корреляции составляет 0,955, из чего следует, что в 91 % случаев величина рациона определяется весом тела животных.

Процент усвояемости у черноморских крабов изменяется незначительно как в пределах изученного размерного состава каждого вида, так и при межвидовом сопоставлении, и находится в пределах 93,0 - 96,7 %.

Глава IV. ДЫХАНИЕ

Определение скорости потребления кислорода является важным физиологическим показателем, характеризующим уровень общего обмена веществ и лежащим в основе расчетов баланса энергии у данного вида животных. При изучении дыхания у двух видов крабов /каменного и краба-водолюба/ установлено, что подобно другим ракообразным, скорость обмена у них является функцией веса тела. Эта эмпирическая зависимость может быть удовлетворительно описана с помощью широко применяемого для этих целей степенного уравнения типа:

$$Q = aW^k$$

где Q - потребление кислорода в мл $O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$, W - сырой вес животного в г, a - коэффициент, численно равный дыханию, когда $W = 1$, k - константа, показывающая с какой скоростью изменяется дыхание при возрастании веса животных. Соответствующие данные для двух изученных видов приведены в таблице 4.

Таблица 4.

Параметры степенных уравнений, отражающих зависимость обмена от веса тела у черноморских крабов и их статистическая оценка /приведено к $20^{\circ}C$ /.

Вид животных	n^*	σ_y	σ_x	r	S	$\lg a$	$\lg a$	a	$k \pm S_k$
Eriphia spinifrons	28	0,52	0,64	0,986	0,12	-1,00	0,100	0,82 \pm 0,030	
Xantho hydropophilus	12	0,28	0,36	0,989	0,04	-1,08	0,085	0,77 \pm 0,032	

* - каждая точка является средней из 3 и более параллельных определений.

При определении суточного ритма дыхания у каменного краба показано, что практически все величины в светлое время суток, особенно во второй половине дня, отклоняются в меньшую сторону, а ночной период характеризуется более высокими показателями. В связи с этим, все опыты проводили в пределах 9 - 13 часов, когда скорость дыхания близка к среднесуточной.

Глава V. ЛИНЬКА И РОСТ

Как известно, у ракообразных рост связан с периодическими линьками. Десятидневные реки сначала претерпевают несколько линек, характерных для личиночных стадий развития. Затем, когда их тело приобретает окончательную форму, характерную для взрослых животных, они продолжают периодически сбрасывать наружный покров и соответственно увеличиваться в размерах. Последовательность личиночных циклов может быть представлена своеобразными кольцами конусообразной спирали. Межличиночные стадии повторяются с прогрессивно нарастающей продолжительностью, коррелируя с увеличением массы тела.

У трех видов крабов /мраморного, травяного и водолюба/ изучен весовой и линейный прирост. Абсолютная величина того и другого увеличивается с каждой последующей линькой, относительная соответственно падает. Так, у сеголеток мраморного краба длиной 3,1 - 8,2 мм величина линейного прироста составляет в среднем 0,9 мм, у годовиков /13-19 мм/ - 1,9 мм и у двухлеток /20 - 26 мм/ - 2,3 мм. У краба-водолюба при тех же размерах перечисленных возрастных групп прирост равен соответственно 1,2, 1,6 и 2,0 мм. В целом между длиной тела крабов до линьки и их длиной после линьки наблюдается прямолинейная зависимость, передаваемая уравнением регрессии $y = ax + b$, где y - длина животных после линьки в мм, x - длина животных до линьки

в мм, а и б - коэффициенты. Результаты математической обработки полученных данных приведены в таблице 4.

Таблица 4.

Оценка параметров уравнений регрессии, связывающих длину животных до и после линьки.

Вид животных	n	a	b	σ_l	$\sigma_{l'}$	r
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	15	1,07	0,63	7,63	8,22	0,995
<i>Xantho hydrophilus</i>	15	1,05	0,89	5,87	6,22	0,999
<i>Carcinus mediterraneus</i>	7	1,02	3,77	12,10	12,40	0,985
В целом для 3-ех видов	37	1,10	0,42	10,96	11,96	0,998

Примечание: n - число исходных данных, σ - средняя квадратическая ошибка; l - длина тела до линьки в мм, l' - длина тела после линьки, r - коэффициент корреляции, а и б - константы.

Весовой прирост в процессе каждой линьки также пропорционален весу животных до линьки. В результате между весом животного до линьки (w_1) и его весом после линьки (w_2) наблюдается прямолинейная зависимость, которая передается уравнением регрессии, как и в случае линейного прироста (табл. 5).

Таблица 5.

Оценка параметров уравнений регрессии, связывающих вес животных до и после линьки.

Вид животных	n	a	b	σ_{w_1}	σ_{w_2}	r
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	15	1,31	0,15	3,81	5,00	0,999
<i>Xantho hydrophilus</i>	14	1,26	0,44	4,19	5,50	0,995
<i>Carcinus mediterraneus</i>	7	1,29	2,76	23,73	30,59	0,994
В целом для 3-ех видов	36	1,34	0,35	14,45	19,36	0,998

Примечание: Обозначения те же, что и в таблице 4. (w_1 и w_2).

Кривая роста у мраморного краба и краба-водолюба имеет S-образную форму, т.е. в данном случае у взрослых животных скорость роста постепенно затухает и они достигают своих предельных размеров. Достаточно хорошее совпадение эмпирических кривых роста с рассчитанными по интенсивности обмена подтверждает установленную Г.Р.Винбергом /1966/ взаимосвязь между соматическим ростом и дыханием ракообразных, которая в общей форме подчинена следующему уравнению:

$$W_t = \left[W_d \left(1 - \frac{a}{b}\right) - \left(W_d \left(1 - \frac{a}{b}\right) - W_0 \left(1 - \frac{a}{b}\right) \right) e^{-(1 - \frac{a}{b})kt} \right]^{\frac{b}{b-a}}$$

где W_t - искомая величина веса животных в момент t , t - продолжительность роста в сутках, W_d - дефинитивный, или предельный, вес животных данного вида, e - основание натуральных логарифмов, a и b - константы, показывающие степень отличия роста изучаемых объектов от роста с сохранением геометрического подобия формы, k - константа, определяющая скорость роста, которая зависит от соотношения энергетического обмена, веса животных и максимального значения коэффициента использования ассимилированной энергии на рост $/K_2/$ у рассматриваемого объекта. Для двух изученных видов численная форма приведенного уравнения имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} \text{мраморный краб:} \quad W_t &= (2,14 - 1,76 e^{-0,0047t})^{4,0} \\ \text{краб-водолюб:} \quad W_t &= (2,10 - 1,69 e^{-0,0040t})^{4,4} \end{aligned}$$

Для расчета этих уравнений максимальная величина K_2 взята равной 0,6. Она получена на основании данных по приросту сеголетков, уровню рациона, определенному по соответствующему уравнению, и величине ассимиляции потребленной пищи.

Величина абсолютного среднесуточного прироста у мраморного

краба в пределах веса тела 0,02 - 6,90 г увеличивается с 0,001 до 0,062 г·экз⁻¹, у краба-водолюба весом 0,15 - 5,71 г -- с 0,007 до 0,055 г·экз⁻¹. У двухлеток он снижается соответственно до 0,048 у мраморного при весе 11,32 и до 0,034 у водолюба при весе 16,0 г.

Расчет удельной продукции популяций обоих видов проведен для периода с июня по ноябрь 1969 г. В основу положены данные по биомассе и численности, а также величине среднесуточного прироста. В первые три месяца /июнь - август/, когда популяция состоит из старших возрастных групп, средняя величина удельной продукции у мраморного краба составляет 0,43 - 0,60, у краба-водолюба - 0,42 - 0,55. В июле, во время интенсивного размножения самок, величина удельной продукции оказалась несколько выше за счет образования генеративных продуктов. В сентябре в популяциях обоих видов преобладают сеголетки, у которых скорость роста выше по сравнению со старшими возрастными группами. В связи с этим, в более молодой по составу популяции удельная продукция составляет у мраморного краба 0,91 - 1,79, у краба-водолюба - 0,63 - 0,87. За весь вегетационный период среднемесячная величина удельной продукции у мраморного краба достигала 0,95, у краба-водолюба - 0,63.

Глава VI. ОСНОВНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ БАЛАНСА ЭНЕРГИИ У МРАМОРНОГО КРАБА И КРАБА-ВОДОЛЮБА.

На основании изложенных выше экспериментальных данных и выявленных количественных зависимостей рассчитаны все элементы баланса энергии у двух видов крабов /табл. 6/. Приведенные величины показывают, что основная часть ассимилированной энергии расходуется животными на обеспечение энергетического обмена /Т/. Удельное значение Т увеличивается с возрастом животных. Так, у мраморного краба весом от 1,8 до 9,3 г расход энергии на дыхание по отношению к общему количеству ассимилированной энергии

Таблица 6.

Элементы суточного баланса в кал. экв-I

Rachygraesus marmoratus

возраст	месяц, t°C	средний вес особи, г	Р	А	Т	Пс	Пэ	К _I		К ₂		Т ₃ А
								Пс+Пэ	Пс+Пэ	Пс+Пэ	Пс+Пэ+Т	
								Р	Пс+Пэ+Т	Р	Пс+Пэ+Т	
ГОДОВНИКИ	VI-VIII	1,83	64,7	63,4	28,46	15,58	3,35	29,2	39,9	44,9		
	19,7-21,5	3,24	89,6	87,8	43,55	19,38	7,38	29,0	38,1	49,6		
	IX	2,24	72,6	71,1	38,02	15,98	6,05	30,3	36,7	53,5		
	22,5	3,53	94,0	92,1	52,54	20,72	7,85	30,4	35,2	57,0		
	VI-VIII	5,95	126,6	124,1	62,82	23,02	10,76	26,7	32,9	55,4		
	19,7-21,5	9,34	163,7	160,4	96,15	22,31	10,37	20,0	25,4	59,9		
ДВУХЛЕТКИ	IX	6,58	134,1	131,4	85,28	23,41	10,94	25,6	28,7	64,9		
	22,5	6,58	134,1	131,4	85,28	23,41	10,94	25,6	28,7	64,9		
ДВУХЛЕТКИ ГОДОВНИКИ	<i>Xanthe hydrophilus</i>											
	VI-VIII	2,01	43,1	41,8	22,5	8,90	3,44	28,6	35,4	53,8		
	22,7-24,0	4,05	70,4	68,3	38,6	10,44	7,81	25,9	32,1	56,5		
		6,12	93,9	91,1	53,0	11,30	8,68	21,3	27,4	58,2		
	IX	1,36	32,8	31,8	19,7	7,23	2,80	30,6	33,7	61,9		
		2,69	52,9	51,3	33,4	8,68	4,70	25,3	28,6	65,1		
		4,46	75,3	73,0	49,3	10,85	8,12	25,2	27,8	67,5		
	25,6	7,60	109,3	106,0	74,3	11,07	8,26	17,7	20,6	70,1		
	VI-VIII	11,30	144,3	140,0	85,0	10,85	6,72	12,2	17,1	60,7		
	22,7-24,0	13,53	163,7	158,8	97,7	10,40	6,44	10,3	14,7	61,5		
	IX	11,30	144,3	140,0	100,8	10,85	6,72	12,2	14,8	72,0		
		25,6	15,53	180,2	174,8	128,8	8,53	5,38	7,8	9,8	73,7	

увеличивается с 44,9 до 64,9%, у краба-водолюба весом 2,0 - 15,5 г - с 53,8 до 73,7%. Таким образом, наблюдается общая для многих животных тенденция, при которой по мере приближения к дефинитивным размерам все меньшая часть ассимилированной энергии используется на пластический обмен.

В целом рост черноморских крабов идет относительно медленно. Использование энергии на процессы роста характеризуется коэффициентами K_1 и K_2 . Величина K_1 , или валовой эффективности роста /отношение энергии прироста к энергии потребленного рациона/ у годовиков мраморного краба составляет в среднем 29,7, у двухлеток - 24,1%. У краба-водолюба эти величины еще ниже /24,9 - 10,6% соответственно/.

K_2 , или коэффициент чистой эффективности роста /отношение прироста к общему количеству ассимилированной энергии/ у годовиков мраморного краба равен в среднем 37,5, у двухлеток - 29,0%, у краба-водолюба - соответственно 29,3 и 14,1%. Малые различия между величинами K_1 и K_2 связаны с высокой усвояемостью потребленной пищи у этих животных.

Дифференцированная оценка пластического обмена показала, что значительная доля энергии, используемая на рост, расходуется на образование экзоскелета. У обоих видов она составляет от 25 до 38% всей энергии пластического обмена. Наблюдается некоторая тенденция к увеличению затрат энергии на экзувиальный прирост с возрастом животных.

Важное значение имеет анализ баланса энергии самок в период размножения, так значительная доля ассимилированной ими энергии используется на образование генеративных продуктов / P_T /. Соответствующие данные для двух изученных видов приведены в таблице 7. Из нее видно, что в июле месяце, в течение которого происходит наиболее интенсивное размножение животных, доля энер-

Таблица 7.
 Месячный баланс энергии у самок (кал · экв⁻¹), июль, 1969г.

возраст	Сырой вес животного, г	Т	П _с	П _а	П _г	Σ П	К ₂		
							П _с +П _а	П	
							Т+П _с +П _а	Т + Σ П	
<i>Pachygrapsus marmoratus</i>									
двухлопки годовики	1,83	882,3	483,0	103,8	580	1166,8	39,9	56,9	
	3,24	1350,0	600,8	228,8	965	1794,6	38,1	57,1	
двухлопки годовики	5,95	2133,4	713,6	333,6	1579	2596,2	35,0	56,1	
	9,34	2980,6	691,6	321,5	2321	3993,7	25,4	52,8	
<i>Xantho hydrophilus</i>									
двухлопки годовики	2,01	697,5	275,9	106,6	394	778,5	35,4	52,7	
	4,05	1196,6	323,6	242,1	620	1187,7	32,1	49,8	
двухлопки годовики	6,12	1643,0	350,3	269,1	867	1488,4	27,4	47,5	
	11,30	2635,0	336,3	208,3	1429	1976,6	17,1	42,8	
двухлопки годовики	13,52	3028,7	322,4	199,6	1634	2160,0	14,7	41,6	

гии, идущая на образование яиц, равна или превосходит суммарную энергию истинно соматического и экзувиального прироста. Учет P_T приводит к существенному повышению общей величины коэффициентов эффективности использования энергии на рост. Характерно, что в этом случае соотношение между пластическим и энергетическим обменом оказывается более постоянным и соответственно стабилизируются значения K_1 и K_2 . В среднем за исследованный период у размножающихся самок ассимилированная энергия распределяется на генеративный синтез и остальные элементы пластического обмена, как 1:1.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдения за динамикой численности, биомассы, размерной структуры популяций, а также экспериментальные данные по балансу энергии, позволили рассчитать некоторые показатели, характеризующие трофодинамическую роль изученных видов в прибрежной зоне Черного моря.

Среднесуточная величина удельной продукции популяций, или П/Б коэффициента, за вегетационный период находится в пределах 0,02 - 0,03. Полученные значения в целом согласуются с величинами, ожидаемыми на основании общей связи между удельной продукцией и максимальной продолжительностью жизни особей данных видов /Заика, 1970/.

При учете продукции и дыхания в соответствии с размерным составом популяций за вегетационный период, средняя популяционная величина K_2 составляет у мраморного краба 40% и у краба-водолюба - 37%. Если принять, что усвояемость пищи в природных условиях ниже, полученной в опытах, и близка к 80%, то в этом случае величина K_1 , или экологическая эффективность популяции, составит для мраморного краба 32%, а для краба-водолюба - 30%.

Таким образом, около 1/3 энергии потребленной пищи используется этими животными на образование продукции, что следует признать очень высоким показателем экологической эффективности.

Важное значение для оценки трофодинамической роли популяций имеет оценка потока энергии, проходящего через них в единицу времени /Odum, 1957; Teal, 1957/. Величина потока энергии равна общему количеству энергии, ассимилированному популяцией за рассматриваемый отрезок времени и используемому ею на энергетический обмен и образование продукции. Полученные данные показывают, что максимальные величины потока энергии /2 - 3 ккал/м²/ приходятся на июль месяц и совпадают с пиками численности и биомассы животных. Общий ход кривых потока энергии у обоих видов определяется в основном ходом кривых дыхания популяций. Характерно, что максимальная разность между уровнем двух составляющих потока /продукцией и дыханием/ устанавливается в теплое время года, когда их абсолютные значения наиболее велики. В начале лета и осенью различия между ними минимальны. Из этого следует, что при более низких температурах возрастает относительное значение расходов энергии на образование продукции. Соответствующий анализ показал, что при возрастании температуры среды происходит закономерное снижение популяционной величины K_2 . Эта зависимость по нашим данным практически прямолинейна. Из нее вытекает важный в экологическом отношении вывод, что несмотря на общее снижение скорости роста по мере падения температуры, эффективность использования ассимилированной энергии на образование продукции закономерно возрастает.

В целом за весь вегетационный период суммарная величина потока энергии в популяции мраморного краба составляет 273, краба-водолюба - 185 ккал/м². Исходя из этих величин можно приблизительно оценить роль изученных видов в превращении органического вещества в прибрежной зоне моря. Приняв усвояемость пищи равной 80 - 98%,

получаем, что при естественной плотности популяции в расчете на 1 м^2 площади, мраморный краб может потреблять за вегетационный период от 270 до 330, а краб-водолюб - от 215 до 260 г сырого веса пищи.

Список трудов автора по теме диссертации

1. - О соотношении размерных и весовых параметров у массовых видов черноморских крабов. Докл. областной конф. молодых ученых Крыма, Изд-во "Крым", Симферополь, 1969.
2. - О зависимости величины рациона от веса тела у высших ракообразных. Докл. II Всесоюз. симпозиума молодых ученых, Изд-во "Наукова Думка", Киев, 1969.
3. - Интенсивность дыхания краба-водолюба *Xantho hydrophilus* /Herbst /. Гидробиол. журн., № 4, 1969.
4. - Размерно-весовая характеристика некоторых видов крабов Черного моря. Гидробиол. журн., № 1, 1970.
5. - Питание и анализ баланса энергии у черноморских крабов. Гидробиол. журн., № 6, 1970.
6. - Плодовитость и расход энергии на образование яиц у некоторых черноморских крабов. Сб. "Физиологич. основы экологии водных животных", "Наука", М. /в печати/.
7. - Интенсивность обмена черноморского краба *Eriphia spinifrons*. Сб. "Физиологич. основы экологии водных животных", "Наука", М., в соавторстве с Л.М.Сущеня /в печати/.

институт биологии южных морей АН УССР

