

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

КИЕВ — 1991

*

1. Бириштейн Я. А. Высшие раки (Malacostraca) // Жизнь пресных вод СССР.— М.: Изд-во АН СССР, 1940.— Т. 1.— С. 405—410.
2. Котта М. А. Влияние температуры воды на распределение, размножение и сезонную динамику численности мизид Рижского залива // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря.— Рига: Звайгне, 1979.— Вып. 14.— С. 65.
3. Никитина С. М., Спасский Н. Н. Некоторые вопросы биологии морского таракана (*Mesidotea entomon*) и мизид (*Mysis mixta*, *M. oculata* var. *relicta*, *Neomysis vulgaris*) южной части Балтийского моря // Тр. АтлантНИИРО.— 1963.— Вып. 10.— С. 64—78.
4. Санина Л. В. О биологии *Neomysis vulgaris* Thompson в Рижском заливе // Тр. Латв. отд-ния ВНИРО.— 1961.— 3.— С. 293—307.
5. Суценья Л. К., Семенченко В. П., Вежновец В. В. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных.— Минск: Наука и техника, 1986.— 159 с.
6. Швецова Г. М. О размножении двух видов реликтовых арктических мизид Рижского залива // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря.— Рига: Звайгне, 1980.— Вып. 15.— С. 108—117.
7. Яшнов В. А. Отряд мизиды // Определитель фауны и флоры северных морей СССР.— М.: Сов. наука, 1948.— С. 224—228.
8. Cuzin-Roudi J. and Tchernigovzeff D. Female molt cycle in *Sirella* // J. of Crustacean Biology.— 1985.— N 1.— P. 3—7.
9. Mauchlaine J. The biology of mysids and euphausiids // Adv. Mar. Biol.— 1980.— 18.— P. 681.

Атлантический научно-исследовательский
институт рыболовства и океанографии, Калининград

Поступила 13.01.89

УДК 595.371 (282.2)

В. В. Богатов

РОСТ И ПРОДУКЦИЯ АМФИПОД В РЕКАХ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ

Во многих лососевых реках Южного Приморья ведущая роль в функционировании сообществ донных животных принадлежит гаммаридам. Однако из всех беспозвоночных, населяющих водотоки региона, эта группа организмов оказалась наименее изученной. Так, практически полностью отсутствуют сведения, связанные с особенностями размножения и жизненного цикла реофильных амфипод, количественные характеристики скорости их роста и продукции. Более того, в обширной литературе, посвященной различным аспектам биологии ракообразных [4, 5, 12, 13, 15, 16], имеются лишь фрагментарные данные об изменении их сухой массы, зольности и калорийности тела в межлиночном интервале. При проведении же продукционных исследований такие материалы представляют особый интерес, поскольку основные изменения массы и линейных размеров ракообразных определяются периодически линьками.

Цель настоящей работы заключалась в исследовании особенностей роста и продукции речных амфипод на основе детального изучения их биологии, а также изменения сырой и сухой массы тела животного, его зольности и калорийности в межлиночном интервале.

Материал и методика исследований. Работы проводили в 1985 и 1986 гг. на среднем участке р. Кедровой, в районе усадьбы заповедника «Кедровая Падь». Ширина реки здесь 8—10, глубина — до 0,6—0,8 м, скорость течения 0,5—1,0 м/с, грунт — гравийно-галечный. Средняя температура воды летом 12—13 °С. Амфиподы в реке представлены популяцией *Gammarus lacustris* Sars. [6], однако И. И. Дедю

(устное сообщение) считает, что на юге Дальнего Востока обитает новый для науки вид.

Скорость роста у гаммарид изучали у особей, имеющих разную массу. Отловленных животных помещали в садки или стеклянные банки, которые затем устанавливали в реке. Кормом для амфипод служил перегнивший листовой опад. Взвешивали ракообразных на торсионных весах после предварительной обсушки бумажными тампонами. Значения абсолютной скорости роста $\left(\frac{dW}{dt}\right)$ рассчитывали в интервалы времени (t_1, t_2) , соответствующие периодам между линьками.

Изменение зольности, калорийности и сухой массы тела в межличинном интервале изучали на особях с массой тела около 20 мг. Параллельно проводили наблюдения за соленостью гемолимфы. Момент сброса экзuvia фиксировали визуально, затем, через определенное время, отбирали пробы гемолимфы, после чего животных высушивали в сушильном шкафу при температуре 80 °С и взвешивали. Количество золы у гаммарид и их калорийность определяли соответственно методами сжигания исследуемого вещества в муфельной печи и бихроматного окисления в модификации А. П. Остапени [7] Т. М. Тиуновой, соленость гемолимфы — криоскопически [11] Н. В. Аладиным.

Для оценки продукции ракообразных были использованы количественные сборы зообентоса, проведенные на реке сотрудниками Лаборатории пресноводной гидробиологии Биолого-почвенного института в 1979 и 1980 гг. Продукцию популяции гаммарид рассчитывали как сумму приростов составляющих ее особей. При этом скорость продуцирования отдельной возрастной группы (P_i) в любой момент времени оценивали как произведение ее $\frac{dW}{dt}$ на среднюю численность $(\bar{N})$ животных этой группы. Для определения скорости продуцирования всей популяции (P') P_i отдельных возрастных групп суммировали:

$$P' = \sum_{i=1} P_i. \quad (1)$$

Продукцию за год (P) рассчитывали как интеграл по времени функции (1):

$$P = \int_t^{t_n} P' (dt). \quad (2)$$

Численность животных в возрастных группах на 1 м² площади грунта находили из данных плотности и размерного состава популяций. Для описания соотношений между линейными размерами (L) и массой тела гидробионтов (W) использовали уравнение аллометрического роста:

$$W = aL^b, \quad (3)$$

где a и b — константы. Параметры уравнений степенной функции находили методом наименьших квадратов, а их доверительные интервалы — по методу, предложенному А. А. Умновым [10].

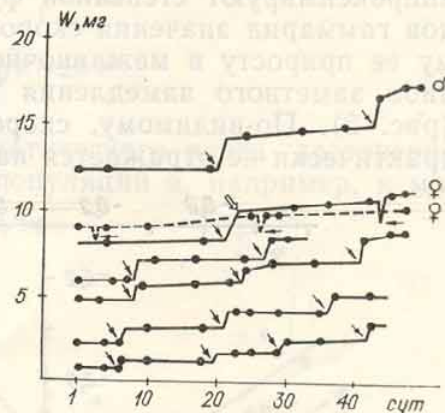
Результаты исследований и их обсуждение

В большинстве рек Южного Приморья амфиподы являются доминирующей группой и, например, в р. Кедровой в среднем за сезон составляют около 15 % численности и 20 % биомассы всего донного сообщества. Исследованные рачки имеют одногодичный жизненный цикл. В реках обитают на всех биотопах. По типу питания — детритофаги, но при недостатке корма могут быть хищниками и каннибалами.

Половозрелость амфипод наступает при массе тела 7 — 8 мг. Мас-

са новорожденных особей составляет около 0,12 мг, а дефинитивная масса самцов и самок — соответственно около 75 и 33 мг. Размножаются гаммариды в течение всего теплого периода года. Половой состав популяции характеризуется постоянным преобладанием самцов. Количество пометов у одной самки за сезон около 7—8. Развившаяся молодь покидает марсупиальную сумку у крупных самок за 1—3 сут, у более молодых — за несколько часов. Затем самка линяет, после чего, примерно через 45—50 мин, происходит вымет новой порции яиц. Количество выметанных яиц тесно связано с массой тела рачков и

1. Рост сырой массы тела (W) у отдельных амфипод (стрелкой показан момент сброса экзuvia; двойной стрелкой — момент первого вымета яиц у самки).



может быть аппроксимировано уравнением прямой линии:

$$N_i = -2,44 + 1,39W_f, \quad (4)$$

где N_i — количество выметанных яиц, W_f — масса тела самок, мг.

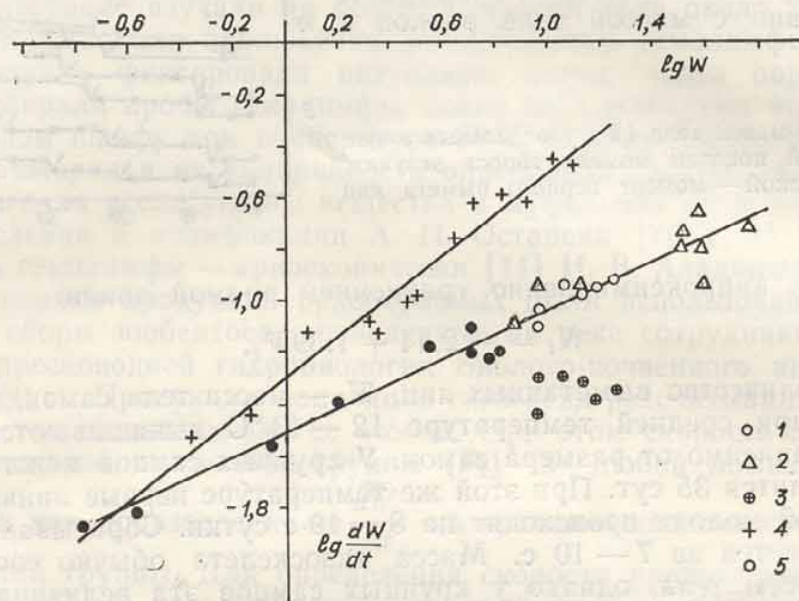
Яйца при средней температуре 12—13 °C вынашиваются около 30 сут, независимо от размера самок. У крупных самцов межлиночный интервал длится 35 сут. При этой же температуре первые линьки у новорожденной молоди происходят на 8—10-е сутки. Сбрасывание экзuvia совершается за 7—10 с. Масса экзоскелета обычно составляет 8—10 % массы тела, однако у крупных самцов эта величина может достигать 14 %. Замечено, что если взвешивание самок происходило непосредственно перед линькой и сопровождалось чрезмерной обсушкой тела, у них происходила задержка сброса экзuvia, а в одном случае был отмечен пропуск очередной линьки.

Изучение скорости соматического роста амфипод ($\frac{dW}{dt}$) показало, что у неполовозрелых особей и у половозрелых самцов изменение сырой массы тела в процессе роста имеет ступенчатый характер, определяемый периодическими линьками (рис. 1). При этом более 90 % прироста массы тела в межлиночном интервале приходится на 1-е сутки. У половозрелых самок изменение сырой массы тела имеет свои особенности. Так, после вымета молоди масса самок резко уменьшается, но уже через сутки после сброса шкурки полностью восстанавливается и оказывается сопоставимой с той, какая была у них до вымета. Последующий сравнительно плавный прирост массы тела в значительной степени связан с развитием вынашиваемых самками яиц.

Отмеченное скачкообразное изменение массы тела у рачков определило оценку средних значений $\frac{dW}{dt}$ в интервалы времени (t_1, t_2), равные периодам между очередными линьками. Применение такого подхода позволило не только определить скорость соматического и генеративного роста амфипод, но и уточнить тип роста у этой группы животных. Так, в настоящее время принято, что большинство ракообразных, в том числе и амфиподы, независимо от пола обладают S-образным типом роста [1, 2, 9, 12 и др.], эмпирические кривые которого обычно описывают уравнением Берталанфи:

$$\frac{dW}{dt} = mW^n - kW, \quad (5)$$

где $(-kW)$ — фактор, замедляющий скорость роста; m , n и k — константы. Однако для ювенильного периода ракообразных, когда отторжения половых продуктов еще не происходит, зависимость $\frac{dW}{dt}$ от W аппроксимируют степенной функцией [3]. Полученные нами для самцов гаммарид значения скорости роста их массы, оцененные по полному ее приросту в межлиночном интервале, не показали у них какого-либо заметного замедления роста и с наступлением половозрелости (рис. 2). По-видимому, скорость генеративных отторжений у самцов практически не отражается на скорости их соматического роста. В этом



2. Зависимость логарифма абсолютной скорости соматического роста ($\lg \frac{dW}{dt}$, мг/сут) неполовозрелых особей (1 — на рисунке темные точки), половозрелых самцов (2), самок (3), самцов с высокой скоростью роста (4), а также логарифма скорости соматического и генеративного роста самок (5) амфипод от логарифма их массы ($\lg W$, мг) при температуре 12° C.

случае рост самцов исследованного вида может быть отнесен к параболическому типу.

В отличие от самцов у половозрелых самок скорость соматического роста в репродуктивный период резко замедляется. Однако суммарная скорость их соматического и генеративного роста достоверно не отличается от скорости соматического роста самцов. Поэтому связь суммарной скорости соматического и генеративного роста $\frac{dW'}{dt}$ с массой тела гаммарид можно аппроксимировать единой степенной функцией:

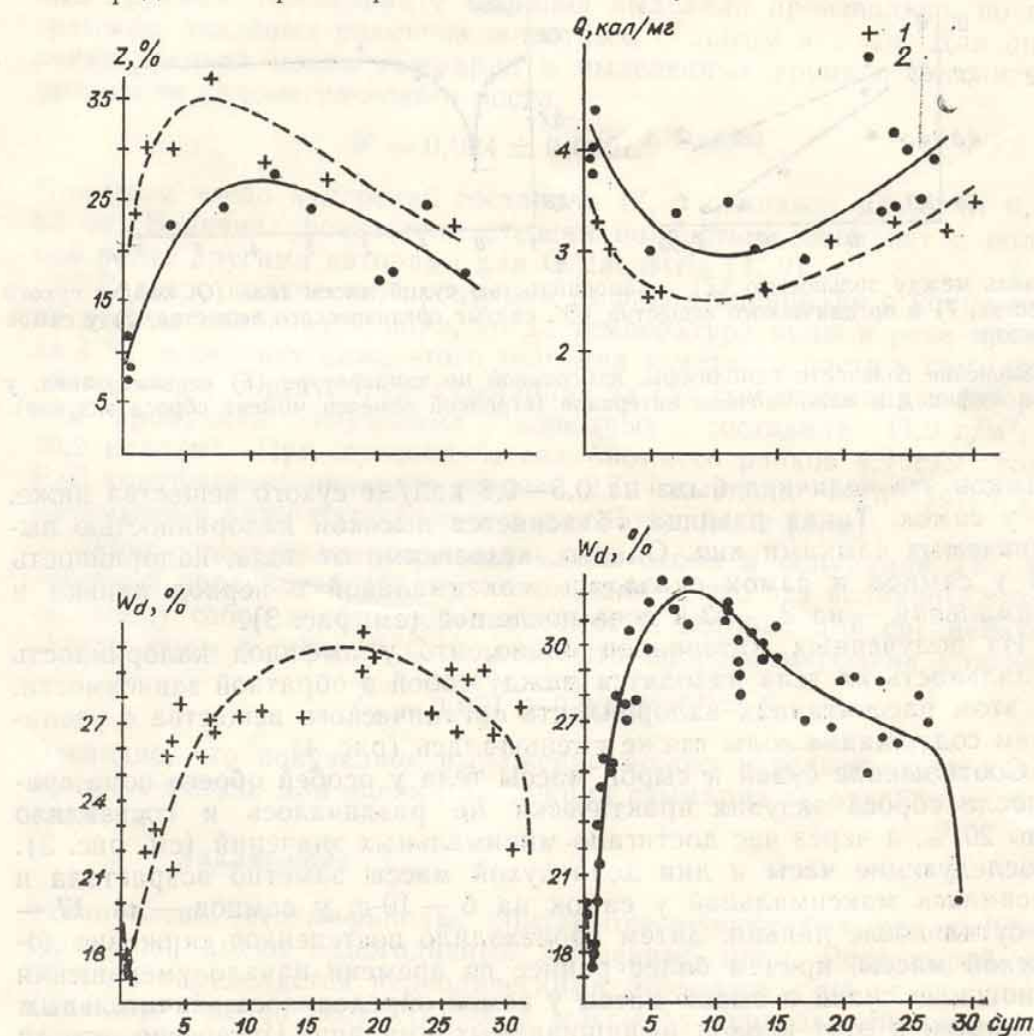
$$\frac{dW}{dt} = 0,031 \pm 0,003 W^{0,47 \pm 0,04} \quad (6)$$

Очевидно, что полученное выражение характеризует среднюю скорость роста амфипод в популяции. Помимо этого, нами была предпринята попытка оценить и максимально возможную скорость роста, которой при равных условиях среды могли обладать отдельные рачки. Для этого проведены наблюдения за пометом одной самки, насчитывавшем десять рачков. Несмотря на то, что молодь содержалась в одинаковых условиях и имела избыток корма, уже при первых линьках две особи, впоследствии оказавшиеся самцами, по скорости роста заметно превосходили основную группу рачков и, например, через 2 мес после вымета достигли 3,46 и 3,57 мг массы тела. Масса остальных живот-

ных к этому моменту времени составила 1,62, 1,63, 1,74, 1,93, 1,94, 2,00, 2,03 и 2,22 мг, в среднем — 1,9 мг или в 1,8 раза меньше, чем у быстро-растущих рачков. Материалы, основанные на шестимесячных наблюдениях, позволили для выделенных рачков связь $\frac{dW}{dt}$ с W аппроксимировать уравнением:

$$\frac{dW}{dt} = 0,049 \pm 0,003 W^{0,79 \pm 0,05}, \quad (7)$$

из которого видно, что скорость их соматического роста достоверно выше средней скорости роста самцов в популяции и, например, в мо-



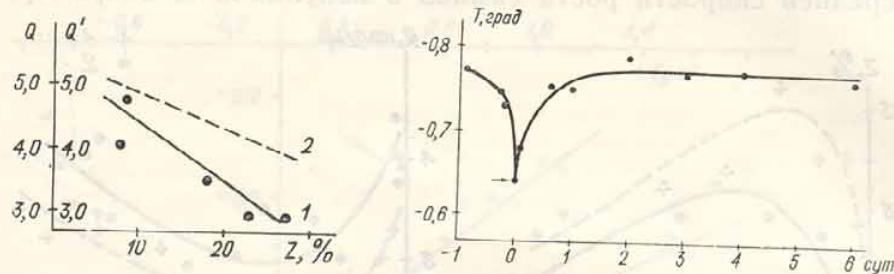
3. Изменение зольности (Z), калорийности (Q) и доли сухой массы тела в сырой (W_d) у самцов (1) и самок (2) амфипод в межлиночном интервале.

мент достижения половозрелости (около 7 мг массы тела) превышала ее почти в 3 раза (см. рис. 2).

При изучении зольности, калорийности и соотношения сухой и сырой массы тела амфипод отмечено, что у одноразмерных особей значения этих параметров колеблются соответственно в пределах 7—37 %, 2,6—4,4 кал/мг сухого вещества и 17—33 %. Ранее замеченный разброс некоторых из указанных параметров наблюдался и у других групп ракообразных [14]. Оказалось, что причины таких колебаний у амфипод определялись их полом, а также закономерными процессами, происходящими у этих животных в межлиночном интервале. Так, зольность тела амфипод в межлиночном интервале, равном 28—30 сут, изменялась от 7 до 28 % у самок и примерно от 10—15 до 37 % у

самцов. Минимальная зольность у обоих полов (рис. 3) наблюдалась сразу после сброса экзuvia, максимальная — на 7—12-й день. Затем отмечалось плавное снижение зольности, значение которой к очередной линьке составило 17 % у самок и 22 % у самцов. Очевидно, более низкую зольность тела самок в продолжении всего межлиночного интервала можно объяснить низкой зольностью вынашиваемых самками яиц, составляющей, по данным Н. П. Хмелевой и А. П. Голубева [13], всего 2 % их собственной сухой массы.

При сравнении калорийности тела у особей, принадлежащих к разному полу, установлено, что в продолжении межлиночного интервала



4. Связь между зольностью (Z) и калорийностью сухой массы тела (Q, кал/мг сухого вещества, 1) и органического вещества (Q', кал/мг органического вещества, 2) у самок амфипод.

5. Изменение солёности гемолимфы, измеренной по температуре (T) ее замерзания, у самок амфипод в межлиночном интервале (стрелкой отмечен момент сброса экзувия).

у самцов эта величина была на 0,5—0,8 кал/мг сухого вещества ниже, чем у самок. Такая разница объясняется высокой калорийностью вынашиваемых самками яиц. Однако, независимо от пола, калорийность тела у самцов и самок оказалась максимальной в период линьки и минимальной — на 8—13-й день после нее (см. рис. 3).

Из полученных материалов видно, что у амфипод калорийность и зональность их тела находятся между собой в обратной зависимости. При этом рассчитанная калорийность органического вещества с увеличением содержания золы также уменьшалась (рис. 4).

Соотношение сухой и сырой массы тела у особей обоего пола сразу после сброса экзувия практически не различалось и составляло около 20 %, а через час достигало минимальных значений (см. рис. 3). В последующие часы и дни доля сухой массы заметно возрастала и становилась максимальной у самок на 6—10-е, у самцов — на 17—22-е сутки после линьки. Затем происходило постепенное снижение доли сухой массы, причем более раннее по времени начало уменьшения соотношения сухой и сырой массы у самок определялось значительным набуханием в этот период вынашиваемых ими яиц. Интересно, что за несколько часов до очередной линьки доля сухой массы у особей обоего пола составляла 26—27 % и резко снижалась примерно до 20—22 % непосредственно перед сбросом шкурки. Полученные результаты указывают, что заметное снижение доли сухой массы тела непосредственно перед линькой, разрыв сбрасываемого экзоскелета и затем резкое увеличение массы животного в первые часы межлиночного интервала происходят за счет обводнения тканей тела. При этом у рачков в момент сброса экзувия наблюдалось заметное распреснение гемолимфы (рис. 5). Однако уже через 15 ч после линьки солёность внутренней среды гаммарид полностью восстанавливалась.

Очевидно, изменение доли сухой массы тела за счет прямой накачки воды происходит только в период сброса экзувия и в последующие примерно 60 мин. В дальнейшем этот процесс, вероятно, усложняется и зависит, в частности, от изменения зольности и калорийности тела животных.

Выявленный ход изменения зольности, калорийности и сухой массы тела амфипод в межлиночном интервале позволил определить средние значения этих параметров, которые в дальнейшем использовались при расчете продукции популяции. Зольность тела самцов гаммарид составляла 27 %, калорийность в пересчете на 1 мг сухого вещества — 2,92 кал, на 1 мг органического вещества — 4,05 кал, сухая масса 27,2 %. Соответствующие значения для самок: 21,7 %, 3,46 и 4,42 кал, 27,8 %.

Известно, что для оценки продукции популяций водных беспозвоночных как суммы приростов составляющих ее организмов требуются знания средней массы тела особей, относящихся к отдельным размерным группам. Последние у амфипод выделяли произвольно, по гистограммам линейных размеров животных, с шагом в 1 мм. Для определения средней массы гаммарид в выделенных группах рассчитывали уравнение аллометрического роста:

$$W = 0,024 \pm 0,002L^{2,791 \pm 0,023}. \quad (8)$$

При этом число измерений составило 17, а диапазон массы от 0,12 до 63 мг. Величина показателя степени полностью совпадает с полученной ранее другими авторами для *G. lacustris* [1, 9].

Годовое количество продукции амфипод оценивали с конца апреля по вторую половину ноября, когда температура воды в реке превышала 4 °C, поскольку ниже этого значения заметного роста у гаммарид не обнаружено. В результате суммарная за год соматическая и генеративная продукция изученных животных составила 11,9 г/м², или 10,2 ккал/м². При средней за год биомассе рачков 4,4 г/м² годовой Р/В-коэффициент оказался равным 2,7, что вполне согласуется с приводимыми в литературе данными для *G. lacustris* [8, 9].

При сопоставлении средней массы особи в популяции ($\bar{W}$, мг) с удельной продукцией (C_b , сут⁻¹) оказалось, что эти величины находятся между собой в обратной зависимости, которая для средней температуры воды в реке 12 °C может быть аппроксимирована уравнением

$$C_b = 0,051 \pm 0,002W^{-0,81 \pm 0,03}. \quad (9)$$

Очевидно, что полученное выражение можно использовать в качестве экспресс-метода для оценки продукции гаммарид за отдельные отрезки времени.

Закключение

Установлено, что амфиподы, обитающие в лососевых реках Южного Приморья, имеют одногодичный жизненный цикл. Рост сырой массы их тела определяется периодическими линьками и носит ступенчатый характер. Оценка скорости роста массы за периоды времени, равные межлиночному интервалу, показала, что у гаммарид соматический рост самцов можно отнести к параболическому типу, а самок — к S-образному. Однако суммарная скорость соматического и генеративного роста для обоих полов может быть описана единой степенной функцией.

Отмечены значительные изменения зольности, калорийности и доли сухой массы тела в сырой у одноразмерных особей. Оказалось, что такие колебания являются результатом закономерных процессов, происходящих в межлиночном интервале. При этом заметное снижение доли сухой массы тела непосредственно перед линькой, разрыв сбрасываемого экзоскелета и затем резкое увеличение массы животного в первые часы межлиночного интервала происходят за счет обводнения тканей тела, сопровождающегося распреснением гемолимфы.

На основе полученных данных, а также материалов о размерном составе популяции определена суммарная за год соматическая и генеративная продукция амфипод и их Р/В-коэффициент, составившие со-

ответственно 10,2 ккал/м² и 2,7. Рассчитана зависимость между средней массой особи в популяции и величиной удельной продукции, которая может быть использована для оценки продукции гаммарид за отдельные отрезки времени.

*

It is shown that somatic growth of males in amphipodes dwelling in the rivers of South Primorski Territory belongs to the parabolic type while that of females — to the S-shaped type. Total rate of the weight and generative growth for both sexes is described by a common power function. Changes in the ash content, caloricity, a portion of dry body weight in the fresh one and hemolymph salinity in interlarval interval are studied. Somatic and generative production of amphipodes, their P/B coefficient total for a year are estimated.

*

1. Алимов А. Ф., Финогонова Н. П., Балушкина Е. В., Аракелова Е. С. Продуктивность зообентоса // Исследование взаимосвязи кормовой базы и рыбопродуктивности на примере озер Забайкалья. — Л.: Наука, 1986. — С. 87—124.
2. Арабина И. П. Экспериментальные данные по росту водяного ослика — *Asellus aquaticus* (L.) // Эффективность роста гидробионтов. — Гомель: Гомель. ун-т, 1986. — С. 163—166.
3. Винберг Г. Г. Эффективность роста и продукции водных животных // Там же. — С. 20—61.
4. Грезе И. И. Амфиподы Черного моря и их биология. — Киев: Наук. думка, 1977. — 156 с.
5. Дулепов В. И., Дулепова Е. П., Пойс В. О. Биология и продукция ракообразных Курильских островов. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. — 356 с.
6. Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна заповедника «Кедровая Падь». — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. — С. 3—43. (Тр. Биолого-почвенного ин-та, т. 45 (148)).
7. Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г. Г. Винберга. — Минск: Вышэйш. шк., 1968. — 248 с.
8. Николаев С. Г. Продукция севанского *Gammarus lacustris* Sars (Amphipoda, Gammaridae) // Гидробиол. журн. — 1980. — 16, № 4. — С. 51—56.
9. Панов В. Е. Рост и продукция *Gammarus lacustris* Sars в Невской губе // Там же. — 1986. — 22, № 5. — С. 37—42.
10. Умнов А. А. Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного // Журн. общ. биологии. — 1976. — 37, № 1. — С. 71—86.
11. Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. — Л.: Наука, 1974. — 236 с.
12. Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных. — Киев: Наук. думка, 1973. — 184 с.
13. Хмелева Н. Н., Голубев А. П. Продукция кормовых и промысловых ракообразных. — Минск: Наука и техника, 1984. — 216 с.
14. Шерстюк В. В. Энергетическая оценка кормовых ракообразных // Гидробиол. журн. — 1980. — 16, № 6. — С. 93.
15. Teichmann W. Lebensabläufe und Zeitpläne von Gammariden unter ökologischen Bedingungen Schlitzter Productions biologische Studien (48) // Arch. Hydrobiol. — 1982. — Supplementbd. 64. — S. 240—306.
16. Travis D. F. The moulting cycle of the spiny lobster, *Panulirus argus*, 1. Moulting and growth in laboratory maintained individuals // Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole. — 1954. — 107, N 3. — P. 433—450.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ, Владивосток

Поступила 23.01.89

РЕФЕРАТЫ ДЕПОНИРОВАННЫХ РУКОПИСЕЙ

УДК 577.4

Антропогенная составляющая биогенного стока Запорожского водохранилища / Коралева А. И. Ред. Гидробиол. ж. АН УССР. — Киев, 1990. — 9 с. Библиогр. 9 назв. — Рус. — Деп. в ВИНТИ 15.05.90, № 2634-В90.

На основании данных ретроспективного анализа биогенного состава воды Запорожского водохранилища и р. Днепра (1929—1985 гг.) рассчитана антропогенная составляющая стока минерального азота и его компонентов. Показано, что водохранилище испытывает значительное загрязнение соединениями минерального азота, которое прослеживалось на участке реки и до создания водохранилища.