

УДК 591.53:577.472

ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ ПИТАНИЯ ДЕТРИТОЯДНОЙ *VALVATA SIBIRICA* MIDD (GASTROPODA, VALVATIDAE)

Е. С. Аракелова, Л. П. Умнова

На основе полученных в полевых условиях экспериментальных данных по обмену, росту и питанию *V. sibirica* были рассчитаны элементы энергетического баланса. Предлагаемая схема опыта по питанию позволяет учесть рацион и неусвоенную его часть, выделенную в экспериментальный сосуд с кормом, в котором во время опыта содержались моллюски. Эффективность усвоения потребленной энергии донных осадков, извлеченных с места вылова моллюсков, очень низка и составляет 12% от рациона. Высказывается предположение о влиянии качества корма и его калорийности на эффективность его усвоения детритоядными гастроподами.

Питание детритофагов имеет важное значение в энергетике водоема. Непосредственное потребление детрита водными животными частично высвобождает заключенную в нем энергию и ускоряет процесс минерализации органики. Кроме того, первичные продуценты более легко усваивают биогенные элементы, содержащиеся в экскретированном животными детрите, чем возвращающиеся в круговорот от донного детрита (Уголкина, 1980).

К настоящему времени вопросы питания грунтоядных животных освещены недостаточно полно. Отчасти это связано с методическими трудностями проведения опытов. Использование средних величин эффективности усвоения пищи для отдельных групп животных со сходным типом питания имеет важное прикладное значение, однако мешает понять и оценить участие отдельных видов в превращениях вещества и энергии. В связи с этим мы исследовали эффективность усвоения потребленной энергии донных осадков переднежаберным моллюском *V. sibirica* Midd. В подробном обзоре методов по питанию А. В. Монаковым (1976) приведены в числе прочих расчетный и прямой методы определения эффективности питания. Первый, основанный на уравнении $A = P + T$ (A — ассимиляция потребленной энергии, P — прирост, T — траты на обмен), трудоемкий, но дает надежные результаты. Применение этого метода требует соблюдения равных условий при определении элементов балансового равенства (Печень-Финенко, 1979). Использование прямого метода $A = C - F$ (C и F — рацион и неусвоенная его часть) часто затруднено тем обстоятельством, что доля неусвоенной части рациона не может быть учтена с достаточной точностью при питании детритом (Павлютин, 1970). Эти сложности были устранены (Остапеня и др., 1968) с помощью методики, основанной на учете разницы между энергией предложенного корма и оставшегося, в который во время опыта попадали фекалии животных. На количественном учете фекалий основан расчет рационов в природе, предложенный для крупных водных беспозвоночных (Цихон-Луканина, Николаева, 1973). При этом принимается во внимание сходство степенных зависимостей между рационом и массой и фекалиями и массой животного. Усвояемость предварительно определяется в лабораторном эксперименте.

В нашу задачу входило определение рациона и усвояемости пищи *Valvata sibirica* Midd методом, который позволил бы с достаточной точностью учесть задаваемый в качестве корма детрит и количественно определить ассимилированную и неусвоенную его части. Усвояемость детрита с места вылова моллюсков из водоема очень низка и составляет 12% от рациона. На основе экспериментальных данных рассчитаны элементы энергетического баланса. Наряду с питанием исследовали дыхание и рост моллюсков. Наблюдения проводили в полевых условиях летом 1982 г. на оз. Щучье Бурятской АССР, где *V. sibirica* — один из массовых видов гастропод, обитающих в литоральной зоне, преимущественно в зарослях хары.

Дыхание. Для определения скорости потребления кислорода у моллюсков массой 0,0014—0,015 г был использован метод замкнутых

склянок. Содержание кислорода в воде определяли методом Винклера, объем склянок не превышал 30 мл. Моллюсков помещали в склянки по одному экземпляру, экспозицию опыта подбирали с учетом размера моллюска и объема склянки таким образом, чтобы содержание кислорода в воде снижалось за время опыта не более чем на 25—30% от начальной величины. По данным опыта методом наименьших квадратов было рассчитано уравнение, передающее зависимость скорости энергетического обмена от массы животного (рис. 1):

$$Q = (0,088 \pm 0,016) W^{0,852 \pm 0,035},$$

где Q — скорость потребления кислорода при 20°С, выраженная в мл $O_2 \cdot ч^{-1}$; W — сырая масса моллюска с раковиной в г ($r=0,995$).

Рост. Темп роста популяции *V. sibirica* был определен по данным периодических сборов бентоса за сезон. Кладки моллюсков отбирали

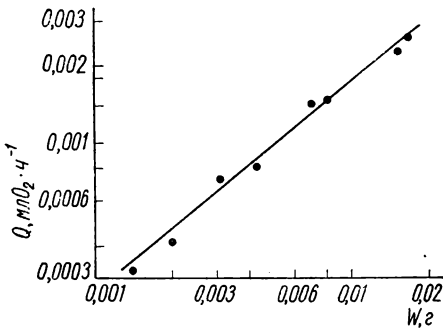


Рис. 1. Зависимость скорости потребления кислорода от массы у *Valvata sibirica*.

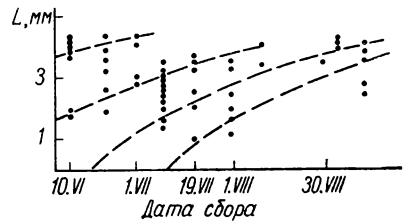


Рис. 2. Изменение среднего размера когорты за сезон в популяции *V. sibirica*.

из проб и вместе с растениями, к которым они прикреплялись, инкубировали в озере в садках до вымета моллюсков. Наблюдения за эмбриональным развитием кладок в озере показали, что при суточных колебаниях температуры в июле в интервале 17—22°С сроки завершения эмбрионального роста сокращаются с 15—20 суток в начале вегетационного сезона (12—16°С) до 10 суток.

Для построения кривой роста использовали данные по возрастной структуре популяции и наблюдения за ростом в садках в озере. На рис. 2 представлены результаты ежедекадных сборов моллюсков, среди которых были выделены четыре поколения. Длина раковины новорожденного моллюска $l_0=0,6—0,9$ мм, максимальные размеры найденных в природе экземпляров 4,8 мм. Методом Валфорда по трем точкам, каждая из которых представляет собой среднеарифметическую величину для 10—12 экз. моллюсков одной возрастной группы, было рассчитано уравнение, описывающее рост моллюсков:

$$L_{t+1} = 1,55 + 0,714L_t \quad (r=0,714),$$

где L_t и L_{t+1} — длины раковин в моменты времени t и $t+1$ при интервале между измерениями 20 суток и температуре 17°. Константа роста k равна:

$$k = \frac{\lg 0,714}{0,4343} = -0,3368 \cdot 20 \text{ сут}^{-1}$$

или $k = -0,0168 \cdot \text{сут}^{-1}$. Зная L_{\max} и определив L_{∞} как

$$L_{\infty} = \frac{L_{t+1} - L_t \cdot e^{-k}}{1 - e^{-k}} = 5,42 \text{ мм},$$

можно рассчитать t_{\max} — срок достижения L_{\max} при непрерывном росте за вегетационный сезон:

$$t_{\max} = \frac{\ln L_{\infty} - \ln (L_{\infty} - L_{\max})}{k \cdot \text{сут}^{-1}} = 130 \text{ сут.}$$

Рассчитанная величина $t_{\max}=130$ сут при данной температуре роста достаточна для достижения дефинитивных размеров. В природе, однако, рост зависит от сезонных колебаний температуры и длится более года. Растянутостью периода роста и размножения объясняется наличие разных возрастных групп в начале нового вегетационного сезона.

Линейный рост можно представить в виде уравнения Берталанфи:

$$L_t = 5,42 [1 - e^{-0,0168(t+t_0)}],$$

где $(t+t_0)$ — время в сутках, отсчитываемое на оси абсцисс от начала координат при $t_0=12$ сут. Рассчитанная формула размерно-весовой за-

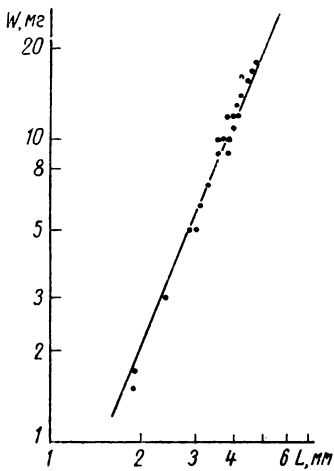


Рис. 3. Зависимость сырой массы *V. sibirica* от длины раковины.

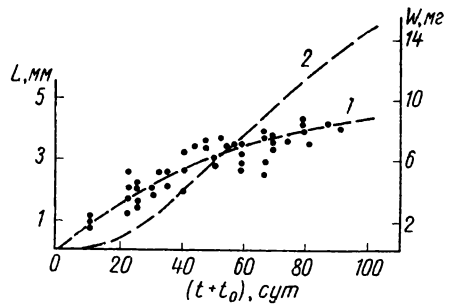


Рис. 4. Кривые линейного (1) и весового (2) роста *V. sibirica*.

висимости $W=0,373 L^{2,47}$ ($r=0,903$) дает возможность (рис. 3) перейти к кривой весового роста:

$$W_t = 24,02 [1 - e^{-0,0168(t+t_0)}]^{2,47}.$$

Все присутствовавшие в пробах моллюски были разделены по размерам раковины на четыре возрастные группы: I — 1,0—2,0 мм; II — 2,1—3,0 мм; III — 3,1—4,0 мм и IV — 4,1—4,8 мм. После того как по уравнению линейного роста был определен возраст t_i каждого моллюска, точки, соответствующие экземплярам определенной возрастной группы, были расположены вдоль хода кривой, построенной по уравнению линейного роста. Отклонения точек показывают колебания размеров отдельных экземпляров вокруг средних значений, рассчитанных по уравнению (рис. 4).

При расчете суточного прироста экспериментальных моллюсков с массой w , соответствующей по уравнению роста моменту времени t , использовали известную формулу

$$C_w = \frac{\ln w_2 - \ln w_1}{t_2 - t_1},$$

где $t_1 = \bar{t} - 5$ сут, $t_2 = \bar{t} + 5$ сут, ω_1 и ω_2 — массы моллюсков соответственно в моменты времени t_1 и t_2 . Калорийность сухой массы моллюска с раковинной составляющей примерно 1,5 кал, сырого — 600 кал·г⁻¹, исходя из соотношения $W_{\text{сух}} = 40\% W_{\text{сыр}}$. Коэффициент K_2 , показывающий эффективность использования на рост ассимилированной энергии, рассчитывался по приросту и тратам на обмен.

Питание. Наблюдения за поведением *V. sibirica* показали, что питание осуществляется не фильтрационным способом, который наблюдается у некоторых переднежаберных моллюсков, а активным захватом детрита с поверхности дна или подводных растений. Как известно, пищевая ценность детрита снижается по мере его старения (Павлютин, 1979). Показано, что у некоторых личинок хирономид детрит из кладофоры возрастом от двух до шести суток усваивался на 9—31% (Извекова, 1975). При питании беспозвоночных детритом растительного происхождения неусвоенная часть рациона составляет 80—90%, а при потреблении детрита из животных — 50—77% (Kolodziejczyk, 1980). Практически не усваивался детрит фитопланктонного происхождения *Bithynia tentaculata*, тогда как усвояемость озерного детрита достигала 42—69% (Остапеня, Павлютин, 1968). Для гастропод средняя усвояемость при питании детритом равна 0,65 (Цихон-Луканина, 1972).

У планктонных ракообразных усвояемость прямо связана с калорийностью корма в диапазоне 2,0—6,2 кал·мг⁻¹ сухого вещества (Печень-Финенко, 1971). Использование верхнего слоя осажденного детрита прунтоядными гастроподами еще не означает, что он более энергоемок по сравнению с лежащими глубже слоями. Химический состав детрита изменяется не только при старении, но и из-за частых перемешиваний с толщей воды и донных осадков. Поэтому возраст детрита и его происхождение в опыте не исследовали. При определении нами калорийности сестона и ила были получены близкие по значениям величины — 2,44 и 2,74 кал·мг⁻¹ сухого вещества.

Опыт по питанию проводился на моллюсках, выловленных из водоема и сразу же отсаженных в опытные стаканы без предварительного выдерживания в чистой воде. Детрит, извлеченный с места вылова моллюсков и протертый через капроновое сито, добавляли в виде взвеси по 50 мл в опытные и контрольные (начальный и конечный) стаканы. В контрольных стаканах в конце опыта энергоемкость осадка после двух суток экспозиции увеличилась по сравнению с первоначальной на 8—10%. При протирании детрита перед опытом через капроновое сито агрегированные с бактериями частички ила разрушались, что могло привести к увеличению численности свободно взвешенных в воде бактерий и стимулировать образование агрегатов из растворенного в воде органического вещества (Сушня, 1968). Возможно, энергоемкость осадка в контроле в конце опыта была завышена за счет вновь образованных комплексов. При расчете результатов опыта было использовано среднее между начальным и конечным значением контроля. Температура за время опыта, длившегося двое суток, колебалась в пределах 15—18°. После окончания опыта, на третьи сутки, моллюсков отсаживали в стакан с профильтрованной водой, куда выделялись остатки неусвоенной части потребленного в опыте корма.

Для определения энергоемкости детрита в каждом из стаканов — с животными и без них — часть взболтанной взвеси осаждали на мембранные фильтры, через которые предварительно профильтровывали водную суспензию растертого стекла. Затем методом бихроматной окисляемости определяли энергоемкость осадка на каждом из фильтров. Таким же способом была определена энергоемкость выделенных после опыта фекалий.

Опыт проводился по следующей схеме:

	Рацион	Неусвоенная часть
До опыта	C_1	—
Опыт		
1-е сутки	C_2	F_1
2-е сутки	C_3	F_2
После опыта		
3-и сутки	—	F_3

При питании ряда видов растительными кормами положение упрощается в связи с тем, что между предложенным кормом и неусвоенной его частью имеются четкие различия и количества их могут быть непосредственно измерены. В случае с детритоядными моллюсками фекалии выделялись в опытный стакан и были неизвестной величиной (F_x). Выделенные за двое суток в опытные стаканы F_x можно рассчитать, зная начальную (НКП) и конечную (ККП) концентрации пищи, по равенству $ККП = НКП - 2C + F_x$, где $2C$ — рацион в калориях за двое суток и F_x — фекалии, выделенные за двое суток в корм.

Расчет ассимилированной за время опыта энергии ($2C - F_x$) не вызывает затруднений в том случае, когда энергоёмкость конечной взвеси снижается по сравнению с начальной. В наших опытах, вопреки ожиданию, почти всегда энергоёмкость конечной концентрации пищи была завышенной по сравнению с начальной (см. таблицу). Поэтому величина рациона была определена с применением балансового равенства (Винберг, 1962): $C = P + R + F$.

Исходные данные по питанию и элементы энергетического баланса *Valvata sibirica*

Коллич. моллюсков в опыте	Средний вес, мг	Концентрация пищи, кал/50 мл		Прирост P кал·сут ⁻¹	Траты на об- мен R	K_2	Рацион $C = \frac{P+R}{a}$ за двое суток, кал	F_x , кал	C_x	$\frac{C_x}{C}$
		началь- ная	конеч- ная							
6	3,70	13,43	13,52	0,109	0,071	0,60	3,13	3,22	3,64	1,13
8	9,25	10,07	9,71	0,108	0,154	0,41	4,56	4,20	4,74	1,04
7	12,14	11,51	11,94	0,097	0,194	0,33	5,06	5,49	6,20	1,22
6	16,83	13,43	14,99	0,067	0,257	0,21	5,63	7,19	8,12	1,44

Примечание: C_x — фактический рацион за время опыта: $C_x = F_x / (1 - a)$.

Траты на обмен при 17° были получены из уравнения дыхания ($Q_{10} = 2,0$) с использованием оксикалорийного коэффициента ($4,86 \text{ кал} \times \text{мл} \text{ O}^{-1}$), прирост P — из удельной продукции, рассчитанной по кривой роста. При расчете суточной экскреции (потери калорий со слизью и растворенными в воде продуктами азотного обмена не учитывались) на моллюсках весом 10,5 мг мы наблюдали, что в отсутствие пищи для полного освобождения кишечника от непереваренных остатков детрита достаточно 7—8 ч. Частицы непереваренных остатков детрита четко отличались от выделенной впоследствии фракции в виде прозрачных слизистых капсул, что позволило определить степень наполненности кишечника и время его освобождения. Суточная экскреция, рассчитанная по количеству неусвоенных частиц корма, выделенному моллюсками после опыта в течение 7—8 ч, составила $0,7 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1}$, или $2,1 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$.

По балансовому равенству суточный рацион равен $C = P + R + F = 0,103 + 0,171 + 2,1 = 2,374 \text{ кал} \cdot \text{сут}^{-1}$, откуда усвояемость равна

$$a = (C - F)/C = 0,115.$$

Таким образом, зная $a = 0,115$, рассчитываем для моллюсков разных возрастных групп «физиологический» рацион за двое суток опыта по

уравнению $C = (P + R)/a$ и полученную величину вводим для расчета F_x в равенство $ККП = НКП - 2C + F_x$. Например, для моллюсков со средним весом 12 мг получаем:

$$11,94 = 11,51 - 2 \cdot 2,53 + F_x,$$

откуда $F_x = 5,49$ кал. Этому количеству неусвоенного корма соответствует рацион $C_x = F_x/(1-a) = 6,20$ кал. Если принять эту величину за фактически потребленный рацион, то из данных, приведенных в таблице, видно, что его отношение к рациону по ассимилированной энергии близко к единице.

Недостаточное количество данных не позволяет нам сделать вывод о существовании обратной связи между усвояемостью и относительным среднесуточным рационом. Тем не менее в опытах по питанию растительным кормом *Planorbarius corneus* при усвояемости 0,67 C/W равно 2,3%. Подобные величины относительного рациона для *P. corneus* получены и другими авторами (Сушкина, 1949; Цихон-Луканина, 1965). Для *V. sibirica* при низкой усвояемости потребляемого детрита относительный рацион не ниже 40%. Величина C/W рассчитана для сухого веса корма и моллюсков.

Полученная нами для *V. sibirica* чрезвычайно низкая величина усвояемости, по-видимому, прямо связана с калорийностью корма. Низкая усвояемость (0,35) характерна для питающихся харой амфипод (Скопцов, 1981). Автор связывает малую эффективность питания бокоплава с низкой кормовой ценностью потребляемого корма. Высказанное ранее предположение о прямой зависимости усвояемости от калорийности корма в определенных пределах у планктонных ракообразных (Печень-Финенко, 1971), возможно, справедливо и для гастропод. Не исключено также, что факторами, определяющими значение степенной константы в уравнениях зависимости рациона от веса, являются калорийность корма и его усвояемость.

Зоологический институт АН СССР

Поступила в редакцию
13 декабря 1983 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем. — Зоол. журнал, 1962, 41, вып. 11, с. 1618—1630.
- Извекова Э. И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хируномид Учинского водохранилища. Автореф. дис. канд. биол. наук, М.: МГУ, 1975, 23 с.
- Монаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: Наука, 1976, 170 с.
- Остапеня А. П., Павлютин А. П., Бабицкий В. А., Инкина Г. А. Трансформация энергии пищи некоторыми видами планктонных ракообразных (*Claudosega*). — Журнал общ. биол., 1968, 29, вып. 3, с. 334—342.
- Остапеня А. П., Павлютин А. П. Пищевая ценность детрита и его усвояемость некоторыми водными организмами. — В кн.: Лимнология, Рига, 1968, с. 89—93.
- Павлютин А. П. К методам определения усвояемости пищи у водных животных. — Зоол. журнал, 1970, 49, вып. 2, с. 288—293.
- Павлютин А. П. Пищевая ценность детрита для водных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 106—113.
- Печень-Финенко Г. А. Эффективность усвоения пищи планктонными ракообразными. — Экология, 1971, № 3, с. 64—72.
- Печень-Финенко Г. А. Усвояемость пищи у планктонных ракообразных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 78—89.
- Скопцов В. Г. Энергетический баланс популяции *Gammarus lacustris* Sars в литорали озера Большого. — В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: ЗИН АН СССР, 1981, с. 80—86.
- Сушкина А. П. Питание и рост некоторых брюхоногих моллюсков. — Труды Всесоюзного гидробиол. о-ва, 1949, т. 1, с. 118—131.
- Сущенко Л. М. Детрит и его роль в продуктивном процессе в водоемах. — Гидробиол. журнал, 1968, 4, № 2, с. 77—84.
- Уголкина Н. Г. К вопросу о влиянии некоторых животных-детритофагов на скорость круговорота биогенных элементов в биогеоценозах (по экспериментальным данным). — Журнал общ. биол., 1980, 41, № 5, с. 732—742.

- Цихон-Луканина Е. А. Питание и рост пресноводных брюхоногих моллюсков.— В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах. М.—Л.: Наука, 1965, вып. 9 (12), с. 191—209.
- Цихон-Луканина Е. А. Новый метод определения рациона у водных беспозвоночных в природных условиях.— В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. Киев, 1972, с. 234—235.
- Цихон-Луканина Е. А., Николаева Г. Г. Новый метод определения рационов у беспозвоночных в природных условиях.— В кн.: Трофология водных животных. Итоги, задачи. М.: Наука, 1973, с. 332—339.
- Kołodziejczyk A. Rola zwierząt litoralnych w produkcji i przekształcaniu detrytusy.— Wiad. ekol., 1980, 26, № 3, p. 233—252.
-