

## ИНТЕНСИВНОСТЬ МЕТАБОЛИЗМА У ГИДРОБИОНТОВ РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП В ЭКСПЕРИМЕНТЕ

© 2022 г. С. А. Курбатова<sup>а</sup>, \*, Н. А. Березина<sup>б</sup>, А. С. Маврин<sup>а</sup>, Н. Г. Отюкова<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

<sup>б</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

\*e-mail: kurb@ibiw.ru

Поступила в редакцию 12.01.2022 г.

После доработки 09.02.2022 г.

Принята к публикации 15.03.2022 г.

Исследованы интенсивность потребления кислорода и скорость экскреции фосфора у планктонных ракообразных *Daphnia longispina* O.F. Müller (Cladocera), донных ракообразных *Hyalella azteca* (Saussure) (Amphipoda) и рыб *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel) (Beloniformes), объединенных трофическими связями в одной экспериментальной экосистеме. Наиболее высокие показатели интенсивности метаболизма зарегистрированы у мелкоразмерных организмов *Daphnia longispina* ( $7.44 \pm 2.49$  мг О/(г · ч) и  $0.447 \pm 0.143$  мг Р/(г · ч)). Скорость экскреции фосфора отличалась на порядок между гидробионтами разных экологических групп и убывала в ряду планктонные ракообразные – донные ракообразные – рыбы. Показано, что вклад гидробионтов в создание первичной продукции в экосистеме зависит от биомассы конкретного вида.

**Ключевые слова:** экскреция фосфора, потребление кислорода, *Daphnia*, *Hyalella*, *Oryzias*

**DOI:** 10.31857/S0320965222040180

Об интенсивности метаболизма гидробионтов, в первую очередь, можно судить по двум показателям – скорости потребления кислорода и экскреции биогенных веществ. Метаболические процессы в любом организме тесно связаны с дыханием, так как окислительные процессы, при которых поглощается кислород и выделяется углекислый газ, служат источником энергии. Поэтому потребление кислорода отражает энергетический обмен в организме. Выделение определенного количества биогенных веществ за единицу времени свидетельствует об интенсивности обмена веществ в организме в целом. Уровень стандартного метаболизма по скорости потребления кислорода подробно изучен у разных групп пойкилотермных животных (Винберг, 1983; Алимов, 2000; Glazier, 2015), как и их экскреторная активность в отношении фосфора (den Oude, Gulati, 1988; Tarvainen et al., 2002; Голубков, Березина, 2012).

Согласно метаболической теории экологии интенсивность метаболизма отдельных видов влияет на потоки вещества и энергии в экосистемах, определяет скорость других биологических процессов и, в конечном итоге, формирует определенные экологические эффекты (Glazier, 2015; Vanni, McIntyre, 2016).

Многочисленные исследования свидетельствуют, что невозможно установить универсальную величину интенсивности метаболизма у гидробионтов. Между таксонами одного таксономического ранга и между экологическими группами обнаруживаются индивидуальные различия в показателях экскреции фосфора (Hansson, Tranvik, 1997; Mehner et al., 1998; Berezina et al., 2017). На скорость энергетического обмена и экскрецию метаболитов могут влиять условия жизни: абиотические факторы, тип питания, качество пищевых ресурсов, трофические связи и т.п. (Голубков, Березина, 2012; Golubkov, 2014; Vanni, McIntyre, 2016). Поэтому применение в оценках обменных процессов у животных общих уравнений, имеющих, безусловно, важное общепарабиологическое значение, недостаточно, и требуется изучение этих процессов у отдельных групп в конкретных природных условиях. Эмпирических измерений для разных организмов, входящих в одну экосистему, немного.

Рассмотрен энергетический обмен и экскреция метаболитов у представителей трех экологических групп, образующих единую пищевую цепь: ракообразных (кладоцер и амфипод) и всеядных рыб в условиях микрокосмов, имитирующих мелководные экосистемы верхневолжских

**Таблица 1.** Гидрохимические условия в микрокосмах в период адаптации гидробионтов

| Параметр          | Концентрация, мг/дм <sup>3</sup> |              |
|-------------------|----------------------------------|--------------|
|                   | $M \pm SE$                       | min—max      |
| O <sub>2</sub>    | 8.55 ± 0.67                      | 6.24–10.3    |
| Na                | 3.2 ± 0.35                       | 2.09–4.62    |
| K                 | 3.01 ± 0.27                      | 2.19–3.66    |
| Mg                | 6.66 ± 0.78                      | 4.2–8.62     |
| Ca                | 23.27 ± 3.11                     | 15.17–31.61  |
| Cl                | 3.42 ± 0.37                      | 2.36–4.95    |
| SO <sub>4</sub>   | 3.56 ± 0.72                      | 1.1–5.05     |
| HCO <sub>3</sub>  | 106.97 ± 12.9                    | 70.78–140.35 |
| P-PO <sub>4</sub> | 0.021 ± 0.010                    | 0.01–0.09    |
| P <sub>tot</sub>  | 0.054 ± 0.013                    | 0.02–0.11    |
| N <sub>tot</sub>  | 1.09 ± 0.16                      | 0.74–1.97    |
| pH                | 9.13 ± 0.12                      | 8.7–9.5      |

Примечание.  $M \pm SE$  – среднее и стандартная ошибка.

водоемов. В последние годы для водохранилищ Верхней Волги остро стоит проблема эвтрофирования. Известно, что внутриводоемные процессы (физические, химические и биологические) могут играть сравнимую с внешней нагрузкой (смыс с водосбора) роль в возрастании количества биогенных веществ, доступных для продуцентов (Vanni, 2002; Минеева и др., 2021). Результаты исследования относятся к данным, необходимым для решения вопроса о роли гидробионтов в круговороте веществ в водоемах.

Определение интенсивности потребления кислорода и экскреции фосфора проводили у водных животных разных размеров, относящихся к различным экологическим группам. Для исследования брали виды животных, которые обычно используют в экспериментальных и экотоксикологических работах: планктонных ракообразных *Daphnia longispina* O.F. Müller (Cladocera), донных ракообразных *Hyalella azteca* (Saussure) (Amphipoda) и рыб *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel) (Beloniformes). Эти виды были основными биотическими компонентами экспериментальных водных экосистем (микрокосмов), моделирующих условия мелководных местообитаний стоячих водоемов бассейна Верхней Волги (Рыбинское вдхр.). Гидрохимические условия в микрокосмах даны в табл. 1. До проведения опыта по оценке интенсивности метаболизма животных содержали в микрокосмах в течение одного месяца.

Дыхание животных (скорость и интенсивность потребления кислорода) и экскрецию фосфора измеряли в закрытых сосудах (респирометрах), емкостью 60 и 100 мл, по методу Винклера. В

зависимости от размеров в каждом опыте присутствовало до 30 рачков и по одной рыбе. В склянках-респирометры осторожно (без образования пузырей) наливали предварительно подготовленную (отфильтрованную через фильтр с размером ячеек 0.45 мкм) природную воду из р. Сунога (58.0404° с.ш., 38.2412° в.д.), затем помещали животных, и склянки плотно закрывали притертыми пробками. Контролем служили соразмерные склянки с отфильтрованной водой без животных. Экспозиция склянок в воде микрокосмов длилась 4 ч. Температура воды во время эксперимента была 20.5°C.

Ракообразных помещали группами (дафний по 26 ± 5 экз. на склянку объемом 60 мл, амфипод по 16 ± 6 экз. на склянку объемом 100 мл), рыб – по одной в склянки 100 мл. Всего проведено 18 измерений с дафниями, 8 – с амфиподами и 22 – с рыбами. Суммарное количество дафний в эксперименте составило 470 особей, амфипод – 125, рыб – 22. Две склянки по 60 мл и две по 100 мл служили контролем. По окончании срока экспозиции в склянках определяли содержание растворенного кислорода с помощью оксиметра HI9142 (HANNA, Германия). Затем воду сифоном с сеткой сливали в другие емкости и анализировали в ней концентрацию растворенного фосфора. Фосфор ортофосфатов (P-PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>) определяли фотометрическим методом (Методика..., 2007). О скорости потребления O<sub>2</sub> и скорости экскреции фосфора гидробионтами судили по разнице этих показателей в склянках с животными и в контроле.

Массу дафний рассчитывали, используя формулу степенной функции, связывающей этот показатель с длиной тела (Салазкин и др., 1982). Амфипод взвешивали на аналитических весах ВЛ-64 (Россия) с точностью до 0.01 мг, рыб – на аналитических весах AND HR-150AZ (Япония) с точностью до 0.1 мг.

Для определения связи полученных результатов по скорости экскреции фосфора и интенсивности потребления кислорода с массой тела животных проведен регрессионный анализ, результат получен в виде степенной функции, применение которой принято в практике биоэнергетических исследований (Винберг, 1976; Голубков, Березина, 2012).

Выбранные для эксперимента группы гидробионтов существенно различались по массе тела. Средняя масса одной особи *Daphnia longispina* была 0.113 ± 0.032 мг, *Hyalella azteca* – 2.95 ± 0.40 мг, *Oryzias latipes* – 461 ± 38 мг (здесь и далее значения приведены в форме  $M \pm SE$  – среднее и стандартная ошибка).

Интенсивность потребления кислорода в пересчете на единицу массы уменьшалась в ряду планктонные ракообразные – бентосные ракообразные – рыбы (рис. 1а). *Daphnia longispina* по-

требляла  $7.44 \pm 2.49$  мг О/(г · ч), *Hyalella azteca* —  $0.55 \pm 0.09$  мг О/(г · ч) и *Oryzias latipes* —  $0.25 \pm 0.02$  мг О/(г · ч). Значительный разброс этого показателя у дафний объясняется большой размерно-массовой неоднородностью особей в опытной группе (0.065–0.23 мг), вследствие чего активность метаболических процессов различалась и на уровне одного вида.

Удельная скорость экскреции фосфора различалась на порядок между гидробионтами разных экологических групп (рис. 1б). В среднем *Daphnia longispina* выделяла  $0.447 \pm 0.143$  мг Р/(г · ч), *Hyalella azteca* —  $0.046 \pm 0.013$  и *Oryzias latipes* —  $0.005 \pm 0.0006$  мг Р/(г · ч).

Регрессионный анализ показал отрицательную связь как интенсивности потребления кислорода, так и скорости экскреции фосфора с массой тела гидробионтов (рис. 1). Величина экскреции фосфора была более тесно связана с массой (коэффициент детерминации  $R^2 = 0.95$ ), чем потребление кислорода ( $R^2 = 0.78$ ).

Высокой скоростью метаболизма обычно характеризуются более мелкие организмы. В проведенном эксперименте — это планктонные ракообразные *Daphnia longispina*, для которых получены наибольшие показатели интенсивности потребления кислорода и скорости экскреции фосфора. Дафнии потребляли кислород с большей в 30 раз интенсивностью, чем рыбы и в 14 раз, чем амфиподы. Интенсивность экскреции фосфора дафниями превосходила аналогичный показатель у рыб в 89 раз. Значительное превышение величины экскреции фосфора зоопланктоном над количеством выделяемого фосфора рыбами определено и в натуральных исследованиях (Tarvainen et al., 2002). Внутри каждой группы гидробионтов мелкоразмерные организмы также выделяют фосфаты интенсивнее, чем более крупные. К примеру, в зоопланктоне для коловраток установлена большая удельная экскреция фосфора, чем для ракообразных (den Oude, Gulati, 1988), а в популяции рыб мелкие особи в расчете на единицу массы выделяют фосфора больше, чем крупные (Tarvainen et al., 2002).

Интенсивность метаболизма, проявляющаяся через экскрецию существенных биогенных элементов, у гидробионтов разных экологических групп имеет значение для функционирования экосистемы, в которую они входят. Внутри водных экосистем постоянно происходит рециркуляция биогенных веществ в процессе их миграции по пищевым цепям. Питательные вещества, поглощенные консументами, возвращаются в экосистему двумя основными способами. Неусвоенное органическое вещество в виде фекалий и псевдофекалий, а также мертвые особи превращаются в детрит, который минерализуется микроорганизмами, и только затем становится доступным для первичных продуцентов (Vanni, 2002; Moore et al.,

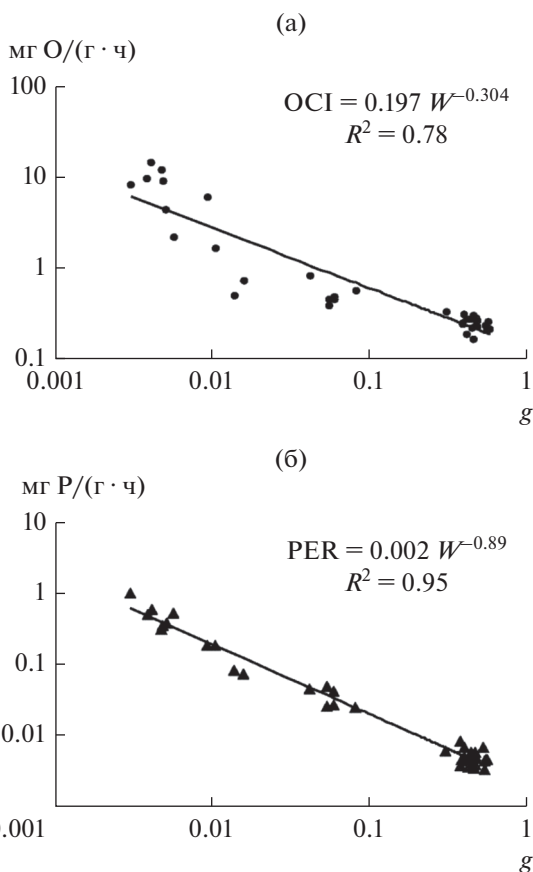


Рис. 1. Зависимость интенсивности метаболизма от массы тела гидробионтов: а — интенсивность потребления кислорода (oxygen consumption intensity (OCI)), б — скорость экскреции фосфора (phosphorus excretion rate (PER)). Шкалы абсцисс и ординат логарифмированы.

2004). Это непрямой путь рециркуляции. Другой путь регенерации питательных веществ — их непосредственное выделение гидробионтами (выработка мочи, экскреция). Он ведет к быстрому росту первичной продукции, так как позволяет водорослям и цианобактериям сразу использовать биогенные вещества (Vanni, 2002).

Экскреция фосфора гидробионтами не пополняет общий запас питательных веществ в водной экосистеме, но значительно повышает их доступность для продуцентов и уровень первичной продукции за счет ускорения оборота биогенных веществ. Потребности фитопланктона на 30–50% могут быть обеспечены в результате выделений зоопланктона (den Oude, Gulati, 1988; Nowlin et al., 2007). Биогенные вещества из осадков мобилизуются и переводятся в доступную для фитопланктона форму благодаря донным ракообразным и рыбам (Glaholt, Vanni, 2005; Okun et al., 2005). В свою очередь, количество экскретируемого рыбами фосфора определяется составом их пищи (Tarvainen et al., 2002).

Вклад гидробионтов различных экологических групп в процесс первичного продуцирования в конкретной экосистеме зависит от их общей биомассы. Хотя скорость экскреции фосфора, рассчитанная на единицу массы, для рыб меньше, часто именно рыбы, благодаря высокой биомассе, вызывают увеличение концентраций биогенных веществ в воде (Tarvainen et al., 2005). Несмотря на то, что интенсивность экскреции фосфора у гидробионтов с меньшими размерами выше, подпитка фосфором фитопланктона будет заметной только при их значительной биомассе. Так, в нашем эксперименте количество фосфора, экскретируемое одной рыбой, выделяли примерно 46 дафний или 17 амфипод. Соответственно, если обилие ракообразных будет превышать это соотношение, то планктонные и донные животные внесут более существенный вклад в рост биомассы первичных продуцентов.

**Выводы.** У гидробионтов, входящих в одну экосистему, интенсивность потребления кислорода и скорость экскреции фосфора находятся в обратной зависимости от их индивидуальной массы. Экологические эффекты, определяемые интенсивностью метаболизма, становятся заметными при значительной общей биомассе организмов определенной экологической группы.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность О.А. Малышевой и В.В. Юрченко (Институт биологии внутренних вод РАН) за предоставленные для проведения эксперимента культуры организмов, В.И. Мартемьянову и Р.А. Федорову за помощь в отборе проб и первичной обработке материала.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100109-1, 1021051403065-4, 121050500046-8, 121051100104-6.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. Санкт-Петербург: Наука.
- Винберг Г.Г. 1976. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общей биологии. Т. 37. № 1. С. 56.
- Винберг Г.Г. 1983. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общей биологии. Т. 44. № 1. С. 31.
- Голубков С.М., Березина Н.А. 2012. Экскреция фосфора донными беспозвоночными континентальных водоемов // Доклады академии наук. Т. 444. № 5. С. 580.
- Методика выполнения измерений массовых концентраций ортофосфатов, полифосфатов и фосфора общего в питьевых, природных и сточных водах фотометрическим методом. ПНД Ф 14.1:2.248-07. 2007. Москва.
- Минеева Н.М., Степанова И.Э., Семадени И.В. 2021. Биогенные элементы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 1. С. 24. <https://doi.org/10.31857/S0320965221010095>
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. 1982. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Ленинград: ГосНИОРХ.
- Berezina N.A., Maximov A.A., Umnova L.P. et al. 2017. Excretion by benthic invertebrates as important source of phosphorus in oligotrophic ecosystem (Lake Krivoe, Northern Russia) // J. Sib. Fed. Univ., Biol. V. 10. № 4. P. 485. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0046>
- Den Oude P.J., Gulati R.D. 1988. Phosphorus and nitrogen excretion rates of zooplankton from the eutrophic Loosdrecht lakes, with notes on other P sources for phytoplankton requirements // Hydrobiologia. V. 169. № 3. P. 379. <https://doi.org/10.1007/BF00007561>
- Glaholt S.P., Vanni M.J. 2005. Ecological responses to simulated benthic-derived nutrient subsidies mediated by omnivorous fish // Freshwater Biol. V. 50. № 11. P. 1864. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01456.x>
- Glazier D.S. 2015. Is metabolic rate a universal “pacemaker” for biological processes? // Biological Reviews. V. 90. № 2. P. 377. <https://doi.org/10.1111/brv.12115>
- Golubkov S.M. 2014. Body mass and excretion of phosphorus in aquatic invertebrates // Biology Bulletin. V. 41. P. 98. <https://doi.org/10.1134/S106235901401004X>
- Hansson L.-A., Tranvik L. 1997. Algal species composition and phosphorus recycling at contrasting grazing pressure: an experimental study in sub-Antarctic lakes with two trophic levels // Freshwater Biol. V. 37. № 1. P. 45. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.d01-531.x>
- Mehner T., Mattukat F., Bauer D. et al. 1998. Influence of diet shifts in underyearling fish on phosphorus recycling in a hypertrophic biomanipulated reservoir // Freshwater Biol. V. 40. № 4. P. 759. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00363.x>
- Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C. et al. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity // Ecology Letters. V. 7. P. 584. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00606.x>
- Nowlin N.H., Davies J.-M., Mazumder A. 2007. Planktonic phosphorus pool sizes and cycling efficiency in coastal and interior British Columbia lakes // Freshwater Biol. V. 52. № 5. P. 860. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01734.x>
- Okun N., Lewin W.C., Mehner T. 2005. Top-down and bottom-up impacts of juvenile fish in a littoral reed stand // Freshwater Biol. V. 50. № 5. P. 798. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01361.x>
- Tarvainen M., Sarvala J., Helminen H. 2002. The role of phosphorus release by roach [*Rutilus rutilus* (L.)] in the water quality changes of a biomanipulated lake //

- Freshwater Biol. V. 47. № 12. P. 2325.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00992.x>
- Tarvainen M., Ventela A.-M., Helminen H., Sarvala J. 2005. Nutrient release and resuspension generated by ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) and chironomids // Freshwater Biol. V. 50. № 3. P. 447.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01331.x>
- Vanni M.J. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 33. P. 341.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150519>
- Vanni M.J., McIntyre P.B. 2016. Predicting nutrient excretion of aquatic animals with metabolic ecology and ecological stoichiometry: a global synthesis // Ecology. V. 97. № 12. P. 3460. <https://www.jstor.org/stable/44082208>

## Metabolic Rate in Hydrobionts of Different Ecological Groups in the Experiment

S. A. Kurbatova<sup>1, \*</sup>, N. A. Berezina<sup>2</sup>, A. S. Mavrin<sup>1</sup>, and N. G. Otyukova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

<sup>2</sup>*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

\*e-mail: [kurb@ibiw.ru](mailto:kurb@ibiw.ru)

The intensity of oxygen consumption and the rate of phosphorus excretion were studied in planktonic crustaceans *Daphnia longispina* O.F. Müller (Cladocera), benthic crustaceans *Hyalella azteca* (Saussure) (Amphipoda) and fish *Oryzias latipes* (Temminck & Schlegel) (Beloniformes), united in one trophic nets in the experimental ecosystem. The highest rates of metabolic intensity were established for small-sized organisms *Daphnia longispina* ( $7.44 \pm 2.49$  mg O/(g h) and  $0.447 \pm 0.143$  mg P/(g h)). The rate of phosphorus excretion differed by an order of magnitude between hydrobionts of different ecological groups and decreased in the row of planktonic crustaceans – benthic crustaceans – fish. It is shown that the contribution of hydrobionts to the creation of primary production depends on the biomass of a particular species.

*Keywords:* phosphorus excretion, oxygen consumption, *Daphnia*, *Hyalella*, *Oryzias*