

ТРОФОЛОГИЯ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

ИТОГИ И ЗАДАЧИ

*Посвящается памяти
профессора
Надежды Станиславовны
ГАЕВСКОЙ*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

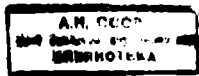
1973

Сборник включает статьи о пищевых ресурсах водоемов, морфологических, физиологических и поведенческих адаптациях гидробионтов к питанию, о питании отдельных массовых водных животных, включая рыб, о пищевых отношениях в отдельных водоемах, о роли трофологии в массовом разведении водных беспозвоночных, проблеме чистой воды и рыбном хозяйстве. Отражены основные направления деятельности проф. Н. С. Гаевской — основателя трофологического направления в советской гидробиологии.

Сборник представляет интерес для гидробиологов, экологов, ихтиологов, рыбоводов, зоологов.

Ответственные редакторы

член-корр. АН СССР Г. В. НИКОЛЬСКИЙ,
доктор биол. наук П. Л. ПИРОЖНИКОВ



ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ТРОФОЛОГИЧЕСКОГО НАПРАВЛЕНИЯ В ГИДРОБИОЛОГИИ

Гидробиология теснейшим образом связана со многими отраслями народного хозяйства. Она призвана разрабатывать научные основы крупных хозяйственных проблем, в первую очередь проблему продуктивности водоемов и проблему водоснабжения. В процессе развития гидробиологии народное хозяйство и здравоохранение ставили перед ней различные задачи, которые определяли как направление исследований, так и применявшиеся методики.

Период качественной характеристики водной жизни, иногда именуемый описательным, позднее дополняется количественной характеристикой, на первых этапах с преобладанием статистического подхода без рассмотрения явлений в развитии. Этот период сменяется следующим, когда гидробиологи стремятся познавать явления в их динамике и взаимосвязи.

Познание продукционных процессов и явлений биологического самоочищения водоемов теснейшим образом связано с изучением питания и пищевых взаимоотношений гидробионтов. Этим объясняется закономерное выделение трофологии водных организмов в особое направление гидробиологии, получившее широкое развитие в нашей стране. Трофологическое направление стремится рассматривать явления жизни в водоемах в их динамике, выявлять причинные связи и механизмы продукционных процессов.

Выделяя в трофологии водных объектов трофозокологическое и трофодинамическое направления, Н. С. Гасевская совершенно правильно указывала в качестве одной из важных задач последнего изучение закономерностей биологической трансформации вещества и энергии в водоемах. Это положение получило в нашей стране широкое признание, в некоторых случаях сопровождавшееся излишним увлечением термодинамическими концепциями и верой в возможность решения основных задач гидробиологии — науки биологической — выявлением и изучением различных потоков энергии в экосистемах. Развитие исследований энергетического направления привело к выполнению обширного, несомненно полезного комплекса работ. Однако серьезным недостатком многих работ этого направления является их абиологичность, забвение того, что гидробиолог имеет дело с живыми организмами, с видовыми

популяциями и многовидовыми сообществами, увлечение универсальностью предлагаемых характеристик, уход от запросов народного хозяйства.

Трофологическое направление не отрицает необходимости познания энергетической стороны биологических явлений, но считает, что при этом нельзя забывать об их биологической стороне и что при биохимических и энергетических исследованиях необходимо опираться на биологическую специфику видов, определяющую характеристику изучаемых явлений и процессов. Необходимость изучения тех или иных сторон живого в значительной мере определяется их ролью в формировании биопродукции и другими свойствами, важными для человека.

Трофологическое направление исходит из представления о видах с их экологией как объективной реальности. Основа процессов производства биологической продукции в водоемах есть взаимодействие видов гидробионтов со всеми их адаптациями в строении, функциях и поведении.

Трофологическое направление признает, что биологические процессы представляют собой форму движения высшего порядка со своими специфическими закономерностями, которые не могут быть сведены на уровень только энергетических процессов. Трофологическое направление стремится познать закономерности размещения различных группировок гидробионтов и познать те специфические процессы, которые в этих группировках происходят и которые имеют качественную специфику, отличную от свойственной процессам, протекающим в популяциях отдельных видов.

Трофологи исследуют растительную и бактериальную продукцию как основу биопродукционных процессов дифференцированно, по группам и видам, с особенностями их экологии, химизма, различиями запасных продуктов и механических свойств. Трофологическое направление считает необходимым при изучении водных сообществ, в том числе планктона и бентоса, учитывать видовой состав и специфику обмена веществ у разных видов.

Исследование не может быть полноценным без учета видовой специфики морфологических, физиологических и биохимических адаптаций. Особое внимание должно уделяться качественной стороне продукции видов и ее значению для организмов следующих трофических звеньев. Как известно, для разных потребителей тот или иной организм может иметь весьма различное значение — от основной пищи до почти полной или полной недоступности и даже ядовитости.

Вопрос доступности кормовых организмов для гидробионтов — потребителей является очень важной стороной проблемы обеспечения водных беспозвоночных и рыб пищей.

Трофодинамическое направление учитывает, что в водоемах трофические уровни выражены не четко, в частности, ввиду того, что значительная часть продукции как растений, так и животных

пакапливается в виде детрита, которым питаются многие массовые виды животных. В форме детрита аккумулируется часть продукции за ряд лет, составляя важный резерв продуктивности (особенно в эстуариях крупных рек, озеровидных водохранилищах и эвтрофных озерах).

Трофологический подход стремится учитывать большую сложность и лабильность пищевых отношений и приспособленность многих видов на различных этапах онтогенеза удовлетворять свои потребности в пище, получаемой с различных трофических уровней. Широта спектров питания рассматривается как адаптация к изменчивой кормовой базе. Трофологическое направление использует энергетические подходы и показатели, например, для измерения ценности пищи, обмена, для определения пищевых потребностей, энергетических затрат на экскрецию и осморегуляцию и т. п., но не сводит к ним все стороны изучения биопродукционных процессов.

Трофологическое направление считает неправильным принятие в качестве основной задачи познание процесса трансформации энергии и ее перемещений по трофическим уровням, выяснение только важнейших количественных закономерностей превращения энергии и вещества на разных уровнях процесса биопродуцирования. При таком подходе внимание исследователя неизбежно сосредоточивается лишь на наиболее общих свойствах живого, допускается чрезмерная схематизация биологических процессов, не учитываются многие группировки гидробионтов. При таком подходе биопродукционные процессы выражаются лишь в энергетических представлениях и единицах. Первичная продукция группировок растений измеряется обобщенно, практически фотосинтез оценивается как свойство водоема, а не как свойство растений в их единстве со средой. Недоучитываются важные особенности разных систематических групп водорослей как продуцентов. Игнорируются морфологические и другие особенности компонентов фитопланктона при оценке его непосредственного пищевого значения для планктонных и зарослевых фильтраторов и седиментаторов. Обобщения делаются без учета качественного своеобразия обмена веществ компонентов сообщества, принадлежащих к разным типам и классам, что приводит иногда к неверным расчетам, могущим дезориентировать и практику. Энергетическое направление в гидробиологии может успешно развиваться только во взаимной связи с трофодинамическим направлением, избавившись от чрезмерной схематизации и дебиологизации явлений и биопродукционных процессов, протекающих в водоемах.

Теоретической основой гидробиологии должно быть представление о единстве организма и среды, и биогеоценозах как единстве биоценоза и биотопа (В. Н. Сукачев), о специфике биологической формы движения материи и недопустимости ее сведения к низшим формам. Необходима коренная биологизация энергетического направления в гидробиологии.

В. И. Вернадский, решавший вопросы глобальной трансформации веществ живыми организмами, избрал в качестве единицы геохимической активности организмов скорость передачи жизни, измеряемую темпами размножения, а не энергетически измерителю. При таком подходе не были утрачены качественные отличия живого и видовые свойства организмов. Известно, что выдающийся ученый придавал большое значение биогеохимической роли в водоемах не вообще растений и животных, а систематических групп и массовых видов, различающихся по биопродукционной активности и обладающих резко различными биохимическими особенностями.

Количественное описание картины трансформации энергии в водоемах носит в основном характер регистрации событий без раскрытия их сущности, поскольку изучение биологических процессов выходит за пределы познавательных возможностей термодинамики. Область применения энергетических принципов к решению основных задач гидробиологии довольно ограничена. Изучение потоков энергии — только небольшой участок фронта биологических исследований на водоемах, а не универсальный способ решения всех основных задач гидробиологии.

Изменения системы биологического самоочищения водоемов не могут описываться в понятиях и терминах термодинамики. Работа пассивных фильтраторов, осветляющих воду путем изъятия из нее взвесей, практически не сопровождается трансформацией энергии. Применительно к проблемам биологической продуктивности, передачи возбудителей болезней человека и водных животных, развития вредных организмов термодинамические схемы не дают никаких сведений о конкретных объектах, в которых продуцируется органическое вещество. Проблема биологической продуктивности, решаемая безотносительно к качеству промежуточных звеньев и конечной продукции, не имеет хозяйственного значения, в интересах которого разрабатывается. Вопросы размножения, роста, поведения, взаимоотношений водных организмов практически не могут разрабатываться только в термодинамическом аспекте, хотя являются ведущими для познания закономерностей биологического продуцирования.

Все виды, особенно массовые, осуществляют огромную работу по формированию и кондиционированию своей среды. Весь этот процесс может остаться вне поля зрения исследователей, если ограничиваться описанием лишь каскада энергетических передач с одного трофического уровня на другой. Ясность представления о том, что энергетический подход к описанию биологических процессов в водоемах сам по себе недостаточен при решении основных задач гидробиологии, не должен сопровождаться скепсисом в отношении значения термодинамических концепций в гидробиологии вообще. Для решения ряда задач, связанных с выявлением особенностей утилизации и трансформации энергии и возможностей оптимизации этого процесса, энергетический подход

полезен и сужен. Не следует лишь слишком широко очерчивать границы его применения и превращать в универсальное средство решения всех основных задач современной гидробиологии.

В настоящем сборнике рассматриваются как общие закономерности питания и пищевых взаимоотношений гидробионтов, так и питание отдельных видов и групп водных животных.

Этот сборник авторы посвящают памяти Надежды Станиславовны Гаевской — одного из основоположников трофологического направления в отечественной гидробиологии, очень много сделавшей для разработки трофологических проблем и создания кадров трофологов. Идея Н. С. Гаевской будут еще многие годы направлять развитие гидробиологии в нашей стране, обеспечивая прогресс теории и успешное решение практических задач.

*Е. В. Боруцкий, Н. А. Воскресенский, Г. С. Карзинкин,
А. С. Константинов, Б. П. Мантейфель, Г. В. Никольский,
П. Л. Пирожников, Г. Д. Поляков, Н. И. Смирнов*

ПРОФЕССОР П. С. ГАЕВСКАЯ КАК УЧЕНЫЙ И ПЕДАГОГ

Н. Л. Пирожников

(Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства)

Научную деятельность Надежды Станиславовны Гаевской можно разделить на несколько этапов, которые отличаются своими объектами, задачами и методикой. Эти этапы — ступени роста Надежды Станиславовны как ученого, роста, сопровождавшегося расширением круга научных интересов и все более глубокой и разносторонней трактовкой изучаемых процессов и явлений. Последние этапы деятельности Надежды Станиславовны характерны созданием целостной системы взглядов, откоснящихся к трофологии, и определением задач этого раздела гидробиологии как очень важного и весьма перспективного.

Надежда Станиславовна начала вести научную работу в 1912 г., т. е. в студенческую пору своей жизни, будучи слушательницей Московских Высших женских курсов. Очевидно, под влиянием лекций проф. Н. К. Кольцова она занялась экспериментальным изучением изменчивости *Artemia salina*, уже много лет привлекавшей к себе внимание зарубежных и русских зоологов. В качестве летней базы была избрана Севастопольская биологическая станция, которой в то время заведовал С. А. Зернов. Материал собирали в двух небольших озерах, соленость которых варьировала в течение теплого времени года в весьма значительных пределах. Одно из них летом 1913 г. стало самосадочным из-за высокой концентрации поваренной соли. В связи с такой соленостью воды морфологическая характеристика артемии пополнилась новыми наблюдениями. В зимнее время работы с артемией продолжались в зоологической лаборатории Высших женских курсов под непосредственным руководством Н. К. Кольцова, поскольку большое количество покоящихся личинок рачка в соленой воде доставлялись в Москву.

Помендал рачков в аквариумы с водой различной солености и поступая так с каждой новой генерацией, Надежда Станиславовна показала, что 1) размеры половозрелых особей обратно пропорциональны величине солености, 2) последний сегмент тела (фурка) рачков, выросших при повышенной солености, становится тоньше и меньше и 3) при пониженной солености получают особи относительно крупные, с хорошо развитой фуркой, имеющие большее число длинных щетинок, весьма сходные с пресноводными жаброногами *Branchipus stagnalis*.

Результаты этого первого экспериментального исследования, выполненного Н. С. Гаевской, изложены в работе, опубликованной в 1916 г. В дальнейшем, именно в 1922 и 1928 гг., Надежда Станиславовна напечатала эту работу в более полном виде в *Internationale Revue d. ges. Hydrobiologie*. Профессор Р. Гессе, по-видимому, первым поместил данные Н. С. Гаевской об изменчивости артемии в книге «*Tiergeographie auf oekologische Grundlage*» (Жена, 1924).

Надежда Станиславовна продолжала экспериментальные работы с *Artemia* до 1923 г., изучая влияние щелочности и рентгеновых лучей и публикуя соответствующие работы. В те же годы Надежда Станиславовна изучала солоноватоводных инфузорий, описала два новых монотипических рода *Cladotricha* и *Palmarium*, оказавшихся очень интересными в морфологическом и экологическом отношении.

В 1920 г. начинается новый, второй, этап в научной деятельности Надежды Станиславовны, связанный с ее глубоким интересом к фауне беспозвоночных Байкала, и особенно к фауне инфузорий. Надежда Станиславовна не ограничивается летним сбором материала, но выезжает на Байкал и в зимнее время, ведет стационарные наблюдения в районе сел. Маритуй, исследует живой материал и обнаруживает богатую (по числу видов) фауну свободноживущих и других инфузорий. В общей сложности Надеждой Станиславовной указано для Байкала 192 вида, в том числе 77 видов равноресничных, 44 вида круглоресничных, 21 вид сосущих и т. д., причем 42 вида оказываются новыми для науки. Надежда Станиславовна приходит к выводу о невозможности отнести многие виды к уже известным родам и семействам и описывает 10 новых родов и 3 новых семейства.

В капитальной монографии Н. С. Гаевская дает превосходное описание в морфологическом и экологическом отношении множества как известных, так и новых видов инфузорий, найденных в пелагиали и бентали Байкала. Высокая оценка этого труда и протистологами и гидробиологами нашла яркое выражение в факте опубликования монографии в известной серии «*Zoologica*», издававшейся под редакцией проф. Р. Гессе, и в появившихся рецензиях.

Открытие в Байкале Н. С. Гаевской богатой фауны инфузорий следует поставить в один ряд со знаменитыми работами Б. Дыбовского по сбору и описанию гаммарид этого изумительного подоема и квалифицировать как научный подвиг. Так блестяще завершается второй этап в научной деятельности Н. С. Гаевской, принесший ей ученую степень доктора биологических наук Honoris causa.

В 1934 г. Надежда Станиславовна приступает к работам по изучению питания водных беспозвоночных. Были серьезные основания начать эти исследования. Уже при изложении теории Пюттера в курсе лекций по общей гидробиологии проглядывало

критическое отношение Н. С. к этой теории, резко усилившейся в связи с появлением известных работ Крога. Большое значение имело и такое простое и вместе с тем серьезное обстоятельство, как очень скромные литературные данные даже о систематическом составе пищи морских и пресноводных беспозвоночных. Весьма вероятно, что решение запясться этим трудным вопросом Надежда Станиславовна приняла в период изучения свободноживущих инфузорий литорали и пелагиали Байкала, так как она обращала большое внимание на эту сторону биологии разпоресничных, круглоресничных и малоресничных инфузорий. Надежду Станиславовну не остановило и то, что А. С. Зернов, много лет руководивший кафедрой гидробиологии и автор первого капитального руководства по общей гидробиологии, разделял теорию Пюттера о питании водных беспозвоночных растворенными в воде органическими веществами. С. А. Зернов очень обстоятельно осветил эту теорию в своей «Общей гидробиологии» (1934) и дополнил фактический материал экспериментальными данными В. Н. Беклемиева (1928) о содержании личинок *Aportheles* в профильтрованной воде.

Надежда Станиславовна была озабочена вопросом о первых объектах и методах этих работ, ознаменовавших рождение нового направления в общей гидробиологии. Много внимания уделялось изучению и реферированию соответственных работ Наумана, В. М. Рылова и других исследователей, указавших на видную роль взвешенного детрита в питании некоторых планктонных кладоцер — типичных фильтраторов.

Когда Надежда Станиславовна приступила к трофологическим исследованиям, то стало очевидным ее твердое намерение возможно точнее выяснить кормовое значение тех групп бактерий, которые сопутствуют детриту. Это означало, что в основных опытах бактериальный фактор должен быть, выражаясь фигурально, в руках экспериментатора.

Так возникла задача разработки методов получения бактериологически чистых культур кладоцер и других пресноводных беспозвоночных. Чтобы оценить всю трудность этой задачи, необходимо вспомнить, что у нас таких методов не было, а за рубежом делались лишь первые шаги. Нелегкой была и разработка методов прижизненного взвешивания подоштных рачков. Эти сложные задачи Надежда Станиславовна успешно разрешила уже к 1938 г., но это был лишь начальный этап новых исследований. Одновременно уточнялись методы создания чистых бактериальных и водорослевых монокультур. То и другое открыло возможность содержания бактериологически стерильных кладоцер, остракод, копепода и коловраток (а несколько позднее и олигохет) и кормления их определенными бактериями и водорослями. Наиболее полно и тщательно было изучено питание *Daphnia magna* и некоторых других кладоцер, поскольку это могло иметь важное научное и практическое значение.

Выполнив эти сложные исследования, Надежда Станиславовна и ее ученики показали, что мельчайший детрит, определенные бактерии и водоросли обеспечивают нормальное существование названных выше беспозвоночных. Эти работы не подтверждали теории Пюттера и в то же время делали еще более понятной морфобиологическую дифференциацию водных беспозвоночных, направленную на удовлетворение потребностей в оформленной пище.

К этому же периоду относится изобретение Надеждой Станиславовной прибора для экспериментального изучения селективности или безвыборности пищи у водных беспозвоночных. Автором данной статьи этот прибор («дворики») был успешно применен при изучении отношения гаммарид к различным видам грунтов и дождевых отложений.

Трофологические исследования, прерванные в годы войны, были возобновлены Н. С. Гаевской в послевоенное время. Одной из основных задач этих работ было экспериментальное изучение динамики численности и образующейся биомассы протококковых в двух параллельных сериях опытов: а) в монокультуре водорослей без потребителя и б) в идентичной монокультуре, но с потребителем (*D. magna*).

Важное значение имело и определение максимальной первичной продукции в каждой из этих серий. Опыты показали, что при отсутствии консументов плотность культуры *Ankistrodesmus falcatus* может достигать 153—250 млн. клеток в 1 мл воды.

Совершенно иным оказался рост численности *A. falcatus* в присутствии *Daphnia magna* как потребителя водоросли. Наибольшая плотность *Ankistrodesmus* в этих биотических условиях не превышала 35 млн. клеток в 1 мл.

Достигнув максимума, численность водоросли резко падала и сравнительно скоро сходилась на нет, т. е. популяция погибала. При этом замечательно, что масса погибших водорослей как бы растворяется, т. е. подвергается автолизу и лизису. Вода из мутной становится прозрачной. По мнению Надежды Станиславовны, причина гибели популяции *Ankistrodesmus* и лизиса отмерших ценобиов кроется в отравляющем действии продуктов распада. На базе получающейся органики развивается масса бактерий, на потребление которых и переходят кладоцеры.

Эти опыты подтвердили целесообразность раздельного культивирования протококковых водорослей как пищи кладоцер и разведения этих рачков как физиологически полноценного живого корма для выращивания молоди ценных видов рыб в прудах рыбоводных заводов.

Этот цикл исследований Н. С. Гаевская завершила небольшой по объему, но принципиально важной статьей «Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи», опубликованной в 1948 г. в сборнике памяти академика С. А. Зернова.

В этой статье Н. С. не только обобщает результаты своих 14-летних исследований по питанию беспозвоночных, но анализирует современное состояние гидробиологии как науки и формулирует ряд положений, существенных для понимания трофологии и перспектив ее развития в связи с учением о продуктивности водоемов.

Надежда Станиславовна подчеркивает, что теперь нельзя оставаться в рамках трофологии, как она называет работы по изучению спектров питания тех или иных систематических групп водных беспозвоночных и рыб, но надо развивать трофодинамическое направление, основной задачей которого является «изучение качественной и количественной роли трофических процессов в динамике и балансе органического вещества и энергии в водоеме».

В 1949—1956 гг. Надежда Станиславовна продолжала исследования преимущественно по вопросам культивирования протококковых водорослей. Этот цикл завершается статьей «Проблемы использования одноклеточных водорослей», опубликованной в журнале «Природа» в 1956 г. Несколько подробнее они освещены в статье в «Вопросах ихтиологии» (вып. 12, 1959).

К началу 1954 г. относится большой доклад, сделанный Н. С. Гаевской на Всесоюзном совещании по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Это было программное выступление, содержавшее ряд важных теоретических положений.

Особенно большое место Надежда Станиславовна отвела вопросу о детрите как мощном кормовом ресурсе, который используется в качестве пищи самыми различными в систематическом отношении видами беспозвоночных и рыб, а в связи с этим и о роли детритофагов в трофодинамике в водоемах. Было обращено значительное внимание и на различную трофическую ценность разных групп и видов водорослей, а в связи с этим и на необходимость дифференцированного подхода к задаче определения первичной продукции. В этом докладе Надежда Станиславовна еще раз показала, насколько тщательно она подходит к анализу вопроса и высоко ценит отечественные и зарубежные исследования о трофическом значении детрита и сопутствующих ему бактерий. В том же 1954 г. Надежда Станиславовна приступила к работам по изучению пищевых связей животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Было изучено питание четырех видов гастропод (*Rissoa splendida*, *Cerithium reticulatum*, *Gibbula divaricata*, *Phasianella pontica*) и изоподы *Idothea baltica*. Эти исследования показали, что некоторые виды багрянок (прежде всего филлофора) недоступны как пищевой материал даже для тех видов беспозвоночных, которые обладают крепкими хитиновыми челюстями. И здесь на первый план выступает тонкий детрит, поскольку его количество в зарослях бывает повышенным. Имеет значение и эпифитная микрофлора.

Материалы трофологических, преимущественно экспериментальных исследований позволили Н. С. Гаевской выступить с обобщающими докладами о роли основных групп водной флоры в тро-

фических циклах различных пресноводных бассейнов и содержания водных животных, его методов и прикладного значения. Такие доклады были сделаны на XIII и XIV конгрессах Международного объединения лимнологов, состоявшихся в Финляндии и Австрии в 1957 и 1960 гг., на XV международном конгрессе зоологов в Англии. Они опубликованы в трудах названных конгрессов соответственно в 1958, 1959 и 1961 гг.

В этом большом потоке трофологических исследований выполнялись и работы учеников Надежды Станиславовны. Такими были исследования Н. А. Березиной, С. С. Ивановой, В. Я. Леванидова, Л. В. Коленкиной, О. И. Кудринской, И. И. Куренкова, Е. С. Липеровской, Н. В. Пчелкиной, Н. Н. Смирнова, Е. А. Цихон-Лукавцкой, Л. А. Эрмана и других по питанию тех или иных водных и амфибийных беспозвоночных.

В 60-х годах в одной из работ Н. С. были рассмотрены пищевые связи равнокрылых хоботных насекомых с высшими водными растениями.

Эти исследования позволили Надежде Станиславовне подготовить первую в отечественной и зарубежной литературе монографию «Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов» (Москва, изд-во «Наука», 1966).

В этой книге приводится краткий очерк данных о продуктивности водных макрофитов; с доступной полнотой излагаются данные о роли высших водных растений в питании нематод, гастропод, ракообразных, десяти отрядов насекомых, тесно связанных с водной средой, рыб, птиц и млекопитающих; рассматривается систематический состав и потребляемых высших водных растений и их потребителей; специализация в питании животных, использующих водные макрофиты в качестве пищи; количественная сторона потребления высших водных растений, наконец, размеры потребления их популяциями водных животных.

В заключение автор пишет, что «старый спор о значении высших водных растений как пищевого ресурса в пресных водоемах разрешается в пользу точки зрения, признающей их существенную роль». Вместе с тем Надежда Станиславовна подчеркивает, что значение отдельных групп высших водных растений в питании водных животных неодинаково. Наряду с видами, составляющим основу питания многих водных беспозвоночных и отдельных видов рыб, есть растения, имеющие не столь большое трофическое значение. Есть и такие виды растений, которые в живом виде не используются в пищу ни беспозвоночными, ни рыбами.

Хорошо продуманная структура монографии, краткая, по выразительной характеристике состояния вопроса, четкая формулировка задач, обильный материал, наконец, превосходный язык и глубокая трактовка собственных и литературных данных — все эти высокие достоинства последнего труда Н. С. Гаевской еще раз с большой силой заявили о ней как о выдающемся гидробиологе нашего времени. Беря на себя принципиально новые и сложные за-

дачи, Надежда Станиславовна успешно решала их на основе глубоко продуманных полевых и экспериментальных исследований.

Окидывая мысленным взором все то, что сделало Н. С. Гавеской, нельзя не остановиться на ее деятельности в качестве педагога. Преподавательская работа Надежды Станиславовны началась в 1914 г. в должности ассистента на кафедре зоологии Московского сельскохозяйственного института, по при первой же возможности Надежда Станиславовна перевелась на более близкую ей по задачам и объектам кафедру гидробиологии того же института. Заведовал кафедрой проф. С. А. Зернов, уже знавший Надежду Станиславовну как талантливого молодого ученого.

Педагогическое дарование Надежды Станиславовны в полную меру проявилось в 1933—1934 гг., когда она стала профессором и руководителем кафедры (в связи с избранием в 1931 г. С. А. Зернова в академики и переводом в Ленинград на должность директора Зоологического института АН СССР).

Необходимо отметить, что с организацией на базе отделения рыбоведения Тимирязевской сельскохозяйственной академии сначала факультета, а затем самостоятельного института (Мосрыбвтуза) был создан рыбоводно-биологический факультет. Приемы в этот новый ВУЗ из числа окончивающих среднюю школу резко возросли. Вполне естественно, что резко увеличилась педагогическая нагрузка и потребовалось необходимое расширение кафедры.

В начальный период работы нового факультета, т. е. в течение ряда лет, кафедра гидробиологии была очень большой по числу читаемых дисциплин и по численности преподавательского персонала. Кафедра отвечала за чтение лекций и практические занятия по гидробиологии, а также по зоологии водных и амфибийных беспозвоночных, по гидробиологии и альгологии, по физиологии водных беспозвоночных и рыб.

Из важных начинаний того времени следует отметить создание программы и чтение лекций по специальной гидробиологии, под которой понималось учение о биопродуктивности пелагиали и бентали отдельных морей, крупных рек и озер, включая вопросы генезиса их флоры и фауны; создание первых учебных определителей, значительное пополнение учебного музея материалами по фауне морей Дальнего Востока, подготовку программ и чтение курсов прикладной гидробиологии.

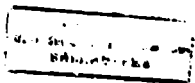
Самым ценным в деятельности кафедры гидробиологии Мосрыбвтуза в 30-х годах был высокий уровень научно-исследовательской и педагогической работы. Душой всей деятельности кафедры была Надежда Станиславовна. Внешне подтянутая и внутренне собранная, она была умным и требовательным руководителем, прекрасным лектором, высоко ценившим логику изложения хорошо подобранного материала. Эти качества Надежды Станиславовны как ученого и педагога имели большое воспитательное значение не только для студентов, слушавших лекции по общей и специальной гидробиологии, но и для всех ее товарищей и помощников по кафедре.

ре гидробиологии и по факультету в целом. Равным образом каждый доклад Надежды Станиславовны был своего рода шедевром лекторского мастерства. Эти высокие качества были присущи и каждой ее печатной работе.

Разработанные Н. С. Гаевской методы экспериментального изучения питания водных беспозвоночных широко применяются в практике гидробиологических исследований. Они стали научной основой биотехники массового выращивания различных видов клadoцер, коловраток и олигохет как физиологически полноценного живого корма, большие количества которого требуются при выращивании молоди ценных видов рыб в прудовых хозяйствах и на рыбобоводных заводах.

Равным образом успешно развивается основанное Н. С. Гаевской трофодинамическое направление в гидробиологии, приводя к ценным научным и практическим результатам. За время, прошедшее после опубликования большой серии работ Н. С. Гаевской и ее учеников, в печати появилось много данных о питании «мирных» и хищных видов беспозвоночных и рыб, а также ряд обобщающих работ о биопродукционном эффекте питания тех и других как одной из научных основ рыбного хозяйства на внутренних водоемах страны.

Полный список опубликованных научных работ помещен в статье *N. S. Gaevskaya*. (Составители: *Havlena F. K., Macan T. T., Pirozhnikov P. L., Smirnov N. N.*). Arch. Hydrobiol., 1971, т. 68, № 3, 450—456.



ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ ИЗУЧЕНИЯ КОРМОВОЙ БАЗЫ И ПИТАНИЯ РЫБ В АСПЕКТЕ ГЛАВНЕЙШИХ ПРОБЛЕМ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВ РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА¹

Н. С. Гаевская

В советской гидробиологии, ихтиологии и прикладных ихтиологических специальностях уже определились основные проблемы, разработка которых насущно необходима для поднятия рыбохозяйственной науки на уровень современных задач развития рыбного хозяйства. Среди проблем, из которых слагаются биологические основы современного рыбного хозяйства, на первое место большинством ихтиологов и гидробиологов выдвигаются следующие проблемы: 1) динамика численности рыб; 2) воспроизводство стада промысловых рыб; 3) поведение рыб в водоеме; 4) реконструкция флоры и фауны водоемов и 5) повышение продуктивности водоемов. Глубокое познание тех или иных сторон питания, пищевых взаимосвязей и кормовой базы рыб является одним из обязательных условий развития этих разделов рыбохозяйственной науки и входит в состав важнейших предпосылок правильной постановки и разрешения перечисленных проблем и связанного с ними огромного круга практических вопросов. Уменьшение, а тем более отрицание значения трофических моментов в разрешении названных проблем, представляет очевидный перегиб, в известной мере, надо полагать вызванный полемическим увлечением. Каждой из этих проблем свойственны специфические задачи в отношении изучения кормовой базы и питания рыб, а также разработки соответственных методов; но у них имеется и ряд общих задач и методов. Цель настоящего сообщения — наметить некоторые из тех вопросов, касающихся кормовой базы и питания рыб, на разрешение которых, по нашему мнению, следует направить усилия ихтиологов и гидробиологов в свете современных, ведущих проблем рыбного хозяйства.

Когда мы обращаемся к задачам трофологических исследований с позиций проблемы динамики численности рыб и кормовых объектов и проблемы поведения рыб в водоеме, то прежде всего надлежит остановиться на самом понятии кормовой базы. Это следует сделать потому, что некоторые важные с принципиальной и практической стороны и притом спорные вопросы в этих проблемах, такие, как о лимитирующем влиянии величины кормовой базы на численность рыб и другие, в значительной мере опираются на то или иное содержание, которое вкладывается в поня-

¹ Труды Совещания по методике изучения кормовой базы и питания рыб, 1955. М., изд-во АН СССР.

тие кормовой базы. До недавнего времени, да и сейчас, как это показала Всесоюзная конференция по вопросам рыбного хозяйства в 1951 г., по сути и характеристике кормовой базы во многих случаях придается узкий односторонний смысл: это та часть биомассы, которая состоит из пищевых организмов. Кормовая база водоема, как и его продуктивность, оценивается по биомассе пищевых или всех организмов. Соответственно и методы изучения кормовой базы полностью совпадают с теми методами изучения биологической продуктивности, в основе которых лежит количественный учет организмов. Такая практика и такое положение стоят в прямой связи с тем направлением в изучении биологической продуктивности, согласно которому «всесторонняя биологическая таксация природных ресурсов есть единственная основа их рационального использования» (Зенкевич, 1953).

В результате такого одностороннего, ограниченного и потому неправильного понимания кормовой базы может, конечно, возникнуть в отношении ряда водоемов, в том числе южных наших морей, представление о неограниченности их пищевых ресурсов, так как если выразить эти ресурсы в тоннах, то соответствующие величины могут оказаться значительно выше наличных потребностей рыб в пище. Если такого рода расчеты сочетаются еще с представлениями об абсолютной пищевой безыборности и пластичности у рыб, то вопрос об обеспеченности рыб пищей решается чрезвычайно упрощенно и этот фактор с большой легкостью выводится из числа ведущих (Кузнецов, 1951, 1953).

В настоящее время под влиянием общей смены вех в учении о продуктивности происходят большие сдвиги и в понимании теоретических основ кормности водоема. В свете этих сдвигов указанную выше трактовку кормовой базы следует рассматривать как пройденный этап. Этот этап оставил нам в наследство ряд нужных сведений и методов. Это прежде всего данные о количественном распределении кормовых организмов, отдельные моменты их динамики и смены, а также статистические методы, которые в настоящее время, на новом этапе, получают ограниченное значение методик, дающих первые ориентировочные представления о числе и биомассе пищевых организмов и об их распределении во времени и пространстве. В качестве таковых эти методы сохраняют свое значение для изучения водоемов, где эта работа еще не осуществлена (например, в Северной Атлантике и Тихом океане), но, конечно, с дальнейшим, а в отдельных случаях и одновременным разворотом исследований на новых, более глубоких началах.

Прежние представления сменяются представлениями о кормовой базе как о сложном биологическом явлении, в котором животные потребляющие и организмы потребляемые связаны не простой количественной связью, но, в первую очередь, взаимно противоречивыми отношениями добывания и избегания, проявляющимися в самых разнообразных формах адаптации, исторически выработавшихся у каждой стороны. С этих позиций одной из существен-

нейших задач изучения взаимоотношений рыб с кормовой базой является выяснение вопроса о доступности кормовых организмов для рыб. Г. С. Карапкин (1952) прав, характеризуя эту сторону познания питания рыб и кормовой базы водоемов как большую, первостепенного значения биологическую проблему. Эта комплексная проблема должна включать изучение таких моментов, как возрастное морфоанатомическое соответствие или несоответствие хищника и жертвы; далее, приспособительные черты в циклах жизни жертвы и хищника, определяющие совпадение или несовпадение в сроках появления пищевого организма и потребителя; морфологические защитные приспособления и защитные повадки в отношении убежищ, в том числе уход в грунт, скорости движения и реакции на них обеих сторон; изучение роли концентрации корма в степени его доступности (все это в аспекте различных возрастных стадий) — вот далеко не полный перечень вопросов, входящих в эту проблему и показывающих как ее сложность, так и абсолютную необходимость считаться с этими сторонами при оценке кормности водоема. Этими вопросами занимаются в Институте морфологии животных Академии наук СССР, в той или иной мере во Всесоюзном научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) и некоторых других учреждениях и вузах, но в крайне недостаточной мере, не соответствующей значению этих вопросов в раскрытии закономерностей, определяющих взаимные связи между кормовой базой и динамикой численности рыб, а также поведением рыб.

Если для определения числа и биомассы пищевых организмов имеются общезвестные полевые методики, то разработка методов исследования перечисленных сложных вопросов представляет в значительной мере новую задачу, включающую разработку не только полевых, но в неменьшей мере и экспериментальных методов. В свете ревизии так называемого количественного метода в гидробиологии, а также переоценки сферы применения и разрешающей способности методов такого рода, как метод общих и частных индексов наполненности и некоторых других трофических индексов, необходим пересмотр исследовательского подхода к двум группам вопросов, относящихся к кормовой базе и в значительной мере взаимосвязанных. Это вопрос о путях и методах установления напряженности в кормовой базе водоема в целом и в отдельных его частях и вопрос о методах изучения выедания кормовых организмов рыбами и беспозвоночными. По второму вопросу в программе Конференции стоит доклад проф. Н. В. Лебедева, специального же доклада по первому вопросу нет; такой доклад следует предусмотреть на следующей конференции по кормовой базе и питанию рыб.

В число очередных и основных задач изучения кормовой базы и питания рыб должны быть, далее, включены вопросы о трофической судьбе производимого водами планктонного и бентического растительного материала. Эти вопросы важны как с указанных

выше точек зрения, так и с позиции проблемы биологической продуктивности водоемов.

В настоящее время преодолевается господствовавший в гидробиологии взгляд о прямой и всеобъемлющей зависимости между количеством биогенных веществ, аутоτροφной производительностью водоема, его гетеротрофной производительностью и затем рыбопродуктивностью. В результате его центр исследований переносился на процессы, отдаленные от процессов продуцирования рыбы. В настоящее время представления о равнозначности биологической продуктивности всем биологическим процессам, совершающимся в водоеме, смеляются конкретной трактовкой этой проблемы как проблемы воспроизводства хозяйственно ценных продуктов. Цель исследований в области продуктивности перенесена с познания общих, не конкретных закономерностей круговорота органического вещества на изучение продукции определенных хозяйственно важных объектов. Немалое значение в преодолении прежних взглядов и схем имели, наравне с другими причинами, и трофологические предпосылки, в том числе те, которые правильно раскрывают трофическое значение главнейших видов растительной продукции. Наряду с широко используемыми видами водной растительности имеется ряд массовых видов, которые не вступают непосредственно в живом виде в пищевые циклы, и этим может быть обусловлено глубокое несоответствие между количеством биогенных веществ и растительной продукцией, с одной стороны, и кормовой базой и рыбопродуктивностью, — с другой.

В Черном море общая биомасса донных водорослей исчисляется, по В. А. Водяницкому (1954), в 17,5 млн т, из которых на филофору приходится 17 млн т и на все остальные водоросли — 0,5 млн т. Запасы филофоры вдвое больше запасов фито- и зоопланктона в Черном море, исчисляющихся, по В. Н. Никитину (1946), в 7—10 млн т, и в полтора раза больше запасов зообентоса, которые, по тому же автору (1938), исчисляются примерно в 12—14 млн т или же запасы филофоры практически равны запасам планктона, либо бентоса (по Водяницкому, 1954). С позиций круговорота органического вещества, с позиций баланса, оценка этого явления, подход к его изучению и самая очередность этого изучения будут одними. Совершенно другими они представляются, если подойти к этому, хотя и гравдоэному по масштабам, явлению с позиций познания продуктивности Черного моря и его кормовой базы, реконструкции этой базы и управления ею в будущем, с позиций рыбного хозяйства. И, наконец, еще иным это изучение должно быть с позиций тех отраслей промышленности, которые используют филофору как сырье. Дело заключается в том, что филофорный растительный материал, продуцируемый Черным морем в колоссальных размерах, качественно таков, что он не вступает прямым путем в пищевые циклы моря и практически остается в стороне от тех путей движения органического вещества, которые ведут к кормовым животным и рыбе. Филофора

представляет один из ярких примеров того, что названо нами трофическим тупиком, когда данный вид растительной продукции не потребляется в пищу в живом виде, во всяком случае массовыми формами (Гасевская, 1948). Подвижное население на филлофорных зарослях очень малочисленно, как отметил это еще С. А. Зернов. Со своей стороны, могу указать, что и это население питается плом и тем небольшим количеством эпифитных диатомовых, которые встречаются на филлофоре. Даже наиболее пежные, пролиферирующие части таллома филлофоры не берутся в пищу такими животными, как *Idothea baltica*, *Synisoma capito* и другими, обладающими сильными челюстями и превосходно справляющимися с грубым стеблем цистоэиры. Наконец, на филлофоре бывает развито очень богатое население сидячих животных, которое по весу может равняться самой водоросли и даже превосходить ее вес. Это будут губки, мшанки, спирорбисы и другие фильтраторы, связанные с филлофорой как с субстратом, а не как с пищей, потребляющие планктон, выкачивающие его из придонных слоев воды, сами же не имеющие пищевого значения для рыб и кормовых животных. У меня есть данные, позволяющие предполагать, что и филлофорный детрит, по крайней мере на начальных этапах деструкции этой водоросли, практически тоже не потребляется животными.

В свете изложенных фактов процессы продукции и деструкции филлофоры, с точки зрения круговорота вещества в Черном море, должны представлять первостепенный интерес и заслуживают быть отнесенными к ведущим линиям в изучении баланса и динамики органического вещества. С позиций же оценки кормовой базы Черного моря и его продуктивности эти процессы, хотя и грандиозные по масштабам, имеют ограниченный интерес. Было бы ошибкой ставить их изучение на первый план, так как продуктивность водоема не сводится к накоплению органического вещества, как полагают некоторые гидробиологи.

Сходное положение имеется, по-видимому, в отношении некоторых, а может быть и многих видов синезеленых. Эта группа в пресных и солоноватоводных водоемах может давать колоссальную продукцию, но есть уже много оснований полагать, что пищевая роль плавктонных синезеленых более чем скромна; во всяком случае она ни в какой мере не соответствует ни масштабам их продуцирования, ни их великодействию, с пищевой точки зрения, химическому составу. За последние два десятилетия накопилось значительное количество данных, указывающих, что ряд массовых видов синезеленых обладает определенной токсичностью. У *Microcystis aeruginosa* выделен уже быстродействующий цитотоксический агент, который весьма близок к яду бледной поганки (*Amanita phalloides*), являющейся одним из наиболее ядовитых грибов (Ashworthe a. Mason, 1946). Среди рода *Microcystis* особенно резко выраженной ядовитостью отличается *Microcystis toxica* Steph. (Stephens, 1948). Необходимо изучить факторы, регулирующие

токсичность этих видов синезеленых, как это сделано, например, в отношении хризомонады *Chrysolium parvum* Carter, вызывающей массовую смертность водных животных, в том числе рыб, при определенных сочетаниях температурных, световых и других условий (Shilo и Ashner, 1953). Такого рода исследования позволяют глубже проникнуть в сущность трофической роли этой группы и вместе с тем пролить свет на реальную значимость отдельных массовых видов синезеленых в продукционных процессах в водоемах. Необходимо также изучить пищевую ценность отмершего материала из синезеленых. Есть основания полагать, что при отмирании, с известного момента разложения, некоторые синезеленые теряют ядовитые качества, сохраняя в то же время еще в большей мере высокую питательность и калорийность. С другой стороны, имеются данные о токсичности фильтратов от разлагающихся синезеленых водорослей (Louw, 1950).

Диатомовые и диплофлагелляты, с точки зрения биологической продуктивности водоема, представляют исключительный интерес. Однако с позиций оценки кормовой базы водоемов в отношении этих групп также необходим конкретный, дифференцированный видовой подход.

В настоящее время уже начинают считаться с резким снижающим влиянием развития шиповатых, крючковатых и очень крупных видов диатомей на кормовые качества планктона. К тому же эти диатомеи служат помехой для нормального отправления дыхательной функции рыб. Но мелкие виды диатомовых наравне с диплофлагеллятами и другими видами микро- и панопланктона считаются универсальным кормом. Между тем более пристальное изучение показывает, что это далеко не так и что в отношении этих групп также необходим дифференцированный подход с точки зрения пищевых качеств вида. Изучение степени перевариваемости отдельных массовых видов донных и эпифитных диатомовых показало нам, что мелкие навиккулы, например *Navicula inflexa* Greg., совершенно не перевариваются ни одним из тех массовых видов моллюсков и ракообразных прибрежной зоны Черного моря, которые изучались нами со стороны их трофики и которые поглощают диатомеи в огромном количестве. Навиккулы выходили из кишечника животных совершенно в intactном виде, немедленно начинали двигаться и затем размножались (Гаевская, 1954, и др.). Между тем навиккулоидные формы в большом количестве присутствуют в планктоне, а также в верхнем слое ила, играющем очень большую роль в питании донных животных, а также в перифитоне (мы употребляем этот термин в понимании С. Н. Дуплакова).

Fox и Coe (1943) и Coe (1945) указывают, что диплофлагелляты и диатомеи проходят пищеварительный тракт мидии в большом количестве неизмененными и, будучи помещены в морскую воду с питательным раствором, успешно культивируются. Мидия не обладает эффективной целлюлазой для переваривания целлюлозной оболочки, которую имеют многие диплофлагелляты (Coe, 1945).

1947). Кроме того, среди диатомей и динофлагеллят имеются ядовитые виды, которые могут вызывать большие разрушения среди животного населения (Torgey, 1902; Deuffer, 1948; Cannell a. Gross, 1950, и мп. др.). Токсин, синтезированный динофлагеллятой *Gonyaulax catenella*, приблизительно в 10 раз сильнее стрихнина (Müller, 1935).

Несмотря на высокую пищевую ценность диатомей и динофлагеллит, не следует забывать об их отрицательной роли а также о сравнительно низкой пищевой ценности диатомовой клетки. Калорийность эпифитных диатомей, по нашим данным, равна около 1200, а планктонных зеленых — 5000 кал. Содержание азота в планктонных диатомеях составляет 1,5—3,0% сухого веса, тогда как у зеленых — 2,5—8,5%.

Указывая в качестве одной из важнейших задач трофологии раскрытие конкретного значения основных массовых видов растительности в кормовой базе водоема, мы хотели на приведенных примерах с филофорой, диатомовыми, динофлагеллятами и синезелеными показать, что недопустимо судить о продуктивных возможностях водоема и о его кормовой базе, исходя из общих свойств водоема, например из такого общего момента, как режим питательных солей для растений, или с позиций воспроизводства растительных организмов как «первопищи вообще». Для суждения о кормовой базе водоема надо знать, как населяющие его виды реально используют тот растительный материал, массовые его виды, который производится в водоеме, и как влияют на его продуктивность, в свою очередь, сами трофические процессы.

Далее, мы хотели показать, как конкретное освещение пищевой значимости основных видов так называемой первичной продукции сразу отрывает эту важную сторону учения о продуктивности от понимания последней, как проблемы накопления органического вещества, проблемы круговорота, баланса, т. е. от позиций, не связанных с нуждами рыбного хозяйства, и сразу поворачивает ее лицом к вопросам кормовой базы, ставит на службу рыбному хозяйству. Попутно следует заметить, что нельзя недооценивать значения таких целенаправленных, с точки зрения нужд рыбного хозяйства, исследований и для познания круговорота и баланса органического вещества, необходимость изучения которых для решения задач иного порядка никто как будто не отрицает.

Не меньшее значение для суждения о кормности и биологической продуктивности водоема имеет еще одна задача: раскрытие роли деструктированного вещества — от грубого детрита и до коллоидного — в питании кормовых животных и рыб, изучение качеств этих пищевых ресурсов со стороны их морфологии, химического состава, калорийности, усвояемости, эффективности и других сторон, имеющих основное значение с точки зрения оценки этих веществ как кормовых ресурсов. Эта категория кормовых ресурсов в количественном отношении значительно превосходит все остальные ресурсы, заключающиеся в растительных и животных орга-

низмах водоемов. Деструктурированный материал используется рыбами и непосредственно, но в основном через опосредствование животными самых различных групп планктонного и донного населения водоема. К сожалению, мы не имеем соответствующих подсчетов, но вряд ли можно сомневаться в том, что преобладающая часть видов многоклеточных беспозвоночных является потребителями деструктурированной органической материи и зависит от органического детрита, до его коллоидной части включительно, как от первичного источника питания.

Это явное преобладание детритофагов среди водных животных, включая и животных, отфильтровывающих, соскабливающих осажденный коллоидный материал, вводящих его вместе с песком и т. д., связано не только с изобилием этого пищевого ресурса, но еще с другим, не менее существенным моментом: в ряде случаев выгоднее питаться не самим растением, а его деструктурированным материалом, хотя последний уже лишен части питательных компонентов и части энергии. Это относится к планктонным водорослям, как диатомеи, диплофлагелляты, кокколитофориды и т. д., протопласт которых мало доступен для ферментов из-за присутствия импрегнированной минеральными солями оболочки, и к трудно перевариваемым крупным макрофитам, морским и пресноводным (камышы, тростники, рогозы, многие буры, известковые красные и т. д.). Весьма вероятно, что в этих случаях в интересах как самого организма, так и интенсивности продукционных процессов в водоеме выгоднее потерять на энергетической и пластической ценности пищевого материала и выиграть на доступности и перевариваемости материала и, следовательно, на энергетических затратах самого организма. В некоторых случаях, если детрит обладает слабой перевариваемостью, еще выгоднее перевести его опять в живое, но легко перевариваемое вещество: бактерий и простейших или же в коллоиды.

Совершенно поразительна огромная роль коллоидных веществ и тончайшего детрита в питании водных животных, во всех группах водного населения и при этом животных всех размеров, до крупнейших — рыб и гигантских двухстворчатых. Широкое распространение коллоидного питания привело к возникновению у животных, далеко отстоящих друг от друга в эволюционном ряду, совершенно сходных адаптаций для выживания этого рода пищевого материала из воды, выражающихся в основном в возникновении специальных органов, представляющих собой род нежнейших слизистых сетей с мельчайшими порами, или к построению тонких ловчих сетей, во вне организма. В последнем случае такая сеточка съедается вместе с отфильтрованным материалом. Из крупных животных многие виды оболочников, двухстворчатых моллюсков, амфелид, эхиурид, морских лилий, губок, личинок двукрылых — потребители коллоидного материала и обладатели такого рода приспособлений. Самый крупный из двухстворчатых моллюсков — *Tridacna*, весящая десятки килограммов, не отфильт-

травывает частиц крупнее 14 мк. Описанная Е. В. Боруцким (1950) высокоспециализированная по строению жаберная сетка у амурского толстолобика, предназначенная для улавливания планктона и детрита, до мельчайшего включительно, по размерам ячеек приближающаяся к самым тончайшим померам мельничного шелкового газа, несомненно представляет собой образование, сходное по функции с указанными тончайшими фильтрами беснозвончатых.

Если коллоидный материал, содержащийся в воде морей с относительно высокой прозрачностью, способен обеспечить существование огромных популяций животных, то как велико должно быть его значение в питании животных таких водоемов, как Каспийское и Азовское моря, о последнем Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1953) справедливо пишет, что «это, пожалуй, не только самое мелкое, но и самое мутное море» и что «низкая прозрачность Азовского моря вызывается, видимо, не только взмучиванием грунта (и тем более не планктоном), но и тончайшими взвешенными или коллоидными органическими частицами, постоянно находящимися в толще воды».

Таким образом, в находящихся в воде и грунтах морей и пресных вод органических веществах, от грубого детрита до тончайших коллоидных частиц, содержатся обширные запасы питательных веществ для животных и бактерий. Но этот важнейший, а в таких морях, как Азовское и Каспийское, основной источник жизни — печальное звено короткой (обычно трехчленной) пищевой цепи этих морей — с трофической позиции не изучен, и к оценке кормовой базы водоемов, с точки зрения этого ресурса, еще не подходила. Привлечение данных о механическом и химическом составе илов, детрита и т. д. и их бактериальном населении, полученных с другими целями в другого рода исследованиях, конечно, полезно и необходимо, но для оценки кормовой базы эти данные недостаточны, так как они могут только фрагментарно и косвенно осветить пищевую цепность названных ресурсов. Необходимо познание механических и химических свойств разных видов органического вещества как пищевого ресурса, изучение его трофико-физиологических показателей, а также изучение его микронаселения, которое в трофических процессах от него неотделимо.

Хорошо известны, с одной стороны, высокие пищевые качества бактерий, грибов и протистов. С другой стороны, микроорганизмы могут давать большую биомассу в воде и особенно в дощичных отложениях, богатых органическим веществом. А. И. Жукова (1954) определяет биомассу бактерий в верхнем односантиметровом слое грунта на всей площади Северного Каспия в июле в 455 тыс. т, что лишь в 5 раз меньше биомассы всего бентоса. Но следует учесть, что в июльских условиях время одной генерации бактериальных клеток равно 4,4 часа; это дает суточную продукцию в 1800 тыс. т, превышающую суточную продукцию фитопланктона почти в два раза. Этот же автор установил, что за сутки поедают 525 т бакте-

риальных клеток; этим суточная потребность животных в азоте удовлетворяется на 1—10%.

Распределение детритной и бактериальной пищи в водоемах необходимо изучить не только с количественной стороны, но и со стороны качественного состава. Детрита, коллоидов, бактерий и т. д. может быть практически неограниченное количество, но по своему качеству в данном водоеме или районе моря они могут оказаться неподходящими для питания животных, способных обитать здесь по всем другим условиям среды.

Таковы основные задачи, которые должны решаться не в порядке фрагментарных, от случая к случаю проводимых исследований, а должны быть поставлены как целостный вопрос большого значения в аспекте разрешения проблемы продуктивности водоемов и других проблем, отмеченных выше. И опять-таки, как это имело место и в отношении проблемы продуцируемого водоемом растительного материала, раскрытие конкретных связей между разрушенным веществом с его микронаселением и кормовыми животными и рыбой отрывает проблему продуктивности от позиций понимания этой проблемы как проблемы баланса и накопления органического вещества и ставит ее на позиции познания и оценки значения этих пищевых ресурсов в кормовой базе.

Изучение питания кормовых животных и рыб-потребителей разрушенного органического материала находится пока на уровне, с методической стороны наиболее примитивном, по сравнению с изучением других трофических группировок животных, например хищников. Между тем, как уже указывалось, роль детритофагов в кормовой базе водоемов огромна. К этому следует добавить, что вообще воздействие этих животных на различные стороны природы водоемов весьма велико и не идет ни в какое сравнение с воздействием хищников и фитофагов.

При постановке методических задач в этой области необходимо иметь в виду, конечно, что такой пищевой ресурс, как разрушенная органическая материя, есть собирательное понятие, включающее по сути многие пищевые ресурсы, сильно различающиеся между собой. Большая часть из них, в отличие от животной и растительной пищи, морфологически может быть охарактеризована весьма неопределенно, и размеры их могут лежать за пределами микроскопа, в сфере ультрамикроскопии. В то же время хотя есть сходство в общих особенностях питания и обмена веществ у детритофагов в широком смысле слова, но в этом отношении есть и очень большие видовые различия. Все это создает ряд специфических моментов, ограничивающих или даже исключающих возможность применения имеющихся трофологических методов, особенно методов количественного изучения питания. В этих случаях должно следовать И. П. Павлову, который, подходя к изучению новых явлений, отбрасывал старые методы, искал и разрабатывал новые методы, а это, как известно, является важнейшей и труднейшей частью всякого исследования. Весьма перспективной представ-

ляется методика мечевых атомов, которую сейчас уже в широких масштабах применяют в биологии. Эта методика поможет разрешить многие темные вопросы питания рыб и беспозвоночных. Перспективным также представляется использование биохромов для экспериментального изучения качественной и особенно количественной стороны питания животных, потребляющих мертвое органическое вещество. Среди многих классов органических молекул, связанных со взвешенным и осаждаемым веществом в море и пресной воде, имеются такие, которые легко поддаются химической изоляции и определению и которые могут проходить через кишечные тракты многих животных — детритофагов, не подвергаясь разложению. К числу их относятся каротины. Между тем другие каротиноиды, а также хлорофиллы при прохождении через кишечник разлагаются и меняют свои количественные соотношения, по сравнению с таковыми в детрите. Эти моменты могут быть, как нам представляется, положены в основу методов изучения питания животных детрито- и коллоидофагов.

Но в изучении кормовой базы имеется еще сторона иного порядка, которой я коснулась отчасти, говоря о задачах изучения детрита как пищевого ресурса. Эта сторона заключается во введении в характеристику кормовой базы и ее отдельных пищевых ресурсов химических, энергетических, физиологических и биохимических показателей. Несмотря на ясность вопроса, на очевидную необходимость этих характеристик, сводящихся, в конечном счете, к тому, чтобы осветить пищевую цепность, перевариваемость и эффективность различных видов пищевых ресурсов, эти данные носят фрагментарный характер и в научной литературе встречаются редко. В этом отношении должны быть, как один из первых, отмечены работы Е. А. Яблонской, Е. Н. Боковой и Г. С. Карзипкипа, А. Ф. Каревич, М. В. Желтенковой и других сотрудников Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) в отношении Каспия и северных морей.

Затем необходимо будет перейти к выработке единиц измерения по названным показателям, включив в их набор также биомассу и численность. Это позволит выражать кормовую емкость не только в трафаретных величинах сырого и сухого веса, но и в показателях, характеризующих состав и перевариваемость пищевых ресурсов кормовой базы, и сравнивать кормовые базы отдельных водоемов, а также пищевые качества отдельных видов на более глубоких и многосторонних основах, созданных в результате замены субъективных, безмасштабных методов методами объективными, точными. Тогда вопросы связи динамики численности рыб с обеспеченностью пищей и вопросы прогнозирования возможного улова рыбы на основании изучения кормовых ресурсов водоема станут на гораздо более достоверную почву. Тогда и карты кормовых площадей будут более соответствовать действительности и эффективнее обслуживать нужды рыбного хозяйства.

Одной из существующих задач познания кормовой базы является изучение влияния качественного состава кормовой базы и его изменений на химический состав, содержание витаминов и вкусовые качества рыбы. В животноводстве эти вопросы считаются одними из основных и разрабатываются весьма энергично. В рыбном хозяйстве в отношении естественной кормовой базы практически ничего в этом направлении еще не сделано, и разработка этого важного вопроса в целом составляет задачу будущего. Неправильные представления о многоядности рыб, как об абсолютной безвыборности их в питании, якобы допускающей безболезненный переход с одного корма на любой другой, сыграли в этом отношении, как и в некоторых других, отрицательную, тормозящую роль. На этом моменте мы остановимся ниже более подробно.

В настоящее время уже прекрасно осознано значение и необходимость физиологических работ по питанию рыб и кормовых беспозвоночных. Но есть группа вопросов, близко примыкающих к физиологическим, которые могут быть объединены понятием экологии питания и которые освещены очень слабо. Важность этой стороны дела очевидна хотя бы из того, что рост рыб, плодовитость и динамика численности вида в определенных условиях могут отражать не только количество и качество кормов, но и условия, в которых происходит потребление пищи. В частности, как указывает Т. Ф. Демсильева (1953), «рост изменяется в зависимости от количества потребляемой рыбой пищи, а это не всегда связано с количеством пищи в водоеме». В последние годы начинают накапливаться материалы, показывающие влияние на интенсивность питания рыб не только температурных, но и газовых, солевых и световых условий. Изучением этой стороны питания прудовых рыб занимается в настоящее время Г. И. Шпет (1952, 1953). Такого рода исследования необходимо развернуть на морских, озерных и речных рыбах, поставив эти исследования опять-таки как целостный вопрос — вопрос экологии питания рыб.

Проблема поведения рыб становится одной из основных в современной рыбодобывающей промышленности. Совершенствование техники лова и развитие методов поиска являются важнейшими условиями освоения рыбных ресурсов морских водоемов. Рыбопромысловая разведка и служба прогнозов требуют знания тех причин, которыми определяются распределение рыб в море, места и сроки образования промысловых скоплений, переход их с одного поля на другое, знание миграционных путей рыб. Это относится в первую очередь к открытым морям — Баренцеву, Берингову, Охотскому и Японскому и к северным частям Атлантического и Тихого океанов, где решающим фактором успешной добычи рыбы является не только состояние естественных ресурсов, но в первую очередь распределение промысловых скоплений рыб во времени и пространстве. Но и для континентальных водоемов и внутренних морей, как Каспийское и Азовское, где решающим моментом является сырьевая база (запасы), изучение распределения рыб и

динамика этого распределения тем не менее имеют огромное значение для эффективного и правильного использования промыслом этих запасов.

На гидробиологах и ихтиологах лежит задача выяснения взаимоотношений рыб с их биотическим окружением и, конечно, в первую очередь с кормовыми для промысловых рыб организмами, а также организмами, являющимися препятствием для рыб на миграционных путях. Первым этапом решения этой задачи является составление с участием гидробиологов промысловых карт в основном путем картирования распределения животных и растений, связанных с рыбой пищевыми или другими отношениями, с детализацией этого распределения по сезонам, годам и т. д.

Но, как правильно указывают Б. П. Мантейфель и Г. В. Никольский (1953), одни промысловые карты и карты распределения кормовых организмов не могут удовлетворить рыбную промышленность, и дальнейшая детализация таких карт не дает уже практического эффекта. Дело заключается в том, что распределение кормовых и прочих организмов подвержено постоянным, в известной мере аperiodическим изменениям, и не только на протяжении более или менее длительных сроков (например, годовых), но и гораздо более кратковременных — месячных и т. д. Последнее относится в особенности к популяциям планктонных организмов. Именно от этих изменений чаще всего зависят особенности миграций и мест скопления промысловых рыб. Задача сводится к тому, чтобы научиться предвидеть эти изменения, т. е. понять их причины. Изучение биологии кормовых организмов, углубленное изучение экологии популяций и их динамики являются одним из основных путей для этого.

В этой аудитории нет надобности останавливаться на порочной теории Харди, теоретически и на практике опровергнутой советскими ихтиологами, создавшими правильную теорию и свои методы поиска (Б. П. Мантейфель, Н. В. Лебедев, В. П. Воробьев, Л. Г. Виногорадов, М. М. Кожов и др.).

Весьма вероятно, что устойчивость промысловых скоплений рыб в период откорма и перемещения их с места на место в первую очередь зависят от того, с какой быстротой рыбы выедают корм на данном участке, т. е. от количества доступного корма на пятне, от концентрации рыб и от величины суточного пищевого рациона. С удовлетворением можно отметить, что для определения суточного рациона непосредственно в водоеме мы располагаем в настоящее время простым и удобным в полевых условиях методом, разработанным Н. С. Новиковой (1949).

Знание перечисленных моментов может дать ключ к определению с достаточной практической точностью продолжительности пребывания скопления рыб в данном районе, устойчивости этого скопления и позволяет предугадать время его исчезновения. Это относится в основном к планктонным и бентондным рыбам, кормовые ресурсы для которых могут оказаться отнюдь не безгра-

ичными, а воздействие рыб на популяции кормовых организмов весьма мощным.

Если за одну из основ организации поисковых работ мы принимаем связь между распределением рыб и размещением кормовых площадей и площадей выедания, то для того чтобы удовлетворить основное требование разведки — своевременно сообщать промышленным организациям о характере распределения и ожидаемых перемещениях рыбы, — необходимо располагать нетрудоемкими, негромоздкими, скоростными методами определения накормленности рыбы и методами определения интенсивности питания. Эти методы должны давать в пределах практической достоверности точные ответы и, что очень важно, сравнимые результаты.

В свете этих требований и накопленного за последние два десятилетия методического опыта встает вопрос о пересмотре разрешающей способности такого метода, как метода общих и частных индексов наполнения кишечника. Критическая оценка этого метода, как и других методов, не является предметом настоящего доклада; это задача других докладчиков. Но мне хочется подчеркнуть перед конференцией особую важность этой задачи потому, что круг вопросов, при изучении которых применяется метод индексов наполнения как таковой или в том или ином его варианте и сочетаниях, непомерно расширился. Наряду с вопросами питания, непосредственно относящимися к поведению рыб, он применяется при изучении всей группы вопросов, охватываемых понятием пищевых взаимоотношений: пищевой конкуренции, избирательности, качественных, количественных, локальных и сезонных взаимоотношений между рыбами и кормовой базой, вопросов выедания кормовой базы и вопросов усиления кормовой базы и т. д.

Учитывая результаты работ по экологии питания, а также во влиянию физиологического состояния рыб на процессы питания, следует поставить вопрос о том, не должно ли рассматривать индексы как мерилло интенсивности питания только при условии сопоставления их для одного и того же вида, физиологического состояния, возраста, времени года, сходных условий обитания при сходной пище и т. д., так как нередко сопоставляются материалы, собранные в разных водоемах, в разное время года, при различном составе пищи и т. д. Необходимо поставить вопрос о принципах и границах этого, ставшего почти универсальным, метода. Во всяком случае, оставление этого метода в арсенале методов разведки ни в какой мере не снимает вопроса о необходимости разработки скоростных методов определения накормленности рыб и интенсивности их питания, наряду с уже применяющимися оценками в условных единицах или баллах.

В свете проблемы поведения рыб в водоеме следует еще раз подчеркнуть значение разработки вопросов о доступности кормовых животных, что необходимо для установления реальных закономерностей взаимоотношений между рыбой и кормовой базой.

а также значение разработки методик изучения выедания кормов рыбами.

В проблеме реконструкции фауны и флоры водоемов необходимость отчетливых представлений о пищевом спектре акклиматизируемого объекта во всех его возрастных стадиях, а также представлений о возможном объеме его конкурентных отношений с рыбами и кормовыми объектами хорошо осознана. Настала очередь приступить к изучению более глубоких сторон трофики вселяемого вида — сторон, которые зачастую как раз и решают успех дела.

Проблема акклиматизации есть не только проблема внедрения, территориального переноса организма в новые условия существования, сходные с теми, с которыми он был связан на своей родине. Теоретические предпосылки и практическая сторона этой проблемы не исчерпываются теорией экологических аналогов и потенциального ареала и их поисками. Не в меньшей мере это — преодоление возникающих при переселении вида в новую среду противоречий, приспособление вида к новой среде обитания, выработка в нем способности приживаться к этой среде, т. е. это проблема направленного изменения свойств вида, чуждого для повышения продуктивности данного водоема в соответствии с условиями этого водоема. Б. Г. Иогансен (1953) справедливо указывает, что «наш сазан и лещ — это уже не те рыбы, которые были завезены в Сибирь 15—20 лет тому назад. Как показали исследования Барбинского отделения ВНИОРХ и Томского университета, сазан и лещ в Западной Сибири изменились морфологически и биологически, поэтому нет нужды при опытах интродукции искать условий, аналогичных водоемам Европейской части СССР». В связи с этим с позиций проблемы реконструкции флоры и фауны водоемов, а также прогнозов их изменения при изменении режима водоемов, особое значение приобретает изучение таких явлений, как многоядность (полифагия), пластичность и буферность. Изучение и правильная трактовка этих явлений имеют не меньшее значение для решения проблемы поведения рыб в водоеме и для правильного подхода к вопросу о лимитирующем значении пищевого фактора в динамике численности рыб.

Остановимся на явлении многоядности. Многоядность весьма распространена среди водных животных. Случаи монофагии среди них редки и относятся, главным образом, к вторичноводным животным, в противоположность тому, что наблюдается среди животных суши, где наряду с многоядностью имеются многочисленные случаи узкой специализации, строгой приуроченности к потреблению одного единственного вида растений и даже частей растений или одного вида животных. Не говоря уже о чистой монофагии, даже явление олифагии в широком смысле, когда мы говорим о приуроченности к чисто растительной или чисто животной, бактериальной, детритной и т. д. пище, распространено среди водных животных не широко. Весьма обычно, что растительноядные и детритоядные животные в той или иной мере потребляют и живот-

ную пищу, особенно падаль. Случаи, когда хищные рыбы прибегают к питанию растениями и детритом, также наблюдаются, но менее часто.

В явлении полифагии объединены в диалектическом единстве две как бы взаимно противоположные стороны. Одна из них может быть сформулирована следующим образом: полифагия не отрицает пищевой специализации, не противоречит ей и не может ей противопоставляться. Многоядность у водных животных может быть выражена в различной степени, но при любой ее степени животные сохраняют пищевую специализацию и избирательность в питании. Наличие так называемых излюбленных кормов является выражением этой стороны явления полифагии. Излюбленные корма являются для данного вида наиболее эффективными и к их использованию вид обнаруживает наибольшую адаптированность, морфо-анатомическую и физиологическую, а также в отношении трофических повадок. Мы имеем многочисленные свидетельства того, что рост, жизнестойкость, длительность жизни, плодовитость, устойчивость против заболеваний на такого рода кормах являются у рыб наибольшими, в то время как на побочных и тем более на вынужденных кормах наблюдается замедление темпа роста, уменьшение плодовитости, более позднее наступление половой зрелости, а у ряда рыб — переход на питание своей молодью и другие явления, свидетельствующие о той или иной степени биологической депрессии. Многочисленные примеры этого, относящиеся к различным группам животных, приведены в превосходной работе И. В. Кожанчикова (1952).

Некоторые из авторов, занимающихся экологией паземных животных, например Гейкертингер (Heikertinger, 1933), введший понятие пантофагии (1932), а из гидробиологов В. В. Кузнецов, трактуют многоядность как отсутствие специализации, как полную неразборчивость животного в питании, как безыборность, основанную на способности усваивать любой вид корма в пределах пищевого спектра вида «одинаково хорошо и с равно хорошим эффектом», и утверждают, что «при отсутствии излюбленного корма рыба совершенно безболезненно переходит на другую пищу, не обнаруживая никаких признаков угнетения». (Кузнецов, 1951). Такое неправильное понимание полифагии ведет к представлению о неограниченности пищевых ресурсов для любого многоядного вида, в том числе и для промысловых рыб, в подавляющем числе полифагов, к отрицанию серьезнейшего влияния пищевого фактора на динамику численности рыб и на их запасы, к недооценке роли этого фактора в поведении и распределении рыб, к недооценке учета трофической обстановки при мелиоративных и акклиматизационных мероприятиях, т. е. к выводам, дезориентирующим рыбохозяйственную теорию и практику.

Несомненно, многоядность является одной из форм приспособления к трофически изменчивой среде, так же как трофопластичность, голодоустойчивость и миграционные способности. Монофа-

гия же, биологическая сущность которой все еще недостаточно ясна, «есть чрезвычайное сужение жизненных возможностей» (Н. Я. Кузнецов, 1948).

Известно, что полифаги так или иначе, но переживают смену кормов и затем вновь возвращаются к излюбленной, оптимальной пище. Животные же с узкоспециализированным питанием чаще всего не переносят такой смены. Здесь выступает уже другая сторона явления многоядности. Являясь приспособительным качеством к изменчивой среде, многоядность предполагает и требует наличия у вида таких черт морфологии, физиологии и поведения, которые позволяют ему в той или иной мере, с тем или иным эффектом, в соответственные периоды осваивать и другие виды пищи, кроме излюбленной, к которой вид адаптирован в наибольшей степени. Многоядные и трофически пластичные виды как бы располагают большими потенциальными возможностями в отношении трофической приспособляемости, чем олифаги; у них могут появиться, развиться и закрепиться в новой обстановке новые черты специализации в трофике вида. Из этого явствует, что с позиций проблемы реконструкции как проблемы, опирающейся на принцип направленного изменения свойств вида, необходимо пристально изучать явление многоядности (а также пластичности и буферности), причем надо изучать и учитывать не только основную пищу вида и черты адаптации к ней, но и те второстепенные и третьестепенные объекты питания и черты адаптации к ним, изучение которых, естественно, отступает на задний план в работах, относящихся к обычным условиям обитания вида, но которые могут стать определяющими связями и определяющими адаптациями в новых условиях.

При широкой распространности полифагии у водных животных надо, конечно, считаться с опасностью при вселении полифага усилить напряжение трофических процессов в водоеме. Но было бы большой ошибкой из-за страха перед многоядностью и пластичностью чрезвычайно сузить и обеднить акклиматизационный фонд, ограничив его преимущественно олифагами или теми полифагами, для которых якобы можно подобрать водоем — экологический аналог.

Нашей задачей является всемерное расширение акклиматизационного фонда и акклиматизационных мероприятий, подобно тому как это имеет место в растениеводстве и животноводстве. Как бы ни изменился общий характер рыбного хозяйства и промышленности в отношении насыщенности их техническими элементами и в отношении влияния этой стороны на состав, объем сырьевой базы и ее размещение, по биологическая, экологическая сущность рыбного хозяйства остается в своей полной силе.

В нашей стране предстоит освоить для рыбного хозяйства множество водоемов, главным образом открытых морей. Мы едва начали изучение этих морей и имеем лишь отрывочные сведения об их природе. Но и в отношении уже освоенной части водоемов

нужно еще упорно и много трудиться, чтобы научиться эконо­ мично и целесообразно организовывать рыбное хозяйство на действи­ тельно научной основе. Мы еще во многом подражаем природе в ее стихийном расходовании энергии для достижения ограниченных результатов. Мы не знаем еще меры многих явлений и не научи­ лись ими управлять.

Сущностью жизни является обмен веществ, в основе которого лежит приток вещества и энергии извне — питание. Питанием рыб и их кормовых животных занимаются ихтологи и гидробиологи. В свете стоящих перед рыбохозяйственной наукой новых задач нужно объединить наши усилия и направить эти исследования по наиболее важным для рыбного хозяйства руслам, придав им опре­ деленные организационные формы. В этой связи следует привет­ ствовать созыв Ихтиологической комиссией и Всесоюзным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) настоящей Конференции, первой по во­ просам методики питания рыб. Необходимо сделать эти совещания регулярными, созывая их ежегодно.

Очень важным шагом является проектируемое учреждение при Ихтиологической комиссии лаборатории по питанию рыб и их кормовой базе. Эта лаборатория должна стать ведущей в этой об­ ласти рыбохозяйственной науки. Но учреждение этой лаборатории не исключает, а, наоборот, предполагает усиление трофологиче­ ских работ и в других учреждениях: Всесоюзном научно-исследо­ вательском институте морского рыбного хозяйства и океаногра­ фии (ВНИРО), Всесоюзном научно-исследовательском институте озерного и речного рыбного хозяйства (ВНИОРХ), Рыбвузе, уни­ верситетах и т. д. Некоторым из этих учреждений должны быть ока­ заны поддержка и содействие со стороны Ихтиологической комис­ сии.

Много раз уже говорилось о необходимости для разворота био­ логических рыбохозяйственных исследований организации экспе­ риментальных баз и аквариальных. К этим пожеланиям следует присоединить голос и нашей Конференции. Необходимо усилить выпуск монографических работ по питанию рыб и кормовых жи­ вотных, а также инструкций, атласов остатков, таблиц весов кор­ мовых организмов и пр. Следует просить Ихтиологическую комис­ сию взять на себя разработку плана таких изданий и организацию авторского коллектива.

Конечная цель всех наших исследований, всех наших уси­ лий — помощь рыбной промышленности в осуществлении задач резкого увеличения уловов рыбы в ближайшее время и в разреше­ нии вопросов, связанных с перспективами дальнейшего развития рыбного хозяйства.

ЛИТЕРАТУРА

- Борщукский Е. В.* 1950. Материалы о питании амурского толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.).— Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. 1.
- Вимберг Г. Г.* 1954. Токсический планктон.— Усп. соврем. биол., т. XXXVIII, вып. 2 (5).
- Водяницкий В. А.* 1954. О проблеме биологической продуктивности водоемов и в частности Черного моря.— Труды Севаст. биол. ст., т. VIII.
- Гаевская Н. С.* 1948. Трофологическое направление в гидробиологии.— Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М., Изд-во АН СССР.
- Гаевская Н. С.* 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 1.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. VIII.
- Гаевская Н. С.* 1956. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 2. Питание брюхоногого моллюска *Cerithium reticulatum* (Da Costa).— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 61, вып. 5.
- Гаевская Н. С.* 1958. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 3. Питание брюхоногого моллюска *Gibbula divaricata*.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промышл. и хоз-ва, вып. 9.
- Дементьева Т. Ф.* 1953. Закономерности колебаний численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов.— Труды Всес. конф. по вопросам рыбн. хоз-ва. М., Изд-во АН СССР.
- Жукова А. И.* 1954. Микроорганизмы грунтов Северного Каспия и их роль в питании некоторых донных беспозвоночных животных. Канд. дисс. М., Всес. и.-и. ин-т морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. (ВНИРО).
- Зенкевич Л. А.* 1953. Комплексный метод в изучении биологических процессов в водоемах.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. V.
- Иванов Е. Г.* 1953. Труды Всесоюз. конф. по вопросам рыбн. хоз-ва. М., Изд-во АН СССР (Выступление в сессиях по докладам).
- Карзинкин Г. С.* 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат.
- Кожанчиков И. В.* 1952. Многообразие животных и изменчивость среды.— Зоол. журн., т. 31, вып. 6.
- Кузнецов В. В.* 1951. Что такое проблема биологической продуктивности водоемов и как следует работать над ее разрешением.— Зоол. журн., т. 30, вып. 2.
- Кузнецов Н. Я.* 1948. Основы физиологии насекомых, т. 1. М., Изд-во АН СССР.
- Мантейфель Б. П. и Никольский Г. В.* 1953. Задачи морской гидробиологии в области разработки проблемы освоения рыбных ресурсов открытых морей.— Вопр. ихтиол., вып. 1.
- Мордухай-Болтовский Ф. Д.* 1953. Влияние гидротехнической реконструкции на биологию Азовского моря.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. V.
- Никитин В. Н.* 1938. Нижняя граница донной фауны и ее распространение в Черном море.— Докл. АН СССР, т. 21, № 7.
- Никитин В. Н.* 1946. Питание хамсы (*Engraulis encrasicolus*) в Черном море у берегов Грузии.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. VI.
- Новикова Н. С.* 1949. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях.— Вестник МГУ, № 9.
- Разумов А. С.* 1953. Микробный планктон воды. Канд. дисс. М., Ин-т общей и коммунальной гигиены АМН.
- Фридерикс К.* 1932. Экологические основы прикладной зоологии и эпизоологии. М.
- Фридлин В. Ю.* 1936. Биоценотика на химическом основании.— Сб., посвя. акад. В. И. Вернадскому. М., Изд-во АН СССР.
- Шпет Г. И.* 1952. О влиянии условий среды на питание карпа.— Труды и.-и. ин-та прудов. и озерно-речн. рыбн. хоз-ва, № 8. Киев.

- Шнер Г. И.** 1953. Экология питания карпа в связи с разработкой рациональных методов кормления.— Труды и.-и. ин-та прудов и озерно-речн. рыбн. хоз-ва, № 9. Киев.
- Ashworth C. T. and Mason M. T.** 1946. Observations on the pathological changes produced by a toxic substance in the blue — green algae (*Microcystis aeruginosa*).— *Am. Journ. Path.*, v. 22.
- Cannell C. H. and Gross J. B.** 1950. Mass mortality of fish associated with the protozoan *Gonyaulax* in the Gulf of Mexico.— *Science*, v. 112, No 2909.
- Coe W. R.** 1945. Nutrition and growth of the California bay — mussel (*Mytilus edulis diegensis*).— *Journ. exp. zoology*, v. 99.
- Coe W. R.** 1947. Nutrition, growth and sexuality of the Pismo clam (*Tivela stultorum*).— *Journ. exp. zoology*, v. 104.
- Denffer D.** 1948. Über einen Wachstumshemmstoff in alternden Diatomeenkulturen.— *Biol. Zbl.*, v. 87.
- Fox D. L. and Coe W. R.** 1943. Biology of the California sea mussel (*Mytilus californianus*). Nutrition, metabolism, growth, and calcium deposition.— *Journ. exp. zoology*, v. 93.
- Helkertinger F.** 1933. Die Nahrungspflanzen der Käfergattung *Aphthona* Cerv. und die natürlichen Pflanzenschutzmittel gegen Tierfrass.— *Zschr. wissensch. Insectubiol.*, Bd. 12.
- Lefèvre M.** 1950. Aphanizomenon gracile — cyanophyte défavorable au zooplankton.— *Ann. st. d'hydrobiologie*, v. 3.
- Louw P.** 1950. The active constituent of the poisonous algae, *Microcystis toxica* Stephens.— *South African industrial chemist*, v. 4.
- Mason M. F. and Wheller R. E.** 1942. Observations upon the toxicity of blue-green algae.— *Proc. Fed. Am. Soc. exp. biol.*, v. 1.
- Müller H. J.** 1935. *Journ. pharm. exp. therap.*, v. 53.
- Prescott G. W.** 1948. Objectionable algae with reference to the killing of fish and other animals.— *Hydrobiologia*, v. 1, No 1. Haag.
- Schilo M. (Shelubsky) and Ascher M.** 1953. Factors governing the toxicity of cultures containing the phytoplalgellate *Prymnesium parvum*.— *Journ. gen. microbiol.*, v. 8, No 3.
- Torey H.** 1902. An unusual occurrence of dinoflagellata on the California coast.— *Amer. naturalist*, v. 36, No 423.
- Wheller R. E., Lackey G. B. and Scott S.** 1942. A contribution on the toxicity of algae.— *Publ. health rep.*, v. 57.

О НЕКОТОРЫХ ЗАДАЧАХ ТРОФОЛОГИИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ В СВЯЗИ С КОМПЛЕКСНЫМ ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ВОДНЫХ РЕСУРСОВ

Г. В. Никольский

(Московский государственный университет)

Историческое развитие органического мира идет в направлении все более полного и эффективного освоения природных ресурсов. В животном мире это освоение осуществляется почти исключительно путем потребления пищи, через повышение эффективности утилизируемых кормов, включения в рацион новых кормовых объектов, расширения пагульных ареалов.

Деятельность человека в области производства и освоения самовоспроизводящегося сырья также направлена на обеспечение максимальной продуктивности природных угодий, в частности, путем наиболее полного использования полезными для человека животными и растениями их кормовых ресурсов. Решение этой задачи может быть достигнуто, в первую очередь, путем регуляции пицевых отношений на всех звеньях трофических цепей: биогены → продуценты → консументы первого и последующих порядков, копя организмами, являющимися полезными биопродуктами. Существенным путем повышения продуктивности биосферы является включение в трофические цепи, завершающиеся хозяйственно ценными организмами, неиспользуемых или недоиспользуемых кормовых ресурсов, т. е. перевод кормовых ресурсов в кормовую базу, обеспечивающую воспроизводство ценных биопродуктов — повышения кормности водоемов (Борудкий, 1960). Как известно, перспективным методом повышения продуктивности биосферы является также увеличение освоения зеленой растительностью фотосинтетически активной радиации (ФАР) части энергии солнечного спектра с длинами волн от 0,38 до 0,71 мк, т. е. примерно 50% от всей солнечной энергии, поступающей на поверхность земли, этого мощнейшего и еще далеко не достаточно используемого источника энергии в производстве хозяйственно ценной биопродукции.

Процент от всей ФАР, падающей на поверхность земли, который усваивается растительностью, совершенно ничтожен. Для Мирового океана это около 0,3%, а для суши около 0,1% (Богоров, 1969). В различных фитоценозах Таджикистана, например, он колеблется от 0,1—4,1% (Насыров, 1969). При этом надо ука-

зять, что около 70% всей ФАР падает на водную поверхность нашей планеты.

Продуктивность биосферы, включая и водную оболочку земли, т. е. способность производить полезную для человека биопroduкцию, есть результат взаимодействия полезных для человека организмов, их абиотической и биотической среды и формы хозяйства (Карзинкина, 1936, 1952, 1968; Муравейский, 1936; Никольский, 1950).

Совершенствование методики производства и рост человеческого опыта включают все новые природные ресурсы в производство полезной продукции, повышают их коэффициент полезного действия (Гурвич, 1961). Отсюда следует и важнейшая задача науки — на основе познания природных закономерностей, которым подчиняется динамика численности и биомассы живых организмов, трансформация и утилизация энергетических ресурсов организмами, разрабатывать наиболее совершенные на данном уровне развития общества методы повышения производительности природных угодий. Задача же хозяйства — наиболее быстро и эффективно осваивать новые методы производства, добиваясь непрерывного увеличения выхода хозяйственно ценной продукции с единицы площади угодия или с эксплуатируемой популяции хозяйственно ценных организмов. Эти задачи являются общими для освоения биоресурсов суши и вод. Однако закономерности, которым подчиняется воспроизводство живого, а следовательно и методы управления этими процессами в воздушной и водной среде, имеют свою определенную специфику. В сельском хозяйстве, например, хозяйственно ценный биопродукт — потребитель кормов пространственно ограничен, как правило, от места производства корма. В рыбном же хозяйстве воспроизводство хозяйственно ценного биопродукта в значительной степени пространственно совмещено с воспроизводством его кормов (Гаевская, 1947). Кроме того, в сельскохозяйственном производстве основная масса хозяйственно ценной биопroduкции получается за счет продуцентов и консументов первого порядка. В случае же хозяйства, эксплуатирующего биологические ресурсы водоемов, лишь ничтожный процент полезной биопroduкции получается за счет продуцентов — водной растительности, сравнительно немного за счет консументов первого порядка, а основную массу полезной биопroduкции дают консументы второго, третьего и последующих порядков, что естественно усложняет управление производственными процессами в водоемах по сравнению с почвами (Никольский, 1950). Основположник русской гидробиологии и основатель кафедр гидробиологии в Тимирязевской сельскохозяйственной академии и Московском университете академик С. А. Зернов видел практическое значение гидробиологии в помощи рыбному хозяйству и в борьбе с загрязнением водоемов (Павловский и Берг, 1948). В решении этих обеих практических задач, особенно первой, важнейшее значение имеют знания закономерностей питания и пищевых отно-

пленный водных организмов. Н. С. Гаевская (1947, 1948), формулируя задачи трофологии (как ветви гидробиологии, понимаемой как экологическая дисциплина) в области решения народнохозяйственных проблем указывала в качестве генеральной проблемы разработку «теоретических и методических основ управления трофикой водоема или более узко, кормовой базой для рыб» (1947, стр. 28). Говоря об общих задачах трофологии, Н. С. Гаевская подчеркивала, что «несмотря на значительные расхождения, наблюдающиеся внутри самого направления (трофологии.— Г. И.) в отношении некоторых основных понятий и принципов, значение трофологических предпосылок для реальной оценки продукционных процессов в водоеме, для конкретизации продукционных схем и для общих синтетических построений вполне осознано и оценено» (1948, стр. 28—29), и закономерно, что Н. С. Гаевская, связывающая развитие трофологии водных организмов в первую очередь с разработкой проблемы продуктивности, в то же время указывает на ее связь с исследованиями Я. Я. Никитинского — одного из основоположников отечественной санитарной гидробиологии (1948). Конкретизируя задачи трофологии, Н. С. Гаевская (1955) подчеркивала необходимость пересмотра старого, чисто количественного представления о кормности водоемов. Она отмечала, что «прежние представления сменяются представлениями о кормовой базе как о сложном биологическом явлении, в котором животные потребляющие и организмы потребляемые связаны не простой количественной связью, но в первую очередь взаимно противоречивыми отношениями добывания и избегания, проявляющимися в самых разнообразных формах адаптации, исторически выработавшихся у каждой стороны». В значительной степени развитием этих представлений является введенное Б. П. Мантейфелем (1961) понятие триотрофа, взаимосвязанной трехчленной пищевой цепи корм — потребитель, хищник — жертва. Процессы, происходящие в триотрофе, во многом определяют как доступность для потребителя кормов, так и эффективность их утилизации. Несомненно, что разработка проблем трофологии применительно к водным организмам и экосистемам водоемов в целом представляет и для сегодняшних нужд водного хозяйства, и для решения перспективных задач очень большую актуальность. Весьма сложная задача, стоящая перед народным хозяйством нашей страны, — это комплексное высокоэффективное использование водных ресурсов. Как хорошо известно, водопользователями и водопотребителями являются очень многие отрасли народного хозяйства; главнейшие из них — это сельское хозяйство, энергетика, промышленность, коммунальное и рыбное хозяйства. Успех развития отраслей народного хозяйства, связанных с использованием водных ресурсов, в очень большой степени будет зависеть от того, насколько одни отрасли будут учитывать интересы других отраслей, максимально развивая взаимовыгодную кооперацию и сводя к минимуму действия, затрудняющие развитие других отраслей хо-

зяйства. Само собой понятно, что развитие человеческого общества неминуемо вносит определенные изменения в режим водоемов. Все отрасли хозяйства, в том числе коммунальное и рыбное, должны приспосабливаться к изменению режима водоемов, но это, естественно, не значит, что они должны «пассивно обороняться», не работая активно вместе с другими отраслями над построением комплексного высокоэффективного народного хозяйства в целом.

Если говорить о рыбном хозяйстве, то оно должно добиваться того, чтобы каждый кубометр воды, потребляемый любой отраслью, работал бы и на производство рыбной продукции. При рациональном ведении хозяйства в этом отношении имеются очень большие возможности. Огромное количество воды идет на нужды сельского хозяйства. Эта вода в большинстве случаев может быть использована для производства рыбной продукции. Здесь речь идет о рыбохозяйственном освоении всех сельскохозяйственных водоемов — прудов для водопоя скота и заливки машин, магистральных каналов, оросителей и коллекторнодренажной сети, рисовых чеков, как выведенных под водный пар, так и под посевами риса. Наконец, как показывает опыт некоторых стран, в ряде случаев производство рыбы может быть включено в севооборот сельскохозяйственных культур. При этом в большинстве случаев выигрывает как сельское, так и рыбное хозяйство. Употребление ложа прудов под периодические посевы сельскохозяйственных культур позволяет использовать для производства сельскохозяйственной продукции плодородный донный ил, а летование прудов повышает рыбопродуктивность водоемов. Использование белого амура *Ctenopharyngodon idella* (Val.) для выращивания в ирригационных системах позволяет в значительной степени снять трудоемкие и дорогостоящие работы по борьбе с зарастанием каналов. Выращивание молоди амура на рисовых чеках позволяет успешно вести борьбу с основным сорняком риса — прослянкой.

Существенные линии для кооперации имеются и между коммунальным и рыбным хозяйством. Большим затруднением в работе системы питьевого водоснабжения служат значительное количество органического вещества в источниках водоснабжения. Последнее способствует интенсивному цветению и зарастанию макрофитами, что часто затрудняет работу водоочистных сооружений. Построение рационального рыбного хозяйства на водоемах, используемых для питьевого водоснабжения, не только не ухудшает качества воды (естественно, если оно ведется не антисанитарно), но способствует улучшению качества вод (Никольский, 1949). В ряде случаев рыбы могут быть использованы и для борьбы с цветением воды и зарастанием макрофитами. Опыт эксплуатации Каракумского канала показывает, что в водохранилищах каналы при достаточно высокой плотности популяции белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.), даже при уничтожении макрофитов белым амуром, значительного цветения воды не наблюдается. Уничтожая заросли макрофитов в прибрежной зоне, рыбы

ликвидируют и очаги выплода кровососущих насекомых, являющихся переносчиками острипифекционных заболеваний.

Многосторонняя кооперация возможна между энергетикой и рыбным хозяйством. Здесь, естественно, в первую очередь речь должна идти об использовании теплых вод ТЭС. С одной стороны, очистка при помощи растительноядных рыб водоемов охладителей электростанций от зарастания даст огромный эффект, улучшая их эксплуатационные качества, снижая транспирацию и экономя топливо (Вергин, 1963), с другой стороны, рыбное хозяйство, используя охладители как перестовые, выростные и зимовальные водоемы, может обеспечить продвижение на север более южных видов рыб. На отработанных теплых водах, сбрасываемых в естественные водоемы и водохранилища, возможно создание интенсивных товарных рыбных ферм.

Сложнее взаимоотношения рыбного хозяйства с гидроэнергетикой. Те последствия, которые имело для рыбного хозяйства гидростроительство, в значительной мере вызваны забвением энергетиками необходимости обеспечить эффективную работу смежников, подходом к удовлетворению запросов рыбного хозяйства формально. Рыбное же хозяйство недостаточно активно отстаивало свои интересы. Будучи недостаточно подготовленной к переходу на интенсивные формы хозяйства, рыбная промышленность часто вынуждена была отстаивать необходимость сохранения девственности водоемов, что, естественно, в большинстве случаев для всего хозяйственного комплекса оказывалось неприемлемым. В то же время, если бы своевременно был проведен (и это в области проектирования и строительства, в первую очередь, задача энергетиков) комплекс необходимых, научно обоснованных мероприятий по обеспечению высокой продуктивности водоемов в условиях регулирования стока, отрицательных последствий можно было бы избежать. Это касается воспроизводства проходных рыб как путем разведения на рыбоводных заводах, так и путем мелiorации естественных и создания искусственных нерестилищ. Это — интенсификация воспроизводства молоди в рыбхозах низовьев рек, с тем чтобы снять зависимость урожайности поколений полупроходных рыб от режима стока. И, наконец, это — управление воспроизводством рыбных ресурсов в водохранилищах путем создания рыбхозов, регулируемых и искусственных нерестилищ. Беря в свои руки воспроизводство рыбных ресурсов, мы можем тем самым создать такую экосистему в водоеме, которая бы наиболее эффективно использовала естественные кормовые ресурсы водоема, обеспечивая изъятие максимального количества органического вещества через хозяйственно ценную биопroduкцию.

Сложная система взаимодействия складывается у рыбного хозяйства и промышленности. Рыбное хозяйство безусловно не может развиваться, если в водоемы поступают токсические для гидробионтов вещества, но в то же время, если удастся органические вещества промышленных стоков превратить в полезную биопро-

дукцию, обеспечив при этом и очистку поступающих в водоемы сбросных вод, то это будет иметь огромное положительное значение и для промышленности, и для рыбного хозяйства. Систему очистки стоков, видимо, во многих случаях целесообразно строить по принципу раздельной поликультуры, где конечная полезная биопродукция получается в последних звеньях системы прудов очистной системы, куда поступают пищевые вещества из выше расположенных звеньев, где они вырабатываются организмами за счет органического вещества промышленных стоков.

Биологические проблемы, связанные с водным хозяйством, весьма многогранны, и закономерно, что в гидробиологии сформировался ряд направлений, связанных с разработкой научных основ той или иной отрасли водопотребления и водопользования (Богоров, 1968; Константинов, 1967; Никольский, 1954, 1970). Но в то же время взаимосвязанность хозяйственных и научных проблем разных отраслей водного хозяйства, необходимость их комплексного решения является тем фундаментом, который обеспечивает существование гидробиологии как единой науки. Существование гидробиологии как научной биологической дисциплины определяет необходимость разработки биологической теории водного хозяйства в условиях комплексного использования водных ресурсов, такой теории, которая обеспечивала бы прогрессивное развитие и сегодня, и в перспективе всех отраслей хозяйства, связанных с водопотреблением и водопользованием. К. А. Тимирязев подчеркивал, что нет чистой и прикладной науки, а есть единая наука и ее приложения к практике. Всякая наука разрабатывает как проблемы, направленные на нужды хозяйства будущего — перспективные проблемы, так и проблемы, необходимые для нужд сегодняшнего дня, — оперативные проблемы. Это полностью относится и к гидробиологии. И от того, по какому пути пойдет гидробиология — по прагматистскому, деля свою науку на «чистую» и «прикладную», или исходя из принципа единства теории и практики, — в очень большой степени будет зависеть успех гидробиологии в разработке биологической теории и успешное решение водохозяйственных и других практических проблем.

Трофологическое направление в гидробиологии зародилось непосредственно под влиянием запросов рыбного хозяйства и в этом отношении им достигнуты, пожалуй, наибольшие успехи. И сегодня, как и двадцать пять лет назад, гидробиология отстает от запросов рыбного хозяйства (Гиевская, 1947), хотя и рыбное хозяйство далеко не полностью использует достижения гидробиологии.

Возникнув под влиянием нужд рыбного хозяйства, трофологическое направление оказывается несомненно актуальным и для разработки проблем, нужных другим отраслям хозяйства, а главное — для решения генеральной задачи — обеспечения эффективного комплексного использования водных ресурсов, получения от них полезной биопродукции максимальной величины и обеспечения чистоты вод. Обе эти задачи взаимосвязаны и при правильном

их решения они не только не противоречат одна другой, но взаимно обеспечивают успех решения обеих проблем. Н. С. Гаевская (1948) в пределах трофологии водных организмов выделяет два взаимосвязанных направления — трофэкологическое и трофодинамическое. Познавая закономерность питания и пищевых отношений в водоемах, трофология позволяет подойти к количественной оценке процессов круговорота органического вещества в водоемах и понять качественную специфику работы каждого звена. Не случайно сейчас делаются иногда удачные попытки математической интерпретации пищевых отношений в водоемах (Крогиус, Крохин и Меншуткин, 1969). Этому, несомненно, способствовало и внедрение точных методов в трофологию. Однако Н. С. Гаевская (1948) права, указывая, что «мы, конечно, не отождествляем понятия точности биологического метода с возможностью при помощи него получить математическое выражение данного явления. Как известно, в одних случаях такое тождество уместно и правильно, в других же случаях — мы чисто биологическим анализом и формулировкой правильнее осмысливаем биологические явления и их причинные связи». К сожалению, погоня за математическим описанием того или иного биологического процесса без достаточного его биологического анализа приводит к чрезмерному упрощению явления, потере его специфики, а тем самым невозможности использования полученных данных на практике. Получается работа, имеющая, благодаря обилию формул, весьма наукообразный вид, но ничего не могущая дать ни теории биологии, ни хозяйству. Научная несостоятельность некоторых таких работ показана на ряде конкретных примеров, например А. С. Константиновым (см. статью в этом сборнике). Пожалуй, успехи отечественного трофологического направления в гидробиологии в очень большой степени объясняются тем, что оно сохранило свою экологическую направленность — стремление выявлять качественную биологическую специфику явлений, а не пошло по пути построения оторванных от действительности схем «потоков энергии» в водоемах. Несомненно, что отечественная трофология владеет сейчас рядом важных биологических закономерностей, понятий и показателей, а также специфическими приемами исследований, которые позволяют этому одному из важнейших направлений гидробиологии успешно развиваться и полноценно отвечать на запросы народного хозяйства. Из общих биологических закономерностей, находящихся «на вооружении» трофологии, упомянем хотя бы установление закономерной взаимосвязи широты спектра питания (эври- и стенофагии) с обеспеченностью пищей, зональность этого явления и его связь с величиной оплаты корма (Гаевская, 1955, 1966; Никольский, 1947, 1965).

Очень важно также установление определенной обратной связи между обеспеченностью пищей и величиной кормового коэффициента (Гаевская, 1947, и др.). Большое значение для успешной разработки теории трофологии имеют также выявленные законо-

мерности, как связь обеспеченности пищей с защищенностью потребителя (понятие триотрофа) (Мантейфель, 1961), наличием убежищ и других способов защиты у жертв (Боруцкий, 1960; Карзинкин, 1952).

Для работ по реконструкции фауны и организации наиболее продуктивной поликультуры важное значение имеет понимание закономерностей пищевых отношений у видов в пределах одного фаунистического комплекса и между видами, принадлежащими к разным фаунистическим комплексам (Никольский, 1947, 1965). Особенно для повышения эффективности рыбоводства имеют значение выявленные закономерности смены состава пищи в оптогенезе и теория этапности развития рыб в целом (Васнецов, 1953), которая вполне приложима и к оптогенезу других водных организмов. Мы отметили лишь очень немногие из тех закономерностей, которые выявлены трофологией и смежными дисциплинами и имеют первостепенное значение при разработке практических вопросов водного хозяйства. Не менее существенное значение для развития трофологии и ее помощи хозяйству имеет четкая формулировка основных понятий, а также нахождение определенных показателей, отражающих то или иное состояние организма и общества или биологический процесс. Надо сказать, что до недавнего времени в этом отношении была довольно большая путаница. Е. В. Боруцкий (1960, 1961) четко разграничил такие понятия, как кормовые ресурсы, кормовая база, кормность и обеспеченность пищей. В выработке определенных биологических показателей, характеризующих питание и пищевые отношения рыб, большая заслуга принадлежит Г. С. Карзинкину (1952), В. С. Пилеву (1955), А. А. Шорыгицу (1952), Е. Р. Фортунатовой (1964) и многим другим. Такие показатели, как индекс выбора, индекс пищевого сходства, коэффициент продуктивного действия, индекс потребления и другие, введенные отечественными исследователями, широко вошли сейчас в практику экологических исследований.

Каковы же основные задачи, стоящие сегодня перед трофологией в области разработки вопросов, решение которых необходимо для обеспечения комплексного высокоэффективного использования водных ресурсов?

Задачи трофологии в области построения рационального рыбного хозяйства подробно рассмотрены Н. С. Гасвской (1947, 1955), Г. С. Карзинкиным (1952) и Е. В. Боруцким (1960). Рассмотрим те проблемы, которые стоят перед трофологией в связи с комплексным использованием водных ресурсов. Естественно, что задачи трофологии, связанные с решением рыбохозяйственных проблем, оказываются общими и при решении всей комплексной проблемы.

Водное хозяйство заинтересовано в обеспечении чистоты вод и получении максимума полезной продукции с водоемов. Необходимо обеспечить максимальное удаление органического вещества из водоемов в виде полезной продукции. К сожалению, это даже в рыбопродуктивных хозяйствах обеспечивается совершенно удовлетво-

рительно. Так, при спуске одного рыбхоза в дельте Волги менее 1% органического вещества содержалось в хозяйственно ценной биопродукции в виде молоди промысловых рыб, более 99% приходилось на бесполезную, в виде жесткой водной растительности. Колоссальное количество биогенов, поступающее в коллекторно-дренажную сеть, вызывает ее зарастание и теряется для производства полезной продукции. В то же время огромные средства малоэффективно затрачиваются на механическую и химическую очистку ирригационных систем. Существеннейшим бичом водоснабжения, как известно, является цветение водосмов — бурное развитие фитопланктона. Применение химических и механических методов для борьбы с цветением, особенно в крупных водохранилищах южной зоны, пока не дало ощутимых результатов. Следовательно, задача, поставленная перед трофологией, заключается в том, чтобы изыскать биологические методы борьбы с растительностью, обеспечив при этом максимальный выход хозяйственно ценной биопродукции, а это требует овладения всеми звеньями трофических цепей, связанных с утилизацией поступающего в водоемы органического вещества. Поэтому разработка научных основ применения биометода для регуляции зарастания и цветения водосмов с одновременным обеспечением выхода полезной биопродукции связана с постановкой широких трофологических исследований.

Как хорошо известно, на каждом звене трофических цепей от продуцентов к консументам первого, второго и последующих порядков происходит значительная потеря продукции, поэтому хозяйство заинтересовано в том, чтобы хозяйственно ценный биопродукт был бы уже вторым звеном трофической цепи, т. е. непосредственно использовал автотрофов. В связи с этим особый интерес как биомелиораторы, дающие цепную продукцию, представляют растительноядные рыбы. Сейчас уже накоплен большой опыт по использованию белого амура для очистки от мягкой и жесткой растительности рыбоводных прудов ирригационных систем, водоемов охладителей электростанций. Успешно ведутся опытные работы по очистке от высшей растительности оросителей и коллекторно-дренажной сети. При этом, в отличие от механического и химического методов корневая система сохраняется, что способствует укреплению берегов каналов. Научная задача, как мне представляется, здесь в первую очередь заключается в отработке наиболее рациональных норм посадки, при которых обеспечивалась бы наиболее эффективная утилизация кормов: популяция рыбы-мелиоратора не голодала и в то же время подоем не зарастал. Как известно, кормовой коэффициент, т. е. эффективность утилизации кормов, непосредственно связан с объемом корма. Как установлено Н. С. Гаевской (1947), кормовой коэффициент у дафний при питании протококковыми водорослями в условиях невысокой обеспеченности пищей, равен 6, а при переобеспеченности кормом в виде тех же водорослей он увеличивается до 51—

250. С другой стороны, слишком плотные посадки белого амура при отсутствии интенсивного промысла приводят к истощению этой рыбы. Она легко поражается паразитами, что может вызывать даже гибель, как это имело место в некоторых перенаселенных водоемах. Поэтому оптимизации и биологическое обоснование норм посадки, наряду с решением других задач, представляется одной из очень важных проблем. Необходимо отработка таких норм, при которых из года в год водоем давал бы максимальную рыбную продукцию, в то же время не разрастал водной растительностью. Это относится как к ирригационным системам, так и к рыбоводным прудам и водоемам-охладителям электростанций и производств. Значительно хуже разработано для борьбы с цветением применение рыб-фитопланктофагов, в первую очередь белого толстолобика, хотя, как указывалось выше, на примере некоторых водохранилищ Туркмении, устранение «цветения» с помощью этой рыбы может быть весьма эффективным.

Толстолобик практически потребляет и усваивает, видимо, все виды планктонных водорослей наших водоемов. И в естественных условиях в бассейне Амура (Боруцкий, 1950), и в прудовых хозяйствах (Саввина, 1968) толстолобик потребляет в пищу в той или иной мере и синезеленые водоросли. По сравнению с другими фитофагами степень усвоения растительной пищи у толстолобика выше. Так, по данным Е. В. Боруцкого (1950, 1961), толстолобик потребляет 58,4% заключенного в водорослях общего азота, белый амур 56%, а подуст-чернобрюшка *Xenocypris macrolepis* (Bleek.) только 2%.

Естественно, питание толстолобика, как и всех других рыб, носит в известной мере селективный характер и, понаб в гущу синезеленых водорослей, особенно *Microcystis*, он стремится, при наличии другой пищи, уйти, но утверждение, что синезеленые толстолобиком совершенно не усваиваются — основано на недоразумении. По отношению к молоди белого толстолобика экспериментально показано, что «основные виды синезеленых водорослей (*Aphanisomenon flos-aquae*, *Anabaena spiroides*, *A. variabilis*), которыми главным образом и обусловлено «цветение» водоемов, хорошо потребляются и усваиваются молодью толстолобиков (особенно белого) (Панов, Сорокин и Мотенкова, 1969). Конечно, в некоторых случаях синезеленые водоросли, так же как некоторые другие растения, могут быть «трофическим тупиком». Но задача биометода и заключается в том, чтобы такие трофические тупики ликвидировать. Как хорошо показала Н. С. Гаевская (1948) применительно к фитопланктофагам-беспозвоночным: «Если доступная пища находится в умеренном количестве в окружающей среде, то она дольше остается в кишечнике и лучше усваивается. Если же пища находится в избытке... то она фильтруется и заглатывается непрерывно и проходит через кишечник с такой быстротой, что лишь незначительная часть ее может утилизироваться. Это и послужило причиной ошибочных

заклучений некоторых авторов, в том числе Наумана, о неперевариваемости планктонных водорослей низшими ракообразными.

Мы имеем в данном случае то явление избыточного потребления пищи, которое качественно хорошо известно для многих групп водного населения (включая и рыб.— Г. И.) и населения суши.

«... описанные процессы энергичного, но малопродуктивного выедания первичной продукции сопровождаются обильным выделением фекалий... В фекалиях имеется огромное количество клеток переваренных, но в той или иной мере поврежденных во время пребывания в кишечнике. Эти клетки с нарушенными жизненными функциями, потерявшие присущую им в нормальном состоянии регуляцию управления жизненными процессами, начинают быстро подвергаться автолизу и лизису. Далее, как это наблюдалось в наших опытах, процессы автолиза и лизиса могут стремительно охватить всю популяцию водорослей и быстро, иногда в течение нескольких часов, свести ее на нет. Первичная продукция как бы растворяется на глазах экспериментатора, водоем совершенно осветляется и лишь на дне его кое-где заметны зеленые палеты осевших водорослей» (1948, стр. 42—43).

Далее Н. С. Гаевская (1948, стр. 44) совершенно правильно заключает, что «Изучение этих явлений, а также явления избыточного питания у разных групп водного населения, как момента вероятно универсального, в питании водных животных заслуживает серьезного внимания. Без ясных представлений об этих сторонах трофики водоемов любые схемы, подобные, например, схеме Петерсена для датских вод, основанные на кормовом коэффициенте, равном 10, и любые энергетические схемы, подобные схеме Липдемана, могут оказаться висющими в воздухе». При разработке биологических методов борьбы с цветением, используя растительноводных рыб и обеспечивая при этом максимальный выход хозяйственно ценной биопродукции в виде рыбьего мяса, эти основополагающие высказывания Н. С. Гаевской необходимо внимательно учитывать. При разработке биометода борьбы с цветением и макрофитами необходимо учитывать и время воздействия на регулирующую популяцию. Как показал Г. С. Караникин (1967, стр. 887) на примере питания трубочников, если культура водорослей, скармливаемая трубочникам, находилась в состоянии расцвета, «то подавляющее большинство клеток, заглоченных червями, противостояло переваривающей силе кишечного тракта трубочников. Клетки водорослей оставались живыми и не теряли способности к движению». Если же культура паходилась в несколько угнетенном состоянии или была молодой, то большинство клеток трубочниками переваривалось. Естественно, что если мы будем использовать толстолобика и других фитофагов для борьбы с цветением, в том числе и с синезелеными, в момент максимума их развития, когда они часто бывают токсичными, то трудно рассчитывать на положительные результаты.

Подавление водорослей фитофагами должно осуществляться в момент начала подъема их численности, когда они лучше усваиваются для рыб. Опять же важное значение имеет отработка необходимых норм посадки, которые должны рассчитываться таким образом, чтобы, с одной стороны, избежать перекорма и получить наиболее эффективную оплату кормов, но в то же время обеспечить необходимую регуляцию фитопланктона и не допустить развития «цветения воды». В отношении фитопланктофагов эта задача, видимо, решается несколько легче, чем для рыб, потребляющих высшую водную растительность, благодаря быстрому воспроизводству и тем самым восстановлению численности и биомассы фитопланктона. Как известно, количество и размеры рыб-фитофагов в широтах больше, чем в умеренных. По мере движения от экватора к полюсу в северном (а, видимо, и в южном) полушарии количество рыб-фитофагов и их размеры уменьшаются, и в водоемах высоких широт рыбы-фитофаги практически отсутствуют (Никольский, 1967). В то же время многие водоемы высоких широт нуждаются в биологической меллорации как в подавлении цветения, так и регуляции численности и биомассы макрофитов. Здесь, видимо, приходится идти путем получения хозяйственно ценной биопродукции через трехчленную пищевую цепь: растения — беспозвоночные фитофаги — животные рыбы. Как показывают исследования Н. С. Гаевской (1966 и др.), ассортимент растительных беспозвоночных, которые могут быть использованы в пищу промысловыми рыбами, и в высоких широтах достаточно велик и интенсивность потребления ими растительности в северных широтах может быть вполне достаточна для регуляции ее развития.

Много сложных трофологических проблем встает в связи с более эффективным хозяйственным использованием водохранилищ. В общей форме эта задача может быть сформулирована как проектирование и создание такой экосистемы, которая была бы приспособлена к водоему нового типа со специфическими особенностями режима, каким являются водохранилища, работала бы как биологический меллоратор и в то же время обеспечивала бы высокий выход полезной биопродукции. При проектировании такой поликультуры для водохранилищ разных зон и разного хозяйственного назначения нам представляется необходимым исходить из следующих основных требований: 1) чтобы максимум продукции получался за счет наиболее близких к продуцентам звеньев трофических цепей; 2) чтобы естественная кормовая база утилизировалась наиболее полно; 3) чтобы из водоема изымался наибольший процент от поступающего в него органического вещества. Сама поликультура должна быть достаточно устойчивой и эластичной и слагающим ее видам обеспечивалось успешное прохождение всех звеньев жизненного цикла. Как известно, в водохранилищах в связи с специфическими особенностями их уровняго режима наиболее сложно дело обстоит с воспроизводством (включая и питание на ранних этапах онтогенеза) фитофильных рыб. Их воспро-

изводство человеку в значительной мере приходится брать в свои руки. Это же в большинстве водохранилищ относится и к пелагофильным рыбам. И если воспроизводство видов, входящих в состав поликультуры, оказывается в значительной мере под контролем, это позволяет регулировать как структуру популяций отдельных видов, так и соотношение численности и биомассы отдельных видов в экосистеме.

Особое внимание должно быть обращено на значение в трофодинамике водохранилищ затопляемой зоны и на разработку методов повышения этого значения путем абиотической и биотической мелiorации. На необходимость этих исследований еще в 1947 г. указывала Н. С. Гаевская, которая писала: «Изучение влияния колебаний уровня водохранилища на его прибрежную флору и донное население, закономерностей в смене сообществ в этой зоне, а также экологических, физиологических и морфоадаптивных реакций ее обитателей на периодическое и непериодическое осушение и заливание прибрежной зоны представляет одну из первоочередных задач гидробиологии в отношении водохранилищ, требующую при этом разработки специальных приемов исследования. Эти явления, меняя состав и величину кормовой базы для рыб, условия нереста и многое другое, дают весьма существенный резонанс в рыбном населении и в рыбопродуктивности водохранилищ» (1947, стр. 35). К сожалению, построению интенсивного рыбного хозяйства на водохранилищах уделяется очень мало внимания.

Я смог остановиться лишь на некоторых вопросах трофологии, разработка которых представляется особенно актуальной в связи с развитием водного хозяйства нашей страны, призванного обеспечить прогресс всех отраслей, связанных с водопользованием и водопотреблением.

И если генеральная задача биологии в области повышения продуктивности суши заключается в разработке методов повышения использования фотосинтетически активной радиации, для создания полезной биопродукции, то задача гидробиологии расширяется и в дополнение к повышению утилизации ФАР, падающей на поверхность вод, добавляется еще обеспечение наиболее эффективного использования поступающего в водоемы с суши органического вещества — его изъятия в виде хозяйственно ценной биопродукции и тем самым поддержания чистоты природных вод. При этом, естественно, не исключается роль водных организмов в минерализации и осаждении в грунт взвешенных в воде веществ. Эта деятельность водных организмов имеет также важное значение в процессе самоочистки водоемов. Трофологические исследования для решения этой сложной, первостепенной важности задачи имеют главенствующее значение. И мы, гидробиологи и ихтологи, должны приложить все силы к тому, чтобы наши водоемы были бы чистыми и высокопродуктивными. Решать эти задачи необходимо не оторванно одна от другой, а во взаимной связи.

ЛИТЕРАТУРА

- Богоров В. Г.* 1968. О задачах гидробиологии. В кн. «Некоторые проблемы гидробиологии». М., МОИП.
- Богоров В. Г.* 1969. Жизнь океана. М., «Знание».
- Боруцкий Е. В.* 1950. Материалы о питании амурского толстолобика *Nurphthalnichthys molitrix* Val.—Труды Амурск. ихтиол. экспед., т. 1.
- Боруцкий Е. В.* 1960. О кормовой базе.—Труды Ин-та морф. животных, вып. 13.
- Боруцкий Е. В.* (ред.) 1961. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М., Изд-во АН СССР.
- Васнецов Б. В.* 1953. Этапы развития костистых рыб.—Сб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М., Изд-во АН СССР.
- Веригин Б. В.* 1963. Проблема биологической меллиорации водоемов — охладителей тепловых электростанций и их рыбохозяйственного использования.—Сб. «Проблемы рыбохозяйственного использования растительных водоемов СССР». Ашхабад.
- Гаевская Н. С.* 1947. Некоторые задачи гидробиологии в области рыбного хозяйства.—Рыбн. хоз-во, № 10.
- Гаевская Н. С.* 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи.—Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М., Изд-во АН СССР.
- Гаевская Н. С.* 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства.—Труды Совещ. по методике науч. кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Гаевская Н. С.* 1966. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М., «Наука».
- Гурвич Л. Ш.* 1961. Роль природных богатств в развитии производительных сил. М., Соцэкгиз.
- Ильев В. С.* 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат.
- Карзинкин Г. С.* 1936. Теория биологической продуктивности водоемов как рабочая схема.—Зоол. журн., т. XV, вып. 2.
- Карзинкин Г. С.* 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат.
- Карзинкин Г. С.* 1967. Развитие проблемы биологической продуктивности водоемов за пятьдесят лет советской власти.—Вопр. ихтиол., т. 7, вып. 5 (46).
- Карзинкин Г. С.* 1968. Некоторые общие представления Карла Маркса о плодородии почвы и их отражение в проблеме биологической продуктивности водоемов.—Вопр. ихтиол., т. 8, вып. 3 (50).
- Константинов А. С.* 1967. Общая гидробиология. М., «Высшая школа».
- Крозиус Ф. В., Крохин Е. М. и Мешуткин В. В.* 1969. Сообщество пелагических рыб озера Дальнего. М., «Наука».
- Мантейфель Б. П.* 1961. Вертикальные миграции морских организмов. II. Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб планктофагов.—Труды Ин-та морф. животных, вып. 39.
- Мураевский С. Д.* 1936. Пути построения теории биологической продуктивности водоемов.—Зоол. журн., т. 15, вып. 4.
- Насыров Ю. С.* 1969. Биологическая продуктивность естественных растительных сообществ и коэффициент использования ФАР в различных вертикальных поясах Таджикистана.—Сб. «Общие теоретические проблемы биологической продуктивности».
- Никольский Г. В.* 1947. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их диетамике во времени и пространстве.—Изв. АН СССР, серия биол., № 1.
- Никольский Г. В.* 1949. Возможность рыбохозяйственного использования водопроводных водохранилищ.—Рыбн. хоз-во, № 1.
- Никольский Г. В.* 1950. О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов.—Зоол. журн., т. 29, вып. 6.

- Никольский Г. В.* 1954. О некоторых вопросах гидробиологии.— Журн. общ. биол., т. 15, вып. 3.
- Никольский Г. В.* 1965. Теория динамики стада рыб. М., «Наука».
- Никольский Г. В.* 1967. О зональности продукционного процесса и биотических отношений в водоемах.— Зоол. журн., т. 46, вып. 4.
- Никольский Г. В.* 1970. О содержании и структуре гидробиологии как биологической дисциплины.— Гидробиол. журн., т. VI, № 4.
- Павловский Е. И. и Берг Л. С.* 1948. Академик Сергей Алексеевич Зернов.— Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М.
- Панов Л. А., Сорокин Ю. И. и Мотенкова Л. Г.* 1969. Экспериментальное изучение питания молоди толстолобика.— Вопр. ихтиол., т. 9, вып. 1 (54).
- Савина Р. А.* 1968. Питание белого толстолобика в условиях прудовых хозяйств РСФСР.— Сб. «Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб». М., «Наука».
- Фортунова Е. Р.* 1964. Об индексах питания у рыб.— Вопр. ихтиол., т. 4, вып. 1 (30).
- Шорыгин А. А.* 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат.

ОЧЕРК ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Н. Н. Смирнов

(Институт эволюционной морфологии
и экологии животных АН СССР)

Питание — центральный процесс, определяющий продукцию любых животных под воздействием условий, в которых они реализуются. Питание водных животных с давних пор уделяется значительное внимание. Накопившиеся в этой области факты и представления сложились в систему знаний — трофологию. Основная цель данного очерка — проследить формирование трофологических идей.

Первоначальные наблюдения и обобщения. Уже древние мифы содержат некоторые указания на питание водных животных, часто фантастически преобразованные. В индийской книге «Шатапатхабрахмана» (около VIII в. до н. э.) содержится такое описание разговора маленькой рыбы с Ману, предком людей: «Так как мы малы, нас сильно истребляют, потому что рыбы поедают рыб. Посади меня сначала в кувшин. Когда я перерасту его, выкопай яму и посади меня в нее. Когда я перерасту ее, пересади меня в море, потому что тогда меня не смогут уничтожить» (I книга). В этом древнем тексте уже замечено большее поедание хищниками молодых рыб, по сравнению со старшими возрастными. Эта же беседа содержится в более поздней Махабхарате.

Аристотель высказал суждение о различии пищи у разных животных: «Пища же различается больше всего в зависимости от матери, из которой они состоят, так как от нее идет рост каждого согласно природе» («История животных», цит. по 1883). Аристотель дал также общее представление о процессе переработки пищи в организме. Он довольно подробно для своего времени учитывал морфологию органов, связанных с питанием у различных групп животных, в том числе водных, и сообщил некоторые сведения о питании последних. Аристотель указывает, что актинии поедают мелких рыб, кальмары и каракатицы — хищники и захватывают крупных рыб, в состав пищи раков входят весьма разнообразные объекты — от мяса до водорослей. Четвертая глава восьмой книги «Истории животных» посвящена питанию рыб.

После Аристотеля появилось первое, по-видимому, представление о пищевой цепи с указанием растений как начального звена. Оно в поэтической форме выражено римским поэтом Вергилием (42—38 г. до н. э. «Буколики», эклога 2): «Волка преследует льви-

да свирепая. Козочку сам волк. Козочка игривая преследует цветущий клевер».

Накопление фактов. Результаты развернутого исследования питания рыб были опубликованы в 1547 г. Япом Дубравнусом. Он подробно рассматривает питание карпа, подразделяя его пищу на две группы: водных донных животных и насекомых, которые падают на поверхность воды. В этом труде указывается на хищный характер питания щук и форелей.

Уже Пьер Белон (1553) для установления состава пищи рыб применил вскрытие и просмотр содержимого желудков. В книге Гильома Ронделе (1554) содержатся многочисленные замечания о составе пищи ряда рыб. Ронделе различает всеядных рыб и монофагов. На состав пищи ряда рыб указывают Конрад Геснер (1558), Альдрованди (1606, 1623), И. Джонстон (1657), Молиньёкс (1696—1697).

Белон (1553) сообщал также некоторые данные о питании иглокожих и строении их ротового аппарата. Ронделе (1554) приводит некоторые данные о питании головоногих моллюсков. Из червей сначала обратило на себя внимание питание пиявок. Еще Олаус Магнус (1555) изображает пиявок, присосавшихся к ногам человека и лошади.

В книге Олауса Магнуса (1555) изображены косатки, выдирающие из тела кита куски мяса. Здесь же имеются также изображения чудовищных китообразных и рыб, пожирающих друг друга, а наряду с этим морского змея с человеком в пасти. Среди всего этого встречаются живые наблюдения, так Олаус Магнус пишет, что белый медведь ловит рыбу подо льдом.

Адам Олеарий (1647) во время путешествия в Россию наблюдал на Каспийском море пеликанов и отметил, что у пеликанов на нижней половине клюва помещается поместительный мешок: «В мешок эта птица собирает себе рыбу; горло у птицы широкое. В некоторых местах птицу эту приручают и употребляют для ловли рыбы; но в таком случае вокруг шеи птицы завязывают особый узел, чтобы пойманную рыбу она не в состоянии была проглотить, по так бы приехала ее в мешке хозяину».

Иоаннес Джонстонус (1657) в своей книге, содержащей описание строения и жизни многих водных животных, сообщил наблюдения о питании некоторых моллюсков, прежде всего хищных: осминог поедает различных ракообразных, рыб и самих осминогов; каракатица поедает рыб; кальмар поедает рыб, а также раков. По Джонстону, лангуст ест рыб; речной рак поедает пададь, которой его можно привлечь; крабы едят моллюсков, а также своих сородичей.

В 1697 г. М. Листер наблюдал питание гребешка, который отцеживает мелких животных из воды, а некоторых, по его наблюдениям, также активно схватывает. В 1737 г. Реомюр отметил, что личинки ручейников поедают растения.

Бастер в 1739 г. описал разрушительную работу шапеша. Он

указывает, что этот моллюск питается деревом и описывает раковину, преобразованную в буравящий орган.

В труде О. Фабриция «Гренландская фауна» (1780) упоминается о том, что головоногие моллюски едят ракообразных.

Огромный шаг к познанию биопродукционных закономерностей был сделан с развитием микроскопии, создавшим самую возможность изучения мелких организмов и их образа жизни. Левенгук (1713) наблюдал питание коловраток и нашел, что седиментирующие коловратки отбрасывают не подходящие им в пищу частицы.

Швейцарский учитель Абраам Трамблэ (1742, 1744) впервые изучал питание экспериментально. Он поставил многочисленные опыты с кормлением гидр различными пищевыми объектами. Трамблэ детально описывает для прикрепленных инфузорий и мшанок работу органов, добывающих пищу (1744, 1747). Трамблэ справедливо полагает, что создаваемые этими животными токи воды увлекают частицы, служащие пищей. Для изучения движения, увлекающего пищу, были применены разнообразные условия. Трамблэ установил, что пресноводные мшанки добывают свою пищу путем фильтрации. Трамблэ поставил многочисленные опыты с кормлением гидр ветвистоусыми и ракушчовыми рачками, малощетинковыми червями, личинками комаров и молодью рыб. Из детально описанных опытов Трамблэ сделал вывод: «Полипы едят большинство мелких насекомых (животных), находящихся в пресных водах. Они прекрасно питаются червями, куколками комаров и других мелких мошек» (1744, стр. 143). Поедают гидры и мальков рыб. Трамблэ ставит и вопрос о том, кем потребляются сами гидры. С большим трудом удавалось ему заставить съесть гидр водяных жуков или рыб. В результате этих работ было получено довольно полное представление о хищном характере питания гидр и деталях поглощения ими добычи. Трамблэ высказывает и более общие соображения (называя насекомыми большинство водных животных, кроме рыб): «Лишь немногие насекомые не имеют своих врагов. Воды кишат пожорливыми животными, уничтожающими друг друга. Пожравший многих, в свою очередь пожирается и притом животными, часто гораздо более мелкими, чем он сам» (стр. 170).

А. И. Резель (1749) в своих обширных публикациях «Увеселения посредством насекомых», сопровождаемых множеством точных и живых цветных рисунков, приводит наблюдения о питании водных насекомых — ручейников, жуков, стрекоз. В третьем томе названной работы (1755) Резель указывает, что водяной скорпион питается водными насекомыми. Рапатра изображена с пойманной ею личинкой поденки. Исследования Трамблэ и Резеля намного опередили свое время.

Сламмердам (1752, 1758), на основании вскрытий, пришел к выводу, что личинки поденок питаются илом, а взрослые поденки не едят. Он пишет, что огромные количества личинок поденок поедаются рыбами. Упавших в воду взрослых поденок поедает форель.

а на суше их поедают ласточки и другие птицы. Личинка мухи львинки, по наблюдениям Свамердима, питается илом.

Де Геер описывает подводных гусениц, питающихся растениями (1752). Для личинок ручейников им указано питание водными растениями. Однако Де Геер видел, как личинки ручейников пожирают и водных личинок различных насекомых (1771).

Джон Хил (1752) упоминает, что щука обычно ест рыб, но также и лягушек, змей, крыс и мелких водоплавающих птиц. По Кейтсеби (1754), кишечноплавательный мешок с Багамских островов содержал кораллы, раковины и другие измельченные твердые материалы. Сомы, по данным этого автора, питаются рыбой, в том числе особями своего вида, рак-отшельник поедает плоды, но также и остатки рыбы и другие вещества животного происхождения.

По данным Отто Фабрициуса (1780), морские амфиноды всеядны, но предпочитают падаль, циклопиды питаются мелкими животными, морские многощетниковые черви поедают мелких червей.

О. Фабрициус (1780) наблюдал хищное питание плавунца.

О. Ф. Мюллер (1774) писал о хоботных пиявках, что они своим хоботом способны проникнуть далеко внутрь раковинки улиток и таким образом овладевают добычей. Мюллер сообщает данные о питании нескольких видов пиявок, причем некоторые из них высасывали личинок плавунца, некоторые захватывали живых ракообразных и поедали улиток. Рыбья пиявка им была найдена в глотке рыбы.

Русская литература конца XVIII в. содержит довольно подробные данные о питании рыб. С. Крашенинников (1755) сообщал сведения о питании некоторых рыб и рыбоядных птиц, а также морских и связанных с водой зверей: синучи питаются «...рыбою, тюленьми, а может быть и бобрами морскими и другими животными...», морские коровы питаются определенными видами бурых водорослей...»

«Когда на устьях рек появится рыба, то медведи с гор стадами к морю устремляются, и в пристойных местах сами промышляют рыбу; при которой чрезвычайном множестве бывають они столь приморчивы, что один только мозг из голов сосут, а тело бросают за негодное. Напротив того, когда рыба в реках перемежается и на тундрах корму не станет, то не брезгают они и валяющимися по берегам костями их».

А. Т. Болотову принадлежат живые и красочные описания питания различных рыб. Питание щуки, например, он описывает таким образом (1782): «Щука, как известно, есть наихищнейшая рыба, причиняющая везде, а особливо в прудах, великий вред. Она не только пожирает всякую мелкую рыбу, но и хватает и молодых гусениц, а в сажелках и садках хватает за ноги самого человека, и потому по справедливости называется рыбным волком; ибо как волк в лесу с зверями, так она в водах с рыбами обходится. В брю-

хе у ней нахаживали не только всякую рыбу, но и бросаемых в воду мертвых гусят, котят, также змей, мышей, лягушек молодых карпов, сельдей, окуней, водяных птиц, части мертвого человеческого тела, колкие водяные орехи... в пустых же водах и в случае преселикого голода довольствуется она водяными насекомыми; словом, она не щадит и собственной своей породы и похищает все, что ухватить может, не разбирая, может ли она проглотить, или не может».

А. Т. Болотов (1782) характеризует и роль щуки в рыбоводных карповых прудах.

В статье «Об окунях» А. Т. Болотов (1783) указывает: «Окуни, как известно, причисляются к числу хищных рыб: ибо хотя оные собственно питаются малевскими плотичками и уклейками, однако жрут они и все, что им попадается, по которой причине и не сажаются в карповые пруды; ибо они в них не менее, как и щуки, могут причинить великое опустошение, и не допустить завестись никакой мелочи» (1783). Писал он также о питании сома (1785а) и пескаря (1785в).

А. Т. Болотов (1782, 1783, 1785) мог сделать некоторые предложения по кормлению разводимых рыб и раков. Он рекомендует кормить карпов и линей пищей растительного происхождения, хищных рыб разного рода мясом, раков же внутренностями животных. На основании своих работ (1788), он пришел к выводу: «Ежели пруд или сажалка невелика, а рыбы в ней великое множество, то натура сама внушает нам, что тут рыба вся не может находить себе довольного пропитания и что в таком случае необходимо надобно натуре помогать и рыбу сию кормить, когда не всегда, так временно».

А. Т. Болотов останавливается (1788) на роли лягушек в рыбоводных прудах, по его мнению: «Лягушки неоспоримо причиняют прудам вред через поядание рыбной икры и самих молодых рыбок, и для сего одного достойны уже того, чтоб их стараться возможнейшим образом истребить... Для сего истребления их во многих иностранных книгах предлагаются раки, а именно, чтоб в те пруды, где лягушек много, сажать и завести в них раков; ибо раки лягушкам смертельные неприятели, то не преминут они их скоро перевести, или по крайней мере гораздо поубавить».

В русской печати того времени публиковались также переводы работ иностранных авторов, содержащие данные по питанию рыб. В 1779 г. появился перевод из Линнея под названием «Благоустройство природы». О питании рыб в нем говорится следующее: «Рыбы в водах отчасти питаются травой, а отчасти животными: те поедают растения, а сии червей и насекомых. Но дабы не все им в пользу предано было, то поставлены хищные рыбы, которые, делая на стада их набеги, размножившееся число водяных жителей уменьшают... Сонная рыба, валяющаяся на дне сверх того, что подвергается насилью некоторых насекомых, как то раков, также пожиряема бывает от угрей и клештых вьюнчиков».

Адъютант Академии наук Н. Озерецковский в 1780 г. перевел работу Голдшмита, в которой приведены довольно подробные данные о питании рыб: «Золотой чебак и серебряная рыба не имеют кажется надобности ни в какой другой пище, кроме воды или содержащихся в ней насекомых, кои столь малы, что простым глазом и приметить их не можно... Те, у коих рот шире, ищут и добычи большей; причем даже и своей собственной породы не щадят. Большие рыбы вообще притесняют почти все жизни одаренные существа, и часто остервеняются из добычи, которую друг у друга отнимают... Ракушки и устрицы стерегут их, раскрыв свои раковины, и когда маленькая рыба в них попадает, то они их сжимают и пожирают ее на досуге в своей темнице».

В работах А. Т. Болотова мы находим данные по членистоногим: «Раки питаются травами и кореньями, равно как и хищником: они жрут и поедают рыб, лягушек, улиток и лакомы к стерже» (1782); жуки-плавунцы пожирают насекомых и нападают на рыб (1787).

По О. Мюллеру (1785), большинство свободноживущих низших ракообразных питаются растительной пищей. Он наблюдал также, как водные клещи высасывают этих низших ракообразных. Левенгук считал, что циклоп питается растительной пищей и что он поедает собственную молодь.

У. Барtram (1792) был свидетелем того, что североамериканские аллигаторы пожирают огромные количества рыбы, а также молодь своего вида. По его описанию, мягкопанцирная водяная черепаха питается рыбой, лягушками, птенцами. Он приводит наблюдения о питании некоторых рыбоядных птиц, в том числе пеликанов. Ч. Дарвин (1839) указал на питание моллюска *Aplisia* прибрежными водорослями, описал способ поедания кокосовых орехов у краба пальмовый вор (биргус).

В самом начале XIX в. общее представление о том, что растения в конечном итоге обуславливают существование животных, было выражено вполне определенно. Об этом писал уже Э. Дарвин (1803, по изд. 1954, стр. 99) «...процесс выработки сахара в сосудах растений, по-видимому, является великим источником жизни всех организованных созданий». А. Гумбольдт (1806) указывал, что органическое вещество, за счет которого существуют животные, создается растениями. Несмотря на осознание того, что именно растения доставляют первопищу животным, отчетливое представление о пищевых цепях в водоемах сложилось много позднее. Роль макроскопических растений, как основных первичных продуктов в водоемах, очень долго оставалась неизвестной.

Ч. Дарвин пишет в 1839 г.: «Центральная и тропическая часть Атлантического океана кишат множеством Pteropoda, Crustacea и Radiata и пожирающими их летучими рыбами, которые, в свою очередь, становятся добычей боинтов и альбинок. Я полагаю, что многочисленные низшие пелагические животные питаются инфу-

зориями, которые, как известно из исследований Эренберга, встречаются во множестве в открытом океане, но чем же, спрашивается, поддерживают свое существование инфузории в этой прозрачной синей воде?»

Одновременно с подходом к общим схемам пищевых взаимоотношений продолжалось дальнейшее накопление фактов, углубление исследований механизма питания. Нужно отметить, что до середины XIX в. подходу к общим представлениям о трофических связях в водоемах способствовало преимущественно изучение питания беспозвоночных.

В. Кэрби и В. Спенс (1818) сообщают данные о питании водных насекомых и отмечают хищничество водяных пауков.

В 1832 г. Ослер обратил большое внимание на питание ряда моллюсков, исследуя морфологию ротовых частей в связи со способами поглощения пищи. По его данным, брюхоногий моллюск *Trochus* отщипывает свою пищу парой челюстей, *Turbo* отрывает ее с помощью языка, *Patella* глотает найденную пищу целиком. Перечисленные виды питаются растениями, причем в пищеварительном канале *Patella* были найдены фукус и ульва. *Vuccinum*, *Murex*, *Cypraea*, *Natica* — хищники, поедающие моллюсков. *Janthina* питается планктонными ракообразными.

Окен (1836) предполагает, что личинки ручейников питаются растениями, вещества же животного происхождения служат им пищей только в редких случаях. Личинки *Hydrophilus* нападают на насекомых, улиток и даже рыбешек.

Дэллиш (1849) уже так описывал захватывание пищи сидящей коловраткой из семейства *Asplanchnidae*: особыми частями коловращательного аппарата в воде создается два течения, вовлекающих мелких пищевых организмов «...достигая места, где встречаются два противоположных круговых потока, пища сейчас же направляется назад по прямой линии между ними, и таким образом попадает в ротовое отверстие животного. Кажется, однако, что имеет место ясная избирательность, так как малейшее боковое движение переднего конца животного дает ему возможность избежать объекта, слишком большого для проглатывания, или которого оно стремится избежать». Описав столь точно процесс седиментации, Дэллиш указывает состав пищи, в том числе отмечает поедание моллюди своего вида.

Берд (1850) наблюдал, как остракоды пожирали *Chirocephalus*, циклопы поедали мертвых остракод.

Берд (1850) отмечал, что многие рыбы в значительной мере питаются низшими ракообразными. Он считает вероятным, что качество мяса некоторых пресноводных рыб в какой-то мере зависит от состава их пищи. Некоторые пресноводные рыбы, как отмечает Ч. Дарвин (1859), поедают семена многих растений, например кубышки и рдеста. Теоретические представления Ч. Дарвина были мощным стимулом исследований питания и пищевых взаимоотношений.

Развитие общих представлений. На фоне накопленных знаний о водных животных и их питании К. М. Бэр впервые мог сформулировать ряд общих представлений о пищевых связях водных организмов. Взгляды К. М. Бэра неоднократно обсуждались (Соловьев, 1941; Ярекюльс, 1962; Боруцкий, 1960, 1967). Отметим здесь лишь, что он видел целостную картину пищевого ряда — от растений до хищников (1860). Бэр считал, что сток, принося питательные вещества, в сильнейшей степени влияет на образование пищевых ресурсов в водоеме. Бэр говорил о важной роли растений как первого звена пищевого ряда. Однако часть его изложения в значительной степени основана на предположениях, что стоит в связи с недостаточной наученностью микрофауны и микрофлоры в то время.

Развитие общих идей было продолжено трудами С. Форбса. Он изучал питание раздельно по размерным группам (1880, 1880а, 1883), имея в виду тот факт, что пища неоднократно меняется с возрастом. При изучении питания Форбс (1883) прибегает к экспериментам. Изучив пищевые взаимоотношения рыб, Форбс указывает, что необходимо их учитывать при регулировании количества отдельных рыб в водоеме. Если предпринимать хозяйственные меры вслепую, т. е. без научной ясности, отмечает он (1880), то может получиться результат, обратный желаемому. В результате изучения питания разнообразных рыб в одной из более поздних работ Форбс разделяет их на ряд групп по питанию: фитофедов, растительноядов, планктоноядов, моллюскоядов, насекомоядов, рыбоядов, а также питающихся падалью и всеядных (1914).

Стефен Форбс (1880) выразил следующую знаменательную мысль: «Без сомнения, из всех свойств среды, окружающей индивид, ни одно не влияет на него в одно и то же время столь сильно, разнообразно и так глубоко, как элементы его пищи. Даже климат, сезон, почва и неорганическая среда влияют обычно на животное через его пищу в той же степени, как и непосредственно. По линии питания животные соприкасаются друг с другом и с окружающим миром в наибольшем количестве пунктов; по этой линии они сталкиваются наиболее тесно, по этой линии борьба за существование становится наиболее острой и наиболее смертельной, и наконец, по этой линии почти все животные вступают в контакт с материальными интересами человека. Мы считаем поэтому, что этот предмет представляет собой особый интерес и для работника хозяйства. Он включает многие из важнейших взаимоотношений вида и может быть сравнительно сделан ядром, вокруг которого группируются все факты его биологии».

На основании обширного фактического материала по питанию животных, накопленного к этому времени, стали быстро развиваться общие представления о динамике пищи в водоеме. В развитии этих представлений важнейшее значение имело установление основы пищевых цепей.

Четкое представление о пищевых цепях в водоеме дал В. Ген-

зен (1875, 1887, 1897). В. Гензец указал, что именно растения являются группой, составляющей основу трофических цепей, в море это прежде всего планктонные водоросли. Развитие обобщающих идей сопровождалось развитием методики исследований. В. Гензец (1882—1884, 1887, 1901) разработал и широко применил количественные методы, что также является его крупной заслугой. Новая методика открыла новые горизонты. В. Гензец (1887) принял попытку оценить продукцию планктонных водорослей, а с другой стороны оценить потребность потребителей зоопланктона в пище. При этом он сообщает сведения о неизвестном ранее питании веслоногих рачков. Гензец (1873) уделял значительное внимание и питанию рыб.

От детального изучения пищевых отношений в водоеме Гензец принял к идее о производительности водоема и сделал попытку определить продуктивность моря количественно (1887, 1897). Одним из стимулов работ Гензеца были интересы рыбного промысла. Изложение представлений В. Гензеца на русском языке появилось в 1888 г. в «Вестнике рыбопромышленности». После работ Гензеца на протяжении нескольких десятилетий исследовался вопрос, являются ли непосредственно водоросли первоисточником или они выделяют в воду продукты синтеза, которые уже потребляются животными. Вопрос о характере пищевых рядов и о характере их первого звена оставался центральным в течение долгого времени.

Разведение водных животных также способствовало расширению исследования их питания. Поскольку запас живого корма ограничивает возможности рыбовода, Люгрэн (Франция) в своем форелевом хозяйстве в Грема с 1884 г. применял разведение кормовых животных. В качестве корма для форели им выращивались циклопы, *Daphnia*, *Cypris*, *Gammarus*, *Stylina proboscidea*, *Limnaea*, *Sphaerium* и личинки *Chironomus*, *Ephemera*, *Phryganidae*, *Culex* (Раверэ-Ваттель, 1882, 1887, 1889, 1892).

Люгрэн разводил корм в бассейнах размером $36,6 \times 3,7$ м и глубиной 1,5 м. Разведение кормовых животных осуществлялось в двух сопряженных бассейнах: в одном из них рыба питалась разведенными рачками, в другом они тем временем выращивались. Через месяц рыбы перекусались в бассейне с разведенным кормом, а в первом бассейне в течение очередного месяца разводилась кормовая фауна. Ф. Мэсон (1889) полагал, что такая система становится автоматической.

Фрюириг (1877) применял разведение живого корма для рыб. Корм разводился в мелких прудиках (Мариенцеллер, 1877).

Мунтадас (Испания, 1887, 1889), излагая свои работы по выращиванию живого корма, ссылается на Карбонье (Carbonnier), отмечавшего, что наиболее *Gammarus* способствует разведению лососевых. Мунтадас набрал поэтому для разведения именно бокоплав. В его бассейнах молодь форели поедала бокоплавов, а когда форель подрастала, она находила в бассейнах раков, ры-

бешек и головастиков. Для защиты от хищников один из бассейнов был прикрыт легким домиком, а приток воды и сток были отгорожены решетками. Бокоплавов молодь форели предпочитала стужкам крови, а кормление мясом не привело к лучшему росту рыбок, по сравнению с кормлением бокоплавами.

Эндрию (1892) в каютах выращивал бокоплава в достаточно большом количестве, чтобы он мог служить кормом для рыб (по Бушкилю, 1931).

В России Н. А. Дешп (1889, 1895, 1896) предпринял попытку разведения дафний как корма для молоди рыб. Он полагал, что дафнии питаются инфузориями. Разводил он дафний в ямах или в чанах, куда в качестве удобрения вносили голубиный или коровий помет. Разведение дафний по способу Н. А. Дешпа и было вскоре применено в Париже (Аноним, 1892). О. А. Гримм (1893) рекомендовал применять этот способ в рыбоводстве. Н. Бородин (1898) в качестве одной из задач рыбоводства в России называл искусственное разведение пищи рыб.

Наряду с попытками разведения живого корма шло изучение питания разводимых объектов. Возникла необходимость детально и с количественной стороны изучать питание этих организмов (Naumann, Г. П. Шпет).

В дальнейшем методы выращивания дафний как корма для рыб разрабатывала Н. С. Гаевская (1940, 1945). Ее исследования питания и пищевой элективности дафний остаются влиятельными до сих пор (Гаевская, 1948, 1949).

Дальнейшее изучение начальных звеньев пищевых цепей. Дж. Тилден (1927, 1928, 1937) подчеркивает, что водоросли являются основным источником пищи всех морских животных. К этому времени широко развернулись исследования питания водных животных. Если за три столетия с 1547 до 1860 гг. мы могли найти около ста сообщений о питании водных животных, то в 1927 г. Д. Тилден могла составить библиографическую работу, посвященную специально потребности водорослей морскими животными. Этот неполный список охватывает период с 1880 по 1925 г. и содержит 115 работ, главным образом на английском языке.

В 1908 г. А. Пюттер, сравнив потребность водных животных в пище по потреблению кислорода и действительное потребление оформленной органической пищи, а также сравнив количество органического вещества в виде организмов и растворенного органического вещества, пришел к выводу, что оформленная пища по покрывает пищевых потребностей животных; эти потребности удовлетворяются за счет растворенного органического вещества. Если же роль растворенного органического вещества так велика, то нельзя продуктивность моря непосредственно связывать с потреблением водорослей. В питании рыб, так же как и в питании множества других водных животных, по А. Пюттеру (1909), растворенные органические вещества также играют значительную

роль. В связи со своими взглядами на питание водных животных растворенным органическим веществом А. Пюттер (1908а) считал, что роль подорожлей — прежде всего в выделении в воду растворимых продуктов синтеза, которые уже и используются животными.

Взгляды А. Пюттера были подытожены им в книге «Питание водных животных и круговорот веществ в водоемах» (1909). Здесь также подчеркивается преимущественная роль растворенных органических веществ в питании большинства водных животных, по сравнению с оформленными органическими частицами (планктоном, в том числе фитопланктоном). Положительным явилось применение Пюттером оценки обмена веществ по потреблению кислорода, а также учет химического состава пищи при оценке ее качества. В названной книге Пюттер дает обзор со своих позиций питания простейших, губок, кишечнополостных, ракообразных, насекомых, оболочников, рыб и других позвоночных.

Пюттер и в дальнейшем развивал эту точку зрения. Множество исследований последовали за высказываниями Пюттера. Одни подтверждали его точку зрения, другие опровергали. Действительно, теории Пюттера в ее крайней форме противоречила совокупность морфологических и физиологических адаптаций водных животных, направленных на добычу и переваривание пищевых частиц.

Надо было установить физиологическую возможность усвоения животными растворенных органических веществ. Круг А. (1930) указал, что *Daphnia*, *Dreissena*, мелкие карповые рыбы, головастики в растворах глюкозы потребляют такое ее количество, которое покрывает только около четверти потребности в пище, в то же время эти организмы выделяют аналогичное поглощенному количеству органических веществ.

В последнее время новыми (изотопными) методами установлено некоторое усвоение водными животными растворимых органических соединений. В другой работе А. Круг (1931), разбирая работы Пюттера и ряд работ, развивающих теорию Пюттера, указывает на основании новых фактов, что в форме организмов и детрита в воде присутствует достаточное количество пищи для животных. Возможно, пишет Круг, что некоторые животные (простейшие) живут за счет питания растворенными органическими веществами. Круг считал, что живые планктонные подорожли накапливают большую часть продуктов ассимиляции, а не выделяют их в воду. Разбирая аргументы Пюттера в пользу того, что рыбы, актинии, асцидии и коленоды поглощают значительное количество растворенных органических веществ, он пришел к выводу, что эти аргументы не убедительны. Круг пишет, что покроны водных животных непроницаемы для внешнего органического вещества.

А. Круг и К. Берг (1931) проследили зависимость между количеством фитопланктона и ветвистоусых рачков в озере, при-

чем эта зависимость была установлена и в отношении химического состава. Максимум ветвистоусых совпал с максимумом белка в фитопланктоне. Это обстоятельство стало еще одним свидетельством в пользу того, что в природе именно оформленное органическое вещество является основным источником питания.

А. Крог (1934) излагает картину пищевых отношений в море, принципиально близкую к тому, что дал В. Гензеп. Однако А. Крог применяет накопленный наукой за полстолетия обильный материал. Рассматривая жизнь на океанских глубинах, Крог (1934) также в первую очередь разбирает питание, как центральный вопрос жизни животных. И в этом случае он полагает, что главная пища глубоководных животных — оформленные частицы.

После работ Крога точка зрения, что растения, главным образом фитопланктон, а также детрит, составляют основу трофических цепей в водоемах, снова получила общее признание. Еще Ломали (1909) указывал на большую значимость детрита и наупланктона в питании водных животных.

В результате относительно питания водных животных накопилось столько идей и фактов, что учение о нем выделилось в самостоятельный раздел гидробиологии. В 1934 г. С. А. Зернов для учения о питании водных организмов ввел название трофология.

В логическом развитии трофологических идей выдающееся значение имеют исследования А. А. Шорыгина. А. А. Шорыгин ввел в трофологию ряд новых представлений, понятий и показателей.

В одной из своих статей (1939) он пишет: «Правильное хозяйственное использование биологических богатств какого-либо водоема невозможно без знания тех пищевых взаимоотношений, которые имеют место в этом водоеме. Огромный интерес эти взаимоотношения представляют и с чисто теоретической точки зрения. Особенно ясно их значение осознано при изучении и эксплуатации небольших замкнутых водоемов... Но и в условиях больших морских водоемов пищевые взаимоотношения в их конечном результате определяют продуктивность этих водоемов». С этой позиции Шорыгин (1952) изучал использование пищевых ресурсов Каспийского моря.

Н. С. Гаевская разрабатывала трофологию водных животных как самостоятельное направление в гидробиологии. Свои работы в этой области она начала в 1934 г. В первом периоде развития трофологического направления преобладало изучение питания и пищевых взаимоотношений водных беспозвоночных. Затем началась исследования потребности животными различных категорий пищевых ресурсов: морских водорослей и береговых выбросов (ряд сообщений с 1954 г.), пресноводных личинок, макрофитов.

С 1938 г. Н. С. Гаевская начала публикацию серии статей о новых методах в изучении питания водных организмов. В число их были разработаны трудоемкие методы получения стерильных

животных и их кормовых объектов (Гаевская, 1938, 1946), способствовавшие правильной оценке представлений Пюттера.

Трудами школы Н. С. Гаевской изучено питание большинства групп пресноводных и некоторых морских животных. Н. С. Гаевская применила трофологические данные в качестве научной основы нового метода разведения живых кормов для рыб, основанного на раздельном выращивании разных звеньев пищевой цепи. Большое значение для развития трофологических исследований имело организованное в 1954 г. научное Совещание по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Доклад Н. С. Гаевской стал трофологическим введением к этому Совещанию (он был первым). В этом докладе отмечено, что продукция различных водных растений используется животными неодинаково, а в некоторых случаях очень слабо. «Для суждения о кормовой базе водоема надо знать, как населяющие его виды реально используют тот растительный материал, массовые его виды, который производится в водоеме, и как влияют на его продуцирование, в свою очередь, сами трофические процессы» (Гаевская, 1955, стр. 11). Подчеркнуто первостепенное значение знания биологического качества процессов. В докладе указано, что до сих пор слабо изучено влияние на питание различных факторов среды.

Материалы о трофической роли в водоемах высших растений обобщены Н. С. Гаевской в книге, опубликованной в 1966 г.

Значительное влияние на развитие теории трофологии оказала работа Е. В. Боруцкого (1960) «О кормовой базе», впервые давшего определение ряду понятий в этой области. Методы изучения питания рыб были суммированы в «Руководстве», созданном под редакцией Е. Н. Павловского и Е. В. Боруцкого (1961).

Развитие исследований питания рыб и пищевых взаимоотношений рыб в советский период рассмотрено Е. В. Боруцким и М. В. Желтековой (1967). Советскими авторами создана система понятий и индексов, характеризующих питание и пищевые связи рыб, и накоплен обширный фактический материал.

В трофологии сложилась возможность перейти от количественной оценки питания отдельных видов к общей количественной оценке трофических процессов, в частности с помощью использования энергетических измерителей. Однако характерной чертой трофологии всегда было внимание к качеству видов, участвующих в этих процессах, различающихся многообразными морфологическими, механическими, биохимическими и физиологическими свойствами.

Все более глубокому пониманию процессов образования продукции, их внутренней основы, особенностей пищеварения и обмена отдельных групп, биологического качества продукции способствовало появление сводок по физиологии различных водных животных (Wunder, 1936; Пучков 1941, 1954; Кузнецов 1948, 1953; Brown, 1957; Waterman, 1960, 1961; Wilbur, Yonge, 1964, 1965, и др.).

В последнее время усилилось внимание к морфологии органов, участвующих в питании (например для ракообразных — Фруег, 1963, 1968). Это направление показало большое значение даже малозаметных морфологических различий.

Всякого рода трофодинамические расчеты встречаются с рядом проблем, для решения которых еще нет достаточных данных. К их числу относятся недостаточность или неограниченность пищевых ресурсов, неполное использование пищевого ресурса, изменение величины рациона и усвоения при избытке пищи для определенных потребителей в водоеме.

Если пищевой ресурс неограничен, то в качестве лимитирующего выступает другой фактор. Неограниченным пищевым ресурсом представляются макрофиты для растительноядных беспозвоночных, беспозвоночными поедаются лишь несколько процентов от их продукции (Odum, 1963), детрит в литорали пресных водоемов для ветвистоусых рачков. В последнем случае лимитирующим фактором становится кислород.

Есть указания как на очень большие, так и на малые рационы. Еще недостаточно исследована природа тех и других. В длительных опытах определены как низкие величины относительных суточных рационов, например 10—27% для олигохеты *Chaetogaster*, так и высокие рационы, например 564—608% для олигохет из *Tubificidae* (данные Т. Л. Подзубной) и до несколько тысяч процентов у хидориды *Euryceratls lamellatus* (Смирнов, 1962). Еще большие рационы определены для коловраток (Эрман, 1963).

Параллельно с исследованиями состава пищи водных животных, рационов, экологии питания, трофологического значения особенностей самих животных развивалось энергетическое направление, ставившее задачей познание кругооборота вещества и энергии в водоемах прежде всего с количественной стороны (Винберг 1962, 1964, 1969; Сущевя, 1969; Odum, 1963; Macfadyen, 1964).

Энергетическое направление преследует цель выразить общую динамику вещества и энергии в водоеме. Оно в большей степени исходит от водоема, чем от организмов, и принимает во внимание наиболее общие их свойства, в первую очередь простоту, калорийность, дыхание, величину рационов, то или иное обилие. Исследования, основанные на энергетическом принципе, недостаточно выражают разнообразие морфологических и физиологических адаптаций различных видов водных организмов. Между тем специфические адаптации видов сами по себе обуславливают наличие и возможность того или иного процесса в различных конкретных условиях. И в теоретическом и в практическом отношении в биологических процессах на первое место выступает их качество, наряду с количественной и энергетической стороной. Представляется, что биологический смысл в большой мере заключен именно в видовом качестве и отклонениях от обобщенных выражений тех или иных процессов.

Так, использование растительной продукции может быть со-

вершено различным и зависеть как от ее видового качества, так и от органов щитания животных, что определяет и ограничивает круг потребителей.

Путь к синтезу. Исследователи, изучающие прежде всего видовой состав сообществ, пришли к своим количественным индексам (индекс разнообразия и др.) (Goulden, 1966, 1969; De Costa, 1968). Однако, как отмечает Смит (Smith, 1968), еще не найдено способа соотносить видовое разнообразие и представление о потоке энергии через экосистему.

Предстоит дальнейшее продвижение по пути синтеза многообразных особенностей видов и обобщенных количественных характеристик. Определяется переход от схем, отражающих динамику организмов в водоемах в обобщенных категориях, к схемам, включающим качество и специфику отдельных компонентов (пищевых объектов и потребителей).

Дальнейшие исследования, как нам представляется, должны быть нацелены на познание системы продукционных процессов в водоеме, определяемой «...противоречивыми отношениями добычи и избегания, проявляющимися в самых разнообразных формах адаптации...», как указано Н. С. Гаевской (1955, стр. 7), в отнюдь не ограничивающейся рамками динамики вещества и энергии.

ХРОНОЛОГИЧЕСКИЙ СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Просмотренные периодические издания

- 1665—1860. Philosophical Transactions of the Royal Society of London (Phil. Trans.).
- 1728—1751. Commentarii Academiae Scientiarum imperialis Petropolitanae. Tome 1—14.
1728. Краткое описание комментариев Академии наук на 1726. СПб.
- 1748—1754. Содержание ученых рассуждений императорской Академии наук, т. 1—4. СПб.
- 1779—1781. Академические известия, ч. 1—8. СПб.
- 1750—1776. Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae. Tomi I—XX.
- 1777—1786. Acta Academiae scientiarum imperialis Petropolitanae.
- 1778—1779. Сельский житель, ч. 1—2.
- 1780—1789. Экономический магазин, ч. 1—40.
- 1787—1806. Nova acta Academiae scientiarum imperialis Petropolitanae. Tomi I—XV.
1805. Journal de la Société des naturalistes de Moscou. I—II.
- 1806—1820. Memoires de la Société imperiale des naturalistes de Moscou.
- 1809—1830. Memoires de l'Academie imperiale des sciences de St.—Petersbourg. V serie. Tomes 1—XI.
- 1820—1825. Nouveaux memoires de la Société imperiale des naturalistes de Moscou.
- 1829—1809. Bulletin de la Société imperiale des naturalistes de Moscou.
- 1831—1833. Memoires de l'Academie imperiale des sciences de Saint—Petersbourg. Sciences mathematiques, physiques et naturelles. Tome 1—11.
- 1835—1859. Memoires de l'Academie imperiale de sciences de St.—Petersbourg. Sciences mathematiques, physiques et naturelles. Second partie. Sciences naturelles. VI serie. Tomes I (III) — VIII (X).

- 1854—1860. Вестник естественных наук, издаваемый Имп. Московским обществом испытателей природы.
- 1837—1842. Bulletin scientifique publié par L'Academie imperiale des sciences de Saint — Pétersbourg. Tomes 1—10.
- 1843—1859. Bulletin de la classe physico — mathématique de l'Academie imperiale des sciences de St-Petersbourg. Tomes 1—17.
- 1859—1860. Bulletin de l'Academie imperiale des sciences de St-Petersbourg, t. 1, 2.
- 1859—1860. Memoires de l'Academie imperiales des sciences de St-Petersbourg. VII serie, t. 1—2.
- VIII в. до н. э. The satapatha — brâhmana. Translated by Julius Eggeling. Oxford. 1882. The sacred books of the East, v. XII.
- IV в. до н. э. Аристотель. О частях животных. 1937. М.
- IV в. до н. э. Aristotele. Histoire des animaux d'Aristote, t. 1—3. 1883. Paris. Перевод и комментарий J. Barthelemy — Saint Hilaire.
- I в. до н. э. Лукреций. О природе вещей. Перевод Петровского Ф. А. 1946.
- IV в. в. э. Матсьопаканам, или сказание о рыбе (из Махабхараты). Перевод Павла Петрова. Москвитинин, ч. IV, № 8, стр. 404—409. 1841.
- I в. до н. э. Вергилий. Буколики.
1547. *Dubravius J.* Buch von den Teichen und den Fischen, welche in denselben gezüchtet werden. Übersetz. A. Müstner u. J. Kolmann. Wien. 1906.
1554. *Rondeletti G.* Libri de piscibus marinus in quibus verae piscium essiges expressae sunt. Lugdini.
1606. *Aldrovandi U.* De reliquis animalibus exanguibus libri quatuor post meritem eius editi: nempe — De mollibus, crustaceis, testaceis, et zoophytis. Bononia.
1623. *Aldrovandi U.* De piscibus libri V et de Cetis liber I. Francofurti.
1647. *Оскариу А.* Подробное описание путешествия годштинского посольства в Московию в Персию в 1633, 1636 и 1639 годах М., 1870.
1657. *Jonstonus J.* Historiae naturalis de piscibus et cetis. Libri V. Amsterdami.
1657. *Jonstonus J.* Historiae naturalis de exanguibus aquaticis libri IV. Amsterdami.
1696. *Molyneux T.* Of an underscribed Scolopendra marina.— Phil. trans., v. 19, N 225. From: Phil. Trans. Abridged, v. IV, 1809.
1697. *Lister M.* The dissection of the scallop.— Phil. Trans., v. 19, N 229, 1809.
1700. *Vallisneri A.* Dialogi supra la curiosa origine suiluppi e costumi di varii insetti. Batav.
1713. *Vallisneri A.* Nuove esperienze et osservazioni di varii insetti. Padua.
1713. *Leuwerhhoek A.* Some further microscopical observations on the animalcula found on duckweed.— Phil. Trans, v. 28, N 337, 1809.
1726. *Vallisneri A.* Essperienze ed osservazioni intorno all'origine sviluppi e costumi di vari insetti con altre spettanti alla naturale e media storia. Padova.
1737. *Reaumur M. de.* Memoires pour servir a l'histoire des insects. Tome 3. Paris.
1739. *Baster J.* On the worms which destroy the piles on the coasts of Holland and Zealand.— Phil. Trans., v. 41, N 445, 1809.
- 1740—1749. *Klein T.* Historiae piscium naturalis. Godani.
1742. *Trembley A.* Observations and experiments on the fresh — water polypus.— Phil. Trans., 42, N 467, 1809.
- 1744a. *Трамбля А.* Мемуары к истории полипов. М.—Л., Биомедгиз, 1—343.
- 1744b. *Trembley A.* Observations on several newly discovered species of fresh — water polipi.— Phil. Trans., N 474, 1809.
1744. *Collinson P.* Observations of the hardness of shells and on the food of coal — fish.— Phil. Trans., N 472, 1809.
1747. *Trembley A.* On several species of small water insects (animalcula) of the polypus kind — Phil. Trans., v. 44, 1809.
1749. *Rösel A. J.* Die monatlich — herausgegeben Insecten — Belustigung. 2. Theil. Nürnberg.

1751. *Peyssonel*. A treatise on coral, and several other productions furnished by the sea, in order to illustrate natural history.— *Phil. Trans.*, v. 47. 1809.
1752. *Hill J.* An history of animals. A general natural history, vol. 3. London.
1752. *Swammerdam J.* Bibel der natur. Aus dem holländischen übersetzt. Leipzig.
- 1752—1771. *DeGeer C.* Memoires pour servir a l'histoire des insects. T. 1—2. Stockholm.
1754. *Catesby M.* The natural history of California, Florida, and the Bahama islands. V. II. London.
1755. *Крашенинников С.* Описание земли Камчатки. Т. 1, 2. СПб., Изд. АН.
1758. *Swammerdam J.* The book of nature; or, the history of insects. Translated from the Dutch and Latin original editions. London.
1771. *Gmelins G.* Reise durch Russland. 1. Theil.
1774. *Gmelins G.* Reise durch Russland. 2. Theil.
- 1773—1774. *Müller O. F.* Vermium terrestrium et fluviatilium seu animalium infusorium helminthicorum et testaceorum non marinorum succincta historia. V. 1—2.
1775. *DeGeer C.* Memoires pour servir l'histoire des insects. Stockholm.
1775. *Rösel von Rosenhof A. J.* Der monatlich herausgegeben Insecten—Belustigung. Dritter Theil. Nürnberg.
1779. *Линней К.* Перевод: Благоустройство природы.— Академические известия, ч. 1.
1780. *Голдшмит.* Переведено адъютантом Н. Озерецковским. Натуральная история о рыбах вообще.— Академические известия, ч. VI.
- 1782a. *Болотов А. Т.* О карпах.— Экономический магазин, ч. IX, № 11.
- 1782b. *Болотов А. Т.* О раках.— Экономический магазин, ч. IX, № 11.
- 1782c. *Болотов А. Т.* О щуках.— Экономический магазин, ч. 12, № 100; 337—351.
- 1783a. *Болотов А. Т.* Об окулях.— Экономический магазин, ч. XIII, № 8.
- 1783b. *Болотов А. Т.* О содержании рыб в садках.— Экономический магазин, ч. 14, № 30.
- 1785a. *Болотов А. Т.* О сомах.— Экономический магазин, ч. 23, № 72.
- 1785b. *Болотов А. Т.* Некоторые замечания о пескарях.— Экономический магазин, ч. 24, № 90, 187—190.
1786. *Болотов А. Т.* О черепахах.— Экономический магазин, ч. 25, 389—400.
1787. *Болотов А. Т.* Некоторые практические и нужные замечания о водных жуках.— Экономический магазин, ч. 29, № 2.
- 1788a. *Болотов А. Т.* Нечто об истреблении в прудах лягушек.— Экономический магазин, ч. 35, № 69, 269—270.
- 1788b. *Болотов А. Т.* Нечто о кормлении в прудах рыбы.— Экономический магазин, ч. 36, № 9.
1792. *Bartram W.* Travels through North and South Carolina, Georgia, East and West Florida. London.
1803. *Дарвин Э.* Храм природы. Перевод Н. А. Холодковского. Изд. АН СССР. 1954. (*Darwin E.* The temple of nature). М., 1—240.
1806. *Гумбольдт А.* Идеи о физиономичности растений. В: *Гумбольдт А.* География растений. 1936. М.—Л., Сельхозгиз. 1—228.
1807. *Гумбольдт А.* Идеи о географии растений. В: *Гумбольдт А.* География растений. 1936. М.—Л., Сельхозгиз. 1—228.
1809. *Ламарк Ж.-Б.* Философия зоологии, т. 1, гл. 4. М.—Л., 1935. Бюмедица.
1809. *Tilesius G. T.* De nova acinarium specie gigantea kamtschatica.— Memoires Acad. imp. sci. St.—Petersbourg, t. I.
1810. *Tilesio G. T.* Piscium camtschaticorum терпук et вахня.— Memoires Acad. imp. sci. St.—Petersbourg, t. II.
1811. *Tilesio G. T.* Piscium camtschaticorum descriptiones et icones.— Memoires Acad. imp. sci. St.—Petersbourg, t. III.
- 1817a. *Johnson I. R.* Observations on the Hirudo vulgaris.— *Phil. Trans.*, p. I.
- 1817b. *Johnson I. R.* Observations on the Hirudo complanata and Hirudo stagnalis now formed into a distinct genus under the name Glossopora.— *Phil. Trans.*, p. II.

- 1818—1820. *Kirby W., Spence. W.* An introduction to entomology or elements of the natural history of insects, v. 1—4. 3d edition.
1822. *Johnson J. R.* Observations on the genus *Planaria*.— *Phil. Trans.*, p. II.
1830. *Elles J.* The water beetle.— *The magazine of natural history*, v. III, N 12.
1832. *Ozler E.* Observations on the anatomy and habits of marine testaceous molluscs, illustrative of their mode of feeding.— *Phil. Trans.*, p. II.
1832. *J. D.* Brief notices of the habits and transformations of the dragon fly.— *The magazine of natural history*, v. V, N 28.
1832. *Долубовский Н.* Опыт естественной истории российских птиц. М.
1834. *Pictet F. J.* Recherches pour servir a l'histoire et a l'anatomie des Phryganides.
1834. *Laclépède B. G.* ed. Oeuvres. L'histoire naturelle des quadrupèdes ovipares, des serpents, des poissons et des cétacés. Paris, t. 1.
1830. *Laclépède B. G.* ed. Oeuvres. L'histoire naturelle des quadrupèdes ovipares, des serpents, des poissons et des cétacés. Paris, t. 2, 3.
1836. *Oken L.* Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände. B. 5, Abt. 3. Stuttgart.
1837. *Templeton R.* Description of a new crustacean animal.— *The Trans. Entomological Soc. of London*, v. II, part I.
1838. *Ehrenberg C. G.* Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig.
- 1838—1840. *Krøyer H.* Danmarks fiske beskrevne of Henrik Krøyer. Kjøbenhavn. 1. II.
1839. *Burmester H.* Handbuch der Entomologie. 2. B. Berlin.
1830. *Дарвин Ч.* Путешествие натуралиста вокруг света на корабле «Бигль». М.—Л., изд-во АН СССР, 1941, 1—617.
- 1830—1840. *Westwood J. O.* An introduction to the modern classification of insects, v. 1—2.
- 1843—1845. *Krøyer H.* Danmark fiske. Kjøbenhavn, 2. B.
1844. *Гумбольдт А.* Космос, опыт философского мироописания, ч. I. Перевод Н. Фролова. СПб., 1848, 1—332.
1845. *Mayer J. R.* Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhange mit dem Stoffwechsel. Heilbronn.
1846. *Moquin — Tandon A.* Monographie de la Famille des Hirudinées. Paris.
- 1840—1853. *Krøyer H.* Danmarks fiske. Kjøbenhavn. 3 B.
1847. *Аксаков С. Т.* Записки об уженье. М.
1849. *Dalrymple J.* Description of an infusory animalcule allied to the genus *Notommata* of Ehrenberg, hitherto undescribed.— *Phil. Trans.*, p. II.
1850. *Baird W.* The natural history of the British Entomostraca. Ray soc. London.
1852. *Аксаков С. Т.* Записки ружейного охотника Оренбургской губернии. Подл. собр. соч., т. 6, 1886.
1853. *Вэр К. М.* Материалы для истории рыболовства в России. Ученое записки императорской Академии наук по первому и второму отделению, т. 2. Также: Materialien zu einer Geschichte des Fischfangs in Russland.— *Bulletin physico — mathématique*, t. II, N 15—18; *Mélanges biologiques*, t. I, 6, 568—652.
1855. *Борисков Я. А.* Гидра, пресноводный полип.— *Вестник естественных наук, издаваемый Московским обществом испытателей природы*, № 21, 657—665.
1856. *Аксаков С. Т.* Записки об уженье рыбы. М.
1856. *Богданов А. Н.* Подъемы или аквариумы.— *Вестник естественных наук*, № 28, 798—811.
1856. *Усов С. А.* Рыбоводство.— *Вестник естественных наук, издаваемый Московским обществом испытателей природы*, № 21, 657—665; № 24, 744—755.
1859. *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора, вып. 1—3. 1845—1859.
1859. *Вронн Н. G.* Die Klassen und Ordnungen des Thier — Reichs, 1. B., Amorphozoen.
1860. *Вэр К. М.* Исследования о состоянии рыболовства в России. Кн. II.

- Рыболовство на Каспийском море и в его притоках. Отчеты начальника экспедиции для исследования рыболовства в Каспийском море и его притоках. Отчет второй за 1854 год.
- 1860b. *Bэр К. М.* Исследования о состоянии рыболовства в России, т. 1. Четвертый отчет.
1870. *Atkins C. G.* Third report of the commissioner of fisheries of the State of Maine.
1873. *Möblius K.* Die Wirbellosen Thiere der Ostsee. Die Fische.— Jahresbericht der Comm. wiss. Unters. deutschen Meere in Kiel. I. Jahrgang.
1873. *Hensen V.* Ueber die Fischfang auf der Expedition.— Jahresbericht der Comm. wiss. Unters. deutschen Meere in Kiel. I. Jahrgang.
1875. *Hensen V.* Ueber die Befischung der deutschen Küsten.— Jahresbericht der Comm. wiss. Unters. deutschen Meere in Kiel, II u. III. Jahrgang.
1878. *Hensen V.* Resultate der statistischen Beobachtungen über die Fischerei an den deutschen Küsten.— Jahresbericht der Comm. wiss. Unters. deutschen Meere in Kiel, IV—VI Jahrgang.
1880. *Forbes S. A.* On the food young fishes.— Bull. Illinois State Laboratory of Natural History, v. 1, N 3. Second edition, 1903.
- 1882—1884. *Hensen V.* Ueber das Vorkommen und die Menge der Eier einiger Ostseefische.— Viertel Bericht der Comm. wiss. Unters. deutsche Meere in Kiel, VII—XI Jahrgang.
- 1883a. *Forbes S. A.* The food of the smaller fresh — water fishes.— Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist., v. 1, N 6. Reprint 1912.
- 1883b. *Forbes S. A.* The first food of the common white — fish.— Bull. Illinois State Lab. Hist., v. 1, N 6. Reprint 1912.
1885. *Вазнер И.* Бесполовыми Белого моря, т. 1.
1887. *Hensen V.* Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibende Materials an Pflanzen und Thieren.— Funfter Bericht der Comm. wiss. Unters. deutscher Meere in Kiel. XII—XVI. Jahrgang.
1888. *Винклер А. Э.* Рыболодный завод в Гремаци (Gremaz).— Вестник рыбопромышленности, № 10, 245—250.
1888. Рыбы морских глубин.— Вестник рыбопромышленности, № 5, 6, 7, 158—161.
1888. *Susta J.* Ernährung des Karpfen und seiner Teichgenossen. Stettin.
1889. *Mason F. H.* Self — reproducing food for young fish.— Bull. Unites States fish commission, v. VII, for 1887. Washington.
1889. *Muntadas F.* Report on the piscicultural establishment of Piedra, Aragon, Spain.— Bull. US Fish comm. for 1887.
1889. *Haveret-Wattel C.* The piscicultural establishment at Gremaz (Ain), France.— Bull. US fish. Comm., 1887.
1891. *Vosseler J.* Die Krebsfauna unserer Gewässer. In: *Zacharias O.* Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Leipzig.
1892. Искусственное разведение дафний.— Вестник рыбопромышленности, № 1, 32—33.
1893. *Гримм О. А.* Беседы о прудовом хозяйстве. Изд. 3. СПб., 1—81.
1896. *Apstein C.* Das Zooplankton. Kiel und Leipzig. 1—201.
1897. *Hensen V. u. Apstein C.* Die Nordsee Expedition 1895 des Deutschen Seefischerei — Vereins. Ueber die Einmenge der im Winter laichenden Fische.— Wiss. Meeresunt., Neue Folge, Bd. II, Heft 2.
1898. *Городин Н.* Рыболовство и рыбный промысел в Западной Европе и Северной Америке, ч. 1. СПб., 1—276.
1899. *Дани Н. А.* Способ размножения дафний для корма рыбоводных хозяйств.— Вестник рыбопромышленности, № 2, февраль. То же в: Размножение дафний для корма рыбных мальков. *Daphnia pulex*. Odessa. 1899. Тот же текст в: Revue des sciences naturelles, 1891, N 19; Blätter für Aquarien und Terrarien Freunde, 1893, IV, N 16.
1899. *Depp N.* Sur l'élevage des daphnies (*Daphnia pulex*) pour la nourriture de alevins.— Bull. soc. centrale d'aquiculture et de la pêche, t. VII, N 12.
1899. *Дани Н. А.* Размножение дафний для корма рыбных мальков. *Daphnia pulex*. Одесса, 1—10.

1901. *Hensen V.* Ueber die quantitative Bestimmung der kleineren Planktonorganismen und über den Diagonal — Zug mittelst geeigneter Netzformen.— *Wiss. Meeresunt.* Neue Folge, Bd. 5, Abteilung Kiel, Heft 2.
- 1908a. *Pütter A.* Die Ernährung der Wassertiere.— *Ztschr. allgemeine Physiol.*, Bd. 7, 283—320.
- 1908b. *Pütter A.* Der Stoffhaushalt des Meeres.— *Ztschr. allgemeine Physiol.*, Bd. 7, 321—368.
1908. *Henze M.* Bemerkungen zu den Anschauungen Pütters über den Gehalt des Meeres an gelösten organischen Kohlenstoffverbindungen und deren Bedeutung für den Stoffhaushalt des Meeres.— *Archiv ges. Physiol.*, Bd. 123, H. 9/10, 487—490.
- 1908—1909. *Dakin W. J.* Notes on the alimentary canal and food of the Copepoda.— *Intern. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.*, Bd. 1, 662—782.
1909. *Lomann H.* Über die Quellen der Nahrung der Meerestiere und Pütters Untersuchungen hierüber.— *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, Bd. 11, 10—30.
- 1909a. *Pütter A.* Die Ernährung der Fische.— *Ztschr. allg. Physiologie*, Bd. 9, 147—242.
- 1909b. *Pütter A.* Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena.
- 1909a. *Wolff M.* Die Ernährung der Wassertiere nach den Untersuchungen von A. Pütter.— *Biol. Centralblatt*, Bd. 29, N 15, 468—481.
- 1909b. *Wolff M.* Ein einfacher Versuch zur Pütterschen Theorie von der Ernährung der Wasserbewohner.— *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, Bd. 11, 716—736.
1914. *Forbes S. A.* Freshwater fishes and their ecology.— *Illinois State Lab. of Nat. Hist.*
1927. *Tilden J. E.* A bibliography of the literature dealing with the algal food of marine animals.— *Journ. Pan — Pacific res. Inst.*, v. 2, N 2, 3—8.
1928. *Tilden J. E.* Our richest source of vitamins.— *Sci. American*, February, 114—117.
- 1930a. *Krogh A.* Ueber die Bedeutung von gelösten organischen Substanzen bei der Ernährung von Wassertieren.— *Ztschr. wiss. Biologie, Abt. C. Ztschr. vergleichende Physiol.*, 12 Bd. 3/4, 668—681.
- 1930a. *Krogh A.* Eine Mikromethode für die organische Verbrennungsanalyse besonders von gelösten Substanzen.— *Bioch. Ztschr.* 221. Bd. 4—6 H, 247—463.
1930. *Krogh A. and Lange E.* On the organic matter given off by algae.— *Bioch. Journ.* v. 2, N 6, 1666—1671.
1931. *Krogh A. und Berg K.* Über die chemische Zusammensetzung des phytoplanktons aus dem Frederiksborg — Schossee und ihre Bedeutung für die Maxima der Cladoceren.— *Intern. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, Bd. 25, H. 3/4, 204—218.
1931. *Krogh A.* Dissolved substances as food of aquatic organisms.— *Biol. Review and biol. proceed. of the Cambridge philos. soc.*, v. VI, N 4, 412—442.
1931. *Buschkiel A. L.* Salmonidenzucht in Mitteleuropa. Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas. Bd. IV, Lief. 2.
- 1934a. *Krogh A.* Conditions of life in the ocean.— *Ecol. monogr.*, v. 4, N 4, 421—429.
- 1934b. *Krogh A.* Conditions of life at great depths in the ocean.— *Ecol. monogr.* v. 4, N 4, 430—439.
1934. *Зернов С. А.* Общая гидробиология, М.— Л., Биомедгиз, 1—504.
1936. *Wunder W.* Physiologie der Süßwasserfische Mitteleuropas. Handbuch d. Binnenfischerei Mitteleuropas. Bd. 11.
1937. *Tilden J. E.* The algae and their life relations. Minneapolis.
- 1938a. *Гаевская Н. С.* О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. I. Определение точного веса мелких водных организмов в живом состоянии.— *Зоол. журн.*, т. 17, вып. 1, 165—174.
- 1938b. *Гаевская Н. С.* О некоторых новых методах в изучении питания вод-

- ных организмов. II. Методы получения бактериологически чистых *Cladocera*, *Ostracoda*, *Rotatoria*.— Зоол. журн., т. 17, вып. 6, 1003—1017.
1939. *Шорыгин А. А.* Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых *Gobiidae* Каспийского моря.— Зоол. журн., т. 18, вып. 1.
1940. *Гавевская Н. С.* О методах выращивания живого корма для рыб.— Тр. Моск. техн. ин-та рыб. промысл. и хоз-ва, вып. 3, 3—16.
1941. *Соловьев М. М.* Бэр на Каспии. Изд-во АН СССР. М.—Л., 1—191.
1941. *Пучков Н. В.* Физиология рыб. М.—Л., Пищепромиздат, 1—298.
1945. *Гавевская Н. С.* Опыт установления кормового коэффициента водорослевого корма для *Daphnia magna* в полевых условиях.— Зоол. журн., т. 24, вып. 2, 80—89.
1946. *Гавевская Н. С.* О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. IV. Новый метод получения бактериологически чистых культур водорослей в короткие сроки времени.— Булл. Моск. общ-ва испыт. природы, отд. биол., т. 51 (2), 13—20.
1948. *Гавевская Н. С.* Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи — Сб. «Памяти акад. Сергея Алексеевича Зернова». М.—Л., Изд-во АН СССР, 27—47.
1948. *Кузнецов Н. Я.* Основы физиологии насекомых, т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1—380.
1948. *Илев В. С.* Трофология как наука.— Природа, № 8.
1949. *Гавевская Н. С.* О пищевой активности у животных фильтраторов.— Труды Всес. гидробиол. общ-ва, т. 1, 407—417.
1952. *Шорыгин А. А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат.
1953. *Кузнецов Н. Я.* Основы физиологии насекомых. М.—Л., Изд-во АН СССР, т. II, 1—402.
1954. *Пучков Н. В.* Физиология рыб. М., Пищепромиздат, 1—371.
1954. *Гавевская Н. С.* Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 1. Питание брюхоногого моллюска *Rissoia splendida* Eichw.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 9, 269—290.
1955. Труды Совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб 21—23 января 1954. М. Изд. АН СССР, 1—200.
1955. *Гавевская Н. С.* Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства.— Труды Совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М.
1955. *Илев В. С.* Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат, 1—252.
1960. *Боруцкий Е. В.* О кормовой базе.— Труды Ин-та морф. животных им. А. Н. Северцова АН СССР, вып. 13. Материалы по кормовой базе и питанию рыб. 1—61.
1960. *Waterman T. E.*, ed. The physiology of Crustacea, v. I. N. Y., and London, Acad. Press, 1—690.
1961. *Waterman T. H.* ed. The physiology of Crustacea, v. II. N. Y., and London, Acad. Press, 1—681.
1961. *Павловский Е. Н., Боруцкий Е. В.*, ред. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. М., Изд-во АН СССР, 1—263.
1962. *Ярвкюльг А. К. М.* Бэр — основоположник рыбохозяйственных исследований в России. Гидробиологические исследования, III. Тарту. Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, 7—26.
1962. *Винберг Г. Г.* Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем. Зоол. журн., т. 41, 11, 1618—1630.
1963. *Эрман Л. А.* Питание колоражков. Автореферат. М., 1—19.
1963. *Одум Е. Р.* Ecology. Перевод: *Одум Е.* 1968. Экология. М., Просвещение, 1—108.

1963. *Fryer G.* The functional morphology and feeding mechanism of the chydorid Cladoceran «*Eurycercus lamellatus*» (O. F. Müller).— *Transact. Royal Soc. Edinburgh*, v. 85, N 14, 335—381.
1964. *Винберг Г. Г.* Пути количественного изучения потребления и усвоения пищи водными животными.— *Журн. общ. биол.*, т. 25, № 4, 254—266.
1964. *Macfadyen A.* Energy flow in ecosystems and its exploitation by grazing. Grazing in terrestrial and marine environments. Blackwells scientific publications. Dorking.
1966. *Гаевская Н. С.* Роль высших растений в питании животных пресных водоемов. М., «Наука», 1—327.
1966. *Goulden C. E.* In: *The history of Laguna de Petenxil.*— *Memoirs of the Connecticut Academy of arts and sciences*, v. XVII.
1967. *Боруцкий Е. В.* и *Желтенкова М. В.* Изучение питания и пищевых взаимоотношений рыб за советский период.— *Вопросы ихтиол.*, т. 7, вып. 5 (46), 801—815.
1968. *DeCosta J.* Species diversity of Chydorid fossil communities in the Mississippi valley.— *Hydrobiologia*, v. 32, fasc. 3—4, 497—512.
1968. *Fryer G.* Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea, Cladocera); a study in comparative functional morphology and ecology.— *Philos. Trans. Royal Soc. London, series B, Biological sciences*, N 795, v. 254, 221—385.
1968. *Smith F. E.* The International Biological Programme and the science of ecology.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, v. 60, N 1, 5—11.
1969. (*Winberg G. G.*) *Винберг Г. Г.* Energy flow in aquatic ecosystems.— *IBP News*, N 12, 22—24.
1969. *Сущенко Л. М.* Количественные закономерности метаболизма и трансформации вещества и энергии ракообразными. Автореф. докт. дисс. М., 1—42.
1969. *Goulden C. E.* Developmental phases of the biocenosis.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, v. 62, N 4, 1066—1073.

О ГИДРОБИОЛОГИИ КАК НАУКЕ И МЕСТЕ В НЕЙ ТРОФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

П. Л. Пирожников
(Гос. ИИОРХ)

Для понимания гидробиологии с ее специфическими объектами, задачами и методами полезно вспомнить историю возникновения этой науки, неотделимую от истории изучения пресноводной и морской флоры и фауны.

Не будет преувеличением сказать, что многие ботаники и зоологи вплоть до середины XIX в. считали важной задачей своей работы составление списков видов растений и животных, обитающих в морях, озерах, реках и прудах, но еще не задавались целью характеризовать население этих водоемов.

Хотя гидробиология как наука оформилась в начале XX в., но первыми гидробиологами стали еще в прошлом столетии те исследователи, которые заинтересовались естественными совокупностями организмов, населяющих толщу воды или дно водоемов, и сделали их объектами изучения. Так определилась потребность в первых гидробиологических понятиях, и они появились. Это были такие понятия, как планктон, бентос, биоценоз.

Видовому составу этих совокупностей по-прежнему придавалось большое значение, но исследователи уже не ограничивались составлением видовых списков, а обращали большое внимание на резко различные количества особей разных видов в пробах планктона или бентоса. Говоря другими словами, объектами изучения становились популяции видов, образующие естественные многовидовые совокупности, т. е. биоценозы, или еще более крупные совокупности, именно: планктон моря, озера или реки в целом или донное население каждого из таких водоемов.

Наши предшественники в области гидробиологии хорошо понимали, что количественное развитие планктона или бентоса находится в той или иной зависимости от ряда факторов, среди которых удастся выделить главные и второстепенные. Многие в этом отношении уже в начале XX в. дали экспедиции по изучению планктона Атлантического океана, работы ряда русских и зарубежных биологических станций по изучению донной фауны северных и южных морей, сезонных изменений морского и пресноводного планктона.

Видное место уже в это время в Западной Европе и России занимали гидробиологические исследования озер и рек как источ-

пиков водоснабжения крупных городов, поскольку санитарное состояние ряда таких водоемов в промышленных районах резко ухудшалось. Задача этих работ состояла не только в изучении систематического состава альгофлоры и фауны загрязняемых водоемов, но и нового количественного соотношения компонентов планктона и бентоса, поскольку численность мезосапробов увеличивалась, олигосапробы же «отступали» на задний план или даже выпадали из состава населения таких водоемов.

Таким образом, гидробиология уже в первые десятилетия своего существования определялась как наука о растительном и животном населении морских и пресных вод, рассматриваемом в связи с абиотическими условиями среды.

Одно из первых определений этой новой отрасли биологии принадлежит проф. Э. Гентшею (1923), считавшему гидробиологию наукой об отношениях водных организмов к окружающей среде. А. Тинеман (1925) трактовал гидробиологию как науку о биоценозах в водной среде. Он же подчеркивал зависимость не только водных организмов от условий, но и этих последних от водных организмов. Тинеману принадлежит утверждение об озере как таком единстве, в котором неотделимы друг от друга общая совокупность живых существ и условия их обитания. Единой целостной системой он считал и биоценоз с биотопом.

Одному из наших соотечественников, именно П. Д. Резвому (1924), принадлежит лучшее определение понятия «биоценоз», отражающее его самые существенные черты: биоценоз есть подвижно равновесная система населения, устанавливающаяся в данных экологических условиях. Это определение созвучно современному пониманию биоценоза как саморегулирующейся совокупности популяций ряда видов, сложившейся через отыгрывающее действие абиотических условий и обладающей известным гомеостазом в данных условиях.

Можно привести тысячи примеров значительной стабильности пелагических и донных биоценозов в морских и континентальных водоемах, показателем которой являются и определенные комплексы видов, и сходные показатели численности основных компонентов, наблюдаемые в одноименные сезоны в разные годы.

Не приходится отрицать и значительных колебаний количественных показателей и соотношения популяций, особенно в литоральных и пелагических сообществах, но существенно, что эти колебания не приводят к сукцессии ценозов, что хорошо объяснимо, если рассматривать их как саморегулирующиеся системы населения.

Материалы морских и пресноводных исследований, накопленные к началу 30-х годов, убедительно свидетельствовали не только о прямой и опосредованной зависимости фитопланктона и микрофлоры, зоопланктона, донных беспозвоночных и nekтона от солнечной радиации, температуры воды, солевого состава и других факторов, но и о могучем и разностороннем влиянии жизнедеятельности организмов на среду обитания.

тельности названных совокупностей организмов на моря и озера, их солевой и газовый режимы, донные отложения.

Все это нашло яркое выражение в книге С. А. Зернова «Общая гидробиология». Пять глав этой преносходной книги посвящено взаимоотношениям водных организмов и растворенных в воде солей, органических веществ и газов, активной реакции воды даже с температурой бассейна и светом.

В соответствии с этим С. А. Зернов определял гидробиологию как науку, изучающую «причинную связь и взаимоотношения между водными организмами и окружающей их средой, как живой, так и мертвой». Под последней С. А. Зернов понимал «водный бассейн со всеми особенностями и физико-химическими свойствами его дна, воды и водосборной площади».

Объектами гидробиологии С. А. Зернов считал водный организм, сообщество водных организмов и тип водного бассейна. Нетрудно видеть, что более высокой биоценологической единицей, чем сообщество, является не тип водоема, а население водоема как совокупность пелагических и донных биоценозов, находящихся в тесной или отдаленной взаимосвязи и образующих, в конечном счете, единый биом.

Представляется необходимой расшифровка и водного организма как объекта гидробиологии ввиду неопределенности этого понятия. Нет водного организма вообще. Есть множества особей, относящихся к определенным видам, т. е. видовые популяции. Хотя водные растения и животные вместе с их наземными собратьями являются объектами ботаники и зоологии, но первые обладают морфологическими и другими особенностями, связанными с обитанием в морских и пресных водах и в значительной мере сходными в разных типах и классах.

Все это было основанием, чтобы рассмотрение водных растений и животных в связи с физическими и другими условиями обитания в водной среде отнести к компетенции гидробиологии.

Очень многое в этом отношении было сделано еще в прошлом веке специалистами по водорослям, беспозвоночным и рыбам, но крупные обобщения по этому кругу вопросов — заслуга тех ботаников и зоологов, которые стали рассматривать полученные данные по разным систематическим группам с учетом сходства основных экологических условий в пелагиали и бентали океана, морей, крупных озер и рек.

Этот круг вопросов, занимая видное место в книге С. А. Зернова, с течением времени перестал быть первостепенным. На первый план выдвинулись задачи, связанные с требованиями рационального использования биологических ресурсов океана, шельфовых морей и внутренних (континентальных) водоемов. Большое значение приобрела проблема чистой воды.

Оценивая определение гидробиологии, данное С. А. Зерновым (1934), надо признать его глубоким для того времени, но методологически все же не безупречным. Основным его недостатком

следует считать отсутствие биопродукционного аспекта, хотя автор руководства придавал ему большое теоретическое и практическое значение, судя по содержанию X и XI глав его книги.

Тридцатые годы ознаменовались не только большим размахом гидробиологических исследований на морях и континентальных водоемах, но и появлением в печати ценных сводок, руководств и обобщающих работ. Не имея возможности привести достаточно полные сведения, автор назовет некоторые из таких изданий. Это — «Лимнология» Велча (1935), «Зоогеография морей» С. Экмана (1935), сводка В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича (1939) по бентосу Баренцева моря, аналогичная работа В. П. Воробьева (1949) о бентосе Азовского моря, В. А. Яшиова (1940) о планктической продуктивности северных морей СССР, серии работ Плимутской биологической лаборатории и Полярного института рыбного хозяйства и океанографии о взаимодействии массовых компонентов фитопланктона, зоопланктона и атлантической сельди, монография В. П. Жадина (1940) о фауне рек и водохранилищ и ряд работ других авторов.

С. А. Зернов, приступив к подготовке второго издания своей книги, очевидно намечал известное уточнение ее структуры и пополнение новыми данными, но разразившаяся война и преждевременная кончина не позволили ему выполнить эту очень важную работу. Подготовка нового издания «Общей гидробиологии» взяли на себя Е. Ф. Гурьянова и В. И. Жадин, но они не нашли возможным уточнить определение этой науки.

В 40-е годы хорошо определилась в качестве важнейшей научной и практической задачи гидробиологии проблема биологической продуктивности водоемов. Различное понимание этой проблемы заставило В. С. Иванова (1945) подвергнуть серьезному анализу положение, создавшееся в гидробиологии. В частности, он обратил внимание на непрерывающийся поток информации о планктоне, бентосе и рыбопродуктивности озер, прудов и других водоемов, которая, однако, по его мнению, большой ценности не имела ввиду расплывчатости задач многих исследований.

После некоторого территориального сужения работ по изучению продуктивности морских и пресных вод, связанного со Второй мировой войной, гидробиологические исследования приобрели еще более широкий размах, чем в довоенные годы, и объем информации резко возрос. При этом обозначились принципиально различные задачи этих исследований, с одной стороны, на таких изученных водоемах, как Байкал, Севан, некоторые озера Белоруссии и южные моря, а с другой — в отдельных обширных районах Мирового океана, которые впервые подвергались разностороннему изучению. Но нельзя не отметить, что исследования и таких районов очень скоро стали вполне современными по задачам и методам, судя по работам Института океанологии АН СССР и Института биологии южных морей АН УССР.

Отечественная гидробиология вошла в 60-е годы, имея «на вооружении» обобщающие работы Н. С. Гаевской (1948, 1955), А. А. Шорыгина (1952), Г. С. Карзинкина (1952), Е. В. Борудского (1960), Г. Г. Влиберга (1960), Л. А. Зенкевича (1963), Г. В. Никольского (1965), а также ряд зарубежных и советских работ о планктоне морей, по экологии эстуарных районов и др. Следствием этого было увеличение объема работ по определению продукции не только автотрофных организмов (главным образом фитопланктона), но и гетеротрофных, именно: водных бактерий, «мирных» и хищных водных беспозвоночных (как в названных выше озерах, так и в Черном море и некоторых районах Атлантического и Тихого океанов). Отсюда оставался «один шаг» до обобщения получаемых результатов в масштабе исследуемых водоемов, до сопоставления продукции разных трофических уровней, которое было бы основанием для суждения об эффективности биопродукционного процесса, охватывающего все звенья генеральной трофической цепи от растворенных в воде биогенов до хищных рыб и водных млекопитающих.

Такие исследования по их задачам, методам и конечным результатам относятся к трофодинамическому направлению, которое «... оперирует не с трофикой отдельных систематических групп, а с населением водоема в целом или с отдельными экологотрофическими группами этого населения» (Гаевская, 1948, стр. 30). Основной задачей трофодинамического направления в гидробиологии является «изучение качественной и количественной роли трофических процессов в динамике и балансе органического вещества и энергии в водоеме» (там же, стр. 30). Н. С. Гаевская, справедливо говоря о тесной взаимосвязи трофоэкологического и трофодинамического направлений, подчеркивает, что их общей задачей следует считать исследование «пищевых взаимосвязей организмов между собой и с неживой средой, как этапа в общей динамике и балансе вещества и энергии в водоеме, с конечной целью наиболее рационального и максимального использования производительных сил гидросферы» (там же).

Это глубокое определение задач и объектов трофологии как важной и прогрессивной области гидробиологии, даваемое Н. С. Гаевской, будучи первым в нашей и зарубежной литературе, опередило свое время и не до конца понято и в настоящее время. Этому во многом или невольно способствовали те исследователи, которые, изучая трансформацию вещества и энергии в водоемах, не упоминали об основателе этого направления в гидробиологии.

Сопоставление данных о продукции на каждом трофическом уровне, практиковавшееся отдельными исследователями в 50-х годах, означало известный прогресс в методологическом отношении, но по ряду причин не достигало цели. Основной причиной такого положения долгое время была недостаточность данных о продукции тех видов водорослей, бактерий, «мирных» и хищных беспозвоночных, которые относятся к основным компонентам пи-

тании планктонных и донных беспозвоночных, планктоноядных, бентосоядных и рыбоядных рыб.

Глубокое понимание проблемы превращения вещества и энергии в водоемах и ее рыбопродукционного аспекта нашло яркое выражение в докладе Н. С. Гаевской (1955) на Всесоюзном совещании по вопросам изучения кормовой базы и питания рыб, состоявшемся в Москве в январе 1954 г. В этом программном выступлении было убедительно показано, что на современном этапе развития гидробиологии нельзя довольствоваться данными о первичной продукции вообще. Единственно правильным представляется дифференцированный подход к фитопланктону и макрофитам ввиду различной трофической ценности их компонентов для планктонных и донных беспозвоночных, которые, в свою очередь, имеют неодинаковое пищевое значение для их потребителей.

Н. С. Гаевская отмечает, что долгое время в гидробиологии господствовало представление «о прямой и всеобъемлющей зависимости между количеством биогенных веществ, автотрофной продуктивностью водоема, его гетеротрофной продуктивностью и затем рыбопродуктивностью». Последняя, впрочем, не всегда была в центре внимания. Многие исследователи считали целью своих работ изучение круговорота веществ в водоемах безотносительно к вопросам рыбопродуктивности.

Наряду с такими работами и нередко независимо от них велись гидробиологические исследования ряда морей, крупных озер и рек в тесной связи с работами по изучению питания пелагических и донных беспозвоночных и рыб. Они позволяли дифференцированно судить о трофической ценности различных групп и видов водорослей, а также тонкого детрита с сопутствующей микрофлорой, для различных видов беспозвоночных, а этих последних — для различных видов пелагических и донных рыб.

Подробные схемы пищевых связей беспозвоночных и рыб, основанные на данных анализа большого материала и охватывающие пелагиаль и бенталь отдельных крупных водоемов и районов, свидетельствуют отнюдь не о безвыборности питания пелагических и донных рыб, а о хорошо выраженной селективности, как это показали работы А. А. Шорыгина (1952), его учеников и последователей (Николюцкий, 1940; Желтенкова, 1955; Микулич, 1954; Пирожников, 1955). Большое значение таким исследованиям придается и в Западной Европе (Green, 1968).

Такие схемы, а также спектры питания рыб, представляют собой основу не только для важных рыбохозяйственных выводов и мероприятий, но и для изучения соответственных водоемов и районов как экосистем. Это не должно исключать рыбопродукционного аспекта, как показывают работы Я. Я. Цеба (1966), П. А. Монсеева (1969), И. И. Лапидского (1970), А. Ф. Карлович (1970) и других исследователей. Нет надобности говорить о большом практическом значении этого аспекта, который, в свою очередь, предполагает проведение гидробиологических исследований,

задачей которых должно быть определение продукции массовых компонентов, относящихся к каждому трофическому уровню. Придавая большое значение фитопланкtonу как основному производителю первичной продукции в океане, шельфовых морях и крупных озерах, нельзя не отметить большую биопродукционную роль тонкого органического детрита в эстуарных и солоноватоводных районах северных и южных морей.

Зоопланктон и зообентос этих районов в основном состоит из детритоядных беспозвоночных. Именно они, отличаясь здесь высокими показателями численности и биомассы, образуют кормовую базу планктоноядных и бентосоядных рыб в обширных районах, находящихся под мощным влиянием общего и детритного стока крупных рек (Ленинская, 1962; Коваль, 1967; Пирожников, 1970; Яблонская, 1971). Большое значение этому фактору придано и зарубежные коллеги (Дарнелл, 1967).

Важнейшей практической задачей гидробиологических работ была и остается оценка биопродукционных возможностей озер и других водоемов в различных ландшафтных зонах и областях Земли. С целью обеспечить сопоставимость получаемых данных были предприняты новые работы по изучению водоемов в биопродукционном отношении с применением единой методики сбора и обработки материалов. Многое в этом направлении было сделано Советским национальным комитетом МБН, в особенности его секцией пресных вод (Винберг, 1970).

Одним из важных начинаний, способствующих развитию отечественной гидробиологии, были подготовка и издание методического руководства по определению продукции водных животных, в котором сформулированы и общие задачи этих исследований.

К числу достижений в этой области следует отнести обобщения по некоторым озерам Белоруссии и Карельского перешейка (Ленинградская область), по Байкалу и озеру Дальнему на Камчатке, но недостаток некоторых из этих работ состоит в том, что многие данные о биопродукционных процессах не доведены до практически важных заключений о действительной продукции планктоноядных и бентосоядных рыб или это сделано ихтиологами (Штейнфельд и Соболев, 1970) в отрыве от данных о продукции основных объектов питания названных рыб, причем получены явно завышенные величины.

Ярким показателем вступления гидробиологии в новый этап развития следует считать появление в печати работ об океанах и их отдельных районах как мощных экосистемах, находящихся под усиливающимся воздействием промышленного рыболовства. Наиболее крупной из них является монография П. А. Моисеева (1969), основанная на обобщении данных ряда советских и зарубежных исследований с основной задачей оценки биопродукции на каждом трофическом уровне и определения вероятной промысловой продукции в основных районах Атлантического, Индийского и Тихого океанов.

Важнейшей задачей гидробиологического изучения шельфовых морей и внутренних водоемов как целостных экосистем является, по нашему мнению, определение той биопродукции, которая представляет собою ту или другую ценность для человека и может извлекаться из водоема в количествах, не нарушающих такого функционирования экосистемы, которое обеспечивает максимальный выход полезной биопродукции. Близкое к этой редкой ситуации положение создается, например, на Цимлянском водохранилище как крупном водоеме замедленного стока воды с его выдающимся биопродукционным эффектом подпора реки.

Такое понимание одной из важнейших задач современной гидробиологии не должно вызывать преклонения перед давно существующими морями и крупными озерами как якобы такими совершенными экосистемами, перестройка которых не может приводить к увеличению продукции тех видов водорослей, беспозвоночных и рыб, которые имеют большое пищевое и техническое значение.

Недавно об этом хорошо сказал С. С. Шварц (1971, стр. 486): «Представление о том, что структура ценоза закрепила столь жестко, что любые попытки вмешательства в его жизнь ведут лишь к «ухудшению биоценоза», по существу, означает идеализацию природы» и далее: «Не вмешиваться в жизнь природы современное человечество не может. Воздействие человека на природу не может не возрастать, но стихийное воздействие на нее должно быть заменено экологически обоснованным».

Применительно к задачам современной гидробиологии это означает изучение океанов, шельфовых морей, эстуарных районов и разнообразных внутренних водоемов как экосистем, определение их продукционной эффективности на каждом трофическом уровне, особенно на уровнях полезной биопродукции, всестороннее обоснование таких перестроек водных экосистем, результатом которых может быть повышенный выход ценной пищевой продукции, моделирование ряда вариантов с целью выбора наиболее эффективных и жизнеспособных.

Пути и возможности такой перестройки весьма различны, во далеко не ясны в смысле практической эффективности, поскольку новые экосистемы должны быть жизнеспособными. Они в значительной мере зависят еще и от состояния подопытных экосистем.

Относительно простым представляется положение в тех водоемах, рыбные ресурсы которых подвергались одностороннему использованию, в результате чего в таких водоемах преобладают малоценные рыбы. Степень воздействия на такие водоемы как экосистемы определяется, в частности, размерами водоема и соотношением видовых популяций.

Сложной должна быть признана ситуация в тех озерах, реках и водохранилищах, которые загрязняются сточными водами различных промышленных предприятий. Такие водоемы начинают функционировать как специфические экосистемы, не имеющие большого рыбохозяйственного значения. Сила фактора загряз-

пения является основной мерой по нормализации положения в таких водоемах. Само собой разумеется, что они должны быть объектами хорошо проводимых трофодинамических исследований во всем водоеме или соответствующих его частях.

Большой размах в нашей стране приняли работы по повышению рыбопродуктивности водоемов путем интродукции ценных кормовых беспозвоночных и промысловых рыб, нередко новых не только для бассейна, но и для обширных регионов, например для Европейской части Союза (Бердичевский, Каревич, Локшина, 1968; Иоффе, 1968). Несомненно, что эти работы следует вести на основе данных изучения водоемов вселения как экосистем, подлежащих усовершенствованию в биопродукционном и целологическом отношениях. Только при таком подходе можно будет судить о трофическом значении и вероятной продукции вселенцев в новых для них водоемах или полубособленных заливах.

Отечественная гидробиология уже стала на этот путь, сделав первые многообещающие шаги на Каспии и Балхаше, на некоторых водохранилищах и малых озерах.

ЛИТЕРАТУРА

- Борущий Е. П.* 1960. О кормовой базе.— Труды Ин-та морф. животн., вып. 13.
- Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А.* 1939. Количественный учет донной фауны Баренцова моря.— Труды Всес. научно-исслед. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., т. IV.
- Винберг Г. Г.* 1960. Первичная продукция водоемов. Минск.
- Винберг Г. Г.* 1970. Симпозиум по вопросам продуктивности пресных вод.— Гидробиол. журн., т. VI, № 6.
- Воробьев В. А.* 1949. Бентос Азовского моря.— Труды Азово-черн. и-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., вып. 13.
- Гаевская Н. С.* 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, основные проблемы и задачи.— В сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М.— Л.
- Гаевская Н. С.* 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биол. основ рыбы. хоз.— Труды Совещ. по методике изучения корм. базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Жадин В. И.* 1940. Фауна рек и водохранилищ.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4.
- Желтенкова М. В.* 1955. Питание и использование кормовой базы донными рыбами Азовского моря.— Труды ВНИРО, т. 31.
- Зенкевич Л. А.* 1963. Биология морей СССР. М., Изд-во АН СССР.
- Зернов С. А.* 1934. Общия гидробиологии. М., Биомедгиз.
- Иванов В. С.* 1945. Биологическая продуктивность водоемов.— Усп. соврем. биол., т. 19, вып. 1.
- Иоффе Ц. И.* 1968. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах. Изд. ГосНИОРХ, т. 67. Л.
- Каролинки Г. С.* 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат.
- Каревич А. Ф.* 1970. О биологической стоимости рыб разного трофического уровня.— В сб. «Акклиматизация рыб и кормовых беспозвоночных в морях СССР», вып. 3. М.
- Коваль Л. Г.* 1968. Зоопланктон.— В кн. «Биология сев.-зап. части Червого моря». Киев, «Наукова думка».

- Лалицкий И. И.* 1970. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью рыб в Цимлянском водохранилище.— Труды Волгогр. отд. ГосНИОРХ, т. V. Волгоград.
- Лещинская А. С.* 1962. Зоопланктон и бентос Обской губы как нормовая база рыб.— Труды Салехард. стационара Уральск. фил. АН СССР, вып. 2. Свердловск.
- Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.
- Микулич Л. В.* 1954. Питание камбал у берегов Южного Сахалина.— Изв. ТИНРО, т. X. Владивосток.
- Моисеев П. А.* 1969. Биологические ресурсы Мирового океана. М., «Пищевая промышленность».
- Никольский Г. В.* 1940. Рыбы Аральского моря. М., Изд. Моск. об-ва испыт. природы.
- Никольский Г. В.* 1965. Теория динамики стада рыб. М., «Наука».
- Пирожников П. Л.* 1955. Питание и пищевые отношения рыб в эстуарных районах моря Лаптевых.— Вопросы ихтиол., вып. 3.
- Пирожников П. Л.* 1970. Эстуарные биомы как крупные экосистемы.— В сб. «Биол. процессы в морских и континентальных водоемах». Кишинев.
- Резвой П. Д.* 1924. К определению понятия «биоценоз».— Русский гидро-биол. журн., т. III, № 8—10.
- Цесб Я. Я.* 1966. Кормовые ресурсы и рыбная продуктивность Каховского водохранилища.— Вопросы ихтиол., т. VI, вып. 2.
- Шварц С. С.* 1971. Популяционная структура биогеоценоза.— Изв. АН СССР, серия биол., № 4.
- Шорыгин А. А.* 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат.
- Штейнфельд А. Л. и Соболев Т. Г.* 1970. Состояние запасов и уловы рыб в оз. Дривяты.— В сб. «Биол. продуктивность эвтрофного озера». М., «Наука».
- Яблонская Е. А.* 1971. Пищевые цепи населения южных морей СССР.— В сб. «Основы биол. продуктивности океана». М.
- Яшков В. А.* 1940. Плавктическая продуктивность северных морей. М., Изд. Моск. общ. испыт. природы.
- Darnell R. M.* 1967. Organic Detritus in Relation to the Estuarine Ecosystem.— In: «Estuaries». Washington.
- Green J.* 1968. The Biology of Estuarine Animals. London.
- Ekman S.* 1935. Tiergeographie des Meeres. Leipzig.
- Hentschel E.* 1923. Grundzüge der Hydrobiologie. Jena.
- Thienemann A.* 1925. Die Binnengewässer Mitteleuropas. Stuttgart.
- Welch P.* 1935. Limnology. N. Y. and London.

ТРОФОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ ГИДРОБИОНТОВ

Б. П. Мантейфель

(Институт эволюционной морфологии
и экологии животных имени А. Н. Северцова АН СССР)

Вопрос о пищевых взаимоотношениях и особенностях питания гидробионтов, как отметил С. А. Зериов (1934, 1949), «является для гидробиологов одним из коренных». В этой области проводили свои исследования многие гидробиологи, но особенно большое значение имели разработанные Н. С. Гаевской (1948) теоретические основы трофологического направления в гидробиологии. Именно это направление позволяет подходить с подлинно биологических позиций к изучению гидробиологических процессов, рассматривая их в первую очередь как сложный комплекс межвидовых и внутривидовых взаимоотношений населения водоема. При этом необходимо учитывать биологические особенности и взаимные адаптации взаимодействующих видов. Все чаще в понятие «кормовая база водоема», которое обычно трактуется как суммарная биомасса населяющих водоем (или часть водоема) животных, являющихся кормом для рыб, вводятся элементы ее доступности. Все чаще вместо обычного простого суммирования биомасс, вычерчивания изолиний биомасс и вычисления их энергетических показателей вводятся биологические показатели животных, составляющих указанные выше биомассы, и вскрываются их биологические взаимосвязи. Это очень хорошо описано в книге Г. С. Карзинкина (1952), большой интерес в данном вопросе представляет сводная статья Е. В. Боруцкого (1960) и ряд других статей. Особенное значение имеет программный доклад Н. С. Гаевской (1955) на Советском по методике изучения кормовой базы и питания рыб. Именно в этом докладе Н. С. Гаевская с удивительной четкостью и биологичностью написала, что «прежние представления сменяются представлениями о кормовой базе как о сложном биологическом явлении, в котором животные потребляющие и организмы потребляемые связаны не простой количественной связью, но в первую очередь взаимно противоречивыми отношениями добывания и избегания, проявляющимися в самых разнообразных формах адаптации, исторически выработавшихся у каждой стороны» (стр. 7). Отсюда Н. С. Гаевская, вслед за Г. С. Карзинкиным (1952), приходит к выводу о *большой важности проблемы доступности* кормовых объектов для рыб. На это же большое внимание обращает и Е. В. Боруцкий (1960).

По данному вопросу в статье Б. П. Мантейфеля и Г. В. Никольского (1953) было написано: «Рыба ищет и захватывает свои кормовые объекты; последние же имеют ряд приспособлений к тому, чтобы ускользнуть от своих врагов, стать менее доступными для них». Совершенно очевидно, что вопрос о доступности пищи вообще очень важен при изучении пищевых цепей водоемов. Без учета этих моментов нельзя достаточно полноценно изучать энергетику пищевых цепей. В указанных работах Г. С. Карзинкина и Е. В. Боруцкого вполне справедливо отмечается большая сложность и трудности изучения доступности кормовых объектов. Для этого необходимо достаточно хорошо знать биологические особенности гидробионтов, их сезонную и суточную ритмику, их оборотно-пищевые отношения и, что, пожалуй, особенно важно, — особенности их поведения в пищевых взаимоотношениях трофотрофа (Мантейфель, 1961). Именно указанные сложности и сдерживают эти исследования. В отношении пресноводных водоемов, где возможности изучения гидробионтов проще, таких биологических работ больше. Весьма интересны в этом отношении работы Н. С. Гаевской, Е. В. Боруцкого, Г. С. Карзинкина и ряда других. Особый интерес, пожалуй, представляют исследования М. М. Кожова (1962) на оз. Байкал.

На морских же водоемах, где до последнего времени преобладали экспедиционные исследования со сбором, фиксацией и обработкой мертвого материала, до сих пор преобладают схематизированные выводы, не опирающиеся на детальное знание биологических особенностей гидробионтов. Такие общие выводы о распределении биомасс и количества гидробионтов по акваториям, конечно, необходимы, но они скорее имеют отношение к географии и зоогеографии.

Исключения составляют исследования, проводящиеся на морских биологических станциях или на каких-либо ограниченных морских водоемах. Из первых нам представляются очень интересными исследования в области межвидовых отношений, производившиеся на побережьях Баренцева моря в Мурманском морском биологическом институте — прежде всего М. М. Кампиловым и его сотрудниками; ряд таких работ проведен в Институте биологии южных морей АН УССР.

Особенно недостаточно изучен вопрос о биотических взаимоотношениях между морскими промысловыми рыбами и их кормовыми организмами. Обычно морские ихтиологи недостаточно знают биологию и, в частности, поведение морского планктона и бентоса, а морские гидробиологи слабо знакомы с биологией и поведением морских рыб — планктофагов и бентофагов. В то же время к примеру несомненно, что «планктон представляет собой по отношению к сельди один из важнейших факторов внешней среды. Со своей стороны сельдь играет такую же роль по отношению к планктону» (Мантейфель, 1941, стр. 125). Или, как было написано позднее (Мантейфель, 1952, стр. 5), «планктон и нела-

гические рыбы, паселяя один и тот же биотоп, являются обоюдно *важнейшими* биотическими факторами внешней среды». Отсюда ясно, что для понимания обеспеченности кормами промысловых рыб необходимо детальное изучение биологических аспектов взаимодействия рыб и их кормовых организмов как в естественных, так и в экспериментальных условиях. При этом весьма большое значение имеет изучение особенностей оборотительно-пищевого комплекса поведения в системе трофофа.

Поведенческие особенности животного мы рассматриваем как необычайной мощности сложную адаптационную систему популяции (Мантейфель, 1970). В этом едином целостном комплексе реакций неразрывно переплетены врожденные элементы (представляющие собой адаптации к эволюционно более стабильным факторам среды) и приобретаемые элементы (как адаптации к факторам, эволюционно более лабильным). Таким образом, весь комплекс поведения животных в естественных условиях представляет собой лабильно-стабильную адаптационную систему, направленную на весь комплекс факторов внешнего мира, как стабильных, так и лабильных в их сложных переплетениях. При этом, как справедливо отмечали А. Н. Северцов (1922), Детьер и Стеллар (1967) и многие другие, для беспозвоночных — в эволюционной ветви, охватывающей насекомых, характерно неоспоримое преобладание врожденных элементов поведения. Для позвоночных же характерно преобладание приобретаемых элементов, которые мы (Мантейфель, 1970), вслед за А. Н. Северцовым (1922), считаем прогрессивной линией эволюции. Следует заметить также, что поведенческие адаптации животных сочетаются в единую популяционную систему адаптаций с другими морфофункциональными адаптациями и прежде всего с популяционной плодовитостью. Как правило, можно наблюдать следующую обратную связь: чем выше развит поведенческий комплекс у животных данного таксона, тем обычно ниже их популяционная плодовитость. Эти два важных типа функциональной адаптации как бы дополняют друг друга. Действительно, если по развитию поведенческого комплекса (Мантейфель, 1970) расположить животных в ряд от простейших до хордовых, то, используя вычисления Г. П. Швета (1968, 1971), можно примерно охарактеризовать их потенциальную производительность следующими цифрами. Простейшие (туфелька), размножаясь делением 1 экз. за 36 дней (летний сезон), могут дать потенциально около 70 000 000 000 экз. Из типа членистоногих — дафния за то же время может дать 65 000 000 экз. Тип хордовых приходится рассчитывать на значительно больший период времени — на 6 лет. За это время серебряный карась может дать 800 000 000 экз., дрозд — 8000 экз. и крупное копытное животное — 8 экз. С большим усложнением поведения животных резко уменьшается их плодовитость. Особенно заметно это уменьшение при появлении в эволюции стайного «обучения» (рыбы) и при появлении так называемой «сигнальной наследственности» (Лобашов,

1963), т. е. обучения родителями своего потомства (птицы и млекопитающие).

Все сказанное приходится иметь в виду, когда речь идет о доступности и кормовом значении пищевых организмов в трофологии гидробионтов. Доступность кормовых объектов для рыб зависит от многих факторов. Е. В. Боруцкий (1960) справедливо разбивает их на три категории: 1) условия среды; 2) морфобиологические особенности питающихся рыб и 3) морфобиологические особенности кормовых объектов. Именно в последних двух категориях имеют огромное значение поведенческие особенности животных.

При этом в *пищевых взаимоотношениях типа рыбы — беспозвоночные* мы имеем систему, в которой хищники отличаются большой ролью приобретаемых элементов поведения, а жертвы — неизменным преобладанием врожденных элементов поведения и соответственно относительно большой потенциальной производительностью.

Перечислим основные врожденные оборонительные особенности поведения у кормовых беспозвоночных. В отношении *морского планктона* — это прежде всего вертикальные миграции (сезонные и суточные), в результате которых планктоны, питающиеся ночью в верхних слоях (слоях откорма), на светлое время суток уходят в нижние, темные — слои сохранения (Мантейфель, 1960) и тем самым резко уменьшают свою доступность для планктофагов (прежде всего так называемых «зрительных»). Эта биологическая теория адаптивного значения вертикальных миграций зоопланктона была разработана в основном советскими исследователями М. М. Кожовым (1947), И. И. Николаевым (1950, 1952), Б. П. Мантейфелем (1959) и некоторыми другими. Она опиралась на многообразные полевые и экспериментальные данные. Особый интерес в этом отношении представляют экспериментальные данные И. И. Гирсы (1960), которая весьма убедительно доказала, что планктофаги достаточно эффективно могут питаться планктоном лишь при освещенности больше десятых долей и единиц люкса.

Совершенно очевидно, что перечисленные выше исследователи и, в частности, автор настоящей статьи, достаточно понимая сложность явлений вертикальных миграций, никогда не собирались дать единственное объяснение всем этим миграциям в планетарном масштабе, как это полагает М. Е. Випоградов (1968). В статье Мантейфеля (1959) можно прочитать: «Совершенно очевидно, что мы не отрицаем и прямого действия на организм зоопланктона тех или иных абиотических факторов, включая и свет. Но мы против того, чтобы объяснять явление вертикальных миграций зоопланктона преобладающим или исключительным действием абиотических факторов, как это принято в настоящее время» (стр. 109). Указанные выше авторы развивали биологическую теорию вертикальных миграций зоопланктона лишь для тех водоемов и для

тех видов зоопланктона, по которым имелись достаточные материалы в отношении их биологии и их пищевых связей.

М. Е. Виноградов (1968), пытаясь доказать, что «далеко не все особенности суточных вертикальных миграций могут быть объяснены, исходя из того, что они возникли только как адаптация к избеганию «зрительных» планктофагов», задает в своей книге десять различных вопросов. Надо ли говорить, что для ответа на них нужно изучить биологию тех организмов, о которых там говорится. Ясно, что чисто риторически никто не собирается полемизировать по поставленным вопросам, тем более, что число их может быть увеличено в десятки раз. Следует отметить, что и М. В. Виноградов считает, что «подъем в поверхностные слои воды дает мигрирующим животным дополнительные преимущества». Итак, в ряде случаев для указанных выше исследований вертикальные миграции планктона знаменательны тем, что при этом планктеры активно изменяют свою доступность для «зрительных» планктофагов и тем самым сохраняют численность своей популяции. Рыбы в качестве контрадаптации также поднимаются в верхние слои в вечерние часы и используют короткое время сумерек для интенсивного питания. У ряда беспозвоночных планктофагов (медузы, гребневки, сифонофоры и др.) также выработались вертикальные миграции, позволяющие им следовать за своей пищей и питаться круглые сутки.

Немаловажное значение в качестве защитных адаптаций представляют собой быстрые броски преимущественно мезо- и макропланктона на определенные дистанции с последующим замиранием на месте. Примерно так это описано Л. А. Пономаревой (1963) для эвфаузид северной части Тихого океана. Особенное значение это защитное поведение имеет в сочетании с прозрачностью тела гидробионтов.

В отношении бентосных кормовых форм, которые менее подвижны, чем пелагические животные, защитные поведенческие адаптации выработались преимущественно по линии убежищ, постройки домиков и чехликов, не считая морфологических приспособлений в виде раковин и панцирей. Уменьшение доступности бентосных форм (хиронomid) путем закапывания в грунт для пресноводных видов достаточно хорошо показали опыты С. В. Сустова (1939) и В. С. Ивлева (1955). Из этих экспериментов можно отчетливо видеть, что закапывание в ил на 5—10 см делает хиронomid недоступными для ряда видов рыб. При этом разные виды рыб могут добывать мотыля, закопавшегося на разные глубины. Следует, конечно, помнить, что глубина закапывания в ил бентосных форм в значительном числе случаев лимитируется газовым режимом иловой толщи и, прежде всего, дефицитом кислорода. Таким образом, иловую толщу грунта водоема, как это было сделано в отношении водной толщи, также можно разделить по отношению к бентосу на зоны, характеризующиеся противоположно

направленными факторами: 1) верхняя зона, богатая органикой, относительно богатая кислородом и легкодоступная рыбам-бентофагам, и 2) нижняя зона, бедная органикой и кислородом, но недоступная рыбам-бентофагам, — зона защиты от хищников. Для пребывания в этой последней гидробионты должны иметь определенные физиологические адаптации к заморной среде.

Защитное значение постройки домиков и чехликов на примере ручейников хорошо показано В. С. Ивлевым (1955). На примере трех видов пресноводных рыб он показал, что домики полностью спасают личинок ручейников от окуней и не в полной мере — от карпов. Вообще же следует отметить, что мы удивительно мало знаем о поведенческих особенностях водных беспозвоночных животных, представляющих собой кормовую базу для многих промысловых рыб. Особенно же мало сведений о защитном поведении беспозвоночных в их оборонительно-пищевых взаимоотношениях с рыбами. Можно, пожалуй, сказать, что в отношении рыб наши сведения несколько полнее.

Прежде всего, положительным моментом является то, что мы можем, используя данные ряда работ, в какой-то степени судить о значении различных рецепторов в процессе питания рыб, относящихся к разным экологическим группам. Это значение показывает таблица, взятая из нашей предыдущей работы (Мантейфель, 1970).

Сравнительное значение разных рецепторов при питании взрослых рыб разных экологических групп

Группа	Оценка (в баллах) функционального значения рецепторов *					Общая характеристика рецепторного комплекса
	зрение	боковая линия	обоняние	вкус	осязание	
Пелагические планктофаги	5	1	1	1	2	Зрительные
Пелагические дневные стайные хищники	5	3	1	1	1	То же
Сумеречно-дневные пресноводные хищники	5	3	2	2	3-4	Зрительно-сейсмочувствительные
Сумеречно-придонные морские хищники (днем — засадники)	5	4	2	2	3	То же
Активные ночные придонные хищники	2	5	4	3	4	Сейсмочувствительно-осязательные
Бентофаги (факультативные хищники)	2-3	1-3	1-4	4-5	2-5	Хеморецепторно-осязательные

* 1 — значение ничтожно; 2 — развито слабо, значение несущественно; 3 — развито неплохо; 4 — развито хорошо, имеет большое значение; 5 — развито очень хорошо, решающий рецептор.

В этой таблице не охарактеризован слух, поскольку его значение в пищевом поведении рыб изучено недостаточно. Следует отметить, что в оборонительном поведении почти у всех рыб резко возрастает значение органов боковой линии, которые позволяют рыбам улавливать приближение к ним хищников как движущееся тело большего размера.

Изучая поведение рыб при их оборонительно-пищевых взаимоотношениях типа рыба → рыба, можно видеть, что особенности этого поведения значительно богаче и шире, чем у разобранного выше типа рыба → беспозвоночные. Во взаимоотношениях типа рыба → рыба значительно большую роль играют элементы поведения, приобретаемые в онтогенезе (обучение). Однако очень большое значение имеют и врожденные элементы поведения. К ним в первую очередь относятся вертикальные миграции рыб, которые имеют большое пищевое значение и весьма важны как защитные реакции. С. Г. Зуссер (1971) в своей монографии подробно разбирает это явление и приходит к выводу, что «суточные вертикальные миграции планктоноядных рыб определяются адаптацией их к максимальному использованию в сумерках наиболее доступных пищевых ресурсов и к сохранению численности вида путем ухода с рассветом в более спокойные нижние слои воды». Иными словами, для рыб-планктофагов, так же как и для планктона, водная толща водоема условно может быть расчленена на верхнюю зону — «зону питания», но опасную в дневные часы, и на нижнюю — затемненную «зону сохранения» в дневные часы.

Вероятно, также врождены у рыб реакции затопления, переходящие в реакции внезапных бросков с изломанной траекторией с последующим замиранием под влиянием приближения крупного, потенциально опасного тела.

Как доказано в ряде работ Д. В. Радакова и в его сводной статье (1970), поведение рыб в стаях имеет очень большое значение при их защите от дневных хищников. Охота одиночных дневных хищников за рыбами, держащимися в стаях, обычно оказывалась малоуспешной: мелкие рыбы, держащиеся стаями в дневные часы, резко уменьшают свою доступность для хищников, которые, как правило, почти прекращают на этот период свою охоту. С наступлением ночи стая становится неадаптивной в отношении ночных хищников — сейсмическорецептивно-обонятельно-осязательных. Именно поэтому на ночь стаи распадаются, и рыбы держатся дисперсно и неподвижно (Мантейфель, Гирса, Лецева, Павлов, 1965), чем также уменьшают свою доступность для ночных хищников. В стаях рыб доступность для хищников днем уменьшается и вследствие того, что рыбы «обучаются» различным оборонительным реакциям по отношению к определенным видам хищников. Такое групповое обучение показано в работах Т. С. Лецевой (1968). Все указанные выше особенности оборонительно-пищевого поведения были подробно вскрыты на примере некоторых пресноводных рыб (Мантейфель, Гирса, Лецева, Павлов, 1965а). При этом происхо-

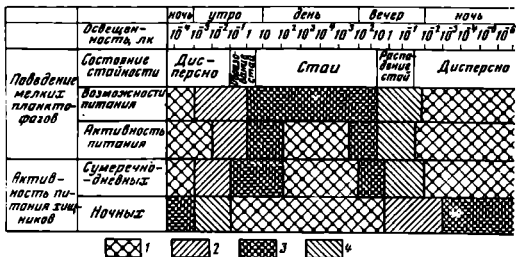


Рис. 1. Схема изменений стайности и питания планктофагов (по данным И. Гирсы) в также питания хищников (сумеречно-дневных и ночных) в зависимости от изменений освещенности на протяжении суток в водохранилищах центральных районов Европейской части СССР

1 — минимум; 2 — увеличение; 3 — максимум; 4 — уменьшение

данные изменения в поведении рыб были проанализированы в свете взаимных поведенческих кооптрадаптации хищников и их потенциальной добычи в условиях изменяющейся в течение суток освещенности. Было доказано, что постоянно меняющаяся доступность мелких рыб по отношению к их хищникам, с одной стороны, зависит от изменений освещенности, а с другой — определяется особенностями поведения как самих хищников, так и их жертв. Именно в результате этих биологических явлений и складываются особенности поведения, стайности и питания как тех, так и других в виде определенных суточных ритмов, связанных с освещенностью, как это показано на предлагаемой схеме.

Вкратце эту схему можно изложить так: ночью планктофаги держатся дисперсно, уменьшая свою доступность для охотящихся в это время ночных хищников. Утром они начинают питаться и собираться в стаи. В этот момент они наиболее доступны для сумеречно-дневных хищников (окунь, щука), обуславливая утренний максимум их питания. Днем планктофаги образуют оборонительные стаи, прекращая питаться, прекращается и охота хищников. Вечером планктофаги снова начинают питаться, их стаи распадаются. На короткое время их доступность возрастает, чем немедленно пользуются сумеречно-дневные хищники. Интенсивное питание последних прекращается в сумерках именно тогда, когда начинается охота крупных ночных хищников, поскольку последние истребляют более мелких дневных хищников. Все это выражено в заключительной фразе цитируемой работы: «Суточные ритмы питания и активности хищных рыб зависят прежде всего от их

пищевых взаимоотношений в триотрофе и изменений доступности кормовых организмов для хищников первого и второго порядков в условиях меняющейся освещенности».

Итак, можно было видеть, какое большое значение имеет поведение гидробионтов в их пищевых взаимоотношениях и, прежде всего, в вопросе изменений доступности кормовых организмов для их потребителей. Изучение этих вопросов, несмотря на большие трудности, представляет большой теоретический интерес и имеет весьма серьезное практическое значение.

ЛИТЕРАТУРА

- Боруцкий Е. В.* 1960. О кормовой базе.— Труды Ин-та морф. животных (ИМЖ) АН СССР, вып. 13.
- Виноградов М. Е.* 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., «Наука».
- Гаевская Н. С.* 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи.— Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М., Изд-во АН СССР.
- Гаевская Н. С.* 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства.— Труды Совещ. по методике изуч. кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Гирса И. И.* 1960. Влияние различной освещенности на доступность кормовых организмов для некоторых рыб.— Труды ИМЖ АН СССР, вып. 13.
- Детвер В. и Стеллар Э.* 1967. Поведение животных. М., «Наука».
- Зернов С. А.* 1949. Общая гидробиология. М., Изд-во АН СССР.
- Зуссер С. Г.* 1971. Суточные вертикальные миграции рыб. М., «Пищевая промышленность».
- Иванов В. С.* 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат.
- Карлинкин Г. С.* 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат.
- Кожов М. М.* 1947. Животный мир озера Байкал. Иркутск, Отгп.
- Кожов М. М.* 1962. Биология озера Байкал. М., Изд-во АН СССР.
- Лещева Т. С.* 1968. Образование оборотительных рефлексов при подражании у личинок плотвы.— Вопросы ихтиол., т. 8, вып. 6 (53).
- Лобашев М. Е.* 1963. Генетика. Изд. ЛГУ.
- Мантейфель Б. П.* 1941. Планктон и сельдь в Баренцевом море.— Труды ПИИРО, вып. 7.
- Мантейфель Б. П.* 1952. Планктология и научно-промышленная разведка пелагических рыб. ВНИРО Доклады, вып. 1.
- Мантейфель Б. П.* 1959. Вертикальные миграции морских организмов. I. Вертикальные миграции кормового зоопланктона.— Труды ИМЖ АН СССР, вып. 13.
- Мантейфель Б. П.* 1961. II. Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов.— Труды ИМЖ АН СССР, вып. 39.
- Мантейфель Б. П.* 1970. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции.— Сб. «Биол. основы управления поведением рыб». М., «Наука».
- Мантейфель Б. П., Гирса И. И., Лещева Т. С., Павлов Д. С.* 1965. Влияние изменяющейся освещенности на образование и распадение стай у рыб.— Сб. «Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами». М., «Наука».
- Мантейфель Б. П., Гирса И. И., Лещева Т. С., Павлов Д. С.* 1965а. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных

хищных рыб.— Сб. «Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами». М., «Наука».

Мантейфель В. П. и Никольский Г. В. 1953. Задачи морской гидробиологии в области разработки проблемы освоения рыбных ресурсов открытых морей.— Вопросы ихтиол., вып. 1.

Николаев И. И. 1950. Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитно-приспособительное значение.— Зоол. журн., т. 29, вып. 6.

Николаев И. И. 1952. Суточные миграции морских организмов.— Природа, № 3.

Пономарева Л. А. 1963. Эвфаузииды северной половины Тихого океана, их распространение и экология массовых видов. М., Изд-во АН СССР.

Радиков Д. В. 1970. Особенности стайного поведения рыб. Сб. «Биологические основы управления поведением рыб». М., «Наука».

Северцов А. Н. 1922. Эволюция и психика. Изд. Сабашниковых.

Суетов С. В. 1939. К познанию рыбной продуктивности водоемов. 7. Значение иловой толщи в использовании естественного корма рыбами.— Труды Ливнов. ст. в Косино, вып. 22.

Шнер Г. И. 1968. Биологическая продуктивность рыб и других животных. Киев, «Урожай».

Шнер Г. И. 1971. Увеличение темпа роста и продуктивности в эволюции животных. Киев, «Урожай».

ЗНАЧЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ПРИ ИЗУЧЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ

В. Л. Леванидов, Н. П. Куренков

(Биолого-почвенный институт Дальневосточного научного центра АН СССР,
Камчатское отделение Тихоокеанского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии)

Проблема биологической продуктивности за последние десятилетия выросла в одну из ведущих проблем современной биологии. В гидробиологических исследованиях основное внимание уделяется продукционно-биологическим процессам в широком смысле, включая сюда вопросы естественного воспроизводства, жизненных циклов, внутривидовых и межвидовых отношений и т. д.

Общепринятый в 50-х годах термин «биологическая продуктивность водоемов», вызвавший страстные дискуссии, сменился более узким и точным — продуктивность экосистем (или биогеоценозов) и популяций в них. Широкое распространение приобрело учение о трофических уровнях и энергетическое выражение интенсивности продукционных процессов.

Единственным механизмом, с помощью которого осуществляется переход энергии на всех трофических уровнях, является питание гетеротрофных организмов. От того, насколько детально изучено питание, зависит истинность наших представлений о балансе (динамике) вещества и энергии в экосистеме. Всякая схематизация неизбежно ведет к большим допущениям, искажающим действительность. Говоря о продуктивности экосистем, нельзя не отметить, что наиболее распространенная методика выражения в виде трофических уровней с количественной оценкой в энергетических единицах (калориях), несмотря на большие достоинства, с точки зрения эколога, слишком универсальна и поэтому обладает существенными недостатками.

По трофическим уровням нельзя судить о продукции популяции данного вида, так как не только части популяций могут находиться на разных трофических уровнях, но даже одна особь может находиться одновременно на двух — трех трофических уровнях. При определении общей продукции такой «гетерогенной» популяции приходится суммировать продукцию разных уровней, что при энергетическом подходе, безусловно, неправильно, но необходимо для познания продукции популяции, которая, в свою очередь, используется как однородное целое потребителями следующего трофического уровня.

Так, например, амурский голец (*Phoxinus lagowskii* Dybowski) одновременно поедает водорослевые обрастания и водяные мхи,

растительноядных и хищных водных беспозвоночных и мальков лососей (кеты и горбуши), причем все виды пицци встречаются в желудке одной рыбы в таких количествах и соотношениях, что, очевидно, ни один из них не является случайным. Таким образом, одна особь амурского голяка одновременно является первичным консументом, хищником первого порядка и хищником второго порядка. Таких примеров можно привести много, поскольку эврифагия широко распространена среди пресноводных животных. С другой стороны, хищники, основной пищей которых являются амурские голяки (лепок и таймень в предгорных протоках), при весьма однородном питании будут потреблять продукцию разных трофических уровней и, сами того не ведая, будут занимать соответственно три трофических уровня (потребитель растительноядных форм, потребитель хищников первого порядка, потребитель хищников второго порядка).

Среди беспозвоночных — факультативных хищников — многие обладают высокой пищевой пластичностью и в зависимости от кормовых условий один вид может выступать в одно время как хищник, в другое — как растительноядная форма.

Так, например, при расчете продукции озерного планктона циклопов относят к хищникам. Между тем обычный для многих северных озер *Cyclops scutifer* Sars, как показали наши наблюдения, активно питается планктонными диатомовыми в период их массового развития, оставаясь в другое время действительным хищником. То же можно сказать о личинках хирономид *Cricotopus silvestris* и многих других видах. Поэтому без детального изучения пищевого спектра нельзя определить, находится ли изучаемая популяция на одном трофическом уровне, и в каком соотношении распределяется ее продукция по различным уровням.

С экологических позиций не во всех отношениях удовлетворительным является и универсальное выражение всех процессов, протекающих в экосистеме, в энергетических единицах, например в калориях. «Квантом», пределом экологической делимости, является особь. Поэтому численность и масса живого вещества и их динамика являются обязательными компонентами гидробиологических исследований. Число особей, например, имеет исключительно важное значение при изучении воспроизводства популяции.

Обращая внимание на необходимость основывать определение продукции на тщательном экологическом исследовании, Г. Г. Випберг (1968) тем самым предостерегает против легкого и шаблонного подхода к изучению продукции, который стал проявляться в последнее время, когда авторы, работающие на самых разных водоемах, для определения продукции используют П/Б коэффициенты, полученные Г. Г. Випбергом и его школой для некоторых белорусских озер. При этом совершенно упускается из вида, что П/Б не видовой, а популяционный показатель, который зависит не только от абиотических факторов, например температуры водоема (в этом случае возможна экстраполяция с помощью «кривой

Крога», уравнений Вант — Гоффа, Аррениуса и др.). Отношение П/Б в значительной мере определяется биоценозическими связями в водоеме, от которых зависит возрастная структура популяции и средняя продолжительность жизни особи.

Если для данного вида хирономид смертность от хищников в одном водоеме, в основном, приходится на I—II стадии личиночного развития, а во втором — на IV стадию, то продукция популяции второго водоема, а также и П/Б, будут во много раз ниже, чем первого (при равной обеспеченности пищей). Только детальное изучение процессов воспроизводства, смертности, жизненных циклов и питания дает возможность точно определить П/Б и построить модель экосистемы данного конкретного биотопа.

Все сказанное выше убедительно показывает, что все попытки построить модель экосистемы любого биотопа обречены на неудачу, если детально и тщательно не изучены качественная и количественная стороны питания животных, входящих в данную экосистему.

Учению о питании и пищевых связях — трофологии — принадлежит роль фундамента при исследовании биологической продуктивности водоемов (или продуктивности экосистем). Основателем целой школы трофологов, изучавшей питание водных беспозвоночных, создателем принципиально нового экспериментального направления в трофологии была Надежда Станиславовна Гаевская.

В 40-х и 50-х годах Н. С. Гаевской (1948, 1954, 1955, 1956, 1958а, 1958б, 1959) и ее учениками (Березина, 1946, 1947, 1951, 1958, 1959; Липеровская, 1948; Леваидов, 1949; Куренков, 1950, 1951, 1958; Кудринская, 1950, 1955; Пчелкина, 1950; Коленкина, 1951; Иванова, 1958; Цихон-Лукашина, 1958; Каткли, 1958, 1959; Васильева, 1958; Смирнов, 1959) было произведено широкое экспериментальное исследование питания водных беспозвоночных, причем одной из основных задач являлось выяснение количественной стороны питания.

Методика работ заключалась в определении естественного пищевого спектра подопытного животного и последующем его кормлении отдельными компонентами естественной пищи. Для выяснения избирательной способности и определения любимой пищи широко применялся прибор, сконструированный Н. С. Гаевской (1939).

Основными трофическими параметрами, которые определялись школой Н. С. Гаевской, были кормовой коэффициент (КК), суточный пищевой рацион (СПР) и индекс избирательной способности. Обязательным элементом почти всех трофологических исследований было определение потребления кислорода подопытным животным как показатели интенсивности обмена веществ и пищевых (энергетических) потребностей.

Этим циклом детальных экспериментальных исследований, проведенных с большой тщательностью в условиях, достаточно

близких к естественным условиям существования вида, заложит фундамент для изучения продукционных процессов в водных экосистемах. Ниже мы рассмотрим основные трофические показатели, полученные исследователями школы Н. С. Гаевской, и их значение при изучении механизма круговорота вещества и энергии в экосистеме.

Кормовой коэффициент (КК). Под кормовым коэффициентом понимается отношение массы съеденного вещества к приросту массы тела, причем и то и другое выражается в единицах живого (сырого) веса, т. е. в тех же, в каких определяется биомасса животных и растений. Несмотря на это, в ряде случаев авторы, пользуясь понятием кормового коэффициента, специально оговариваются, что понимают все несовершенство, неточность и т. д. этого показателя, хотя, наряду с этим, уверенно оперируют понятием биомассы бентоса, планктона или ихтиомассы уже без всяких оговорок.

Сам термин и его понимание заимствованы из рыбоводства, где им уже давно обозначается отношение веса заданного корма к приросту веса рыбы. При достаточно полном использовании корма количество заданной и съеденной пищи практически совпадает, и в этом случае применение термина «кормовой коэффициент» с известными допущениями оправдано. Однако в практике рыбоводства часть заданного корма по тем или иным причинам не потребляется рыбой, поэтому Г. С. Карзинкин (1952) предложил для практиков-рыбоводов термин «оплата корма», обозначающий отношение веса заданного корма к приросту рыб, сохранив термин «кормовой коэффициент» для определения отношения веса потребленной пищи к весовому приросту. Следует заметить, что до сих пор далеко не всегда четко понимают термин «кормовой коэффициент» и его трофологический смысл, несмотря на ясное и подробное определение его, данное Г. С. Карзинкиным (1952).

Так, например, Я. Г. Потакуев (1956) считает, что низкий кормовой коэффициент (т. е. наиболее эффективное использование пищи!) указывает на явно недостаточный суточный рацион и «систематическое недоедание» мальков омуля. В действительности же при систематическом недоедании кормовой коэффициент должен увеличиваться по сравнению с нормой.

Э. П. Курешных (1967) разные кормовые коэффициенты при питании молоди омуля (гаммаридами КК-9, энциурой КК-3,6 — 5,6 и мальками бычка-желтокрылки КК-3,4—4,1) объясняет тем, что в сухом веществе двух последних содержится больше белка, чем в гаммаридах. Но калорийность сухого вещества, особенно беззольного, колеблется в сравнительно небольших пределах (Винберг, 1956), а калорийность сырой массы, в первую очередь, определяется содержанием влаги. Не зная содержания воды в теле перечисленных животных, нельзя судить о причинах разной величины кормовых коэффициентов (ясно, однако, что небольшие колебания в содержании белка не имеют значения, а дело заключа-

ется в содержании влаги, зола и хитина, а также в разной доступности кормовых объектов). Иногда кормовой коэффициент выражают не в единицах веса, а в энергетических единицах — калориях. Это не только вносит путаницу в представления о кормовом коэффициенте, но и принципиально неправильно.

Рассматривая питание как энергетический процесс, следует характеризовать его энергетическими коэффициентами роста или коэффициентами использования энергии (Ивлев, 1939, 1955). Коэффициент первого порядка — отношение энергии прироста к валовой энергии пищи, т. е. величина, обратная кормовому коэффициенту, если выражать последний в калориях. Коэффициент второго порядка — отношение энергии прироста к энергии усвоенной пищи — характеризует величину рассеяния энергии в процессах питания.

Это чрезвычайно интересный и важный показатель, но, как справедливо указывает Г. Г. Вишберг (1956), «его получение в каждом отдельном случае требует тщательных физиологических исследований». Из самого определения понятия «кормовой коэффициент» ясно, что он может применяться только у растущих особей. У животных, рост которых уже прекратился (многие взрослые насекомые, ракообразные, млекопитающие и др.), кормовой коэффициент стремится к бесконечности.

Среди водных животных рост массы в течение почти всей жизни свойствен рыбам, моллюскам и некоторым другим группам. Личинки водных (амфибиотических) насекомых растут в течение всего водного периода жизни, ракообразные прекращают рост на последней стадии развития. Рост массы тела рыб и большинства водных беспозвоночных с наступлением старости замедляется; естественно, что и кормовые коэффициенты у таких животных с возрастом увеличиваются и при прекращении роста достигают бесконечности. Напротив, рост массы тела личинок амфибиотических насекомых в течение их жизни (до вылета) характеризуется возрастанием скорости и можно полагать, что возраст несущественно сказывается на величине кормового коэффициента.

В связи с тем, что КК изменяется с возрастом, экстраполяция данных, полученных для одного отрезка жизненного цикла на другие или на весь жизненный цикл, представляется непропорциональной. Изменение величины кормового коэффициента при изменении химического состава питающейся особи в ряде случаев может быть связано с возрастом. Известно, что у молодых рыб, как правило, содержание влаги в теле относительно гораздо выше, чем у старших (Schäperklaus, 1961; Леванидов, 1955 и др.). В отношении пресноводных беспозвоночных такие публикации нам неизвестны, но, по данным наших анализов, содержание воды в теле личинок *Syndiamesa nivosa* составило: в III стадии — 83,6, в IV — 78,3%.

Для многих животных, химический состав тела которых испытывает значительные сезонные колебания, кормовые коэффициен-

ты могут уменьшаться в связи с уменьшением относительного содержания воды (известно, что у некоторых пресноводных *Copepoda* к осеву происходит накопление жира). Соответственно, на изменение КК влияет и изменение химического состава пищи. Так, одни и те же планктонофаги осенью будут иметь более низкие кормовые коэффициенты, чем весной и летом. Однако основной причиной низкого кормового коэффициента молодых животных, по сравнению с таковым у взрослых (при однородной пище), является высокая эффективность усвоения и относительно более высокое отношение пластического обмена к энергетическому.

Существует определенная зависимость КК от способов питания: наиболее совершенным является заглатывание пищи целиком. В этом случае происходит наиболее полное переваривание.

В водной среде при выгрызании частей тела или высасывании (если оно не производится узко специализированным хищником, таким, например, как личинка плавунца) происходит значительная потеря питательных веществ (Монаков, 1959), и кормовые коэффициенты при этом сильно возрастают (Леванидов, 1969). Этим, возможно, объясняются очень высокие кормовые коэффициенты и суточные рационы мелких хищных беспозвоночных, не заглатывающих добычу целиком (циклопы, некоторые личинки хирономид). Строго говоря, здесь мы имеем дело не с КК, а со своеобразной естественной «оплатой корма» по Г. С. Каранкипу, причем значительная доля пищевых веществ (и энергии), заключенных в теле жертвы, не используется хищником. КК зависит и от того, насколько потребитель приспособлен к данному виду пищи. Известно, что среди пресноводных животных широко развита эврифагия. Это особенно ясно видно при сопоставлении питания наземных и водных насекомых. Среди первых имеется большое количество облигатных монофагов, поедающих только один вид растения и, как правило, гибнущих при его исчезновении. Последние, напротив, обычно всеядны и в разных соотношениях питаются животной и растительной пищей, так что чаще всего можно говорить только о преимущественно хищных или преимущественно растительноядных формах.

Таких узко специализированных хищников, как жуки-плавунцы, насчитывается немного. Способность питаться растительной и животной пищей (деспециализация), по-видимому, сопровождается меньшей эффективностью усвоения (по крайней мере, вынужденной пищи в том случае, когда ею являются водные растения и детрит). КК у таких животных должен быть выше, чем у специализированных форм, питающихся своей излюбленной пищей.

На величине КК сказываются также экологические факторы, прежде всего, концентрация и доступность кормовых организмов. При высокой концентрации или малой доступности пищевых объектов количество работы, затрачиваемое на их добычу, может быть равно или даже более количества энергии, заключенной в пище.

В этом случае КК может быть равен бесконечности или даже выражен отрицательной величиной. На увеличение КК также влияют неблагоприятные для вида физико-химические условия среды (например, низкие или высокие по сравнению с нормой, показатели рН, содержания кислорода, температуры и т. д.), при которых происходит снижение эффективности усвоения и замедление роста животного.

КК для различных ракообразных в лабораторных условиях определялись учениками Н. С. Гаевской — В. Я. Леванидовым (1949), И. И. Куренковым (1958), Г. А. Васильевой (1959).

А. С. Константинов (1961) определил КК для хищных личинок хирономид при питании их растительной пищей, причем хищные формы, по-видимому, в основном, выгрызают и высасывали жертвы, так что КК, по всей вероятности, несколько завышен.

Позднее по той же методике были определены КК молодых рыб (Леванидов, 1955; Лыскова, 1963; Топорков и Тугарина, 1963; Тугарина и Лыскова, 1967). КК в перечисленных работах определялся в условиях, сравнительно близких к естественным, причем критерием нормальности условий опыта считался темп весового роста подопытных животных, не отличавшийся от роста в природе.

В настоящее время КК следует признать наиболее точным показателем «потери» массы живого вещества при переходе с одного трофического уровня на другой в том случае, когда речь идет о растущих организмах. Если дополнительно определяется интенсивность дыхания, то появляется возможность определить «рассеяние энергии» (количество органического вещества, окисленного до CO_2) и вещества, возвращенного на низший трофический уровень в виде субстрата для гетеротрофных бактерий (остатки пищи, фекалии).

Помимо КК особи (или группы особей) определенного возраста или стадии развития исследователями школы Н. С. Гаевской определялся экспериментальным путем КК популяции водных беспозвоночных (Гаевская, 1945; Леванидов, 1949). Изолированные в небольших прудах популяции дафний и водяных осликов получали в избытке корм (в первом случае водоросли, во втором — листья ольхи). Опыты были длительными и продолжались почти весь вегетационный период. Полученные КК популяции составили для дафний 3,5—4,5, для водяных осликов 6,4—7,0.

Эти экспериментальные данные весьма удобны при вычислениях продукции популяции определенной структуры, так как здесь осредняются трофические показатели прекративших или почти прекративших рост взрослых особей и интенсивно растущих молодых. КК популяций характеризует популяцию определенной структуры, и как популяционный показатель не может быть механически, без соответствующего анализа, перенесен на другие популяции того же вида (или на ту же самую популяцию,

по после длительного промежутка времени, когда структура ее могла сильно измениться). При подобной экстраполяции в лучшем случае можно охарактеризовать только порядок величины, который вряд ли будет полезен при вычислении продукции.

Суточный пищевой рацион (СПР). СПР в исследованиях школы Н. С. Гаевской обычно называется «суточный пищевой индекс» (Березина, 1946). Этим термином выражается среднесуточное потребление пищи, выраженное в процентах массы тела. СПР может быть определен как для растущего животного, так и для животного, чей рост прекратился, поэтому он более универсален, чем кормовой коэффициент, но может служить лишь мерой интенсивности утилизации вещества, более низкого трофического уровня организмами высшего уровня.

СПР определялись многими исследователями — учениками Н. С. Гаевской. Наряду с относительно невысокими СПР (Левашиндов, 1949; Гаевская, 1955, 1958, 1959; Куренков, 1958; Кашкин, 1959), составлявшими всего 5—10% веса подопытного животного (питавшегося растительной или смешанной пищей), были получены чрезвычайно высокие СПР, во много раз превышавшие вес питаемого беспозвоночного, причем это явление наблюдалось и среди хищников (Березина, 1946, 1947, 1958; Кудринская, 1950; Пчелкина, 1950; Коленкина, 1951) и среди растительноядных водных насекомых (Пчелкина, 1950; Колепкина, 1951; Березина, 1958; Иванова, 1958; Кашкин, 1959; Смирнов, 1959).

Низкие СПР были получены перечисленными исследователями для высших ракообразных (креветки и водяные ослики) и моллюсков. Такие же низкие СПР получили также А. Ф. Карпевич (1946) для ракообразного *Pontogammarus maoticus* (Sowinsky) и А. П. Сушкина (1949) для ряда пресноводных брюхоногих моллюсков. Невысокие СПР укладываются в рамки обычных представлений об эффективности утилизации пищевых веществ и не нуждаются в дополнительных объяснениях.

Сложнее обстоит дело с высокими СПР, когда потребление пищи в десятки и сотни раз превышает потребности организма. Если признать, что избыточное потребление пищи в таких масштабах широко распространено в природе, то в экосистемах доминирующими становятся процессы перехода на низкий трофический уровень. Так, если хищные личинки стрекоз, гидракарилы, гидры и другие используют на рост и процессы обмена веществ всего 2—5% энергии, заключенной в пищевом объекте второго трофического уровня, то, следовательно, 95—98% ее возвращается на низший уровень и используется гетеротрофными бактериями и детритофагами, т. е. вновь вступает в малый круговорот (почти замкнутый!) с начальной точки. Схематически этот круговорот выглядит так: первичная продукция в виде растительности — беспозвоночные фитофаги — детрит — бактерии и детритофаги.

Возможно, что избыточное питание в природе не имеет такого широкого распространения, как это может показаться на основании лабораторных опытов, где избыток корма сочетается с идеальной доступностью. Возможно также, что данные некоторых экспериментов преувеличены, так как в опытах с растительной пищей нельзя отделить весьма значительное разложение поврежденных клеток при лизисе и автолизе от гибели вследствие поедания.

В некоторых случаях спорным является толкование автором результата опытов, когда делается вывод, что избыточное потребление характеризует излюбленную пищу (Коленкина, 1950). В опыте Л. В. Коленкиной личинки ручейника семейства Phryganeidae поедали громадное количество растительной пищи (СНР = 58—88%), в то время как при животной — суточное потребление было невелико (1,8—11,8%).

Поскольку исследования О. Л. Качаловой (1960) и Н. П. Кашкина (1958) показали, что в питании фриганид в природе животная пища играет значительную роль, можно предположить, что высокое потребление растительности объясняется малой питательностью данного вида корма для животного, адаптированного к другому виду пищи, и низкие СНР фриганид при питании их животной пищей характеризуют их питание в норме. Что касается высоких СНР гидракарин и других хищников, то они, видимо, объясняются высокой концентрацией жертв и несовершенным способом питания (выгрызание, а не заглатывание).

У гидракарин, обладающих, по О. П. Кудринской (1950), исключительно высокими индексами избыточности, переваривание пищи наружное, т. е. пищеварительные соки перетекают в тело жертвы, а растворенные питательные вещества — в тело хищника. Можно предположить, что в водной среде с ее подвижностью значительная часть пищевых веществ разжижается и вымывается, и такой способ питания является малоэкономным. Очевидно, поэтому он и не получил широкого распространения среди водных беспозвоночных.

Рефлекс хищника на раздражитель при высокой концентрации и доступности жертв проявляется независимо от его пищевых потребностей. Это наблюдается и у более высоко организованных животных. Достаточно двух примеров: такие хищники, как членик и кижуч, в пресных водах не питаются, но хватают блесну спиннинга. Хорек, попавший в курятник, убивает гораздо больше, чем ему нужно. Если занести массу всех его жертв в СНР, то последний окажется чрезвычайно высоким.

Наконец, обращает на себя внимание тот факт, что исследователи, получившие «избыточные» СНР, наряду с ними, для других видов (того же отряда или даже семейства) получали СНР, близкие к «нормальным». Так, С. С. Иванова (1958) для двух видов поденок получила индекс избыточности, равный 2, а для третьего — 33. Очевидно, что в первом случае не учтена ка-

кая-то часть работы, производимой личинками в аквариуме, по сравнению с опытом в респирометре. По данным Л. В. Пчелкиной, СПР личинок *Sphaerogobus* при кормлении дафниями составлял от 9 до 128.

Как особый случай избыточного питания можно рассматривать такое положение, когда животное питается один или несколько раз в жизни (кровососущие комары, клещи и др.), и пищеварительный тракт их представляет собой как бы склад постепенно перевариваемых питательных веществ. В этих случаях энергию пищи следует сравнивать с энергетическими тратами на обмен не за сутки, а за весь период жизни, в течение которого переваривается однажды заглоченная пища.

Такое же питание «в запас» наблюдается у многих хищных рыб, которые, заглотив пищу, переваривают ее несколько суток. Так, например, при температуре воды 10—15° у щуки, судака, окуня и налима пища переваривается три — пять суток (Иванова, 1968), а при крупной добыче — даже 12 суток (Гомазков, 1967). Ясно, что в этом случае «избыточное питание» является артефактом — достаточно вместо суточного поглощения кислорода взять поглощение его за период переваривания, чтобы явление «избыточности» исчезло. Относительно скорости переваривания пищи водными беспозвоночными нет достаточно полных и репрезентативных данных. Но приведенные выше факты показывают, что опыты по изучению пищевых потребностей должны быть достаточно длительными и соответствовать биологическим особенностям животного. Во всяком случае, исследование «избыточного питания» в природе представляет исключительный интерес, так как констатация его заставит принципиально по-новому поставить вопрос о путях использования первичной и вторичной продукции и потерях энергии при переходе с одного трофического уровня на другой.

Суточные пищевые рационы, подобно кормовому коэффициенту, меняются в зависимости от ряда факторов внутреннего и внешнего порядка. Как общее правило, они уменьшаются с возрастом. Единственное исключение можно найти в работе М. Н. Ивановой (1968), по данным которой рационы (т. е. относительные количества потребленной пищи) увеличиваются с возрастом у таких рыб Рыбинского водохранилища, как щука, окунь, или с возрастом не меняются (судак). Но, поскольку пищевые рационы определялись косвенным путем на основе ряда допущений, скорее всего мы имеем дело с артефактом.

В отличие от кормового коэффициента, СПР теснейшим образом связаны с термическим фактором и, как правило, в определенных границах возрастают с повышением температуры. Это вполне естественно, поскольку СПР является мерой интенсивности усвоения пищи. В условиях низкой концентрации и малой доступности пищевых объектов СПР понижаются, а рост массы тела питающегося

животного замедляется (КК при этом, как уже сказано выше, достигают весьма высоких значений).

Определение естественного пищевого спектра особей данной популяции в конкретном подосеме, величины кормового коэффициента у растущих особей и суточного рациона популяции позволяют вычислить продукцию исследуемой популяции, а также ее роль в переработке вещества, заключенного в пище этой популяции (разумеется, при наличии основательных сведений по биологии изучаемого вида). К сожалению, питание большинства видов водных беспозвоночных с качественной и особенно с количественной стороны продолжает оставаться почти не изученным. Поэтому в ряде случаев определение продукции происходит на основании схематических представлений и допущений.

Заключившая настоящую статью, необходимо упомянуть об изучении усвоения органического вещества с помощью меченых атомов (Сорокин, 1966). Этот метод вполне может быть рекомендован как составная часть трофологических исследований, производимых на основе принципов и методов школы Н. С. Гаевской.

ЛИТЕРАТУРА

- Березина Н. А.* 1946. Питание личинок стрекоз.— Зоол. журн., т. XXV, вып. 6.
- Березина Н. А.* 1947. Питание личинок стрекоз п. подотряда Anisoptera.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. II, вып. 6.
- Березина Н. А.* 1951. Питание водных жуков как вредителей и конкурентов молоди рыб.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. IV.
- Березина Н. А.* 1958. Питание взрослых форм водных жуков как конкурентов и вредителей молоди рыб.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. IX.
- Березина Н. А.* 1959. Энергетический баланс личинок стрекоз *Aeschna grandis* L.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. X.
- Васильева Г. А.* 1959. Исследования по экологии ветвистоусых в связи с выращиванием их как живого корма для рыб.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. X.
- Винберг Г. Г.* 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
- Винберг Г. Г.* (Ред.) 1968. Методы определения продукции водных животных. Минск, «Высшая школа».
- Гаевская Н. С.* 1939. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов.— Зоол. журн., т. IV, вып. 6.
- Гаевская Н. С.* 1945. Опыт установления кормового коэффициента для *Daphnia magna* в полевых условиях.— Зоол. журн., т. 24, вып. 4.
- Гаевская Н. С.* 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи.— Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М., Изд-во АН СССР.
- Гаевская Н. С.* 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди дощвой растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 1. Питание брюхоногого моллюска *Rissoia splendida*. Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 8.
- Гаевская Н. С.* 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства.— Сб. «Труды совещ. по методике изуч. кормовой базы и питания рыб». М., Изд-во АН СССР.

- Гаевская Н. С.* 1950. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение II. Питание брюхоногого моллюска *Cerithium reticulatum*.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. XI, вып. 5.
- Гаевская Н. С.* 1958а. То же. Сообщение III. Питание брюхоногого моллюска *Sibbula divaricata*.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. IX.
- Гаевская Н. С.* 1958б. То же. Сообщение IV. Питание *Idothea baltica* (Isopoda).— Зоол. журн., т. 37, вып. 5.
- Гаевская Н. С.* 1959. То же. Сообщение V. Питание брюхоногого моллюска *Phasianella pontica* Milaschewitsch.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. X.
- Гомазков О. А.* 1967. Сезонная изменчивость интенсивности пищеварительных процессов у налима.— Вопросы ихтиол., вып. 17.
- Иванова С. С.* 1958. Питание личинок некоторых поденок.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. IX.
- Иванова М. Н.* 1968. Пищевые рационы и кормовые коэффициенты хищных рыб в Рыбинском водохранилище.— Труды Ин-та биол. внутр. вод, вып. 17 (20).
- Ивлев В. С.* 1939. Энергетический баланс карпов.— Зоол. журн., т. 18, вып. 2.
- Ивлев В. С.* 1955. Фиксированное выступление в прениях.— Труды совещ. по методике изуч. кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Карзинкин Г. С.* 1952. Основы биологической продуктивности водосмов. М., Пищепромиздат.
- Карпевич А. Ф.* 1946. Потребление корма *Pontogammarus tsaoticus* Каспийского моря.— Зоол. журн., т. 25, вып. 6.
- Качалова О. Л.* 1960. Питание личинок некоторых водных насекомых — кормовых объектов рыб.— Изв. АН Латв. ССР, № 6 (55).
- Кашкин Н. И.* 1958. Потребление высшей водной растительности личинками *Phryganea grandis* L.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. IX.
- Кашкин Н. И.* 1959. Питание гусениц *Pararonyx stratiotata* L., *Nymphula pumphaeata* L., *Cataclysta lemnata* L. (Pyrallidae Lepidoptera).— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. X.
- Константинов А. С.* 1961. О питании некоторых хищных личинок Chironomidae.— Вопросы ихтиол., т. I, вып. 3 (20).
- Колемкина Л. В.* 1951. Питание личинок некоторых ручейников.— Труды Всес. гидробиол. общ-ва, т. III.
- Кудринская О. И.* 1950. О питании некоторых гидрарнии.— Труды Всес. гидробиол. общ-ва, т. II.
- Кудринская О. И.* 1955. Питание *Argyroneta* и некоторые черты их биологии.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. VII.
- Куренков И. И.* 1950. К биологии и питанию пресноводных дальневосточных креветок.— Труды Амурск. экспед., т. I.
- Куренков И. И.* 1951. Питание речного рака.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. IV.
- Куренков И. И.* 1958. Некоторые данные по экологии пресноводных дальневосточных креветок в связи с возможностью их акклиматизации.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. IX.
- Куренных Э. П.* 1967. Химический состав некоторых байкальских животных.— Зоол. журн., т. XLVI, вып. 2.
- Леванидов В. Я.* 1949. Значение аллохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.).— Труды Всес. гидробиол. общ-ва, т. I.
- Леванидов В. Я.* 1955. Питание и рост мальнов кеты в пресных водах.— Зоол. журн., т. 34, вып. 2.
- Леванидов В. Я.* 1969. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура.— Изв. и.и. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., т. 67.

- Липеровская Е. С.* 1948. О питании пресноводных Ostracoda.— Зоол. журн., т. 27, вып. 2.
- Лыскова В. Н.* 1963. Питание молодежи байкальского омуля трех- и четырехлетнего возрастов.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. XIII.
- Монаков А. В.* 1959. Хищное питание Acanthocyclops viridis (Jur.) (Copepoda, Cyclopoida).— Труды Ин-та биол. водохр., т. 2 (5).
- Потакусе Я. Г.* 1966. О кормовом коэффициенте мальков байкальского омуля.— Изв. биолого-геогр. научно-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те, т. XVI, вып. 1—4.
- Пчелкина Н. В.* 1950. О питании некоторых водных личинок двукрылых.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. II.
- Смирнов Н. Н.* 1959. Роль высших растений в питании животного населения болот.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. X.
- Сорокин Ю. И.* 1966. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных.— Труды Ин-та биол. внутр. вод, вып. 12 (15).
- Сушкина А. П.* 1949. Питание и рост некоторых брюхоногих моллюсков.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. I.
- Топорков И. Г., Тугарина П. Я.* 1963. К питанию молодежи байкальского омуля в возрасте до двух лет.— Труды Всес. гидробиол. общ-ва, т. 13.
- Тугарина П. Я. и Лыскова В. Н.* 1967. Кормовой коэффициент и суточный рацион байкальского бычка Collosomerphorus grewingki Dyb.— Изв. биолого-геогр. научно-исслед. ин-та при Иркутском гос. ун-те, т. XX, вып. I.
- Цихон-Лукинина Е. А.* 1958. Питание некоторых пресноводных Gastropoda.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, вып. IX.
- Schäperclaus W.* 1961. Lehrbuch der Teichwirtschaft. Berlin.

УСВОЕНИЕ ПИЩИ ВОДНЫМИ БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ

Е. А. Цихон-Лукашина, И. Н. Солдатов
(Институт океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР)

В исследованиях, касающихся биологической продуктивности водоемов, важное место занимает количественное изучение питания гидробионтов. В таких исследованиях обычно определяются две основные величины: количество пищи, потребленной животными за единицу времени (рацион), и количество выведенной из организма перепереваренной пищи. Знание этих величин позволяет рассчитывать усвоенную или ассимилированную часть пищи и ее усвояемость, которая характеризует физиологически полезную часть рациона, поставляющую энергию на дыхание и прирост животных.

Несмотря на всю важность определения усвояемости пищи водными беспозвоночными, изучению этого вопроса лишь в последнее время стало уделяться должное внимание. Уже сведения имеющиеся в литературе данные по усвояемости пищи, главным образом планктонными ракообразными (Суцеля, 1969; Крючкова, 1969). По усвояемости пищи другими группами водных беспозвоночных имеются разрозненные данные в отдельных публикациях.

Целью настоящего исследования явилось определение усвояемости пищи донными морскими беспозвоночными (Coelenterata, Mollusca, Articulata, Echinodermata). Сделана попытка свести воедино все известные нам данные по усвояемости ими различных видов пищи.

Методы и материал

До последнего времени для определения усвояемости пищи у водных беспозвоночных использовался лишь субъективный метод, основанный на приблизительной оценке степени переваренности пищи в фекалиях (Беклемишев, 1954; Гаевская, 1954; Цихон-Лукашина, 1958; Петина, 1966а, б; Harvey, 1937; Lilly, 1953). Этот метод приводит ко многим ошибкам. При определении усвояемости пищи у животных этим методом исследователи основываются главным образом либо на цвете фекалий, либо на количестве органики в них, либо на калорийности. Например, предполагалось, что одинаковый с пищей цвет фекалий свидетельствует о ее слабой усвояемости (Гаевская, 1954; Цихон-Лукашина, 1958;

Lilly, 1953). Однако хлорофилл, проходя через кишечник животного, превращается в другие соединения, сходные с ним по окраске (Соповег, 1966а; Currie, 1962).

Высокое содержание органического вещества в фекалиях также не всегда является результатом низкой усвояемости пищи (Солдатова, Цихон-Лукашина, Николаева, Лукашева, 1969а и б; Соповег, 1966а).

В последних работах при определении усвояемости пищи используются уже точные методы. Самым простым из них является прямой метод, который заключается в измерении веса, калорийности или количества органического вещества или азота в съеденной и непереваренной пище (Ивлев, 1937, 1938; Карпевич, 1946; Левантдов, 1949; Сушня, Кларо, 1966; Цихон-Лукашина, Солдатова, Николаева, 1968; Солдатова, Цихон-Лукашина, Николаева, Лукашева, 1969а и б; Цихон-Лукашина, Лукашева, 1970; Китицина, 1970; Аболмасова, 1970; Цихон-Лукашина, 1970; Соповег, 1964, 1966а; Satoru, 1966).

Необходимо отметить, что усвояемость пищи, рассчитанная по весу, несколько ниже рассчитанной по калориям или органическому веществу, причем эта разница всегда достоверна (Цихон-Лукашина, 1970).

Использовать прямой метод можно лишь в том случае, когда животное обладает оформленными фекалиями. По мнению Павлютина (1970), при использовании прямого метода необходимо учитывать «растворенную фракцию неусвоенной пищи», которую автор определяет по разнице в содержании органического вещества в воде после и до пребывания в ней животных. Однако известно, что растворенная фракция органического вещества включает в себя элементы различного происхождения — вымытую из фекалий органику, метаболиты, слюва и т. д. Поэтому остается неясным, в каком случае исследователь будет допускать большую ошибку: учитывая жидкую органическую фракцию или не учитывая ее. Мы совершенно согласны с Павлютиным, который указывает на необходимость более глубокого изучения этого вопроса.

Для определения усвояемости пищи у беспозвоночных широко применяется метод радиоактивных изотопов. Из многочисленных работ с использованием C_{14} (Малопицкая, Сорокин, 1961; Сорокин, Мордухай-Болтовская, 1962; Шупкина, Печень, 1964; Цихон-Лукашина, Сорокин, 1965; Хмельва, Санс, 1966; Marshall, Orr, 1958; Соповег, 1961), только в некоторых (Михеев, Сорокин, 1966; Lasker, 1960, 1966) были получены данные по усвояемости. Во всех остальных работах не учитывались траты на энергетический обмен, и определяемые величины поэтому не являются точными, так как характеризуют не все ассимилированное вещество. Метод радиоактивных изотопов имеет ряд существенных недостатков (Вишберг, 1964; Сорокин, 1966) и поэтому применяется для определения усвояемости пищи у крупных беспозвоночных, имеющих оформленные фекалии, крайне редко. Однако радиоизотопный

метод незаменим при работе с мелкими беспозвоночными, не обладающими оформленными фекалиями.

Расчетный метод определения усвояемости пищи требует определения трех величин — рациона, прироста и интенсивности обмена; использование этого метода оправдывается в том случае, когда изучается энергетический баланс в целом.

Предложенный Коловером (Conover, 1966a) метод основан на ошибочном предположении, что количество минеральных веществ одинаково в потребленной пище и фекалиях. Несовершенство этого метода уже отмечалась (Цихон-Лукашина, Солдатова, Николаева, 1968; Павлютин, 1970).

В 1967 г. нами были начаты исследования усвояемости пищи у беспозвоночных Азовского и Черного морей, главным образом у дождевых ракообразных (Цихон-Лукашина, Солдатова, Николаева, 1968; Солдатова, Цихон-Лукашина, Николаева, Лукашева, 1969a и б; Цихон-Лукашина, Лукашева, 1970; Цихон-Лукашина, 1970). В дальнейшем такого рода работы были проведены нами в Японском море на представителях кишечнорастных, ракообразных и иглокожих, а также в Коралловом и Соломоновом морях на представителях моллюсков и ракообразных. Объем исследованного материала и характеристика проведенных опытов приведены в табл. 1. Определена усвояемость пищи у 14 видов морских беспозвоночных, относящихся к четырем типам беспозвоночных, — Coelenterata, Mollusca, Articulata, Echinodermata. Как правило, в работе использовались половозрелые особи. Усвояемость у всех изученных животных, за исключением эуфаунид, определялась прямым методом. В качестве корма использовались те виды пищи, которыми животные в основном питаются в море. Корм задавался в избытке — за время опытов животные съедали менее половины его. Кишечнополостные, иглокожие и краб *Hemigrapsus poncillatus* содержались в кристаллизаторах с объемом воды 1,5—2,0 л, а эуфауниды — в батарейных стаканах с объемом воды 2—3 л. Остальные ракообразные помещались в чашки Коха с объемом воды 200—300 мл. Корм делился на порции по числу поставленных опытов плюс контрольные пробы — две на 5—6 опытов. Все пробы высушивались на фильтровальной бумаге до исчезновения влажных пятен и затем взвешивались на торсионных весах. После окончания опытов животные, контрольные пробы и остатки пищи высушивались в термостате при температуре 105° (контрольные пробы брались для определения сухого вещества в задаваемом корме). Количество пищи, съеденное животными, рассчитывалось по разнице ее сухого веса до и после опытов. Фекалии взвешивались в сухом виде. Величина рационов и количество выделенных фекалий выражались в калориях, за исключением опытов с моллюсками, когда эти величины выражались в весовых единицах. Калорийность сухого вещества определяли методом мокрого сжигания в присутствии йодата калия. Этот метод дает ошибку на 10% (Остаева, Сергеев, 1963), поэтому в полученные величины кало-

Таблица 1
Объем материала и характеристика опытов

Таксон	Равон и время исследования	Пища	Опыты		Животные в опыте		Температура тура воды, °С
			число	сутки	число зно.	суток мес. до	
<i>Coelenterata</i>							
<i>Actinia equina</i>	Черное море, 1937, июль — август	Животная	15	2—3	1	Не определен	21—23
<i>Metridium senile fimbriata</i>	Японское море, 1939, август — сентябрь	То же	12	2—3	1	То же	9—12
<i>Mollusca</i>							
<i>Planaxis sulcatus</i>	Коралловое и Соломоново море, 1938—1939, декабрь — февраль	Детрит	51	2—3	3—5	800—900	28—29
<i>Coccolzeiana granaria</i>	То же	Детрит	29	2—3	3—5	970	28—29
			15	1—3	1—3	30,0	
<i>Articulata</i>							
<i>Idothea baltica</i>	Черное море, 1937, июль — октябрь	Растительная животная	31	1—10	1—10	0,03—30,0	17—22
<i>Sphaeroma pulchellum</i>	Черное море, 1937, июль	Растительная	20	1—3	1—3	1,20—30,0	21—22
<i>Pontogammarus maoticus</i>	Азовское море, 1965—1967, июль — август	Детрит	10	14	10	0,14—0,20	20—22
			10	1—2	8—12	7,0—14,8	
<i>Euphausia diomedea</i>	Коралловое и Соломоново моря, 1938—1939, декабрь — февраль	Растительная	97	1—2	8—12	0,8—7,8	27—28
		Бактерии, растительная	7	3—4	1—2	Не определен	
<i>Rhithropanopeus bairdii</i>	Азовское море, 1937, июль, июль	Животная	100	1—2	1—5	10,0—973	18—22
<i>Homigropsus penicillatus</i>	Японское море, 1939, сентябрь, октябрь	Животная	41	1—2	1—5	283—725	8—12
<i>Echinozoa</i>							
<i>Sticteopus japonicus</i>	Японское море, 1939, сентябрь, октябрь	Ил с зоопланктоном	35	1—2	1	3000—20 000	8—12
<i>Patiria pectinifera</i>	То же	Животная	86	2—3	1	1000—10 000	8—12
<i>Asterias amurensis</i>	„ „	То же	12	2—3	1	3000—5 000	8—12
<i>Lycaastrostoma anthosticta</i>	„ „	„ „	15	2—3	1	1000—2 000	8—12

рийности вносились соответствующие поправки. В табл. 2 приводятся данные по калорийности использованных видов пищи.

Усвояемость у эуфаунид определялась радиоуглеродным методом. Корм предварительно метился в присутствии радиоактивного карбоната (Сорокин, 1966). Водоросли отделялись от среды

Таблица 2
Калорийность (в г/кал.) сухого вещества пищи

Вид пищи	Число анализов	Калорийность
<i>Cystoseira barbata</i>	20	3800±230
<i>Cladophora</i> sp.	25	3220±200
<i>Enteromorpha</i> sp.	22	2930±87
Детрит (соскоб с камней)	20	610±50
Ил + <i>Zostera</i> sp.	25	640±59
Мягкие части тела мидии — <i>Crenomytilus grayanus</i>	18	4200±300
Мускул — замыкатель мидии <i>Crenomytilus grayanus</i>	25	4200±280
Мягкие части тела литторины <i>Littorina mandshurica</i>	25	3800±280
<i>Idothea baltica</i>	30	3100±220
<i>Heptacarpus grabnitzkii</i>	28	3600±210

на мембранных фильтрах и обрабатывались 0,005 Н соляной кислотой для удаления остатков радиоактивного карбоната. Из отмытого меченого фитопланктона готовилась взвесь, которая и предлагалась рачкам. Корм в опытах давали в таком количестве, чтобы его концентрация была близка к 0,5 г/м³. Более подробная методика постановки опытов описана ранее Сорокиным (1966). Температура воды в опытах соответствовала температуре воды в море в данный период времени. Для оценки вариабельности полученных данных вычислялось стандартное отклонение (σ). Достоверность различия между двумя эмпирическими совокупностями проверялась с помощью непараметрического критерия Ван-дер-Вардена при 1%-ном уровне значимости.

Результаты и их обсуждение

В табл. 3 приведены величины усвояемости пищи у изученных видов животных. Усвояемость детрита различными видами беспозвоночных находится в пределах 63—76%. Моллюски усваивают его в среднем на 68±3,7, ракообразные на 67±5,0, а иглокожие на 70±7,0%. Таким образом, представители самых различных таксонов усваивают детрит фактически с одинаковой эффективностью. Коэффициенты вариации не превышают 10%.

Таблица 3

Усволяемость пищи изучаемыми видами беспозвоночных (на одну особь в сутки)

Вид	Пища	Сухой вес, мг	Количество пищи, кол.		Усволяемость, %
			съеденная	переваренная	
<i>Coelenterata</i>					
<i>Actinia equina</i>	<i>Idothea baltica</i>	Не определен	110,0±9,2	21,0±2,5	80,0±4,5
<i>Metridium senile fimbriata</i>	Мягкие части тела мидии <i>Stenopomytilus</i> <i>glaucaus</i>	То же	182,3±14,3	5,2±0,4	97,1±1,6
<i>Mollusca</i>					
<i>Planaxis sulcatus</i>	<i>Zostera</i> sp. с коралловым песком	80—870	6,8±0,6	1,9±0,2	71,5±6,0
	<i>Zostera</i> sp.	600	6,2±0,5	1,4±0,01	76,3±8,0
<i>Cascozeliana granaria</i>	<i>Zostera</i> sp. с коралловым песком	970	13,6±0,9	4,8±0,4	64,6±6,0
<i>Articulata</i>					
<i>Idothea baltica</i>	<i>Chlorophora</i> sp.	0,03—0,14	0,33±0,01	0,06±0,04	82,0±4,9
	То же	1,35	2,8±0,3	1,2±0,04	59,0±16,7
	" "	5,0	3,5±0,2	1,5±0,08	58,0±13,3
	<i>Cyathoseira barbata</i>	0,03—0,16	0,47±0,02	0,06±0,003	86,0±5,0
	То же	1,43	3,0±0,6	1,2±0,05	80,0±12,5
	" "	14,5	22,4±3,8	8,0±0,7	64,0±3,8
	<i>Enticromorpha</i> sp.	1,2—22,0	7,0±2,0	2,7±1,1	61,0±3,0
	<i>Cyathoseira barbata</i> (сухая)	5,8—12,9	9,2±1,3	6,3±0,6	31,0±10,7
	<i>Zostera</i> sp. из выгоссов	3,0—34,0	8,5±1,1	3,5±0,4	61,0±5,2
	<i>Idothea baltica</i>	14,5	23,8±3,9	0,5±0,1	97,0±1,0
	Детрит	14,5	15,8±2,0	5,0±1,0	69,0±6,8
<i>Sphaeroma pulchellum</i>	<i>Chlorophora</i> sp.	0,14—0,20	0,2±0,01	0,02±0,001	90,0±1,1
	<i>Chlorophora</i> sp.	1,48—42,1	2,5±0,5	0,5±0,01	80,0±6,1

Таблица 3 (окончание)

Вид	Пища	Сухой вес, мг	Количество пищи, ждг *		Усвояемость, %
			съемная	непереваренная	
<i>Pontoporeia maoticus</i>	<i>Cladophora</i> sp. (сухая)	1,85—39,8	3,2±0,3	1,2±0,05	82,0±8,8
<i>Euphausia diomedea</i>	Детрит	18,6—39,9	3,5±0,8	1,2±0,03	63,0±5,9
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	15,0	1144,0±95,0	94,0±2,0	91,0±4,0
<i>Euphausia diomedea</i>	<i>Amphidinium</i> <i>kleiellii</i>	14,5	349,0±21,0	58,0±4,3	82,0±3,0
	Детрит	15,0	620,0±12,0	164,0±11,2	74,0±2,0
<i>Rhithropanopeus bairdii</i>	<i>Isothea</i> <i>bellica</i>	100,0—627,4	56,5±16,1	3,7±1,5	95,0±1,4
	Мусор и замыкагель мидии <i>Stenomytilus</i> <i>grayanus</i>	283,0—725,0	54,2±5,2	0,9±0,08	98,0±0,9
<i>Heimigrapsus penicillatus</i>	Мягкие части тела мидии <i>Stenomytilus</i> <i>grayanus</i>	283,0—725,0	57,8±5,5	1,7±0,1	97,0±0,7
	<i>Zostera</i> sp. с илом	3000	1367±184	335±42	76,4±6,8
<i>Sticteopus japonicus</i>		10 000	1415±162	477±49	67,4±7,2
		20 000	1585±255	520±49	67,5±7,3
<i>Patiria pectinifera</i>	Мягкие части тела литторлины <i>Littorina</i> <i>shandzhurica</i>	4 640	154,7±7,7	10,7±0,9	93,0±0,3
	Мягкие части тела мидии <i>Stenomytilus</i> <i>grayanus</i>	4 640	299,0±9,2	12,6±0,8	95,6±0,4
<i>Asterias amurensis</i>	Креветка <i>Neptacarpus</i> <i>grebnitskii</i>	4 640	216,0±8,6	18,0±0,9	91,6±0,4
	Мягкие части тела мидии <i>Stenomytilus</i> <i>grayanus</i>	4 260	194,0±19,5	5,7±0,6	97,0±0,3
<i>Asterias amurensis</i>	Креветка <i>Neptacarpus</i> <i>grebnitskii</i>	4 260	280,0±22,5	36,6±3,9	86,1±0,3
	Мягкие части тела мидии	1 527	232,0±23,2	24,3±2,4	92,2±0,4
<i>Lysastrosoma anthosticta</i>	Креветка <i>Neptacarpus</i> <i>grebnitskii</i>	1 527	328,0±18,8	57,2±5,7	82,3±0,1

* У моллюсков количество съеденной и переваренной пищи выражено в миллиграммах сухого веса, а у эуфауниид — в мг СХ10⁻⁴.

Таблица 4
Усвояемость пищи водными беспозвоночными
(по литературным данным)

Вид	Пища	Усвое- мость, %	Автор
<i>Mollusca</i>			
<i>Limnaea ovata</i>	Однолеточные водоросли	75	Налев, 1938
<i>Hyriopsis shlegelli</i>	Детрит	50	Satoru, 1966
<i>Aplysia punctata</i>	<i>Pisaculum coccineum</i>	72	Carefoot, 1970
	<i>Entheromorpha</i> sp.	67	Тот же
	<i>Ulva lactuca</i>	82	" "
	<i>Heterosiphonia plumosa</i>	75	" "
	<i>Cryptopleura gamma</i>	74	" "
	<i>Delesteria sanguinea</i>	54	" "
	<i>Laminaria digitata</i>	55	" "
<i>Archidorus pseudoar</i>	Губки	83	Carefoot, 1967b
<i>Dendonotus frondosus</i>	Гидроиды	83	Тот же
<i>Articulata</i>			
<i>Nereis succinea</i>	Детрит	64	Яблонская, 1952
<i>Plathynereis dumerilli</i>	Водоросли	40	Киселева, 1970
<i>Harmathoe imbricata</i>	Гаммариды	90	Стрельцов, 1968
<i>Tubifex tubifex</i>	Детрит	50	Налев, 1937
<i>Balanus improvisus</i>	<i>Cladophora</i> sp.	68	Кузнецова, 1969
<i>Balanus improvisus</i>	Наутилусы усомогах	93	Тот же
<i>Euphausia pacifica</i>	Наутилусы артемии	80	Laaker, 1968
<i>Asellus aquaticus</i>	Детрит	68	Леванидов, 1949
<i>Orchestia bottae</i>	Детрит	40	Суцоя, 1967
<i>Pontogammarus maoticus</i>	<i>Entheromorpha</i> sp.	80	Карлович, 1946
<i>Pontogammarus robustoides</i>	<i>Cladophora</i> sp.	60	Китидина, 1970
<i>Pontogammarus robustoides</i>	<i>Tubifex</i> sp.	96	То же
<i>Pacifastacus leniasculus</i>	Водные растения (сухие)	44	Moshiri v. Goldman, 1969
<i>Pacifastacus leniasculus</i>	Птичье мясо (сухое)	55	То же
<i>Menippe mercenaria</i>	Мясо рыб	98	Суцоя, Кларо, 1968
<i>Eriphia spinifrons</i>	Мясо ставриды	93	Аболмасова, 1970
<i>Carcinus maenas</i>	Мясо ставриды	99	То же
<i>Pachigrapsus marginatus</i>	Гонады мидий	98	" "
<i>Xantho hydrophilus</i>	Гонады мидий	97	" "
<i>Cordulia aona</i> (личинки)	Хирономиды	97	Павлютин, 1970
<i>Aeschna</i> (личинки)	Хирономиды	91	То же
<i>Agrionidae</i> (личинки)	Хирономиды	93	" "
<i>Agrotis v. sogetum</i> (личинки)	Детрит	76	Налев, 1937

Таблица 4 (окончание)

Вид	Пища	Усвое- мость, %	Автор
<i>Echinodermata</i>			
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	<i>Macrocystia pyrifera</i>	80	Boooloatian a. Laaker, 1964
То же	<i>Egretta laevigata</i>	62	То же
»	<i>Haligrus dioica</i>	45	» »
»	<i>Petalonia favela</i>	50	» »
<i>Strongylocentrotus intermedius</i>	<i>Laminaria japonica</i>	70	Fuji, 1967

Живая растительная пища усваивается беспозвоночными на 58—91%. Наибольшая величина усвояемости наблюдается у тропических эуфаунид при потреблении ими одноклеточных водорослей. У донных половозрелых беспозвоночных усвояемость макрофитов обычно не превышает 80%. В среднем моллюски усваивают растительную пищу на $76 \pm 8,0\%$, а ракообразные на $69 \pm 12,0\%$. Коэффициенты вариации величин усвояемости растительной пищи довольно значительны и доходят до 20%. Сухой растительный корм усваивается животными значительно хуже, чем живые растения. Так, усвояемость сухой цистоциры равноногим раком *Idothea baltica* в два раза ниже, чем живой, а бокоплавом *Pontogammarus maoticus* — на 20%.

Животная пища усваивается беспозвоночными значительно лучше, чем детрит и растительная пища, на 80—98%. В среднем кишечнополостные усваивают животную пищу на $88 \pm 8,5$, ракообразные на $97 \pm 1,3$, а иглокожие на $91 \pm 4,8\%$. Коэффициенты вариации не превышают 10%.

Таким образом, по нашим данным, половозрелые беспозвоночные усваивают детрит в среднем на 73, растительную пищу, на 68, а животную на 92%.

В табл. 4 приведены все известные нам литературные данные по усвояемости пищи водными беспозвоночными (главным образом донными). Как видим, определены величины усвояемости у 27 видов, из которых 5 — моллюски, 20 — членистые и 2 — иглокожие.

В среднем, по литературным данным, моллюски усваивают детрит на 50, растительную пищу на 69 ± 11 , а животную на $85 \pm 2\%$; членистые соответственно на 62 ± 14 , 54 ± 13 , $94 \pm 5\%$. Для иглокожих в литературе имеются лишь данные по усвояемости растительной пищи, которая составляет $62 \pm 13\%$. Сопоставление наших и литературных данных по усвояемости различной пищи кишечнополостными, моллюсками, членистыми и иглокожими показывает, что эти данные сходны (табл. 5). Как видно из

Таблица 5

Средняя усвояемость (в %) различных видов пищи водными беспозвоночными (по собственным и литературным данным)

Тип	Растительная		Детрит		Животная	
	число видов	усвояемость	число видов	усвояемость	число видов	усвояемость
Coelenterata	—	—	—	—	2	88,5
Mollusca	4	73	3	59	2	85
Articulata	7	62	8	65	16	95
Echinodermata	2	62	1	70	4	91

таблицы, детрит усваивается водными беспозвоночными на 65, растительная пища на 66, а животная на 90%.

Характеризуя общий объем исследований усвояемости пищи гидробионтами, отметим, что усвояемость определена у 2 видов кишечнорастных, 6 видов моллюсков, 25 видов артикулят и 6 видов иглокожих. Таким образом, по нашим и литературным материалам, имеются сведения о величине усвояемости пищи у 39 видов беспозвоночных (главным образом допных) ¹.

Состав пищи оказывает заметное влияние на величину усвояемости пищи у одного и того же вида животного (см. табл. 3 и 4). Так, усоногий рак *Balanus improvisus* усваивает растительную пищу на 68, а животную на 93%. Рапаногий рак *Idothea baltica* усваивает живые водоросли на 58—64, детрит на 69, а животную пищу на 97%. Бокоплав *Pontogammarus robustioides* усваивает живые водоросли на 60, а животную пищу на 96%. Заднежаберный моллюск *Aplysia punctata* усваивает водоросль *Delesseria sanguinea* на 54, а *Ulva lactuca* на 82%. Морской еж *Strongylocentrotus purpuratus* усваивает *Halidrys dioica* на 45, а *Macrocystis porifera* на 80%. Данные эти указывают на то, что средние величины усвояемости того или иного вида трофического ресурса могут быть использованы лишь в ориентировочных расчетах, так как разные виды его усваиваются одним и тем же животным с неодинаковой эффективностью.

Усвояемость пищи беспозвоночными меняется в онтогенезе. В первые дни жизни животных может наблюдаться более высокая усвояемость по сравнению с животными более старшего возраста. *Idothea* в первые 20 дней жизни усваивают пищу значительно лучше (82—86%), чем в последующие периоды жизни (51—60%); *Sphaeroma* в первые 14 дней усваивает растительную пищу с очень

¹ Усвояемость пищи планктонными беспозвоночными обстоятельно рассмотрена в работе Крючковой (1909), где приводятся данные по усвояемости одноклеточных водорослей шестью видами пресноводных и семью видами морских ракообразных.

большой эффективностью — 90% (см. табл. 3). То же явление наблюдалось и у планктонных ракообразных (Крючкова, 1967). По данным этого автора, усвояемость пищи планктонными ветвистоусыми и веслоплогими рачками в начале жизни в три раза превышает усвояемость в конце — соответственно 97,2 и 27,8, 97,0 и 25,0%. У *Macrocyclus albidus* установлена степенная зависимость усвояемости пищи от сырого веса тела (Shushkina, Anisimov, Klekowsky, 1969). Указанные различия в величинах усвояемости пищи у поворожденных особей и особей более позднего возраста имеют большое значение лишь для оценки использования трофических ресурсов животными с коротким жизненным циклом. У животных с длительным жизненным циклом (~ год) роль возрастных изменений в усвояемости пищи не так велика, так как начальный период жизни с повышенной усвояемостью имеет относительно малую продолжительность.

Данных по усвояемости пищи самцами и самками различных видов беспозвоночных довольно мало. Известно лишь, что усвояемость пищи не зависит от пола у некоторых видов допных ракообразных Азовского и Черного морей (Солдатова, Цихон-Лукашина, Николаева, Лукашева, 1969а, в). То же самое наблюдается у и у некоторых наземных насекомых (Phillipson, 1960а, б.)

Температура и соленость не влияют на усвояемость пищи у исследованных животных (Солдатова, Цихон-Лукашина, Николаева, Лукашева, 1969а, б). Так, усвояемость пищи у изоподы *Idothea baltica* и краба *Rhithropanopeus herrisii* при 18 и 28° равна соответственно 58 и 57%, 92 и 96% (различия статистически недостоверно). При солености 4, 12 и 18‰ величины усвояемости пищи у *Idothea baltica* и *Pontogammarus maecolicus* оказались сходными. Эти результаты нельзя считать неожиданными, так как усвояемость пищи, в первую очередь, определяется особенностью пищеварительной системы и составом пищеварительных ферментов. Устойчивость же ферментных систем к изменениям факторов среды, как известно, очень высока.

Усвояемость пищи необходимо рассматривать в связи с ее потребленным количеством. Величины коэффициентов корреляции между количеством съеденной и количеством неусвоенной пищи, рассчитанные по данным табл. 3, довольно высоки. Так, для *Idothea baltica* сухим весом 14,5 мг при потреблении трех видов пищи (детрит, растительная и животная пища) коэффициент корреляции равен 0,82; для *Pontogammarus maecolicus* весом 9 мг при потреблении живой кладофоры — 0,95; для трех видов исследованных морских звезд — 0,88. Очевидно, что если существует степенная зависимость между количеством съеденной пищи и весом животных (Сушеня, Кларо, 1966; Сушеня, Хмелева, 1967; Цихон-Лукашина, 1967, 1970; Аболмасова, 1969, 1970; Солдатова, 1970), то она имеет также и между весом этих животных и количеством выделяемых ими фекалий. Рассчитанные по нашим и литературным данным степенные коэффициенты зависимостей количества съеден-

ной и количества неусвоенной пищи от веса тела у разных животных различаются в среднем на 10%. Что касается уровня количества съеденной и переваренной пищи, то рассчитанные по их значащим величинам усвояемости пищи равны усвояемости, вычисленной обычным способом (Цихон-Лукашина, Солдатова, Николаева, 1968).

Знание зависимостей количества съеденной и неусвоенной пищи от веса тела животных позволяет по количеству выделенных фекалий судить об интенсивности питания животного, что чрезвычайно облегчает проведение опытов по определению количества поедаемой животным пищи. Кроме того, установление зависимости количества выделяемых фекалий позволяет вплотную подойти к определению интенсивности питания животных в природных условиях. Значение такой возможности трудно переоценить, так как известно, что для многих животных интенсивность физиологических процессов в лаборатории и водоеме неодинакова.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболмасова Г. И. 1969. О зависимости величины рациона от веса тела у высших ракообразных.— В сб. «Вопросы морской биологии». Киев, «Наукова думка».
- Аболмасова Г. И. 1970. Питание и анализ некоторых элементов баланса энергии у черноморских крабов.— Гидробиол. журн., т. 6, № 6.
- Беклемышев К. В. 1954. Питание некоторых массовых планктонных копепод в Дальневосточных морях.— Зоол. журн., т. 33, вып. 6.
- Винберг Г. Г. 1964. Пути количественного изучения потребления и усвоения пищи водными животными.— Журн. общ. биол., т. 25, № 4.
- Гаевская Н. С. 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 8.
- Иванов В. С. 1937. Превращение энергии водными животными.— Бюлл. эксп. биол. и мед., т. 3, вып. 2.
- Иванов В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 47.
- Карневич А. Ф. 1946. Потребление корма *Pontogammarus maoticus* Каспийского моря.— Зоол. журн., т. 25, вып. 6.
- Киселева М. И. 1970. Питание полихеты *Platynereis dumerilli* (And. et M.—Edw.) в Черном море.— В сб. «Эколого-морф. исслед. донных организмов». Киев, «Наукова думка».
- Китицина Л. А. 1970. Эколого-физиологические особенности и продукция бокоплава *Pontogammarus robustoides* Grimm. в водоеме — охладителе Кураховской ГРЭС. Автореф. канд. дисс. Киев.
- Крючкова Н. С. 1967. Использование пищи на рост *Moina rectoris* Leydig.— Зоол. журн., т. 66, вып. 7.
- Крючкова Н. М. 1969. Использование зоопланктоном пищи на рост.— Журн. общ. биол., т. 30, № 4.
- Кулнецова И. А. 1960. О питании баллаусов Черного моря.— В сб. «Вопросы морской биологии». Киев, «Наукова думка».
- Леванидов В. Я. 1949. Значение аллохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.).— Труды Всес. гидробиол. общ-ва, т. 1.
- Маловицкая Л. М., Сорокин Ю. И. 1961. Экспериментальное исследование питания с помощью C^{14} .— Труды Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 4.

- Мизес В. П., Сорокин Ю. И. 1966. Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом.— Журн. общ. биол., т. 27, № 4.
- Остапеня А. П., Сергеев А. И. 1963. Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных.— Вопросы ихтиол., т. 3, вып. 1 (28).
- Павлюгин А. П. 1970. К методам определения усвояемости пищи у водных животных.— Зоол. журн., т. 49, № 2.
- Петина Т. С. 1966а. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.— В сб. «Физиология морских животных». М., «Наука».
- Петина Т. С. 1966б. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* Giesbr.— Там же.
- Солдатова И. Н. 1970. Энергетический баланс бокоплава *Pontogammarus maoticus* (Sow).— Океанология, т. 10, № 1.
- Солдатова И. Н., Цихон-Луканина Е. А., Николаева Г. Г., Лукашева Т. А. 1969а. О трансформации энергии пищи морскими ракообразными.— Океанология, т. 9, № 0.
- Солдатова И. Н., Цихон-Луканина, Е. А., Николаева Г. Г., Лукашева Т. А. 1969б. Усвояемость растительной и животной пищи высшими морскими ракообразными в различных условиях среды.— Докл. АН СССР, т. 184, № 6.
- Сорокин Ю. И. 1966. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных.— Труды Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15).
- Сорокин Ю. И., Мордхай-Болговская Э. Д. 1962. Изучение питания *Asplanchna priodonta* с помощью C^{14} .— Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 12.
- Стрельцов В. Е. 1968. Количественная характеристика питания *Narctose imbricata* (L) (Polychaeta).— Труды Мурман. морск. биол. ст., вып. 17 (21).
- Суцены Л. М. 1967. Превращение вещества и энергии в популяции амфибоного бокоплава *Orchestia bottae* M.-Edw.— Докл. АН СССР, т. 170, № 3.
- Суцены Л. М. 1969. Количественные закономерности метаболизма и трансформации вещества и энергии ракообразными. Докт. дисс. Севастополь.
- Суцены Л. М., Кларо Р. 1966. Количественные закономерности питания и их связь с балансом энергии у промыслового краба *Menippe mercenaria* (Say).— В сб. «Исследования Центрально-Американских морей», вып. 1. Киев, «Наукова думка».
- Суцены Л. М., Хмелева Н. Н. 1967. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных.— Докл. АН СССР, т. 178, № 6.
- Хмелева Н. Н., Санс Д. 1966. Дыхание и некоторые особенности питания устриц *Scaevostrea rhizophorae* Guilding.— В сб. «Исследования Центрально-Американских морей», вып. 1. Киев, «Наукова думка».
- Цихон-Луканина Е. А. 1958. Питание некоторых пресноводных *Gastropoda*.— Труды Московского университета, вып. 9.
- Цихон-Луканина Е. А. 1967. Зависимость потребления растительной пищи от веса тела *Idothea baltica* (Pallas) (Isopoda).— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 85.
- Цихон-Луканина Е. А. 1970а. О трансформации вещества и энергии *Idothea baltica*.— Гидробиол. журн., № 3.
- Цихон-Луканина Е. А. 1970б. Зависимость скорости питания от веса тела у брюхоногих моллюсков.— В сб. «Биологические процессы в морских и континентальных водоемах». Кипривер.
- Цихон-Луканина Е. А., Сорокин Ю. И. 1965. Усвоение затворкой различных видов пищи.— В сб. «Экология и биология пресноводных беспозвоночных». М.— Л., «Наука».
- Цихон-Луканина Е. А., Лукашева Т. А. 1970. О трансформации энергии пищи молодью некоторых морских изопод.— Океанология, т. 10, № 4.
- Цихон-Луканина Е. А., Симкина Р. Г. 1971. Интенсивность питания и усвояемость пищи трюбическими брюхоногими моллюсками *Papanis vulcatus* и *Sasozeliana granaria*.— В сб. «Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения». Л., «Наука».

- Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. И., Николаева Г. Г.* 1968. Об усвояемости пищи донными ракообразными Азовского моря и методах ее определения.— *Океанология*, т. 8, № 3.
- Шушкина Э. А., Печень Г. А.* 1964. Радиопы питания и усвоения пищи хищными циклопами и *Daphnia longispina*, определенные радиоуглеродным методом.— В сб. «Биол. основы рыбы, хоз-ва внутренних вод Прибалтики». Минск.
- Яблонская Е. А.* 1952. Питание *Nereis succinea* в Каспийском море.— Сб. работ об акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. М.
- Boolootain R. and Lasker R.* 1964. Digestion of brown algae and the distribution of nutrients in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*.— *Comp. Biochem. Physiol.*, v. 11.
- Carefoot T.* 1967a. Growth and nutrition of *Aplysia punctata* feeding on a variety of marine algae.— *J. Marine Biol. Assoc. UK*, v. 47, N 3.
- Carefoot T.* 1967b. Growth and nutrition of three species of opisthobranch molluscs.— *Comp. Biochem. Physiol.*, v. 21, N 2—3.
- Conover R. J.* 1961. The turnover of phosphorus by *Calanus finmarchicus* Ad-dendum.— *J. Marine Biol. Assoc. UK*, v. 41, N 2—3.
- Conover R. J.* 1964. Food relation and nutrition of zooplankton.— *Proc. Symp. Exp. Mar. Ecol., Univ. Rhode Island, Occas. Publ.* N 2.
- Conover R. J.* 1966a. Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. Contribution No 1726 from the Woods Hole Oceanographic Institution.
- Conover R. J.* 1966b. Assimilation of organic matter by zooplankton.— *Limnol. and Oceanogr.*, N 3.
- Currie R. J.* 1962. Pigments in zooplankton faeces. *Nature*, v. 193.
- Fuji A.* 1967. Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*.— *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, v. 15, N 2.
- Harvey H. N.* 1937. Note on selective feeding by *Calanus*.— *J. Marine Biol. Assoc. UK*.
- Lasker R.* 1960. Utilization of organic carbon by a marine crustacean: analysis with carbon-14.— *Science*, v. 131.
- Lasker R.* 1966. Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a euphausiid crustacea.— *J. Fish. Res. Board Canada*, v. 23, N 9.
- Lilly M.* 1953. The mode of life and the structure and functioning of the reproductive ducts of *Bithynia tentaculata* (L.).— *Proc. Malac. Soc. London*, v. 30.
- Marshall S. M. and Orr A. P.* 1956. Experimental feeding of the Copepoda *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) on phytoplankton cultures labelled with radioactive carbon (¹⁴C). *Papers in Marine Biology and Oceanography*. Pergamon Press London.
- Moshiri G. A. and Goldman Ch. R.* 1969. Estimation of assimilation efficiency in the crayfish, *Pacifastacus leniasculus* (Dana) (Crustacea: Decapoda).— *Arch. Hydrobiol.*, v. 66, N 3.
- Phillipson J.* 1960a. A contribution the feeding biology of *Mitopus morio* (F.) (Phalangidae).— *Journ. Animal. Ecol.*, v. 29, N 1.
- Phillipson J.* 1960b. The food consumption of different instars of *Mitopus morio* (F.) (Phalangidae) under natural conditions.— *J. Animal. Ecol.*, v. 29, N 2.
- Satoru H.* 1966. The rate of feeding and digestibility of the freshwater mussel *Hyriopsis schlegelii* determined with crude silicate as an indicator.— *Venus*, v. 25, N 1.
- Shushkina E. A., Antsimov S. I., Ktekowsky R. Z.* 1968.— Calculation of production efficiency in plankton copepods.— *Polskie Arch. Hydrobiol.*, v. 15, N 3.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

А. С. Константинов

(Московский государственный университет)

Процессы дыхания и биологического продуцирования представляют собой как бы реципрокные явления, соответственно характеризующие темп деструкции и конструкции органического вещества в организмах. Изучение этих явлений — главный магистральный путь в гидробиологии при решении ее основных задач, связанных с разработкой проблем биологического продуцирования в водоемах и охраны последних от загрязнения.

Выделяя в трофологии трофологическое и трофодинамическое направления, Н. С. Гаевская (1948) совершенно правильно указывала в качестве одной из важных задач последнего изучение закономерностей биологической трансформации энергии в водоемах. Это положение получило в нашей стране широкое признание, в некоторых случаях сопровождающееся излишним увлечением термодинамическими концепциями и верой в возможность решения основных задач гидробиологии, науки биологической, выявлением и изучением различных потоков энергии в экосистемах. При этом забывается, что количественное описание картины трансформации энергии носит, в основном, характер регистрации событий без раскрытия их сущности, поскольку изучение биологических процессов выходит за пределы познавательных возможностей термодинамики. Так, бухгалтерский учет в сельскохозяйственном производстве не может объяснить какие-либо биологические явления, хотя чрезвычайно важен для поиска правильных форм ведения хозяйства, поскольку позволяет видеть различные соотношения в суммарном виде. Изучение особенностей поведения животных, их взаимоотношений, реакций на различные воздействия и многих других сторон жизнедеятельности, влияющих на процессы продуцирования и минерализации органического вещества, находится вне компетенции термодинамики. Точно так же энергетические схемы не дают ничего нового для суждения о субстратах, участвующих в круговороте веществ, а конкретизация закономерностей их трансформации применительно к решению проблем биологической продуктивности и чистоты воды — основная задача современной гидробиологии.

Ясность представления о том, что энергетический подход к

описанию биологических процессов в гидробиологии сам по себе явно недостаточен при решении ее основных задач, не должен сопровождаться каким-либо скепсисом в отношении валидности термодинамических концепций в гидробиологии. Энергетический принцип, не трансгрессирующий в области его инвалидности, чрезвычайно ценен для выяснения целого ряда вопросов, связанных с разработкой основных проблем гидробиологии. В нашей стране, начиная с работ В. С. Ивлева, выполненных более 35 лет назад, проведен широкий круг исследований в области биологической трансформации энергии и уже накоплены многочисленные материалы, крайне интересные для характеристики функциональной роли различных популяций и биоценозов в водоемах.

Крупные успехи в области биоэнергетики, достигнутые в последнее время, позволили сформулировать в гидробиологии ряд важных концепций и широких обобщений, без критического осмысления которых нельзя быть уверенным в целесообразности дальнейших усилий, прилагаемых в том или ином направлении. В настоящей статье, которая в известной мере носит дискуссионный характер, мы попытались дать реалистическую оценку некоторым категориям, мышление которыми стало привычным для многих гидробиологов.

Интенсивность дыхания водных животных

Процессы дыхания представляют собой основной и практически единственный путь получения организмами энергии, суженой для обеспечения своей жизнедеятельности. С помощью сложнейших ферментных систем электроны с малым ионизационным потенциалом, т. е. обладающие высокой энергией, отнимаются от веществ, входящих в состав диссимилируемых субстратов и переносятся на те, которые отличаются более высоким электронным средством. Электроны, повышая в процессе донорно-акцепторных взаимодействий свой ионизационный потенциал, переводят в энергию связей часть той, которой обладали. Как известно, повышение ионизационного потенциала электрона на 1 эв сопровождается высвобождением энергии, равной 1 электронвольту , или $1,6 \cdot 10^{-12} \text{ эрг}$. Таким образом, величина дыхания полностью характеризует количество энергии, «вырабатываемой» в организме. Часть ее запасается в процессе окислительного фосфорилирования, часть теряется, рассеиваясь в форме первичной теплоты. Соотношение этих двух частей может сильно меняться в зависимости от видовых особенностей и физиологического состояния организмов.

У водных животных дыхание в основном носит аэробный характер, завершаясь полным окислением продуктов анаэробного распада за счет потребления молекулярного кислорода с последующей его ионизацией. Этот процесс сопровождается увеличением потенциала электронов на $1,17 \text{ в}$ — от $-0,32 \text{ в}$ на первич-

ных акценторах (НАД, НАДФ) до +0,81 в на кислороде воды и увеличением их ионизационного потенциала до 12,56 эв — самого высокого уровня, известного для биологических веществ (Сент-Дьердьи, 1971). Так как от 1 г молекулы кислорода в процессе ионизации отщепляется $2 \cdot 6,02 \cdot 10^{22}$ электронов, количество энергии, высвобождающейся при использовании 22,4 л. кислорода равно $2 \cdot 6,02 \cdot 10^{21} \cdot 1,17$ эв, что составляет около $2 \cdot 10^3$ дж (1 дж = $1,6 \cdot 10^{17}$ эв) и эквивалентно примерно 50 ккал. Часть этой энергии затрачивается на выполнение внутренней работы, часть — на преодоление внешних сил.

Уровень потребления организмами кислорода с известным приближением характеризует не только их энерготраты, но и величину деструкции пластического материала. В этом аспекте изучение дыхания водных животных имеет первостепенное значение для развития трофодинамического направления в гидробиологии, плодотворность которого широко раскрыта в работах Н. С. Гаевской (1948, 1966) и ее многочисленных учеников. Уже давно установлено, что «энергетическая стоимость» кислорода при окислении углеводов, жиров и белков выражается весьма близкими величинами порядка 4,7—5 ккал/л. Зная это, а также примерный состав окисляемых субстратов, можно определить расход пластического материала, пользуясь следующими соотношениями:

	Углеводы	Жиры	Белки
ккал/л	4,20	9,50	4,20
O ₂ , л/г	0,82	2,03	0,97
CO ₂ , л/г	0,82	1,43	0,78
ДК, CO ₂ /O ₂	1	0,71	0,80
ккал/л O ₂	5	4,70	4,70

Следует помнить, что ДК может сильно повышаться, когда жиры переходят в углеводы, и понижаться при противоположных биохимических перестройках. Следовательно, расчеты «энергетической стоимости» кислорода с учетом величины ДК справедливы только для случаев сохранения организмами за исследуемый период биохимического подобия. Поскольку углеводы, жиры и белки в теле различных животных обычно используются для добытия энергии в довольно сходном соотношении, оказывается возможным найти некоторый средний коэффициент, характеризующий соотношение между количеством потребленного кислорода и высвобождающейся при этом энергии. Для водных беспозвоночных величина рассматриваемого коэффициента оказалась равной, согласно экспериментальным данным, полученным В. С. Ивлевым (1939а), 1,38 ккал на 1 мг кислорода (так называемый оксикалорийный коэффициент).

Успехи в изучении биоэнергетики живых систем резко повысили интерес исследователей, в частности гидробиологов, к изучению дыхания организмов, выяснению интенсивности потребления ими кислорода. Потребовалось некоторое уточнение самого

понятия «величина обмена», так как в разных условиях интенсивность потребления кислорода одним и тем же организмом меняется. Понятие «основной обмен», используемое в физиологии для характеристики энергетики гомойотермных животных, и в отношении водных пойкилотермных организмов, особенно беспозвоночных, не пригодно. У беспозвоночных трудно не только получить состояние полного покоя, но даже и охарактеризовать его. Поэтому, изучая дыхание водных пойкилотермов, обычно определяют интенсивность потребления ими кислорода в каких-то строго определенных (стандартных) условиях и обозначают полученную величину как «стандартный» обмен. Иногда определяется «обмен покоя», когда, как и при стандартном обмене, находят величину дыхания животных с более или менее выключенной двигательной активностью, но не строго выдерживаются остальные условия, в частности температурные. За величину «активного обмена» принимаются энерготраты, связанные с обеспечением двигательной активности. Совокупность обменов покоя и активного обмена обозначается как «обычный», «средний» или «общий» обмен. Для определения их величины животные содержатся в подопытных сосудах в отсутствие пищи тот или иной срок, после чего находится суммарное потребление кислорода и вычисляется его среднее потребление в единицу времени. В дальнейшем изложении показатели интенсивности дыхания водных животных приводятся по величинам, полученным указанным способом.

Давно замечено, что интенсивность дыхания животных различна у представителей разных видов, меняется по мере роста, зависит от их пола (см., например, Кукина, 1972) и физиологического состояния, а также от многих факторов внешней среды. Вместе с тем высказан ряд представлений о существовании некоторых общих закономерностей, определяющих величину обмена животных вне зависимости от их систематического положения и возраста. Широкую известность приобрели работы, выполненные Бергманом в 1848 г. и Рубнером в 1883 г., в которых сформулирован так называемый «закон поверхности». Предполагалось, что теплопродукция зависит от теплоотдачи с поверхности тела, последняя пропорциональна весу тела (W) в степени 0,66 и, следовательно, величину дыхания (Q) можно находить для теплокровных животных по уравнению

$$Q = AW^{0,66}, \quad (1)$$

где A — константа. Позже было показано, что теплоотдача с единицы поверхности не константна и скорее сама является функцией интенсивности обмена, чем наоборот. К тому же связь между поверхностью тела и его объемом (весом) далеко не всегда выражается степенной функцией. Тем не менее степенные уравнения типа

$$Q = AW^n \quad (2)$$

стали широко использоваться, так как во многих случаях удовлетворительно аппроксимируют реальные соотношения между весом организмов и величиной их дыхания. Значения параметров уравнения (2), найденные при изучении разных животных, оказались чрезвычайно варьирующими. Величина A , которую можно назвать удельной интенсивностью дыхания, поскольку она меняется в зависимости от выбора единиц веса, часто различается у разных организмов в десятки раз. Показатель степени n колеблется в пределах от 0,3—0,4 до 1—1,4—1,5. Какого-либо биологического обоснования уравнение (2) не имеет, и в многочисленных работах наличие степенной зависимости между потреблением кислорода и весом организмов утверждается лишь на том основании, что авторы пользуются для описания получаемых результатов уравнением (2). Незаметно для себя многие авторы становятся жертвами своеобразной логической инверсии: используя математический аппарат, пригодный для нахождения параметров степенной функции, принимают это за доказательство существования степенной функции. В логарифмированном виде уравнение (2) превращается в уравнение прямой

$$\lg Q = n \lg W. \quad (3)$$

Для нахождения параметров степенной связи (не выясняя, имеется ли она) в логарифмической системе координат откладывают величины дыхания у особей разного веса, находят уравнение прямой, наилучшим образом аппроксимирующей расположение точек, и потенцированием устанавливают параметры искомой степенной функции (2). Следовательно, характер искомой зависимости не устанавливается путем математического анализа, а задается заранее. Через любую совокупность точек можно провести прямую, наилучшим образом аппроксимирующую их расположение, но это не означает, что в данном случае прямая — наилучшая форма аппроксимации. Поэтому получаемое уравнение (2) говорит лишь о том, какие параметры имела бы кривая, если бы искомая связь была степенной¹. Добавим к этому, что в логарифмической системе координат разброс точек резко уменьшается, что часто создает впечатление прямолинейности их расположения и укрепляет веру авторов в правильности избранного ими пути аппроксимации. Проторенность и легкость пути аппроксимации степен-

¹ В связи с этим хотелось бы напомнить слова акад. И. И. Шмальгаузена (1935, стр. 18): «Не подлежит никакому сомнению, что почти всякая эмпирическая кривая может быть приближенно описана путем применения одного из обычных методов интерполяции, однако применение одного и того же математического метода к описанию разных эмпирических кривых еще не является доказательством того, что во всех этих случаях мы имеем дело с одной и той же закономерностью, выраженной давней интерполяционной функцией» (разрядка И. И. Ш.—А. К.).

ным уравнением зависимости между весом и потреблением кислорода привели к появлению сотен работ в этом направлении. Статистические ошибки полученных параметров авторы, как правило, не устанавливают и, следовательно, аппроксимационная ценность приводимых уравнений — их единственно возможное достоинство — остается неизвестной. Увлечение нахождением параметров степенных уравнений сопровождается атрофией внимания к сравнительной характеристике разных способов аппроксимации и критической оценке того, который стал почти универсальным. С математической точки зрения получение уравнения (2) потенцированием уравнения прямой, полученной в системе логарифмических координат, таит в себе явные ошибки, величина которых еще не оценена. Нахождение линии регрессии в вариационной статистике основано на учете квадратов отклонений натуральных чисел, а при установлении параметров уравнения (2) потенцируется уравнение прямой (3), построенной методом наименьших квадратов применительно к логарифмам чисел. Между тем среднее, получаемое методом наименьших квадратов, оказывается весьма различным при оперировании с натуральными числами и их логарифмами¹. Степень расхождения между действительным уравнением функции и тем, какое получается для линии регрессии, находимой методом наименьших квадратов, применительно к логарифмам чисел, можно проиллюстрировать следующим расчетом. Если величина x равна 2, 3 и 4, а для y получены соответственно значения 5 и 3 (среднее 4); 11 и 7 (среднее 9); 13 и 19 (среднее 16), то очевидно $y = x^2(a)$. При расположении перечисленных значений y в логарифмической системе координат и нахождении линии регрессии методом наименьших квадратов получаем уравнение $y = 1,18x^{1,92}$ (6), т. е. заметно иное, чем (а). При большем разбросе значений y ошибка окажется еще значительнее.

Несмотря на отсутствие каких-либо биологических обоснований, неустановленность аппроксимационной ценности и математическую некорректность конструирования уравнения (2), его параметры широко используются для всякого рода сравнительных анализов в эволюционном, физиологическом и других аспектах. Одни авторы считают, например, что величина параметра A (удельная интенсивность дыхания) есть характерный признак крупных таксонов, отражающий самые фундаментальные, основные и важные элементы организации животных, не меняющиеся при изменениях экологии и морфологической дифференцировке (Дольник, 1968). Высказывается предположение, что с повышени-

¹ Полным сказано следующим примером. Если имеем для особи данного веса два наблюдения, согласно которым уровень дыхания выражался величинами 1 и 100, то среднее, для которого сумма квадратов отклонения минимальна, равно 50,5. Так как логарифмы 1 и 100 соответственно равны 0 и 2, среднее значение логарифма, относительно которого сумма квадратов отклонений будет минимальна, равно 1, что после потенцирования даст величину 10 вместо 50,5, т. е. более чем в 5 раз заниженную.

ем высоты организации животных интенсивность их дыхания, рассчитываемая по уравнению (2), повышается (Винберг, 1956; Ивлев, 1959; Дольник, 1968). В связи с этим следует отметить, что величина удельной интенсивности дыхания (A) ни в коем случае не является характерной для таксона любого ранга, поскольку зависит от выбора единиц веса в уравнении (2). Например, когда вес выражен в граммах, для рачков *Apus glacialis* $Q = 0,47 W^{0,3}$ мг O_2 /час (Винберг, 1956), а для *Balanus improvisus* $Q = 0,15 W^{0,4}$ мг O_2 /час (Хмелева, Юркевич, 1968). В этом случае удельная интенсивность дыхания (параметр A) в первом случае почти втрое выше, чем во втором. Иной окажется картина, если за единицу веса примем 1 мг. Так как число, выражающее вес в граммах (W), в 1000 раз меньше того, какое выражает тот же вес в миллиграммах (W_1), т. е. $W = 0,001 W_1$, то, подставляя в исходные уравнения $0,001 W_1$ вместо W , имеем для щитней: $Q = 0,47 (0,001 W_1)^{0,3} = 0,47 (0,001)^{0,3} \cdot W_1^{0,3}$ мг O_2 /час; для баланусов сходным образом получаем $Q = 0,15 (0,001 W_1)^{0,4} = 0,15 \cdot (0,001)^{0,4} \cdot W_1^{0,4} = 0,0095 W_1^{0,4}$ мг O_2 /час. Удельная интенсивность дыхания оказывается для щитней уже не втрое больше, чем для баланусов, как при первом способе расчета, а в 5 раз меньшей. Г. Г. Винберг (1956) указывает, что для карпов $Q = 0,343 W^{0,85}$, а для лососевых $Q = 0,498 W^{0,76}$, когда вес (W) выражен в граммах. При расчете на рыбу весом в 1 кг для карпа получаем $Q = 122 W^{0,85}$, для лососей $Q = 97 W^{0,76}$ мл/час. Следовательно, вывод о том, какой организм дышит интенсивнее, сделанный на основании расчета по уравнению (2), зависит от системы единиц и никак не характеризует биологические свойства организмов. Как видно из приведенных примеров, значения параметра A при переходе от одних единиц к другим резко изменились, а выводы о соотношении интенсивности дыхания у сравниваемых организмов стали противоположными. Постулировать единую систему весовых единиц для всех животных от простейших до млекопитающих нельзя. Одинаково фантастично рассчитывать потребление кислорода на простейшее весом в 1 кг или млекопитающее весом в 1 мг. Вопрос о том, как интенсивно дышал бы кпт, уменьшившись до размера амебы, и каким оказался бы уровень обмена амебы, выросшей до кита, не имеет даже сравнительной ценности, если показатель степени в уравнении (2) для сопоставляемых животных различен. Путем соответствующего подбора единиц веса можно получить диаметрально противоположный ответ на вопрос о том, какой из сравниваемых организмов дышит интенсивнее. Очевидно, что для сравнения уровня обмена различных животных надо использовать величины интенсивности дыхания, а не ее удельные значения (параметры A), могущие выглядеть по-разному даже для одного и того же организма в зависимости от способов расчета.

Некоторые авторы обратили внимание на то, что параметры уравнения (2) для животных разных видов часто выражаются сходными величинами. На этом основании считается возможным

использовать некоторые средние параметры в уравнении (2) для характеристики дыхания представителей целых классов (Винберг, 1950, 1956), типов (Дольник, 1968) и даже для всех животных, вместе взятых (Nempingzen, 1960). Представление об интенсивности дыхания как одномоментной функции веса да еще с принятием средних параметров для всех представителей крупных таксонов, крайне упрощая истинную картину, конечно, создает широкие возможности обобщения, но одновременно лишает их количественной реальности.

Имеющиеся фактические данные говорят о невозможности выражения интенсивности дыхания различных представителей крупных таксонов одним уравнением. Например, у тропических ракообразных уровень обмена при соответствующей их местообитаниям температуре (30°) в 10—12 раз выше, чем у арктических при 0°. После внесения поправок на температуру в соответствии с нормальной кривой Крота дыхание тропических ракообразных оказывается в 3—4 раза ниже, чем у арктических (Scholander et al., 1953). У тропических рыб при 30° обмен выше, чем у арктических при 0°, в 3—4 раза, а с учетом температурных поправок — в 10—12 раз ниже. Интенсивность дыхания ряда тропических веслоногих рачков, приведенная к 10°, оказалась в 3—4 раза ниже, чем у представителей той же группы из Северной Атлантики при той же температуре (Павлова, 1967).

Используя радиоуглеродную методику, Е. А. Цихон-Лукашина и Ю. И. Сорокин (1966) нашли, что у легочных моллюсков *Limnaea stagnalis* величина дыхания достигает 1,36 мгО₂/г, а у переднежаберных *Corotus corneus* и *Vithynia tentaculata* тех же размеров — соответственно 0,73 и 0,51 мгО₂/г/час. Примерно такая же разница констатируется у ряда тропических легочных и переднежаберных моллюсков: для первых интенсивность дыхания в среднем составляла 0,052, для вторых — 0,0016 мгО₂/г/час. Во много раз может различаться удельная интенсивность дыхания в пределах класса ракообразных. Например, газообмен (в мгО₂ на 1 г сырого веса) у *Artemia salina* выражается уравнением $Q = 0,087 W^{0,7}$, для *Balanus improvisus* $Q = 0,15 W^{0,4}$, для *Idothea baltica* $Q = 0,182 W^{0,22}$ (Хмелева, Юркевич, 1968). Для циптей величина дыхания при 20° выражается уравнением $Q = 0,47 W^{0,3}$ (Винберг, 1950), т. е. константа *A* более чем в 5 раз превышает таковую у артемий. У ряда эвфаузиид потребление кислорода пропорционально весу в степени 1,41 (Small et al., 1966). У наземного рачка *Orchestia bottae* на воздухе интенсивность дыхания оказалась выше в 2—2,5 раза, чем в воде, у амфибионтного краба *Pachygrapsus marginatus* — в 1,5 раза (Ивлев, Суцения, 1961). Подземные планарии дышат в 4—7 раз менее интенсивно, чем надземные (Gourbault, 1967). Величина показателя в уравнении (2) у литоральных моллюсков *Littorina nigrolineata*, *L. obtusata*, *L. littorea* в воздушной среде колеблется от 0,62 до 0,79, а в водной — от 0,34 до 0,55 (Toulmond, 1967). Заметные различия в уровне дыхания при на-

ходении в водной среде и на воздухе обнаружены для ряда других видов литтории (Sandison, 1966). Среди тропических морских ежей наибольшая скорость потребления кислорода отмечена у обитающих в элифанте *Diadema antillarum*, *Echinometra lucunter*, *Tririploea oculentus*, наименьшая — у роющих *Veizivius unicolor* и *Mullita nicholperforata* (Lewis, 1968). Интересны наблюдения F. и W. Verberg (1964), согласно которым интенсивность дыхания личинок крабов *Uca pugnax*, *U. pugnator* Garah, *U. tayeri*, *U. mordax*, *U. leptodactyla* одинакова, на стадии мегалопы сходство исчезает, сменившись у взрослых особей резкими различиями. У моллюсков разных видов U_{10} весом 10 г величина дыхания при 20° колебалась от 0,43 до 0,70 мл/час (Ornatowski, 1968). Для рыб единое уравнение связи между весом и величиной дыхания столь же мало пригодно, как для моллюсков и ракообразных. В. С. Ивлон (1954), изучив дыхание 22 видов рыб, находит, что их газообмен выражается уравнением $Q = 0,58 W^{0,81}$, В. Г. Винберг (1956), обобщив материалы по всему классу рыб, получил $Q = 0,285 W^{0,81}$ т. е. удельная интенсивность дыхания оказалась в 2 раза ниже. Применительно к отдельным видам эта разница бывает значительно большей, достигая порой 30—40-кратной величины. Величина показателя в уравнении (2) для *Salvelinus fontinalis* оказалась равной 1,05 (Beaush, 1964). Для ряда рыб, согласно М. Берталанфи (Bertalanffy, 1951), она составляет 0,86, для гамбузии — 0,67 (Привольнов, 1953), для ряда карпообразных — 0,71 (Винберг, 1956), для личинок некоторых рыб — 0,64 (Ивлон, 1964).

Есть все основания полагать, что на уровень эволюционного развития, а экологические особенности являются фактором, определяющим интенсивность дыхания водных животных, которая чрезвычайно варьирует у представителей разных видов, и, следовательно, отсюда особенности их энергетики, как характерного видового признака. Конечно, находление средних арифметических величин, с точки зрения математики, заирета не встречает, но некое осреднение должно иметь в виду какое-то конкретное назначение, оправдывающее введение нового показателя. Рассчитывая дыхание какого-либо рака, рыбы или моллюска по уравнению, выведенному для целого класса, можно ошибиться в несколько раз. Обобщение становится настолько широким, что не может быть применено ни к какому конкретному случаю. Сравнение уравнений (2), получаемых для разных классов, таково не так в себе никаких возможностей обогащения сушности. С помощью дисперсионного анализа легко показать, что соотношение между внутривидовой и межвидовой дисперсиями выражается величиной, исключающей достоверность различий средних, получаемых для разных таксонов. Критерий Фишера не достигает нужных значений даже для очень низких уровней значимости, так как колебания величин дыхания в пределах каждой крупной систематической группы значительно больше межгрупповых различий. Заметим

истати, что в прикладных целях вычисление среднего уровня дыхания для представителей всего класса, очевидно, должно делаться с учетом численности особей разных видов (среднее взвешенное). Нарушая это условие, исследователи оценивают среднюю интенсивность потребления кислорода на реальной природной совокупности особей, а абстрактной, и действительности не существующей.

Особого убеждения заслуживает вопрос о возможности описания изменений интенсивности дыхания по мере роста животных с помощью одного уравнения, в частности, степенного, которое сейчас широко используется в гидробиологической литературе. Как уже говорилось выше, каких-либо биологических обоснований параболического снижения интенсивности дыхания с увеличением веса нет. Приводящиеся в литературе степенные уравнения обоснованной зависимости представляют собой результаты выравнивания эмпирических рядов методом наименьших квадратов при интуитивной вере в существование параболической зависимости между сопоставляемыми величинами. Показатель степени в получаемых уравнениях обычно меньше единицы, т. е. с возрастанием веса интенсивность дыхания снижается. Вместе с тем имеется много примеров, когда интенсивность дыхания с увеличением веса не снижается или даже заметно возрастает. Подобные случаи описаны для ряда рыб (Винберг, Хартова, 1953; Beamish, 1964) ракообразных (Small et al., 1966; O'Hara, 1968), личинок насекомых (Ожод, Буевер, 1968), колорадок (Pourelot, Deluzarchon 1970) и других животных.

Отсутствие каких-либо биологических обоснований параболического падения интенсивности дыхания с увеличением размера животных и существование многочисленных примеров, противоречащих предполагаемой закономерности, заставляет рассматривать уравнение (2) только в качестве одной из возможных интерпретационных формул для нахождения величины газообмена у особей разного веса. Обязательным требованием к формуле является сопровождение ее сведениями о средних статистических ошибках и уровне достоверности средних значений отдельных параметров.

Многочисленные фактические данные показывают, что рассматривать интенсивность потребления кислорода животными как одностепенную, в частности степенную, функцию их веса можно только при готовности идти на очень большие осреднения. В действительности суммарное потребление кислорода организмом определяется составом тканей, их массой и респираторной активностью, которая, в свою очередь, зависит от выполняемой ими работы, меняющейся в различных условиях среды и при разных формах поведения особей.

Различия в респираторной активности отдельных тканей установлены в настоящее время достаточно твердо. Заметно поодинаковой, например, оказались интенсивность дыхания мышечной

и нервной ткани у крабов *Uca* *gaha* и *U. uruguayensis* (Vernberg F., Vernberg W., 1966), кожно-мышечного мешка и желудочно-кишечного тракта у червей *Nereis diversicolor* (Виленкина, 1965), в тканях туловища и хоботка червя *Bonnellia viridis* (Brafeld, 1968), в различных тканях активной *Actinia equina* (Виленкина, 1966). У черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* уровень дыхания отдельных тканей различался в 2—3 раза, у *Rapana thomasi* в 2—4 раза. Особенно резкие различия в газообмене отдельных тканей обнаружены у крабов. Например, у *Sarcinus maenas* потребление кислорода мускулатурой, пищеварительной железой, жабрами и слизистыми железами соответственно равнялось 6, 37, 2 и 2 мм³ на 1 мг сухого вещества за час. У краба *Xantho hydrophilus* потребление кислорода первыми тремя тканями равнялось 1,8; 1,4 и 7,1 мм³ (Виленкина, Виленкин, 1969). Респираторная активность одной и той же ткани у водных крабов *Libinia emarginata* и *Callinectes sapidus* оказалась ниже, чем у наземного *Ocyropsis quadrata* (Vernberg W., Vernberg F., 1968). Обращает на себя внимание тот факт, что в пределах одного организма интенсивность дыхания разных тканей может различаться почти в 20 раз, причем в организме другого вида соотношение респираторной активности тех же тканей подчас выражается обратными величинами. Например, уровень газообмена в пищеварительной железе у *S. maenas* в 6 раз выше, чем в жабрах, а у *X. hydrophilus*, наоборот, в 5 раз ниже.

С возрастом, вследствие гетерогенности роста, соотношение в организме масс различных тканей с разной респираторной активностью меняется, и это вкладывает свой отпечаток на интенсивность дыхания растущих особей. Другая особенность возрастного изменения уровня обмена, судя по некоторым данным, связана с повышением интенсивности дыхания тканей по мере увеличения их массы. Эта зависимость, по мнению многих авторов, удовлетворительно аппроксимируется степенной функцией $q = aW^b$, где q — потребление кислорода тканью; W — ее вес; a и b — коэффициенты (Виленкина, Виленкин, 1969). Если гетерогенность роста и другие факторы, влияющие на уровень газообмена, слабо отражаются в онтогенезе на изменении интенсивности дыхания, то последняя более или менее удовлетворительно аппроксимируется уравнением (2). Отметим, что Ф. Вернберг и И. Грей (Vernberg, 1954; Vernberg, Gray, 1953) при определении потребления кислорода печенью, мозгом и мышцами у ряда рыб корреляции между полученными величинами и размерами тела не нашли. Подобные же данные приводит М. Н. Виленкина (1964) на основании изучения тканей губок *Suberites domuncula* и *Halichondria rapicea* разного размера.

Соотношение респираторно активных и неактивных тканей может испытывать периодические изменения (линьки, образование половых продуктов и др.). Неодинаково интенсивно протекают на разных стадиях развития окислительные процессы в тканях,

крайне варьирует в онтогенезе двигательная активность животных. Поэтому выразить интенсивность дыхания растущих организмов одноместной функцией веса часто оказывается невозможным. Например, интенсивность дыхания крабов *Meppire mercenaria* на стадии зоеа оказалась в 10 раз выше, чем это следовало из уравнения, что объясняется высокой подвижностью и быстрым ростом молоди (Карандеева, Сильва, 1966). У речного рака газообмен зародыша, по мере его развития, повышается незначительно, но перед самым вылуплением резко возрастает (Malaczynska — Suchita, Obuchowicz, 1964). До оплодотворения яйцо морского ежа потребляет в час 0,055, после — 0,303 млO_2 . Интенсивность дыхания неоплодотворенной икринки осетра равна 0,264, через 3 час после оплодотворения — 0,496 $\text{млO}_2/\text{час}$; перед выклевом личинка осетра потребляет 13, через час после выклева — 49 $\text{млO}_2/\text{час}$ (Коржуев, 1941). У рыб *Salvelinus fontinalis* и *Ictalurus nebulosus* с увеличением веса интенсивность дыхания практически не снижается, а иногда даже несколько повышается (Beamish, 1964). Ряд авторов нашли своеобразную трехфазную зависимость потребления кислорода от веса у особей одного вида по мере их роста. На первых стадиях развития значения показателя n сравнительно невелики (0,7—0,8), затем его величина поднимается до 0,9—1,0 и вновь понижается у половозрелых крупных животных. Подобная закономерность была обнаружена при изучении дыхания моллюска *Mytilus* (Zeuten, 1953), рачка *Artemia* (Eliassen, 1952), у амфибий *Bufo* и *Rana* (Boell, 1948), у морской звезды *Asterias* (Zeuten, 1955), у дождевых червей, а также у птиц (Brody, 1945), млекопитающих и человека (Проссер и Браун, 1967).

Можно было бы привести еще много примеров сложного изменения уровня обмена в онтогенезе, но уже упомянутые достаточно ясно показывают необходимость крайне осторожного отношения к интерполяционным и экстраполяционным моделям изменения интенсивности дыхания водных животных по мере их роста. Применительно к особям одного вида степенные уравнения, по-видимому, в ряде случаев могут служить для приближенного описания возрастных особенностей обмена. Однако, выражая интенсивность дыхания уравнением (2), необходимо, во-первых, пользоваться способами вычисления его параметров математически более корректными, чем применяющиеся. Во-вторых, необходимо вычислять средние ошибки получаемых статистических показателей, без чего совершенно не ясна прикладная ценность уравнения, степень точности, с которой процесс моделируется.

Труднее использовать степенные уравнения для характеристики уровня обмена целых групп надвидового ранга. Средний уровень дыхания представителей крупных таксонов может очень сильно отличаться от такового у отдельных форм и поэтому не пригоден для характеристики обмена у животных, не изученных в этом отношении. Не пригоден он и для сравнения интенсивности

дыхания представителей разных таксонов, поскольку выражается величиной, зависящей от выбора весовых единиц, вследствие чего может инспирировать самые разные, подчас диаметрально противоположные по своему значению выводы.

Биологическая продуктивность водных животных

В водоемах, имеющих население, происходит непрерывный процесс образования органического вещества в форме живых организмов. Этот процесс обычно обозначается как биологическое продуцирование, а вещество, образующееся в организмах, — биологической продукцией. С явлением биологической продуктивности часто смешивается иное — образование животными органического вещества. В последнем случае учитывается не только прирост самого организма, но и все то органическое вещество, которое им выделяется в результате диссимилиации и отчуждается во время линек, вымета половых продуктов, образования паутинных домиков, а также при различных процессах, сопровождающихся физиологической и репаративной регенерацией. Определяемая таким способом продукция, которую можно назвать органической, характеризует роль организмов в круговороте веществ и трансформации энергии, но не величину прироста самих организмов. Помимо органической продукции животных можно также вычислять их минеральную продукцию, например, выделение CO_2 и различных солей, что часто имеет большое практическое значение. Биологическая, органическая и минеральная продукция характеризуют функции организмов в разных аспектах, которые не следует смешивать. Например, говоря о рыбопродукции, нельзя включать в получаемую величину органическое вещество чешуи и слизи, оставленной в водоеме, выметанных половых продуктов или частей тела, съеденных паразитами. При расчетах трансформации веществ и энергии в экосистемах указанные формы органического вещества должны учитываться, без чего функциональная роль организмов в водоеме окажется описанной с большими пробелами. В плане определения биологической продуктивности значение имеет только увеличение биомассы животных, их прирост за тот или иной срок.

Проанализировав уравнение энергобаланса, предложенное для микроорганизмов (Terroine et Würmsø, 1922), В. С. Ивлев (1938, 1939б) предложил использовать его при изучении обмена водных животных и рационализировал конструкцию некоторых коэффициентов, введенных микробиологами, в интересах решения новых задач. Балансовое уравнение Терруана записывается в следующей форме:

$$Q = Q_i + Q_r + Q_l + Q_w + Q_e, \quad (4)$$

где Q — энергия поглощенной пищи; Q_i — энергия веществ, отложенных в организме (прирост); Q_r — энергия отходов (экскре-

ментов и энергоемких выделений); Q_t — первичная теплота, выделяющаяся в процессе роста; Q_w — энергия внешней работы; Q_v — энергия внутренней работы. Исходя из уравнения (4), В. С. Ивлев (1938) предложил использовать три соотношения, получивших позже название трофических коэффициентов:

$$K_1 = \frac{Q_t}{Q}; \quad K_2 = \frac{Q_t}{Q - Q_r}; \quad K_3 = \frac{Q_t}{Q - (Q_r + Q_w + Q_v)}.$$

Эти коэффициенты в разных планах характеризуют эффективность биологического продуцирования как процесса трансформации энергии. В дальнейшем Г. Г. Винберг (1956, 1962), совершенно правильно принимая, что сумма энергии Q_t , Q_w , Q_v равна энергии дыхания, и оценивая последнюю как меру затрат на весь обмен, предлагает балансовое равенство записать в форме:

$$P = \Pi + T + H; \quad (5)$$

$$K_2 = \frac{\Pi}{\Pi + T}, \quad (6)$$

где P — энергия съеденной пищи; Π — энергия прироста; T — энерготраты на обмен; H — энергия неусвоенной пищи. Таким образом, величину биологической продукции (Π) можно найти, если известен рацион животных, степень усвоения корма и траты. Уравнения (5) и (6) широко используются в отечественной литературе для различного рода расчетов, хотя не лишены некоторых погрешностей. Прежде всего, основное уравнение (4), заимствованное из микробиологии и, по-видимому, вполне приемлемое для характеристики энергобаланса микроорганизмов, недостаточно адаптировано к использованию в новой сфере — для расчета энергобаланса многоклеточных. Совершенно ясно, что усвоенная животными пища идет не только на прирост тела и энергетические траты, но также и на покрытие всех других энергопотерь, связанных с выделением различных недоокисленных продуктов диссимиляции и образованием отчуждаемых структур — половых продуктов, лишечных шкур, паутины, слюны, перитрофических мембран и различных других частей тела, утрачиваемых в процессе нормальной жизнедеятельности, а также, в ряде случаев, на питание паразитов. Энергия отчуждаемых структур может достигать весьма значительных величин. Например, у личинок водных насекомых потери ассимилированного материала в процессе линек могут достигать 20—30% (Борудкий, 1939; Константинов, 1958; Яблонская, 1968). У морской звезды *Asterias rubens* вес тела после прометания снижается более чем на 20% (Кузнецов, 1958), у моллюска *Stomorneustes variolatus* на 23% (Giese et al., 1964), у *Littorina littorea* на 25—32%, у рачка *Balanus balanoides* на 30—35% (Moore, 1958). Общеизвестно, как велики потери органического вещества, обуславливаемые присутствием паразитов. Таким образом, уравнение (4) при адаптации

его для целей изучения энергобаланса водных животных нуждается в весьма существенных коррективах и соответственно этому утрачивает правильность уравнение (5). В последних работах делаются попытки некоторой коррекции уравнения (5) путем введения новых величин. Так, при изучении энергобаланса рачка *Artemia salina* Н. Н. Хмелева (1967) использует уравнение:

$$P = T - П - П_0 - П_r - H,$$

которое, в отличие от (5), дополнительно принимает во внимание «затраты энергии на репродукцию» ($П_r$) и «затраты энергии на линьки» ($П_0$). Это уравнение реальнее, чем (5), отражает энергобаланс, хотя опять-таки не включает ряд важных слагаемых. В полном виде уравнение энергобаланса, очевидно, можно выразить в форме:

$$P = T + П_6 + П_m + П_0 + H, \quad (6a)$$

где $П_6$, $П_m$ и $П_0$ — соответственно энергия прироста биомассы, выделяемых метаболитов и отчуждаемого органического вещества. Поскольку речь идет о балансе энергии, логичнее уравнение (6) записать в форме:

$$Э_p = Э_r + Э_m + Э_0 + Э_n, \quad (6b)$$

где в левой части — энергия, заключенная в съеденной пище, а в правой последовательно: энергии, затрачиваемая на обеспечение жизнедеятельности, заключенная в накопленном органическом веществе, в метаболитах, в отчуждаемом органическом веществе, в неусвоенной части пищи (в экскрементах). Отчуждаемое органическое вещество — это то, которое содержится в сбрасываемых шкурках, в выметываемых половых продуктах, в перитрофических мембранах, в различных экскретах, выделяемых при образовании ловчих сетей, паутинных домиков, выстилок, слизистых структур и т. п. К этой же категории отчуждаемых органических веществ относятся те, которые утрачиваются в процессах, сопровождающихся физиологической и репаративной регенерацией (сбрасываемая чешуя, слущивающиеся эпителиальные клетки, обламывающиеся клешни и щетинки, стачивающиеся части ротового аппарата и т. п.). Наконец, огромное количество органического материала организмы пожизненно теряют в результате агрессии различных паразитов. Зараженность ими колоссальна, и утечка энергии по этому каналу должна достигать весьма солидных величин, заметно отражаясь в энергобалансе особей.

Неточность балансового равенства (5) обуславливается не только игнорированием ряда существенных слагаемых, но и некорректностью оценки некоторых величин. Так, энерготраты на поддержание жизнедеятельности (T) вычисляются по потреблению кислорода с учетом величины оксикалорийного коэффициен-

та. В действительности энергия, добываемая аэробно, — не единственная, рассеиваемая организмами. Процессы деградации энергии могут протекать без потребления кислорода в случае анаэробного дыхания с выделением не до конца минерализованных соединений за пределы тела. Так, при низких концентрациях кислорода многие бентосные формы выделяют в воду масляные кислоты (Hagnisch, 1939, 1951). Реальные траты на обмен у личинок хирономид в условиях дефицита кислорода на 14—16% выше рассчитываемых по величине дыхания (Каширская и Люкшина, 1971; Каширская, 1971). Наконец, энергия обмена, рассчитанная по потреблению кислорода, может существенно отличаться от действительной при некоторых биохимических перестройках (переход жиров в углеводы и наоборот).

В термодинамическом аспекте функциональная роль водных животных должна оцениваться по величине и результатам трансформации ими энергии. Очевидно, энергия органического вещества, воспринимаемая животными, т. е. поступающая на вход трансформаторов-организмов ($\mathcal{E}_в$), на выходе системы является в трех формах: энтропизированной или деградированной (тепло), трансформированной (новые органические вещества) и транзитной или интактной (неусвоенные вещества пищи). Соответственно можно записать:

$$\mathcal{E}_в = \mathcal{E}_т + \mathcal{E}_н + \mathcal{E}_д, \quad (7)$$

где $\mathcal{E}_т$, $\mathcal{E}_н$ и $\mathcal{E}_д$ — соответственно энергия трансформированная, интактная и деградированная. Очевидно, каждый из четырех членов равенства (7) чрезвычайно выразителен при термодинамической характеристике животных, их популяций и биоценозов. Величина $\mathcal{E}_в$, отнесенная к единице времени, показывает мощность потока энергии, проходящего через систему; $\mathcal{E}_т$, отнесенная к сумме $\mathcal{E}_т$ и $\mathcal{E}_д$ $\left(\frac{\mathcal{E}_т}{\mathcal{E}_т + \mathcal{E}_д}\right)$, представляет собой КПД транс-

формации энергии, отношение $\frac{\mathcal{E}_н}{\mathcal{E}_в}$ дает представление о степени преобразования воспринимаемой энергии. Помимо приведенных величин и их соотношений чрезвычайно большое значение для анализа продукционных и минерализационных процессов должны иметь еще два коэффициента. Первый из них, который можно назвать КПД биологического продуцирования (КПД_{бп}), — это отношение энергии, накопленной в биологической продукции (приросте биомассы), к сумме этой энергии и той, что деградирует:

$$\text{КПД}_{бп} = \frac{\mathcal{E}_{бп}}{\mathcal{E}_{бп} + \mathcal{E}_д}.$$

Второй коэффициент — отношение энергии, энтропизированной биологическими системами в процессе трансформации, к сумме этой энергии и той, что накапливается в процессе биологического продуцирования. Рассматриваемое отношение, характеризующее

эффективность работы животных, их популяций и биоценозов как минерализаторов органического вещества можно назвать КПД минерализационной работы (КПД_м). Из определения следует:

$$\text{КПД}_m = \frac{\partial_d}{\partial_d + \partial_{оп}}$$

Животные с высоким продукционным КПД ценны при прочих равных условиях в качестве компонентов тех пищевых цепей, которые обеспечивают создание биологических ресурсов. Животные с высоким минерализационным КПД интересны как формы, очищающие воду от органических загрязнений.

В ряде работ величина суточного рациона водных беспозвоночных (P) рассматривается как степенная функция их веса (W) (Суцения, Кларо, 1966; Суцения, Хмелева, 1967; Аболмасова; 1969):

$$P = aW^m.$$

Обобщая различные данные. Суцения и Хмелева (1967) конструируют для 10 видов ракообразных уравнение $P = 0,274 W^{0,8}$. Величина параметра a для различных изученных животных колебалась в пределах от 0,02 до 0,14, показатель — от 0,44 до 0,94. Максимальные отклонения реальных величин P от получаемых по уравнению (7) при уровне значимости 0,997 превышают среднее в 6,64 раза.

Нам кажется, что едва ли имеет высокую аппроксимационную ценность формула при возможной ошибке в 664%.

Если признать, что величина рациона водных животных представляет собой степенную функцию их веса, да еще с тем же значением показателя, как и в уравнении (2), то открываются исключительно благоприятные перспективы для упрощения расчета прироста организмов. Однако едва ли рационы животных пропорциональны их весу в той или иной степени. Об этом говорит множество фактических данных, на обсуждении которых мы останавливаться не можем, чтобы не выходить за пределы работы, определяемые ее названием. Заметим только, что при слабой коррелятивной связи между аргументом и функцией в логарифмической системе координат разброс точек часто приобретает характер, располагающий исследователя к заключению о наличии прямолинейной связи. Математическое ожидание степенной зависимости, индуцируемое аналогиями, может сопровождаться ее обнаружением в тех неясных корреляциях, кофтуры которых лишь слегка намечаются фактическими материалами. Большую популярность в отечественной литературе последнее время приобрел сформулированный Л. Берталанфи (1942, 1957) принцип определения прироста, выражающийся уравнением:

$$\frac{dW}{dt} = NW^{ab} - kW. \quad (8)$$

Первый член в правой части уравнения (8) представляет собой, по Л. Бергаланфи, «величину анаболизма», второй — «величину катаболизма», т. е. прирост есть превышение анаболизма над катаболизмом. С известными оговорками это положение может быть принято. Иначе обстоит дело с признанием второго положения, выдвигаемого Л. Бергаланфи, будто анаболизм пропорционален весу тела в некоторой положительной степени, большей, чем 0, и меньшей, чем 1, а катаболизм — весу тела в степени 1. Такое допущение совершенно произвольно, не опирается на какие-либо биологические закономерности. Несколько непонятным образом некоторые авторы высоко оценивая уравнение Л. Бергаланфи как широкое биологическое обобщение, одновременно работают в области получения антидоказательства его, обосновывая пригодности уравнения (2), согласно которому катаболизм не пропорционален весу в степени 1. Вера в правильность уравнения (2), согласно которому катаболизм пропорционален весу в степени, меньшей, чем 1, и в правильность уравнения Л. Бергаланфи, согласно которому катаболизм пропорционален весу в степени, равной 1, — это одновременное признание двух положений, исключаящих друг друга. Более того, уравнение (2) говорит, что не анаболизм, как полагает Л. Бергаланфи, а катаболизм пропорционален весу в степени, меньшей 1.

По-видимому, нет никаких доводов в пользу признания уравнения Л. Бергаланфи (8) в качестве теоретической или прагматической (оправданной практически) основы для расчета биологической продукции организмов. Как справедливо указывает Г. Г. Винберг (1966), «все аргументы, выставленные в пользу существования трех типов роста, Бергаланфи оказались неубедительными». Ценным в представлениях Л. Бергаланфи является положение о приростах как функции не времени (возраста), а достигнутого веса организма¹. Припимая этот принцип, К. Тейлор (Taylor, 1958) предложил для определения приростов использовать уравнение:

$$w = W(1 - e^{-kt})^k \quad (9)$$

$$k = -\frac{1}{t} \ln \frac{W^{1/k} - w_2^{1/k}}{W^{1/k} - w_1^{1/k}}, \quad (10)$$

где W — вес дефинитивных особей; t — возраст (в сутках); w_1 и w_2 — вес организма в возрасте t_1 и $t_2 = t_2 - t_1$.

Фундаментальные исследования в области изучения закономерностей роста организмов выполнены И. И. Шмальгаузенем (1928, 1935). На основании анализа большого фактического материала он выявляет типы экспоненциального роста, когда вес

¹ К такому заключению пришел много раньше В. В. Васнецов (1934), который показал, что у ряда рыб скорость роста снижается в связи не с возрастом, а достигнутыми размерами, и дал формулу для определения константы роста рыб как функции их длины.

возрастает пропорционально всей массе организма, п параболлического, когда в процессе онтогенеза все ббльшая масса ткапой в результате дифференцировки прекращает рост. Для первого и второго случаев кривая роста описывается соответственно уравнениями (11) и (12):

$$w = w_0 e^{ct}, \quad (11)$$

$$w = mt^k, \quad (12)$$

где c и k — константы; w — вес; m — величина (вес) растущей массы; t — время (возраст). Для характеристики процесса роста вводится понятие удельной скорости роста (C_w), под которой понимается приращение единицы массы в единицу времени, вычисляемое как первая производная функции роста $\left(\frac{dw}{dt}\right)$, отнесенная к весу тела

$$C_w = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{w}. \quad (13)$$

Из уравнения (11) путем его логарифмирования получается

$$C_w = \frac{\lg w_t - \lg w_0}{t \lg e} = \frac{\lg w_t - \lg w_0}{(t_1 - t_0) 0,4343}. \quad (14)$$

Дифференцируя уравнение (12), получаем:

$$\frac{dw}{dt} = kmt^{k-1}, \quad (15)$$

откуда

$$C_w = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{w} = \frac{kmt^{k-1}}{mt^k} = \frac{k}{t}. \quad (16)$$

Величина k не зависит от выбираемых единиц или отрезков времени. Очень актуально замечание И. И. Шмальгаузен (1935), не учтенное некоторыми интерпретаторами уравнения (2), о том, что параметр m в уравнении (12) — не характерная величина, поскольку зависит от выбора единиц. Очевидно, это в равной степени относится и к величине A в уравнении (2) и предопределяет непригодность ее использования для различных сравнительных целей.

Называя параметр k в уравнении (12) константой, И. И. Шмальгаузен (1935) имел в виду прежде всего подчеркнуть его независимость от выбора единиц, а не постоянство для всего периода роста, что также следовало бы учесть многим интерпретаторам уравнения (2). И. И. Шмальгаузен (1935, стр. 26) пишет: «...это не значит, что мы должны во что бы то ни стало добиваться применения одной-единей формулы для того, чтобы втискивать в нее явно качественно неравноценные периоды жизни, а следовательно, и роста...» На ряде примеров И. И. Шмальгаузен показывает, как существенно меняется значение параметра k в разные периоды роста леща, севрюги и ряда других животных.

Значение параметра k в уравнении (16) можно определить, непосредственно сопоставляя конкретные данные уравнения (12) для животных разного возраста:

$$w_1 = mt_1^k, \quad w_2 = mt_2^k.$$

Тогда $\lg w_1 = \lg m + k \lg t_1$ и $\lg w_2 = \lg m + k \lg t_2$, откуда

$$\lg w_2 - \lg w_1 = k(\lg t_2 - \lg t_1), \quad k = \frac{\lg w_2 - \lg w_1}{\lg t_2 - \lg t_1}. \quad (17)$$

Удельные скорости роста достаточно хорошо отражают темп биологического продуцирования и могут с успехом использоваться для характеристики соответствующих свойств различных животных (Ковстантинов, 1958; Зайка, 1970). Поскольку удельная скорость вычисляется в расчете на единицу веса и времени, она позволяет сравнивать биологическую продуктивность любых животных. При этом важно отметить, что наилучшим материалом для сравнительной оценки биологической продуктивности изучаемых животных являются максимальные величины удельной скорости роста (Шмальгаузен, 1935; Зайка, 1970). Именно они характеризуют потенциальные возможности организмов, в то время как величины, наблюдаемые в неблагоприятных условиях, отражают лишь степень реализации потенции роста в тех или иных конкретных ситуациях. В заключение хочется сказать, что, к сожалению, и сам И. И. Шмальгаузен до настоящего времени явно недостаточно используются и развиваются специалистами, работающими в области изучения биологической продуктивности. Например, работы И. И. Шмальгаузена даже не упоминаются в недавно вышедшем руководстве «Методы определения продукции водных животных» (1968), хотя в одной из них специально рассматривается вопрос «Методы исследования общей продуктивности роста» (Шмальгаузен, 1935а).

О возможности непосредственного определения темпа биологического продуцирования по величине дыхания

Давно подмечено, что при прочих равных условиях растущие организмы потребляют кислорода больше, чем прекратившие рост. В связи с этим Г. Г. Винбергом (1966, 1968б) сделана интересная попытка установления непосредственной связи между величинами дыхания и приростов у водных беспозвоночных. Учитывая, что для многих животных характерен параболический рост, а также принимая в качестве универсальной характеристики их дыхания степенное уравнение (2), Г. Г. Винберг (1966, 1968а) сделал попытку установить взаимосвязь между ростом и дыханием как однокомпонентными (степенными) функциями веса животных. В результате довольно сложных математических построений Г. Г. Винбергу

(1966, 19686) удалось создать соответствующий аппарат, условно названный им «физиологический способ расчета продукции водных популяций». Принимая, что величина обмена описывается уравнением (18), аналогичным уравнению (2)

$$Q = Mw^{a/b}; \quad \frac{Q}{w} = Mw^{-\left(1 - \frac{a}{b}\right)}, \quad (18)$$

Г. Г. Винберг придает ему новую форму:

$$T = T_1 w^{\frac{a}{b}}, \quad (19)$$

отождествляя величины трат (T) и дыхания. Если отношение (v) между приростом (Π) и тратами на обмен (T) остается по мере роста постоянным (т. е. когда трофический коэффициент K_2 не меняется), получаем:

$$\Pi = vT; \quad (20)$$

откуда (подставляя значение T из уравнения 19):

$$\Pi = vT_1 w^{a/b}. \quad (21)$$

Так как v и T_1 в уравнении (21) константы, можно, обозначив $vT_1 = N$, написать:

$$\Pi = Nw^{a/b}, \quad (22)$$

которое представляет собой уравнение параболического (степенного) роста в дифференцированном виде. Уравнение (2) также представляет собой дифференцированную форму степенного уравнения. Отсюда полагается, что «рост должен быть параболическим в тех случаях, когда v и K_2 остаются постоянными и, наоборот, когда рост идет по параболическому типу, это означает, что v и K_2 — константы» (Винберг, 1968а).

Сначала отметим, что, поскольку по (20)

$$v = \frac{\Pi}{T} \quad (20')$$

$$\text{а } K_2 = \frac{\Pi}{\Pi + T}, \text{ то } K_2 \Pi + K_2 T = \Pi, \quad K_2 T = \Pi - K_2 \Pi,$$

$$T = \frac{\Pi - K_2 \Pi}{K_2}. \quad (23)$$

Подставляя в (20') значение T из (23), имеем:

$$v = \frac{K_2}{1 - K_2}. \quad (24)$$

Другими словами, если K_2 не меняется, не меняется и v , равно как и наоборот. Поэтому в цитированном условии требование постоянства K_2 можно опустить — постоянство v уже означает это. Таким образом, согласно Г. Г. Винбергу (1968а), постоян-

ство v говорит о наличии параболического роста, а когда он имеет место — величина v — константа. Оба рассматриваемые положения ошибочны. Очевидно, что если v в процессе роста не меняется, то, согласно (20), приросты и траты должны выражаться одинаковыми функциями, различающимися на постоянный множитель. Следовательно, при $v = \text{const}$ рост может носить какой угодно (в том числе и параболический) характер, соответственно тому, каким уравнением описывается дыхание (траты). Наоборот, дыхание может быть любой функцией (в том числе и параболической) веса соответственно тому уравнению, какие окажутся пригодными для описания роста. Таким образом заключение о параболическости роста при $v = \text{const}$ математически не подтверждается. В равной мере не подтверждается и обратный вывод о постоянстве v и K_2 в случае параболическости роста. Такой вывод правомочен лишь при условии, что рост и траты описываются функциями, различающимися только на постоянный множитель. При параболическом росте v и K_2 не будут константами, если функции дыхания и роста не окажутся равными или пропорциональными друг другу.

Из рассмотрения математического аппарата «физиологического метода» определения биологической продукции животных видно, что необходимым условием его применения является равенство или пропорциональность друг другу функции дыхания и роста. В работе Г. Г. Винберга (1968а) за доказательство этого положения принимается существование степенной зависимости между дыханием и весом, с одной стороны, приростом и весом, — с другой. Как уже указывалось выше, каких-либо биологических основ предположение о величине дыхания как степенной функции веса животных не имеет, а фактический материал может аппроксимироваться самыми разными способами, причем преимущества аппроксимации степенным уравнением не анализировались. Однако, если мы даже признаем правомочность описания процессов роста и дыхания степенными уравнениями, то еще не получим никаких доказательств пригодности «физиологического метода». Надо, чтобы показатель степени в уравнениях, описывающих рост и дыхание, оказался равным. Об этом обязательном условии не упоминается, а оно как раз и не проходит. В работе Г. Г. Винберга (1968а) не приводится никаких данных о равенстве показателей в уравнениях (2) и (12). Нам такие данные не известны и, по-видимому, их нет. Наоборот, есть данные, говорящие о существенных различиях в величине сравниваемых показателей. Например, для личинок комаров *Chironomus dorsalis* с повышением температуры от 10 до 15, 20, 25 и 30° величина показателя степени в уравнении (2) составляет соответственно 0,38; 0,51; 0,54 и 0,72, а для уравнения (12) соответственно 0,71; 0,70; 0,69; 0,70 и 0,68; сходное расхождение обнаружено для личинок *Ch. plumosus* и *Glyptotendipes pallens* (Константинов, 1970). Несомненность расхождения величин

сравниваемых показателей явствует из того, что параметр n в уравнении (2) по имеющейся интерпретации не меняется в онтогенезе, а параметр k уравнения (12) меняется. Так, согласно И. И. Шмальгаузену (1935), лещ *Abgatis bgraha* третьего года растет весьма интенсивно ($k = 2,48$), затем, с наступлением половой зрелости, рост переходит сразу на почти вдвое более низкий темп ($k = 1,49$) и, наконец, с наступлением старости падает еще ниже ($k = 0,83$). Севрюга (*Acipenser stellatus*) до 12 лет (возраст полового созревания) имеет заметно более высокий темп роста, чем в последующее время (k приблизительно к скорости линейного роста равно соответственно 0,67 и 0,58). В. В. Васнецов (1934), предложивший особый показатель — «характеристику роста» (произведение удельной скорости роста на длину тела), указывает, что в пределах каждого этапа в развитии рыб характеристика роста не меняется, подобно константе Шмальгаузена. Смена одного этапа развития другим сопровождается изменениями характеристики роста (Васнецов, 1953), т. е. темп роста и показатель k в уравнении (12) становятся в онтогенезе иными. Попытно, что если в одном из двух степенных уравнений (12) показатель меняется, а в другом (2) постоянен, то сравниваемые функции не пропорциональны друг другу и, следовательно, математическое обоснование физиологического метода ошибочно.

В заключение статьи нам хотелось бы ответить на одно возражение, которое обычно делается сторонниками критикуемых концепций тем, кто сомневается в реальной ценности последних. Сущность возражения — упрек в фетишизации случайностей, увлечении частностями, в забвении теоретической ценности обобщений, если даже отдельные конкретные факты несколько не укладываются в схему. Мы сами таким же образом оцениваем значение обобщений, но считаем, что осреднение и обобщение совсем не одно и то же. За обобщением кроется нахождение общего в частных, осреднение же есть просто прием, ценность которого определяется возможностями и полезностью использования осредненных величин. Едва ли, например, нахождение среднего размера всех возможных машин или их среднего КПД имеет какую-либо ценность; не большую ценность имеет, скажем, нахождение среднего веса всех животных, их рациона, темпа роста, интенсивности дыхания. Средние значения перечисленных величин, да еще вычисленные без учета количественной представленности в биосфере отдельных таксонов, не относятся к биологическим обобщениям, равно как и не могут иметь выхода в практику из-за своей сугубой приближительности. В сходном плане мы оцениваем возможность использования одного уравнения (2) для описания интенсивности дыхания разных животных с вычислением средних параметров для более или менее крупных таксонов. Биологической основы уравнение (2) не имеет, следовательно, оно не относится к теоретическим обобщениям, а величинам

средних параметров настолько приближительны, что сфера их использования ограничивается только введением в различные математические модели, обуславливающим понижение точности последних.

Едва ли имеет смысл пытаться удержать в рубрике «обобщения» уравнение Л. Берталанфи (8), поскольку его биологическая основа зиждется на ряде положений, ошибочность которых признается даже теми, кто уравнением пользуется. Не относится к числу обобщений и та схема расчетов биологической продукции, в которой величины приростов и потребления кислорода ошибочно рассматриваются как пропорциональные друг другу. Нашу статью следует рассматривать не как поход против некоторых обобщений и готовность довольствоваться пестротой частных, а как призыв к нахождению закономерностей, покоящихся на биологической основе без подмены их осредненными частностями.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболмасова Г. И. 1969. О зависимости рациона от веса тела у высших ракообразных.— В сб. «Вопросы морской биологии», Киев, «Наукова думка».
- Борущий Е. В. 1939. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера.— Труды Лимнол. ст. в Коспве, т. 22.
- Васнецов В. В. 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых.— Зоол. журн., т. 13, 3.
- Васнецов В. В. 1953. О закономерностях роста рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Виленкина М. Н. 1964. Степень интеграции губок с функциональной точки зрения.— Докл. АН СССР, сер. биол., т. 159, № 6.
- Виленкина М. Н. 1965. Зависимость общего и тканевого дыхания *Nereis diversicolor* (O. F. Müller) от размеров тела.— Докл. АН СССР, т. 163, № 4.
- Виленкина М. Н. 1966. Соотношение дыхания *Astipia equina* L. на тканевом и организменном уровнях. Физиология морских животных. М., «Наука».
- Виленкина М. Н., Виленкин Б. Я. 1969. О возможности функционального подхода к количественной оценке степени дифференциации и интеграции органами.— Журн. общ. биол., т. 30, № 2.
- Винберг Г. Г. 1950. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. Журн. общ. биол., т. 11, № 5.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
- Винберг Г. Г. 1962. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. журн., т. 41, 11.
- Винберг Г. Г. 1968. Скорость роста и интенсивность обмена у животных.— Усп. соврем. биол., т. 61, вып. 2.
- Винберг Г. Г. 1968а. Общие закономерности роста животных.— Сб. «Методы определения продукции водных животных». Минск, «Высшая школа».
- Винберг Г. Г. 1968б. Физиологический способ расчета продукции видовых популяций.— Сб. «Методы определения продукции водных животных». Минск, «Высшая школа».
- Винберг Г. Г., Хартова Л. Е. 1959. Интенсивность обмена мальков карпа.— Докл. АН СССР, т. 69.
- Гасвская Н. С. 1948. Трофическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи.— Памяти акад. С. А. Зернова. М.— Л.

- Гавская Н. С. 1966. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М., «Наука».
- Дольник В. Р. 1968. Энергетический обмен и эволюция животных.— Усп. соврем. биол., т. 66, вып. 2 (5).
- Заика В. Е. 1970. Соотношение максимальных удельных скоростей роста теплокровных животных.— Зоол. журн., т. 49, вып. 2.
- Целев В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 47, вып. 4.
- Целев В. С. 1939а. Метод определения калорийности гидробиологических проб.— Научн.-метод. зап. Главн. упр. по заповеди., 5.
- Целев В. С. 1939б. Энергетический баланс карпов.— Зоол. журн., т. 18, № 2.
- Целев В. С. 1954. Зависимость интенсивности обмена у рыб от веса их тела.— Физiol. журн. СССР, т. 40, № 6.
- Целев В. С. 1959. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена.— Журн. общей биол., т. 20, № 2.
- Целев В. С. 1964. Интенсивность обмена и скорость движения личинок некоторых черноморских рыб.— Вопросы ихтиол., т. 1, № 4.
- Целев В. С., Суцень Л. М. 1961. Интенсивность водного и атмосферного дыхания некоторых морских ракообразных.— Зоол. журн., т. 40, № 9.
- Карандеева О. Г., Сыльева А. 1966. Интенсивность дыхания и осморегуляции промышленного краба *Menippe mercenaria* (Say) на прикубических вод.— Сб. «Исследование Центральных Американских морей», вып. 1. Киев, «Наукова думка».
- Каширская Е. В. 1971. О величине энерготрат у личинок хирономид. Кавд. дгсс. Саратов.
- Каширская Е. В., Люкшина Л. М. 1971. Об особенностях энергобаланса личинок *Chironomus plumosus*.— Сб. «Вопросы биохимии и физиологии», вып. 2. Саратов, СГУ.
- Константинов А. С. 1958. Биология хирономид и их разведение.— Труды Саратов. отд. ВНИРО, т. 5.
- Константинов А. С. 1970. Прирост тела и энергетические траты у личинок хирономид.— Научн. докл. высш. шк., биол. науки, № 3.
- Коржухов П. А. 1941. Кислородный порог мальков осетровых рыб.— Изв. АН СССР, серия биол., № 2.
- Кузнецов В. В. 1958. О некоторых особенностях биологической продуктивности беспозвоночных с длительным жизненным циклом в северных морях.— Журн. общ. биол., т. 19, № 6.
- Кукина П. В. 1972. Предварительные данные по интенсивности обмена трех видов пресноводных *Sorberoda*. Биология внутренних вод.— Информационный бюллетень АН СССР, № 15.
- Павлова Е. В. 1967. Уровень обмена некоторых копепод тропической Атлантики.— Сб. «Биология и распределение планктона южных морей». М., «Наука».
- Преобразован Г. И. 1953. Физиологические показатели молодки лосося из реки Салаца в прудов рыбоводного завода «Пелчи».— Изв. ВНИОРХ, т. 33.
- Проссер Л., Браун Ф. 1967. Сравнительная физиология животных. М., «Мир».
- Сент-Дьерджи А. 1971. Биодатроника. М., «Мир».
- Суцень Л. М., Кааро Р. 1966. Качественные закономерности питания и их связь с балансом энергии у промышленного краба *Menippe mercenaria* (Say).— Сб. «Исследования Центрально-Американских морей», вып. 1.— Киев, «Наукова думка».
- Суцень Л. М., Хмелева Н. Н. 1967. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных.— Докл. АН СССР, серия биол., т. 170, № 4, 5, 6.
- Хмелева Н. Н. 1967. Трансформация энергии у *Artemia salina* (L.). Сб. «Вопросы биоокеанографии». Киев, «Наукова думка».
- Хмелева Н. Н., Юрлевич Г. И. 1968. Энергетический обмен *Artemia salina* (L.) и его особенности в ряду ракообразных.— Докл. АН СССР, т. 183, № 4.
- Пихон-Луланина Е. И., Соралин Ю. И. 1966. Интенсивность обмена у пресноводных брюхоногих моллюсков.— Труды Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15).

- Шмальгаузен И. И.* 1928. О закономерностях роста у животных.— Природа, № 9.
- Шмальгаузен И. И.* 1935. Определение основных понятий и методики исследования роста.— Сб. «Рост животных». М., Биомедгиз.
- Шмальгаузен И. И.* 1935а. Методы исследования общей продуктивности роста. Сб. «Рост животных». М., Биомедгиз.
- Яблонская Е. А.* 1968. Опыт применения метода Е. В. Борущкого для определения продукции хирономид.— Сб. «Методы определения продукции водных животных». Мясск, «Высшая школа».
- Beatish F. W.* 1964. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. 2. Influence of weight and temperature on respiration of several species.— *Canad. Journ. zool.*, v. 42, 2.
- Bertalanffy L.* 1942. *Theoretische Biologie*. Berlin.
- Bertalanffy L.* 1951. The types of metabolism and growth.— *American naturalist*, v. 85.
- Bertalanffy L.* 1957. Wachstum.— *Handbuch Zool.*, Bd. 8, 10.
- Boell E. A.* 1948. *Ann. New York Acad. sci.*, v. 49.
- Brajfield A.* 1968. The oxygen consumption of an echiurid, *Bonellia viridis* Rolando.— *Journ. exper. biol.*, v. 48, 2.
- Brody S.* 1945. *Bioenergetics and Growth*. New York.
- Etlissen E.* 1952. The energy metabolism of *Artemia salina* in relation to body size, seasonal rhythms, and different salinities.— *Arbok naturv. univ. Bergen, rekke 2*.
- Giese A. C., Krishnaswamy S., Vasu B. S., Lawrence J.* 1964. Reproductive and biochemical studies on a sea urchin *Stomopneta variolatus* from Madras harbour.— *Comp. Biochem. and Physiol.*, v. 13, 4.
- Gourbault N.* 1967. Etude comparee du metabolisme respiratoire chez les planaires epigees et hypogeas.— *Com. ren. Acad. sci.*, D 266, 2.
- Harnisch O.* 1939. Studien zum Anaeroben und Erholungstoffwechsel der Larva von *Chironomus thummi*.— *Ztschr. vergl. Physiol.*, Bd. 27.
- Harnisch O.* 1951. *Hydrophysiologie der Süßwassertiere*. Binnengewässer. Stuttgart.
- Hemmingsen A. M.* 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface and its evolution.— *Rep. Mem. Hosp. and the Nord. Insulin Lab.*, v. 9, 2.
- Lewis J. B.* 1968. Comparative respiration of tropical echinoids.— *Compar. Biochem. and Physiol.*, v. 24, 2.
- Malaczynska-Suchita Z., Obuchowies L.* 1963 (1964). Oxygen consumption during embryonic development of the crayfish *Astacus leptodactylus* Eschz.— *Bull. Soc. amis. sci. et lettres Poznan*, v. 4.
- Moore H.* 1958. *Marine ecology*. London.
- O'Hara J.* 1968. The influence of weight and temperature on the metabolic rate of sunfish.— *Ecology*, v. 49, N 1.
- Olson T. A., Bueger M. E.* 1968. Relationship of oxygen requirements classification of immature aquatic insects.— *Journ. Water. Pollut. Control Federat.*, v. 40, N 5.
- Ornatowski Z.* 1967 (1968). Oxygen consumption in several species of freshwater mussels (*Bivalvia*).— *Bull. Soc. amis sci. et lettres Poznan*, v. 8.
- Pourriot R., Delusarches M.* 1970. Sur la consommation d'oxygene par les rotifores.— *Ann. limnol.*, v. 6, 2.
- Sandison E.* 1966. The oxygen consumption of some intertidal gastropods in relation to zonation.— *Journ. Zool.*, v. 149, N 2.
- Scholander P. F., Flagg W., Hock R. L., Irving L.* 1953. Climatic adaptation in Arctic and tropical poikilotherm.— *Physiol. Zool.*, v. 26, N 1.
- Small L. F., Hebard J. E., McIntire C. D.* 1906. Respiration in Euphausiids.— *Nature*, v. 211, 5054.
- Taylor C. C.* 1958. Cod growth and temperature.— *Journ. Conseil internat. exper. mer.*, v. 23 (3).
- Terroine E., Wurmser B.* 1922. L'energie de croissance. I. Le developement de l'*Aspergillus niger*.— *Bull. Soc. Chim. Biol.*, v. 4.

- Toulmond A.* 1967. Etude de la consommation d'oxygène en fonction du poids, dans l'air et dans l'eau, chez quatre espèces du genre *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchiata).— *Compt. rend. Acad. sci.*, D 284, 4.
- Vernberg F. J.* 1954. The respiratory metabolism of chromatophoris in eyestalkless *Uca pugilator*.— *Biol. bull.*, v. 106.
- Vernberg F. J., Gray I. E.* 1953. A comparative study of respiratory metabolism of excised brain tissue of marine teleosts.— *Biol. bull.*, v. 104.
- Vernberg F. J., Vernberg W. B.* 1964. Metabolic adaptation of animals from different latitudes.— *Helgolander wiss. Meeresuntersuchungen*, Bd. 9, 1—4.
- Vernberg F. J., Vernberg W. B.* 1966. Studies on the physiological variation between tropical and temperate zone fiddler crabs of the genus *Uca*. 7. Metabolic — temperature acclimation responses in southern hemisphere crabs.— *Compar. Biochem. and Physiol.*, v. 19, N 3.
- Vernberg W. B., Vernberg F. J.* 1968. Physiological diversity in metabolism in marine and terrestrial Crustacea.— *Amer. zoologist*, v. 8, N 3.
- Zeuthen E.* 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms.— *Quart. rev. biol.*, v. 28.
- Zeuthen E.* 1955. Comparative physiology.— *Ann. rev. physiol.*, v. 17.

О ВОЗМОЖНОСТЯХ ОЦЕНКИ РОЛИ ГИДРОБИОНТОВ В ТРАНСФОРМАЦИИ ЭНЕРГИИ ПО ВЕЛИЧИНЕ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА

Е. В. Каширская, А. С. Константинов

Термодинамический подход к познанию закономерностей трофодинамики в водоемах имеет, как уже подчеркивала Н. С. Гаевская (1948), широкие перспективы и заслуживает всемерного развития. Конечно, количественное описание суммарных результатов протекания различных биологических процессов носит в значительной мере характер регистрации событий и не способен вскрыть сущность самих явлений. Однако суммарное сопоставление в термодинамическом аспекте результатов протекания в водоемах массовых биологических явлений помогает увидеть в крупномасштабном плане схему функциональных взаимодействий основных компонентов экосистем и выявить важнейшие участки, на которые нужно фокусировать внимание исследователей в интересах решения основных проблем гидробиологии.

Термодинамический подход к описанию биологических процессов в водоемах широко реализовался в отечественной гидробиологии раньше, чем за рубежом, чему в значительной мере способствовали превосходные работы В. С. Ивлева, выполненные 30—35 лет назад, в частности исследования о превращениях энергии при росте беспозвоночных и рыб (Ивлев, 1938, 1939). Транспонируя некоторые термодинамические концепции, сформулированные в микробиологии, в область гидробиологии, В. С. Ивлев предложил балансное равенство и ряд коэффициентов, которые до настоящего времени используются при изучении процессов трансформации энергии в водоемах. Позже Г. Г. Вилберг (1956, 1962) показал перспективность энергетического подхода к изучению водосмов, который к этому времени утвердился и за рубежом, благодаря исключительно интересным работам Р. Линдемана (Lindeman, 1942). В настоящее время термодинамический подход к изучению водных экосистем приобрел широкую популярность, подчас граничащую с увлечением, и потому сейчас особенно важно уточнить пути дальнейшего приложения сил, критически оценив достигнутые успехи. На примере изучения энергетического баланса некоторых личинок хиропомид мы попробовали выяснить, насколько совершенным является основной инструмент, используемый для термодинамического анализа в современных гидробиологических работах — балан-

товое равенство, сформулированное Г. Г. Винбергом (1956, 1962):

$$P = P + T + H, \quad (1)$$

где, P , P и H — энергии, соответственно заключенная в съеденной пище, приросте и экскрементах, а T — траты энергии на обеспечение жизнедеятельности организма.

Как уже указывалось в работе одного из авторов статьи (Константинов, наст. сб.), уравнение (1) в действительности не является равенством, как как усвоенная пища (P) идет не только на прирост тела и энергетические траты (T), но также и на выделение энергоемких метаболитов и образование прижизненно отчуждаемых веществ тела. К последним относятся органическое вещество выметываемых половых продуктов, личиных шкур, паутины, слизи, перитрофических мембран, различных утрачиваемых структур, восстанавливающихся в процессах физиологической и репаративной регенерации (чешуя рыб, клешни раков и т. п.), а также органическое вещество, отчуждаемое в результате агрессии паразитов. Таким образом, слагаемое P в уравнении (1) представляет собой лишь какую-то часть реальной величины расхода энергии на образование органического вещества. В связи с этим предлагается (Константинов, наст. сб.) основное балансовое уравнение записать в следующей форме:

$$P = T + P_0 + P_m + P_o + H, \quad (2)$$

где P_0 , P_m и P_o — соответственно энергия прироста биомассы, выделяемых метаболитов и отчуждаемого органического вещества. Поскольку уравнение (2) выражает баланс энергии, логичнее его записать в форме:

$$\mathcal{E}_p = \mathcal{E}_t + \mathcal{E}_m + \mathcal{E}_o + \mathcal{E}_n, \quad (3)$$

где в левой части — энергия съеденной пищи, а в правой — последовательно — энергия, затрачиваемая на обеспечение жизнедеятельности (\mathcal{E}_t), заключенная в приросшей биомассе (\mathcal{E}_m), в метаболитах (\mathcal{E}_o), в отчуждаемом органическом веществе (\mathcal{E}_o) и в усвоенной части пищи (\mathcal{E}_n).

Ошибка балансового равенства (1) обуславливается не только недоучетом ряда существенных слагаемых, но и неточностью оценки некоторых из них. В частности, величина энерготрат в уравнении (1) определяется количеством кислорода, расходуемого в процессе дыхания животных. В действительности, как известно, энергия, добываемая аэробно, не единственная, рассеиваемая животными. В ходе эволюции аэробное дыхание появилось как надстройка к анаэробному, позволив за счет окисления конечных продуктов последнего полнее использовать энергию, заключенную в пище. Однако даже у высокоорганизованных животных, особенно в некоторых специфических условиях, не все конечные продук-

ты анаэробных процессов подвергаются полному окислению. Поэтому величина потребления кислорода не всегда точно характеризует интенсивность антропизации энергии организмами. Помимо возможности неполного окисления продуктов анаэробного дыхания неточность определения энерготрат по величине потребленного кислорода может обуславливаться процессами биохимической перестройки организма (переход жиров в углеводы или наоборот). Наконец, «тепловторная способность» кислорода, более или менее точно отражаемая принятым у гидробиологов оксикалорийным коэффициентом (3, 38 кал/мг O_2), не так уж стабильна при окислении разных веществ. В нашей работе сделана попытка выяснить точность выражения энерготрат по величине потребления кислорода у личинок *Chironomus plumosus*, *Ch. dorsalis*, *Glyptotendipes glaucus*, *Clinotanipus nervosus*.

Схема исследований заключалась в сравнении энерготрат, рассчитываемых по величине газообмена и редукции веса. Первая характеристика получалась на основании определения убыли кислорода в воде герметично закрытых склянок, в которых находились подопытные животные. Объем склянок — 100 мл, длительность экспозиции — 5 час. Количество личинок подбиралось таким образом, чтобы разница между начальной (6—8 мг O_2 /л) и конечной (6—7 мг O_2 /л) концентрациями оказалась незначительной (исключение влияния фактора концентрации кислорода на уровень дыхания во время опыта). Нужная температура поддерживалась на заданном уровне с уклоном не более чем 0,1—0,2°. Концентрация кислорода определялась методом Випклера.

Убыль веса тела определялась в опытах с животными, голодавшими 24 и 72 часа. В предшествующих работах (Константинов, 1958) обращалось внимание на необходимость учета при определении редукции веса личинок, поправок на эвакуацию содержимого кишечника. Это обстоятельство учитывалось в данном исследовании, для чего в предварительных опытах определялся темп освобождения кишечника от имевшегося в них содержимого в условиях голодания. Зная темп эвакуации кишечника и объем последних (на основании соответствующих замеров), устанавливали убыль веса личинок за счет опорожнения пищеварительного тракта. Полученная величина вычиталась из общей потери веса и таким образом находилась истинная убыль веса животных. Взвешивание животных производилось на микроаналитических весах с точностью до 0,05 мг, ошибка взвешивания не превышала 2%. Для пересчета данных об убыли веса в эквивалентные величины энергии использовался метод бихроматного сжигания, введенный в практику гидробиологических исследований В. С. Ивлевым (1934) и широко применяющийся в настоящее время. Так как заранее не исключалась возможность изменения калорийности тела в случае голодания животных, в специальных опытах она определялась у личинок, накормленных и оставшихся без пищи те или иные сроки. Точно так же подробно выяснялось изменение

калорийности личинок по мере роста. Хотя метод бихроматного окисления дает несколько завышенные величины калорийности исследуемых субстратов, использование его в нашей работе не могло внести сколько-нибудь существенных ошибок в расчеты. При мокром сжигании не полностью окисляются наиболее стойкие органические вещества, в частности входящие в состав кутикулы. С другой стороны, именно эти инертные вещества не расходуются животными во время голодания. Убыль веса происходит за счет более подвижных веществ, уменьшение количества которых бихроматным методом мокрого сжигания отражается достаточно точно.

Для определения калорийности личинок методом мокрого сжигания в колбы объемом 100 мл вносились точные навески (0,5—1 мг) тщательно измельченного сухого вещества. Для окисления брались 10 мл децинормального раствора $K_2Cr_2O_7$ в концентрированной серной кислоте с добавлением 100 мг Ag_2SO_4 в качестве катализатора. Колбы помещались для нагревания в сушильный шкаф ($t = 140^\circ$), затем вынимались из него, охлаждались и в них медленно, обмывая стенку горлышка, добавляли 15 мг дистиллированной воды. Избыток бихромата оттитровывался 0,02 раствором соли Мора с использованием в качестве индикатора фенолфталеиновой кислоты.

Для установления минимальной длительности сжигания, обеспечивающей достаточную точность получаемых результатов, были поставлены специальные опыты на личинках *Chironomus dorsalis* (длина 10 мм). Результаты оказались следующими:

Длительность сжигания, мин	30	60	120	180	240
Калорийность 1 г сухого вещества, кал	2950	3540	4580	5020	5090

По имеющимся литературным данным, истинная калорийность личинок *Ch. dorsalis* равна 5070 кал/г (Маликова, 1953) — 5120 кал/г (Константинов, 1958). Учитывая это и данные проведенных опытов, мы приняли в качестве достаточного срока сжигания 3 час. В дальнейшем было установлено, что с увеличением размеров (веса) личинок относительное содержание в них сухого вещества и калорийность последнего повышаются (табл. 1). Закономерность повышения относительного содержания сухого вещества в теле личинок с увеличением их веса носит линейный характер и хорошо описывается для отдельных видов следующими уравнениями:

<i>Ch. plumosus</i>	$y = 8,01 + 0,23 x$	<i>G. glaucus</i>	$y = 12,34 + 0,61 x$
<i>Ch. dorsalis</i>	$y = 14,18 + 0,13 x$	<i>C. nervosus</i>	$y = 12,83 + 0,47 x$

где y — содержание органического вещества (в % от сырого веса животных); x — их сырой вес (в мг). Линейная зависимость прослеживается также между увеличением веса животных и калорийностью их сухого вещества. В результате удастся построить линейные уравнения для определения калорийности сырого веществ-

Таблица 1

Наименование относительного содержания сухого вещества и его калорийности с увеличением веса у личинок хирономид

Длина особей, мм	Сырой вес, мг	Содержание сухого вещества, %	Калорийность, кал/г		Длина особей, мм	Сырой вес, мг	Содержание сухого вещества, %	Калорийность, кал/г	
			сырого вещества	сухого вещества				сырого вещества	сухого вещества
<i>Chironomus plumosus</i>					<i>Glyptotendipes glaucus</i>				
10	3,4	8,8	470	5310	10	7,3	16,7	1030	6010
15	16,8	11,8	660	5530	12	12,7	20,5	1250	6240
20	27,6	14,3	830	5750	14	27,1	28,8	1920	6650
<i>Ch. dorsalis</i>					<i>Clinotanipus nervosus</i>				
7	1,0	14,2	680	4850	8	2,8	14,1	860	5710
9	2,2	14,4	690	4800	10	5,5	15,4	1050	6120
12	5,3	14,9	750	5030	12	9,5	17,3	1290	6420
15	10,6	15,6	840	5170					

ва личинок по мере увеличения их веса. Для исследованных личинок искомые уравнения имели следующий вид:

$$\begin{array}{ll} \text{Ch. plumosus} & y = 0,33 + 0,025 x \\ \text{Ch. dorsalis} & y = 0,67 + 0,010 x \end{array} \quad \begin{array}{ll} \text{G. glaucus} & y = 0,66 + 0,046 x \\ \text{C. nervosus} & y = 0,68 + 0,064 x, \end{array}$$

где y — калорийность 1 мг сырого вещества (в кал); x — вес личинок (в мг). Пользуясь этими уравнениями, можно найти энерготраты личинок хирономид по редукции тканей их тела в условиях голодания, в которых определялась и величина потребления кислорода. Таким образом, создается возможность сравнения энерготрат личинок по величине потребления ими кислорода и редукции тканей. Как показали специальные опыты, калорийность сырого вещества личинок после нескольких дней голодания сохраняется на исходном уровне. Это обстоятельство — сохранение личинками биохимического подобия тела в течение нескольких дней голодания — заметно упрощает расчеты энерготрат по данным редукции тканей.

Снижение веса личинок в условиях голодания обуславливается в первые дни опытов не только диссимиляционными процессами, но также эвакуацией кишечника. Зная их объем, удельный вес содержимого и темп его эвакуации, можно на основе взвешивания личинок после соответствующих сроков голодания установить убыль веса на счет редукции тканей тела. Нужные данные о темпе эвакуации кишечника, их объеме и удельном весе содержимого были получены методом, уже описанным в литературе (Копстап-тинов, 1958). Данные о редукции веса подопытных личинок после

голодания в течение 24 и 72 час при температуре 20° приведены в табл. 2. В ней же даны величины энерготрат, рассчитанные по данным редукции тканей и их калорийности.

Данные об энерготратах, рассчитанные по редукции тканей, показывают, что в первые 24 часа голодания животные, как и следовало ожидать, расходуют аккумулярованный в их теле запас вещества несколько интенсивнее, чем на вторые и третьи сутки. Еще выше, очевидно, энерготраты накормленных личинок. Для получения этих данных была предварительно изучена степень снижения уровня дыхания личинок через те же сроки голодания, какие имели место в опытах определения убыли веса. Оказалось, что степень снижения уровня энерготрат через 24 и 74 часа голодания, по данным учета потребления кислорода и редукции тела, одинакова для личинок разных видов и размеров. На этом основа-

Таблица 2

Убыль веса (в мг) некоторых личинок хироноид во время голодания и величина их энерготрат по данным редукции тканей

Вес особи, мг	Сырой вес, мг/мг	Убыль сырого веса								Энерготраты накормленных личинок, кал/сутки
		За 24 часа за счет				За 72 часа за счет				
		общая	вакуумизация	тканей тела	общая	вакуумизация	тканей тела	энерготраты при голодании, ккал/сутки		
								24 часа	72 часа	
<i>Chironomus plumosus</i>										
4,5	0,44	0,81	0,07	0,74	1,65	0,13	1,52	0,32	0,23	0,36
8,1	0,53	0,93	0,13	0,80	1,65	0,23	1,73	0,43	0,31	0,49
13,5	0,67	0,96	0,22	0,74	2,06	0,38	1,68	0,50	0,38	0,56
26,4	0,99	1,22	0,42	0,80	2,57	0,74	1,83	0,79	0,60	0,89
32,2	1,13	1,30	0,51	0,79	2,74	0,90	1,84	0,90	0,70	1,02
<i>Glyptotendipes glaucus</i>										
7,4	1,00	0,84	0,13	0,71	1,80	0,22	1,58	0,71	0,53	0,80
12,9	1,25	1,05	0,23	0,82	2,23	0,39	1,84	1,02	0,77	1,14
17,3	1,46	1,15	0,31	0,84	2,49	0,52	1,97	1,23	0,96	1,37
22,1	1,68	1,24	0,40	0,84	2,60	0,66	1,94	1,41	1,09	1,57
<i>Chironomus dorsalis</i>										
2,5	0,69	0,20	0,04	0,16	0,37	0,09	0,28	0,11	0,08	0,13
7,8	0,75	0,41	0,12	0,29	0,72	0,21	0,51	0,22	0,17	0,25
<i>Clinotantpus nervosus</i>										
2,5	0,85	0,12	0,01	0,11	0,28	0,02	0,26	0,09	0,07	0,11
5,5	1,06	0,21	0,07	0,14	0,43	0,08	0,35	0,15	0,12	0,17
9,6	1,28	0,27	0,11	0,16	0,55	0,13	0,42	0,21	0,18	0,23

нии путем экстраполяции были рассчитаны величины энерготрат накормленных личинок по данным редукции их тканей в условиях голодания. Результаты этих расчетов приведены в последней графе табл. 2.

В табл. 3 приведены данные потребления кислорода личинками в тех же температурных (20°) и респираторных ($8 \text{ мгO}_2/\text{л}$) условиях, какие создавались в опытах по учету убыли веса животных при их голодании. Приведенные величины, перемноженные на 3,38 (оксикалорийный коэффициент), отражают энерготраты личинок, выраженные в калориях за 1 час на 1 г сырого веса.

Данные газообмена, полученные в наших опытах (табл. 3), о несомненности говорят о наличии видовых и возрастных особенностей в интенсивности потребления кислорода исследованными личинками. Например, личинки *Clinotanypus nervosus* весом $8,7 \text{ мг}$ потребляют $0,28 \text{ мгO}_2/\text{г}$ сырого веса за 1 час, а сходные с ними по размерам *Chironomus plumosus* ($9,3 \text{ мг}$), *G. glaucus* ($7,4 \text{ мг}$) и *Ch. dorsalis* (7 мг) поглощают соответственно $0,50$; $1,22$ и $0,42 \text{ мгO}_2/\text{г/час}$. Другими словами, уровень дыхания однопородных личинок разных видов может различаться в несколько раз. В последнее время появилось много работ, в которых в интересах схематизации подчеркивается сходство уровня газообмена у особей разных видов, входящих в состав очень крупных таксонов, вплоть до класса и типа (Винберг, 1950, 1956; Дольник, 1968; Nemingsen, 1960). Конечно, в интересах осреднения можно идти на разные погрешности, но затем, используя средние характеристики, следует помнить, что они отличаются от реальных подчас на сотни процентов. Поэтому, говоря о двукратных и трехкратных различиях в интенсивности дыхания личинок хирономид разных видов, мы не отрицаем права исследователей находить средний уровень газообмена, но подчеркиваем опасность возникновения крупных ошибок, когда найденный средний уровень впоследствии рассматривается как доказательство сходства интенсивности дыхания у животных разных видов. Так, например, Г. Г. Винберг вычислил средний уровень обмена рыб и раков, а Дольник уже рассматривает это как факт сходства интенсивности дыхания у рассматриваемых животных. Очевидно, операция по нахождению среднего арифметического не делает фактические данные более сходными и не дает оснований в разнородности видеть однородность. К сожалению, некоторые авторы допускают такую ошибку, и факт нахождения средних величин дыхания рассматривают как прогресс в раскрытии общих закономерностей газообмена. Использование приема осреднения рассматривается как доказательство правомочности его, хотя логика диктует обратный ход рассуждений. Совершенно ясно, что средние величины дыхания, вычисленные для крупных таксонов в целом, не могут использоваться для характеристики газообмена каких-либо конкретных животных. Так, средняя длина животных, вычисленная арифметически, практически не дает никакого представления о возможной длине пред-

Таблица 3

Уровень газообмена у некоторых личинок хирономид к сырому весу ($M \pm m$)

Длина особи, мм	Средний вес, мг	Потребление O_2 , мг O_2 /час/г		
		накормленные	голодавшие 21 часа	голодавшие 72 часа
<i>Chironomus plumosus</i>				
11,0—11,5	4,6	0,68±0,10	0,50±0,08	0,41±0,09
12,5—13,0	6,7	0,58±0,08	0,44±0,09	0,56±0,07
14,0—14,5	9,3	0,50±0,07	0,39±0,06	0,31±0,09
15,5—16,0	12,8	0,45±0,08	0,34±0,07	0,28±0,07
17,0—17,5	18,0	0,41±0,04	0,33±0,07	0,28±0,08
19,0—19,5	23,3	0,36±0,05	0,29±0,08	0,23±0,06
21,0—21,5	30,2	0,33±0,06	0,27±0,04	0,21±0,04
<i>Ch. dorsalis</i>				
4,0—4,2	0,2	0,99±0,08	—	—
6,0—6,2	0,7	0,73±0,07	—	—
7,0—7,2	1,1	0,67±0,06	—	—
9,0—9,2	2,3	0,62±0,06	0,49±0,07	0,44±0,06
12,0—12,2	4,9	0,50±0,08	0,41±0,06	0,36±0,05
13,0—13,2	7,0	0,42±0,07	0,34±0,05	0,30±0,04
15,0—15,2	10,5	0,39±0,06	0,35±0,04	0,29±0,05
<i>Glyptotendipes glaucus</i>				
8,0—8,2	3,8	1,66±0,15	—	—
9,0—9,2	5,2	1,37±0,14	—	—
10,0—10,2	7,4	1,22±0,16	0,84±0,12	0,83±0,11
11,0—11,2	9,8	1,06±0,10	—	—
12,0—12,2	12,9	1,0±0,11	0,82±0,10	0,69±0,11
13,0—13,2	17,3	0,87±0,10	0,71±0,11	0,64±0,10
14,0—14,2	22,1	0,79±0,08	0,68±0,10	0,57±0,08
<i>Clitotantipus nervosus</i>				
5,0—5,2	0,8	0,87±0,10	—	—
7,0—7,2	2,1	0,58±0,07	0,48±0,07	0,42±0,07
9,0—9,2	4,0	0,40±0,05	0,33±0,06	0,29±0,05
10,5—10,7	5,9	0,35±0,06	0,30±0,05	0,26±0,04
12,0—12,2	8,7	0,28±0,04	0,25±0,03	0,22±0,05

ставителей отдельных видов. Игнорирование видовых различий в интенсивности дыхания ради создания некоторых схем оправдано только с точки зрения необходимости их создания, но не в плане раскрытия биологических закономерностей. В качестве примера неудачности осреднения данных о дыха-

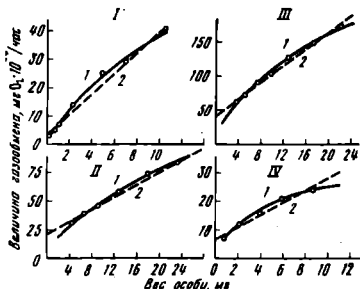
нии личинок хирономид можно привести работу М. Н. Касаткиной (1960). Установив, что интенсивность газообмена личинок *Cricolopus bicinctus*, *C. silvestris*, *Cryptochironomus bairdianarius*, *Endochironomus albipennis* и *Glyptotendipes gripenkoveni* соответственно равна (на 1 мг сырого веса за 1 час) 1,54; 1,24; 0,917; 0,834 и 0,736 мл³, М. Н. Касаткина (1960) создает на основе осреднения всех данных уравнение

$$Q = 1,3 w^{0,91},$$

где Q — потребление кислорода; w — вес личинок (в мг). Созданное уравнение, очевидно, не имеет никакой практической ценности, так как в совокупности личинок, для которых оно получено, уровень газообмена у отдельных форм различается более чем в 2 раза. Очевидно, единое уравнение газообмена для совокупности видов в пределах рода, семейства, отряда или типа правомочно только при сходстве интенсивности дыхания у разных форм. Если интенсивность их дыхания различается в несколько раз, осредненные величины теряют реальный смысл и практическую валидность.

Данные, приведенные в табл. 3, интересны для оценки изменения уровня дыхания животных с увеличением их размера (веса). В последнее время появилось много работ, в которых изменение величины газообмена животных, по мере их роста, рассматривается как одностепенная функция веса, выражаемая степенным уравнением с показателем, меньшим единицы. Такая трактовка, в некоторых случаях оправдываемая потребностями схематизации, ошибочна в двух планах. С одной стороны, возрастные изменения уровня газообмена в онтогенезе — не одностепенная функция веса. В соответствующих сводках (Строганов, 1963; Проссер и Браун, 1967; Константинов, 1972) приводятся много данных о чередовании в жизни животных периодов различной интенсивности дыхания; не только достигнутым весом характеризуется уровень газообмена животных. С другой стороны, нет никаких теоретических обоснований для признания газообмена животных величиной, пропорциональной их весу в степени, меньшей чем 1. Например, в ряде работ, цитируемых в статье одного из авторов этого сообщения (Константинов, наст. сб.), констатируются величины искомого показателя, заметно превышающие 1.

К сожалению, почти все авторы работ, в которых отмечается параболическая зависимость потребления кислорода от веса животных, имеют в виду не то, что пишут. Обработывая свои данные, они принимают заранее предположение о степенной зависимости, не проверяя реальность существования ее. Далее, на основе предположения о существовании степенной функции, методом наименьших квадратов вычисляются параметры неизвестной кривой так, как если бы она была параболой. Другими словами, устанавливается, какие параметры имела бы кривая, аппроксимирующая эмпирические данные, если бы она была параболой. Найденные



Р и с. 1. Интенсивность газообмена у личинок *Chironomus dorsalis* (I); *Ch. plumosus* (II); *Glyptotendipes glaucus* (III); *Clinotenuria nervosa* (IV).

1—2 — соответственно результаты аппроксимации зависимости между весом тела и уровнем газообмена линейными и степенными уравнениями

параметры принимаются за доказательство существования степенной зависимости. Таким образом, за доказательство параболической зависимости газообмена от веса принимается факт использования в работе математического аппарата, рекомендуемого для отыскания параметров параболы. Правомочность предположения о существовании параболической зависимости совершенно не рассматривается, имеющиеся данные в этом аспекте не анализируются.

На рис. 1 приведены данные о величине потребления кислорода личинками *Ch. plumosus*, *G. glaucus*, *C. nervosa*, *Ch. dorsalis* разного веса. Предположив существование параболической зависимости между величиной дыхания и весом, мы обработали имеющиеся фактические данные методом наименьших квадратов, получив при этом следующие уравнения:

$$\begin{aligned}
 \text{Ch. plumosus} & Q = 0,00117 w^{0,68} \\
 \text{Ch. dorsalis} & Q = 0,00076 w^{0,70} \\
 \text{G. glaucus} & Q = 0,00273 w^{0,60} \\
 \text{C. nervosa} & Q = 0,00080 w^{0,48}
 \end{aligned}$$

где Q — величина потребления кислорода (в мг на 1 мг сырого веса за 1 час); w — вес животных (в мг) ¹.

¹ В пересчете на 1 г уравнения принимают вид *Ch. plumosus* $Q = 0,081 w^{0,68}$, *Ch. dorsalis* $Q = 0,066 w^{0,7}$, *G. glaucus* $Q = 0,17 w^{0,60}$, *C. nervosa* $Q = 0,031 w^{0,48}$.

Полученные уравнения, как видно на рис. 1, довольно хорошо аппроксимируют распределение эмпирически найденных величин, вполне достаточны для создания веры в правомерность использования для аппроксимации степенных уравнений и правильности предположения о существовании параболической зависимости величины газообмена от веса животных. Получив уравнение связи между величиной дыхания и весом личинок ~~мы~~ основе предположения о существовании степенной зависимости, мы нашли их, исходя из представления о линейном характере изучаемой связи. Эти уравнения для отдельных личинок оказались следующими:

<i>Ch. plumosus</i>	$Q = 0,00027 w + 0,0021$
<i>Ch. dorsalis</i>	$Q = 0,00036 w + 0,00036$
<i>G. glaucus</i>	$Q = 0,00062 w + 0,0045$
<i>C. nervosus</i>	$Q = 0,00021 w + 0,00068$

Размерность величин в них та же, что и в степенных уравнениях. Точность аппроксимации распределения эмпирически найденных величин, как видно на рис. 1, довольно высока и достаточна для создания веры в существование прямолинейной зависимости интенсивности дыхания от веса личинок. Создаваемая противоречивая ситуация не разрешается сравнением ошибок: для одних личинок искомая зависимость лучше аппроксимируется прямой, для других — параболой. Так, средняя ошибка линейной и степенной аппроксимации составляет соответственно для *Ch. plumosus*, *Ch. dorsalis*, *G. glaucus* и *C. nervosus* 1,1 и 3,4%, 15,2 и 9,5%, 2,1 и 3,9%, 8,3 и 5,6%. Приведенные ошибки выяснились как среднее из отклонений эмпирических точек от каждой из двух теоретических кривых (в процентном выражении). Абсолютные ошибки для *Ch. plumosus*, *Ch. dorsalis*, *G. glaucus* и *C. nervosus* при аппроксимации искомой зависимости линейными и степенными уравнениями соответственно составляли 0,14 и 0,30; 0,14 и 0,10; 0,7 и 0,7; 0,10 и 0,07 $мгг$. Остаточная дисперсия (сумма квадратов отклонений) для личинок *Ch. plumosus*, *Ch. dorsalis*, *G. glaucus*, *C. nervosus* при аппроксимации расположения эмпирически найденных величин прямой и параболой оказалась соответственно равной $3 \cdot 10^{-7}$ и $2,3 \cdot 10^{-7}$; $2,2 \cdot 10^{-7}$ и $0,8 \cdot 10^{-7}$; $10 \cdot 10^{-7}$ и $13 \cdot 10^{-7}$; $0,54 \cdot 10^{-7}$ и $0,22 \cdot 10^{-7}$ $мгг^2$.

Сравнение ошибок показывает, что в одних случаях большую аппроксимационную ценность для отражения связи между величиной дыхания и весом имеют уравнения прямой, в других — степенные. Не исключена возможность хорошей аппроксимации искомой зависимости экспоненциальной или иной функцией. Анализ особенностей распределения ошибок, возникающих при аппроксимации фактического расположения точек полученными линейными и степенными уравнениями регрессии, говорит о принципиальной невозможности выражения закономерности связывания уровня газообмена степенной или линейной функциями веса. Утверждению многих авторов о параболической связи между

величиной дыхания и весом животных основаны на недоразумении. В действительности эти авторы могут утверждать только тот факт, что они попробовали аппроксимировать искомую зависимость степенным уравнением. Совершенно понятно, что любую зависимость можно пытаться аппроксимировать уравнением параболы, прямой или иной линией, но это еще не дает никакого права делать заключение о характере самих функций. Сказанное в первую очередь относится к тем случаям, когда ошибки аппроксимации не вычисляются и точность интерпретации имеющихся данных выбранной функцией остается совершенно неизвестной. К такой категории, к сожалению, относятся почти все работы, в которых говорится о степенном характере связи между величиной дыхания и весом животных.

Линейные, или степенные, интерполяционные формулы для вычисления интенсивности газообмена личинок разного размера, как было уже показано выше, не отличаются высокой точностью. Поэтому для решения конечной задачи нашего исследования сравнение энергозатрат, рассчитанных по величине газообмена и редуциции веса, мы сочли невозможным сопоставлять имеющиеся данные в форме степенных или линейных уравнений. Для сопоставления использованы эмпирически найденные величины затрат

Таблица 4

Величина энергетических затрат личинок хирономид по данным газообмена и редуциции веса

Вес особ. мг	Калорийность, ккал/мг	Энерготраты, рассчитанные по				Расходные величины, %
		редуциции тканей		газообмену		
		мг/сутки	ккал/сутки	мл O ₂ /сутки	мл/сутки	
<i>Chironomus plumosus</i>						
4,5	0,44	0,82	0,30	0,074	0,25	44,0
8,1	0,53	0,92	0,40	0,103	0,35	40,0
13,5	0,67	0,84	0,56	0,225	0,47	19,2
26,4	0,99	0,90	0,80	0,281	0,76	17,1
<i>Ch. dorsalis</i>						
2,5	0,69	0,20	0,14	0,035	0,12	16,6
7,8	0,75	0,32	0,28	0,071	0,24	16,7
<i>Glyptotendipes nerioides</i>						
2,5	0,80	0,13	0,115	0,031	0,10	15,0
5,5	1,05	0,17	0,183	0,042	0,16	14,3
9,8	1,29	0,20	0,254	0,065	0,22	15,4
<i>Glyptotendipes glaucus</i>						
7,4	1,00	0,88	0,68	0,216	0,73	20,0
12,9	1,25	1,01	1,20	0,311	1,05	20,0
17,3	1,46	1,00	1,46	0,361	1,22	19,7
22,1	1,68	1,01	1,70	0,420	1,42	19,7

у личинок одинакового или сходного размера. Некоторые различия в весе личинок не могут повлиять на конечные выводы, поскольку энергопотери рассчитывались на одну и ту же единицу веса. Полученные данные приведены в табл. 4. Во всех случаях энергопотери личинок, рассчитанные по газообмену, оказались заметно ниже тех, которые были установлены по редукции тканей. Для личинок *Ch. plumosus* эта разница достигала 17—44, для *Ch. dorsalis* 16, для *C. pervozus* 14—15, для *G. glaucus* 20%. Такие расхождения обнаружены при температуре 20°. С ее повышением расхождение величин энергопотерь, рассчитываемых по количеству потребляемого кислорода и редукции веса, заметно возрастает. Такая закономерность выявлена на личинках *Ch. plumosus* и *G. glaucus* (табл. 5), для которых имелись данные об изменении потребления кислорода и редукции веса в разных температурных условиях. Особенно резко эта закономерность выражена для личинок *Ch. plumosus*. С повышением температуры от 15° до 30° интенсивность их газообмена возрастает в 1,6—2,5 раза, а редукция тканей в 1,7—4,3 раза. У личинок *G. glaucus* величина дыхания возрастает с повышением температуры от 15 до 30° в 2,1—2,3 раза, редукция тканей в 2,3—2,7 раза. Личинки *Ch. plumosus* отличаются значительной наклоностью к неполному окислению исходных веществ, сопровождающемуся выделением в воду недоокисленных продуктов. Видимо, с повышением температуры относительное количество недоокисленных продуктов, выделяемых в воду, возрастает. Вследствие этого энергопотери, рассчитываемые по величине потребления кислорода,

Таблица 5

Интенсификация потребления кислорода и редукции тканей с повышением температуры у личинок *Ch. plumosus* и *G. glaucus* разного размера

Вес, мг	Потребление O ₂ , мг/час на 1 г сырого веса		Коэффици- ент интенсифи- кации	Редукция тканей, % от веса тела за сутки		Коэффици- ент интенсифи- кации
	15°	30°		15°	30°	
<i>Chironomus plumosus</i>						
4,5—4,6	0,59	0,95	1,610	13,5	23,3	1,725
6,7—8,1	0,48	0,82	1,708	8,1	16,9	2,080
12,8—13,5	0,32	0,60	1,878	4,3	12,1	2,810
23,3—26,4	0,24	0,55	2,290	2,2	8,4	3,810
30,2—32,2	0,20	0,55	2,500	1,7	7,3	4,290
<i>Glyptotendipes glaucus</i>						
7,4	0,85	1,00	2,35	6,5	14,9	2,29
12,0	0,70	1,55	2,21	4,2	10,4	2,47
17,3	0,61	1,37	2,24	3,1	7,9	2,54
22,1	0,56	1,20	2,14	2,5	6,4	2,56

все в меньшей степени отражают реальные, в которые начинает включаться энергия, утрачиваемая в выделенных недоокисленных продуктах. Интересно отметить, что с увеличением веса личинок *Ch. plumosus* повышение энергопотерь, рассчитываемых по редукации тканей, над теми, которые оцениваются по уровню дыхания, возрастает. По-видимому, степень включения анаэробных процессов с повышением температуры у личинок *Ch. plumosus* старших возрастов проявляется сильнее, чем у мелких особей.

Есть все основания считать величины энергопотерь, рассчитанные по количеству потребляемого кислорода, заниженными, по сравнению с реальными. Вместе с тем реальное количество рассеиваемой энергии ниже того, которое вычисляется на основе учета редукации тканей. Часть химической энергии, заключенной в редуцируемой ткани, не используется личинками хирономид, утериваясь вместе с выделяемыми метаболитами.

Очевидно, надо четко разграничивать два понятия: энерготраты и энергопотери. Величина энерготрат определяется количеством рассеиваемой энергии, энергопотери — снижением энергоемкости организма. Энергия, рассеиваемая организмом в процессах дыхания (аэробного и анаэробного) — только часть энергопотерь, которые в полном объеме выражаются величиной редукации тканей.

Оценивая эффективность трансформации энергии популяцией организмов как самостоятельной системой можно рассматривать ее энергопотери в качестве определенной термодинамической характеристики. Применительно к экосистеме оценка энергопотерь популяциями приобретает другой смысл. Энергия веществ, утрачиваемых одной популяцией, может утилизироваться другой, переставая входить в рубрику энергопотерь. Эти соображения следует учитывать в расчетах энергобаланса и потока энергии применительно к биологическим системам разного уровня. Например, если пользоваться для расчета энергобаланса личинок хирономид уравнением (1)

$$P = П + T + H,$$

то величину, которая фактически отражает энергопотери за счет рассеивания энергии (энерготраты), выделения энергоемких метаболитов и отчуждения веществ тела, нельзя оценивать по уровню потребления кислорода. В этом случае ошибка величины T составляет у исследованных личинок 15—20%. Реальное значение величины T в уравнении (1) хорошо отражается количеством энергии, заключенной в утрачиваемых тканях. При использовании уравнения (2) или (3) энерготраты выражаются величиной потребления кислорода более точно, хотя и несколько завышаются, когда энергия добывается за счет не только аэробных, но и анаэробных процессов.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г.* 1950. Интенсивность обмена и размеры ракообразных.— Журн. общ. биол., т. 8, № 5.
- Винберг Г. Г.* 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
- Винберг Г. Г.* 1962. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. журн., т. 41, вып. 11.
- Гаевская Н. С.* 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи.— Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова», М.— Л.
- Дольник В. Р.* 1969. О превращении энергии при росте беспозвоночных.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 47, вып. 4.
- Иванов В. С.* 1939. Метод определения калорийности гидробиологических проб.— Научно-метод. зап. Главн. упр. по заповедникам, № 5.
- Касаткина М. В.* 1960. Зависимость между весом и интенсивностью газообмена у экологически различных видов хирономид.— Докл. АН СССР, т. 135, № 1.
- Константинов А. С.* 1958. Биология хирономид и их разведение.— Труды Саратов. отд. ВНИРО, т. 5.
- Константинов А. С.* 1967. Общая гидробиология. М., «Высшая школа».
- Маликова Е. М.* 1953. Химический состав некоторых беспозвоночных.— Труды Латвийск. отд. ВНИРО, т. 1.
- Проссер Л., Браун Ф.* 1967. Сравнительная физиология животных. М., «Мир».
- Строганов Н. С.* 1963. Экологическая физиология рыб, т. I. М., МГУ.
- Hemmingsen A. M.* 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface and its evolution.— Rep. Mem. Hosp. and the Nord. Insulin Lab., v. 9, N 2.
- Julev V. S. [Иванов В. С.]* 1934. Eine Mikromethode zur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nährstoffen.— Bioch. Ztschr., Bd. 275.
- Lindeman R. L.* 1942. The trophic-dinamic aspect of ecology.— Ecol., v. 23.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ТИПЫ ПИТАНИЯ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (CLADOCERA, CRUSTACEA)

Н. Н. Смирнов

(Институт эволюционной морфологии
и экологии животных АН СССР)

Виды небольшой (около четырехсот видов) группы ветвистоусых ракообразных принадлежат к наиболее повсеместным и массовым беспозвоночным внутренним вод. Большинство ветвистоусых составляет одно из наиболее очевидных звеньев, связывающих водорослевую продукцию и детрит с плотоядными формами. в том числе с рыбами, во внутренних водоемах. Детальное знание питания ветвистоусых с его качественной и количественной сторон может иметь ключевое значение для познания продукционных процессов. Однако питание видов этой в гидробиологическом отношении важнейшей группы долгое время оставалось известным лишь в самой общей форме, а известное для немногих видов распространялось на остальных.

Науманн (Naumann, 1921) указал у ветвистоусых фильтрационное и хищное питание. С растительной продукцией ветвистоусых связывает первый из названных типов питания, свойственный большинству видов, объединяемых в группы *Stenopoda* и *Apothopoda*. Типичное фильтрационное питание в отношении как строения, так и действия конечностей, участвующих в нем, изучал Шторх. По Шторху (Storch, 1925):

«Ноги *Daphniidae*, а также и других *Phyllozoa* обнаруживают столь выраженные приспособительные структуры, что если известна суть связи между строением и функцией ног, они демонстрируют характер их функции столь ясно, что можно узнать многое лишь из формы и главное принципиально важные данные о способе их работы при добывании пищи» (стр. 369). А. Л. Бенинг (1941) резюмировал эти исследования, указав, что конечности, обеспечивающие фильтрационное питание, действуют как всасывающий насос у *Stenopoda* и как поршневой насос у дафнид. На основании этих значительных исследований возникла тенденция рассматривать питание всех не хищных ветвистоусых обобщенно как фильтрационное; в дальнейшем оно оказалось много разнообразнее.

Науманн (Naumann, 1921; стр. 3) указывал на безвыборность фильтрации ветвистоусых. А. Л. Бенинг (1941: 34) писал об этом: «Пища поступает к ним в ротовую полость, механически фильтруясь, через постоянно движущиеся конечности из окружающей среды. Участие самого рачка в выборе пищи сводится лишь к то-

му, что он, по-видимому, старается держаться в местах, наиболее богатых едой. Взгляд на фильтрационное добывание пищи ветвистоусыми как на безвыборную фильтрацию был оставлен в значительной мере в результате исследований Н. С. Гаевской (1949), показавшей избирательность их питания.

Как и во всех гидробиологических исследованиях, долго преобладало изучение питания пелагических ветвистоусых. Исследование первого же вида из литоральных кладоцер *Eurycercus lamellatus* (Fryer, 1963) обнаружало, что он первоначально собирает пищу с субстрата, она оказывается в фильтрационной камере, и лишь затем отфильтровывает добытый материал с помощью насосной камеры, составленной экзоподитами ног III—VI (экзоподит ноги III не совершает насосных колебаний), причем фильтрация служит для освобождения от воды и перемены уже добытой пищи внутри аппарата конечностей. Такой тип питания оказался свойственным большинству (рис. 4), но не всем видам хидорид, населяющих разнообразные ниши литорали. Эти формы целесообразно обозначать как вторичных фильтраторов. Надо отметить, что семейство *Chydoridae* объединяет около половины видов ветвистоусых (Смирнов, 1971), а список видов ветвистоусых, составляющих фауну литорали водоема, обычно превосходит список видов пелагических ветвистоусых.

Изучение потребления пищи ветвистоусыми было связано с изучением структур, служащих для добывания пищи, а именно конечностей. Первые сведения о строении конечностей публиковались главным образом Сарсом и Лилльеборгом (библ. см. Смирнов, 1971).

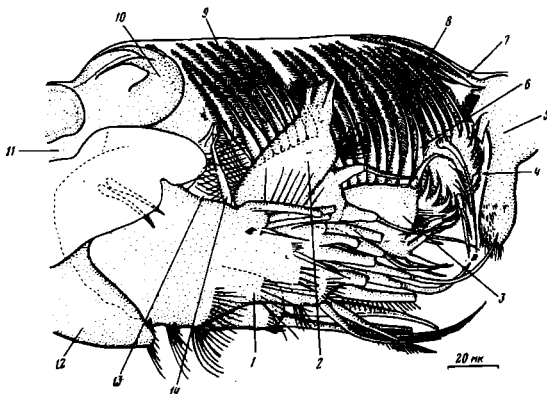
Лунд (Lund, 1870) сообщил данные о строении конечностей некоторых макротрицид, *Moina* и *Simoscephalus*, причем для некоторых видов *Simoscephalus* эта работа остается единственным источником. В число важнейших исследований конечностей вошла работа А. Л. Бенинга (1912). Несколько публикаций Н. Н. Смирнова о хидоридах имеют целью развитие изучения строения конечностей в связи с их функционированием.

Фрайер (Fryer, 1968) детально изучил механизм питания многих видов хидорид и выявил поразительные различия, свойственные или группам видов, или отдельным видам. Им впервые обнаружено питание трупами животных, свойственное *Pseudochydorus*, пополнявшее ряд адаптаций в направлении давно известного эктапаразитизма *Anchistropus*. В обоих последних случаях экзоподиты ног последних пар служат только для дыхания, но не для фильтрации пищи (Fryer, 1968).

Механизм питания макротрицид изучал В. Н. Сергеев (1970а, б, 1971). Оказалось, что у них фильтрационный способ добывания пищи или сочетается с соскребанием пищевых частиц или совсем отсутствует.

Выяснилось, что успешная работа аппарата конечностей по добыванию пищи зависит от механизма очистки его, что особенно

важно в литорали, изобилующей хлопьями и частицами всех размеров. Очистка многих групп щетинок высоспециализированного аппарата конечностей выполняется постабдоменом. Это его назначение представляет собой одну из причин, определяющих разнообразное строение постабдомена разных видов. В отличие от хидриды у дафнид постабдомен обладает гораздо меньшей свободой движений. У первичных фильтраторов *Daphnia longispina*, по Харнишу (Harnisch, 1949), постабдомен может продвигаться в направлении ко рту примерно до середины тела, *Ceriodaphnia quadrangula pulchella* делает те же движения, но может продвигать постабдомен и так далеко, что коготки почти достают ротовое отверстие. *Ceriodaphnia* при отмахе постабдомена выдвигает его меж-



Р и с . 1. Расположение конечностей правой стороны *Pisogonia truncatus* (эволюдиты не изображены) (Fryer, 1968)

P. truncatus сосребает пищевые частицы с субстратов щетинками видута ноги II. Собравшие таким способом материалы она выводит в фильтрационной камере, составленной перистыми щетинками гнатопаз ног II—V. Через стенку, составленную из этих щетинок, отсасывается излишняя вода. За счет расположения сетул и движения конечностей пищевой материал продвигается к ротовому отверстию.

1 — нога I с ее щетинками; 2 — нога II с ее щетинками; 3 — нога III с ее щетинками; 4 — нога IV с ее щетинками; 5 — нога V; 6 — щетинки гнатопаза ноги III; 7 — щетинка гнатопаза ноги V; 8 — щетинки гнатопаза ноги IV; 9 — щетинки гнатопаза ноги II; 10 — максиллула; 11 — ротовое отверстие; 12 — верхняя губа; 13 — щетинки ноги II, загораживающие просвет между ногами I и II; 14 — щетинка ноги I, загораживающая просвет между ногой I и II; 15 — мандибула.

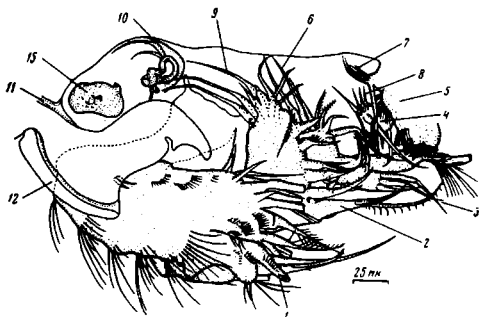


Рис. 2. Расположение конечностей правой стороны трупоядного *Pseudochydorus globosus* (эктоподиты не изображены, кроме ноги III) (Fryer, 1968). Пищевой материал захватывается щетками эндита ноги II и продвигается к ротовому отверстию щетками гнатобла (гомологичными группами перистых щетинок рис. 1) и эндитов, служащих «граблями» и «виллами».

Обозначения те же, что на рис. 1.

ду задними краями створок. У *Ceriodaphnia* через каждые 5—20 ударов торакальных ног совершаются движения постабдомена. Вследствие этого *Ceriodaphnia* может очищать аппарат колючепоостей и успешно питаться в густых завесях. Строение и деятельность кишечника вторичных фильтраторов сильно отличается от таковых у первичных фильтраторов наличием слепого отростка средней кишки, где накапливаются остатки пищи перед дефекацией (Смирнов, 1969; Fryer, 1970). Остатки пищи постому выбрасываются с порывами и опасность засорения конечностей меньше.

Последовательность вымирания различных видов ветвистоусых, по мере разложения детрита при их содержании с ним позволяет считать, что есть физиологические адаптации к питанию детритом разных степеней деструкции, пока не изучены. Разнообразные морфологические адаптации формируются у *Anomopoda* за счет преобразования одних и тех же гомологичных колючепоостей или их частей.

У плотоядного (трупоядного) *Pseudochydorus globosus*, по Фрайеру (Fryer, 1968:338): «Механизм собирания пищи очень отличается от такового форм, соскабливающих мелкие частицы и

часто отфильтровывающих их, тем не менее он включает те же элементы; это составляет поразительную иллюстрацию эволюционного потенциала организации, свойственной моноподам* (стр. 338, рис. 2).

У *P. globosus* отфильтровывание частиц пот. При сопоставлении рис. 1 и 2 хорошо видна стенка фильтрационной камеры *Pleuroxus*, составленная перлами перистых щетинок ног II-V; гомологичные щетинки *Pseudochydorus* перисты, видоизменено и направление части щетинок гнатобаз ног II и III.

Фрайер (Frayer, 1968) отмечает, что «Путем небольших изменений различных компонентов, однако, основной механизм адаптируется к очень различному образу жизни и к различному функционированию» (стр. 223). Добавим, что изменения могут быть и глубокими, наряду с глубокими расхождениями в образе жизни, такими, как расхождение между дафнидами и хидоридами.

Пелагиаль и литораль сильно различаются в отношении характера и распределения пищевых ресурсов. В пелагиали видовой состав подорослей ограничен, они образуют или сравнительно негустые скопления или в случае интенсивного развития сбиваются в комочки, а иногда образуют густую массу, плавающую в воде.

В литорали разнообразие подорослей очень велико как в воде, так и в обрастаниях. Много жгутиковых и бактерий. Детрит изобилен как на дне, так и среди высших растений и фитцеток.

Литоральные формы (*Chydoridae* и *Macrothricidae*) могут быть характеризованы как группа, входящая в трофические циклы обрастания и детрит на различных стадиях разложения. В соответствии с этим в литорали живут разнообразные виды с различными морфофункциональными типами питания, тогда как в пелагиали эти типы монотонны. Интересно, что механизм разбивания видов пелагического и литорального комплекса кладоцер связан с половыми реакциями на свет.

Зибек (Siebeck, 1968) показал, что «избегание берега» пелагическими *Daphnia longispina*, *Bosmina longispina* не представляет следствия вертикальных миграций. У берега освещенность распределяется в виде темного поля и светлого поля, противоположность которых зависит от положения горизонта и солнца. Относительное расположение этих полей освещенности постоянно. При определенной интенсивности освещения рачки плывут в горизонтальном направлении в сторону пелагиали. Это передвижение происходит при понижающейся, повышающейся и постоянной освещенности. Луч света проникает в воду под углом не более 40° . Поэтому каждую точку под водой можно рассматривать как вершину конуса света. Под углом 40° к вертикальной оси возникает граница света и тени. Поскольку дафнии могут быть положительно и отрицательно фототактичными и могут плыть параллельно и перпендикулярно берегу, возникают четыре возможности. Если положительно фототактичные дафнии плывут в плоскости, перпендикулярной берегу, и ориентируются по контрасту у 40° или 0° , то, по

Рингельбергу (Ringelberg, 1960), в их движении имеется горизонтальная результирующая, направленная от берега.

Итак, на основании имеющегося фактического материала, могут быть выделены следующие морфофункциональные типы питания ветвистоусых ракообразных.

I. Фильтраторы первичные с насосной камерой, действующей по типу всасывающего насоса.

В литорали *Sida*, в пелагиали — другие *Clonopoda*. С насосной камерой, действующей по типу поршневого насоса — дафнии в литорали и пелагиали.

В литорали первичные фильтраторы *Sida* и *Simosorhalix* приближены от опасности погружения в ил, прикрепляясь к субстратам с помощью затылочного органа.

II. Фильтраторы вторичные. Большинство хидриды, у некоторых насосная камера составлена погами III—VI, у некоторых удлинена только аксоподит ноги V (*Camptocercus*).

III. Формы, утратившие фильтрационный способ добывания пищи.

Специализированные потребители обрастаний и детрита. В литорали *Phuochelalona*, *Mopovrilus*, *Latholona*, большинство других *Macrothricidae*.

IV. Плотовые формы, с удлинением аксоподитов, служащей только для дыхания. — *Pseudochydoria*, *Anchistrotoria*.

V. Хищники. В литорали *Polyphemus*, в пелагиали *Leptodora*; *Hythotrepes* (и остальные полиформиды).

ЛИТЕРАТУРА

- Венинг А. Л. 1941. Кладоцера Кавказа. Тбилиси, Грузмедгиз, 1—384.
- Гасман Н. С. 1949. О пищевой эффективности у животных фильтраторов. — Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 1.
- Серева В. Н. 1970а. Механизм питания *Orhyuoxia gracilis* (L. O. Sars) (*Macrothricidae* *Cladocera*). Гидробиол. журн., т. VI, № 2, 80—87.
- Серева В. Н. 1971. Поведение и механизм питания *Latholona rectirostris* (*Cladocera*, *Macrothricidae*). — Зоол. журн., т. 50, вып. 7, 1002—1010.
- Смирнов Н. Н. 1969. Морфофункциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. II. Функциональный комплекс хидриды (*Chydoridae*, *Cladocera*), обеспечивающий переваривание пищи. Гидробиол. журн., т. V, № 6, 41—46.
- Смирнов Н. Н. 1971. *Chydoridae* фауна мира. Фауна СССР. Новая серия, № 101, 1—531.
- Behning A. [Некинг А.] 1912. Studien über die Vergleichende Morphologie sowie über temporale und Lokalvariation der Phyllopodenextremitäten. — Intern. Rev. ges. Hydrobiol., Biol. Suppl. IV, Serie, 1—70.
- Fryer G. 1963. The functional morphology and feeding mechanism of the chydroid cladoceran *Eurycoreus lamellatus* (O. P. Müller). Transact. Roy. Soc. Edinburgh, v. LXV, N 14.
- Fryer G. 1968. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology. — Phil. Transact. Roy. Soc. London, series B, Biological sciences, N 793, v. 264, 221—385.

- Fryer G.* 1970. Defaecation in some macrothoid and chydroid cladocerans, and some problems of water intake and digestion in the Anomopoda.— Zool. J. Linnean Soc., v. 49, N 4, 255—270.
- Harnisch O.* 1949. Vergleichende Beobachtungen zum Nahrungserwerb von *Daphnia* und *Ceriodaphnia*.— Zool. Jahrb., Abt. Syst., Ökol. Geogr. Tiere, v. 78, 2, 173—192.
- Naumann E.* 1921. Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. I.— Lunds Universitets Årsskrift, N. F., Afd. 2, Bd. 17, N 4, 1—27.
- Lund L.* 1870. Bidrag til cladocernes morfologie og systematik.— Naturk. tids, Bd. 3, H. 7, 129—174.
- Ringelberg J.* 1969. Spatial orientation of planktonic crustaceans. 2. The swimming behaviour in a vertical plane.— Verh. Intern. Ver. theoret. angew. Limnol., Bd. 17, 2, 841—847.
- Sergeev V. N.* (Cоppeeв B. H.). 1970. Feeding mechanism, feeding behaviour, and functional morphology of *Ophryoxus gracilis* G. O. Sars (Macrothricidae, Cladocera).— Intern. Rev. ges. Hydrobiol., Bd. 55, N 2, 245—279.
- Siebeck O.* 1968. «Uferflucht» und optische Orientierung pelagischer Crustaceen.— Arch. Hydrobiol., Suppl. Bd. 35, H 1, 1—118.
- Storch O.* 1925. Der Phyllopoden — Fangapparat.— Intern. Rev. ges. Hydrobiol. und Hydrogr., Bd. XII, N 5/6, 369—391, Bd. XIII, N 1/2, 78—93.

О ПИТАНИИ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ПРЭСНОВОДНЫХ ВЕСЛОНОГИХ (COPEPODA, CRUSTACEA)

А. В. Монаков

(Институт биологии внутренних вод АН СССР)

В современной трофологии достаточно четко выделяются два направления: аутотрофологическое, в задачу которого входит изучение качественной и количественной характеристик питания отдельных видов гидробионтов, и трофодинамическое, выясняющее особенности трофических взаимоотношений животных и процессы трансформации органического вещества в экологических системах в целом. В последние годы все большее значение приобретают работы второго направления. Количественная оценка процессов потока энергии в пределах целых экосистем стала возможной в результате того, что к настоящему времени накоплено довольно много аутотрофологических работ.

В настоящей статье в общих чертах кратко излагаются данные по питанию взрослых свободноживущих пресноводных веслоногих, широко распространенных и играющих весьма существенную роль в жизни внутренних водоемов. В работе использованы как результаты собственных наблюдений, так и литературные данные, накопленные по этому вопросу.

Среди веслоногих широко распространены три типа питания: хищное, фильтрация и активный сбор пищевых объектов с поверхности подводных субстратов. Фильтрационным способом питается преобладающая масса Calanoida. Хищничает преимущественно большинство полифагов Cyclopoidea, п. наконец, сбор пищевых частиц присущ главным образом гарпактицидам. Кроме того, в пределах каждой группы имеются виды, обладающие смешанным характером питания.

Механизм питания веслоногих чрезвычайно разнообразен. Большинство циклопид — активные хвататели (Dietrich, 1915; Nauman, 1923; Дзюбан, 1937; Рылов, 1948). Хищные циклопиды родов *Macrocyclops*, *Acanthocyclops*, *Cyclops* и *Mesocyclops* отличаются большой подвижностью, они реагируют на присутствие добычи, когда последняя находится в непосредственной близости от них и атакуют ее. Добыча схватывается с помощью максилл и поддерживается максиллярными полами. Роль мандибул сводится главным образом к разрыванию покровов тела крупных пищевых объектов (Fryer, 1957a, b; Монаков, 1959, 1963).

Формы, обладающие смешанным характером питания (виды родов *Eucyclops*, *Microcyclops* и *Macrocyclops distinctus*) менее активны. Их движения (особенно *Microcyclops*) скорее напоминают ползание по субстрату, где циклопы как бы пасутся, собирая пищевые объекты. У *Macrocyclops distinctus* при движении I пара плавательных ног направлена под небольшим углом вперед и действует подобно плугу. Пищевые частицы, попадающие в пространство, ограниченное щетинками плавательных ног и вторых антенн, схватываются челюстями и проглатываются (Монаков, 1963).

Почти все пресноводные Calanoida обладают способностью к фильтрации. Этот процесс у большинства видов сходен и в общих чертах сводится к следующему: быстрая вибрация вторых антенн и мандибулярных пальцев (при неподвижных максиллах) создает довольно сложные круговые токи воды, направленные спереди назад и в стороны. Вместе с водой в околоротовое пространство, ограниченное сзади щетинками вторых максилл, максиллярных и плавательных ног, а с боков оперевшимися экзитами максилл, попадают пищевые частицы (Cannon, 1928; Lowndes, 1935; Рылов, 1930; Монаков, 1967; Монаков и Сорокин, 1971). Однако некоторые виды (*Heteroscope saliens*, *H. appendiculata*, *Hemidiaptomus amblyodon*), кроме того, способны еще и к активной охоте. Добыча схватывается и удерживается мощными шипообразными щетинками вторых максилл и максиллярных ног. С помощью ротовых конечностей тело жертвы ориентируется в продольной оси к телу животного и прижимается к нему шипиками верхней губы. С помощью мандибул добыча разрывается на части и ритмическими сокращениями глотки проталкивается в пищевод (Монаков, 1968).

Питание Harpacticoida почти не исследовалось. Пищевое поведение *Bryocamptus minutus* (Монаков и Павельева, 1971) очень напоминает таковое мелких циклопов рода *Microcyclops*. По-видимому, характер питания большинства видов гарпактицид достаточно однообразен и мало отличается от питания циклопид, собирающих пищу с поверхности подводных субстратов.

Пищевой спектр веслоногих широк (от частиц размерами 2—5 мк до животных, во много раз превосходящих размер копусментов). Кормом хищным циклопам в естественных условиях служат простейшие, коловратки, планктонные ракообразные, личинки хирономид, олигохеты (Dietrich, 1915; Naumann, 1918; Klugh, 1927; Дзюбан, 1939; Lindberg, 1949; Богатова, 1951; Мешкова, 1953; Rutther, 1953; Hintz, 1951; Fryer, 1957a; Монаков, 1959, 1963; Мазепова, 1963; Монаков и Сорокин, 1959; McQueen, 1969). Некоторые авторы (Southern и Gardinger, 1926) находили в кишечниках хищных форм водоросли, которые отдельными видами циклопов не переваривались (Fryer, 1957b; Монаков и Сорокин, 1959a). Наконец, многие хищные циклопы могут использовать в пищу икру рыб и падаять на их молодь (Spandl, 1926; Дзюбан, 1939; Fryer, 1953; Алексеева, 1956; Билый, 1956; Davis, 1959; Владимиров, 1960; Fabian, 1960; Lillelund, 1967).

Пищевое предпочтение хищных веслоногих в значительной степени определяется доступностью жертвы — ее размерами, подвижностью и прочностью покровов тела. *Cyclops vicinus*, *Acanthocyclops viridis*, *A. vernalis*, *Macrocyclops albidus*, *M. fuscus*, *Heterocope saliens* предпочитают формы с нежными покровами тела, отличающиеся меньшей подвижностью (Даяубан, 1937; Монаков, 1959, 1963, 1968; Shuly, 1970). Циклопы, собирающие пищу с поверхности субстрата (*Eucyclops serrulatus*), отличаются всеядностью, но предпочитают животную пищу (Щербина, 1970).

Пищевой спектр рачков-фильтраторов значительно уже, чем у хищников, их пищевой преферендум ограничен обычно возможностью ротового аппарата; однако некоторые веслоногие (*Eriochytra baicalensis*) способны избирать из предложенного корма частицы, обладающие наиболее высокими пищевыми качествами (Кожова, 1953, 1956). *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* — грубые фильтраторы, в слабой степени способные к улавливанию отдельных бактериальных клеток (Маловицкая, 1962; Маловицкая и Сорокин, 1961а, б). Они отдают предпочтение мелким протококковым водорослям (Fryer, 1954; Сушеня, 1958, 1959), размер клеток которых лежит в пределах 4—20 мк (Богатова, 1965).

Acanthodiptomus denticornis охотнее использует в пищу более крупные водоросли (Богатова, 1965), однако способен усваивать с достаточной эффективностью и более мелкие (Монаков, 1971). Нижние размерные границы частиц, доступных к отфильтровыванию *Neurodiaptomus angustilobus* лежат в пределах 3 мк (Павельева и Сорокин, 1971). *Eurytemora velox*, обладающая смешанным характером питания, отдает предпочтение животной пище, но может отфильтровывать и водорослевые клетки. Частицы размерами менее 3 и выше 200 мк этими рачками не используются (Монаков и Сорокин, 1971). По мнению Маккуина (McQueen, 1970), механизмам избирательности фильтраторов, в частности *Diptomus oregonensis*, — это не только сортировка по размерам. Автор считает, что большое значение имеет морфология водорослевых клеток. Некоторые виды фитопланктона не потребляются рачками, несмотря на их пригодные размеры.

Определение питательности питания веслоногих, в особенности хищных форм, сопряжено с целым рядом трудностей, главная из которых заключена в особенностях приема пищи копеподами, высасывающими крупных беспозвоночных. Поэтому данные о величинах суточных рационов, полученные в экспериментах методом подсчета кормовых объектов в начале и конце опыта, как правило, бывают сильно завышены. Они скорее отвечают на вопрос о потенциальной роли хищных форм в сообществах водных организмов. Более точное представление о фактической величине суточного потребления корма дают кратковременные опыты с применением радиоактивного углерода C^{14} . Однако и они, в силу наличия суточной ритмики и индивидуальных особенностей животных, подвержены значительным колебаниям. Последнее в боль-

шей степени присуще хищникам, поскольку у фильтраторов процесс питания в известной мере «автоматичен» и тесно связан с движением, тогда как у хищников эти процессы не взаимосвязаны. В опытах с хищными формами большое значение имеет период адаптации к условиям эксперимента, который у некоторых форм (*Heterosore*) может быть растянут до 4 час.

Отдавая себе отчет в относительности данных по суточным рационам хищных веслоногих, мы все же считаем, что они, в известной мере, дают возможность оценить их роль в водоеме. В табл. 1 приводятся данные по суточным рационам веслоногих, полученные в экспериментах указанными выше методами при температуре 15—20° и при биомассе и численности кормовых объектов, обычно наблюдающихся в естественных условиях. Размах колебаний величин суточных рационов хищников велик (от 4 до 96%) и в среднем составляет 48,5%. В смешанной популяции циклопов трех видов (*Macrocyclops albidus*, *M. fuscus* и *Acanthocyclops viridis*) Э. А. Шушкиной и Г. А. Печень (1964) были получены цдфры в 25%. В отдельных случаях у некоторых видов (*Acanthocyclops vernalis*) величина суточного потребления корма оказывается необычайно высокой — около 200%. Эти цифры, полученные нами в 13 опытах с более чем 200 циклопами, а также данные по суточным рационам *A. viridis* (Мошаков, 1959), мы сознательно не включили в таблицу, поскольку они скорее свидетельствуют об охотничьей способности хищников.

Интенсивность питания фильтраторов и рачков со смешанным характером питания тоже достаточно высока (36,1%), однако и она заметно варьирует в зависимости от вида пищи (табл. 2). На более низкие суточные рационы были получены Л. М. Маловицкой и Ю. И. Сорокиным (1961 б) в опытах по кормлению двух видов диаптомид (*Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*) культурой *Chlorella* (от 2 до 12%). Невысокий суточный рацион (6—7%) наблюдался и у веслоногих со смешанным характером питания при питании водорослями *Euglenozoa velox* (Мошаков и Сорокин, 1971а) и *Hemidiaptomus amblyodon* (Суцения, 1959). Эти виды ракообразных с большей интенсивностью использовали животный корм.

Другим показателем интенсивности питания следует считать скорость фильтрации. Несмотря на обширную литературу по интенсивности этого процесса у беспозвоночных, в том числе и у копепоид, данные по пресноводным веслоногим ограничены работами по питанию нескольких видов диаптомид. При питании *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* естественным фитопланктоном (Nauwerck, 1959) и культурой *Chlorella* (Маловицкая и Сорокин, 1961а, б) скорость фильтрации колебалась в пределах 2—4 мл/экз/сутки и была значительно выше (в 10 раз) в опытах Ю. С. Беляцкой (1959) при кормлении *E. graciloides* бактериями, что, возможно, связано с недостаточной точностью метода прямого счета бактерий в подобных опытах. Скорость фильтрации другого вида

Таблица 1

Суточное потребление корма веслоногими рачками при 15—20° и концентрации пищи, близкой к естественной

Вид	Корм	Среднесуточный рацион в % от веса тела	Автор
Macrocyclus albidus	Daphnia longispina	86,0	Монаков (1963)
	Paramecium	50,0	Клековский, Шумкина (1968)
M. fuscus	Daphnia longispina	33,0	Монаков (1963)
	Tubifex tubifex	74,0	Тот же
Eucyclops serrulatus	Личинки Chironomidae	13,0	Пугачева (неопубл. данные)
	Bosmina, Ceriodaphnia	7,5	Тот же
	Ceriodaphnia	30,0	" "
Cyclops vicinus	"	11,4	Монаков и Пугачева (1971)
	Eudiaptomus	20,0	Тот же
	Polyphemus pediculus	80,0	" "
	Личинки Chironomidae	4,0	" "
C. strenuus	Paramecium	26,8	Богатова (1951)
Acanthocyclops virens	Daphnia longispina	53,0	Монаков и Сорочкин (1959a)
	Eudiaptomus gracilis	53,0	Тот же
	Diaphanosoma brachyurum	50,0	" "
	Ceriodaphnia quadrangula	96,0	" "
	Paramecium	11,4	Богатова (1951)
A. gigas	Arctodiaptomus bacillifer	60,0	Мешнова (1953)
Mesocyclops leuckarti	Daphnia longispina	88,0	Монаков и Сорочкин (1960a)
	Eudiaptomus gracilis	28,0	Тот же
	Diaphanosoma brachyurum	92,0	" "
	Ceriodaphnia quadrangula	38,0	" "
M. crassus	Paramecium	33,0	Монаков (собств. данные)
Heterocope appendiculata	Polyphemus pediculus	46,0	Монаков и Сорочкин (1971a)
Hemidiaptomus amblyodon	Entomostraca	30,0	Тот же
	Polyphemus pediculus	53,1	" "
	Chlorella	61,6	" "
	Scenedesmus	57,0	" "
Eurytemora velox	Nitzschia	46,1	" "
	Chlamydomonas	6,1	" "
Eudiaptimus gracilis, E. graciloides	Chlorococcum	4,0	Маловицкая и Сорочкин (1961b)
Acanthodiaptomus denticornis	Scenedesmus	41,5	Монаков (собств. данные)
	Stephanodiscus	33,7	Тот же

диаптомид — *Diaptomus sicilioides* при питании *Pandorina* и *Chlamydomonas* в опытах Комита (Comita, 1964) также была невысокой и составляла 2 мл/экз/сутки.

Интенсивность питания веслоногих — величина не стабильная. Она зависит от концентрации пищи, температуры окружающей

Таблица 2

Эффективность использования различных видов пищи веслоногими рачками при t 15—20°

Вид	Корм	Концентрация, мг/л	$\frac{Ca}{W}$ %
<i>Macrocyclops albidus</i>	<i>Ceriodaphnia</i>	2—3	88,0
<i>Eucyclops macruroides</i>	<i>Stephanodiscus</i>	4	2,0
	Infusoria	800 экз/мл	18,0
<i>E. serrulatus</i>	<i>Staurastrum</i>	4	21,0
	Diatoma	4	33,3
<i>Cyclops vicinus</i>	<i>Bosmina longirostris</i>	4	55,0
	Infusoria	150 экз/мл	16,2
	<i>Staurastrum</i>	4	0,44
<i>Cyclops kolensis</i>	Entomostraca	2	16,0
<i>Acanthocyclops viridis</i>	Entomostaca	2	11,7
<i>Ac. vernalis</i>	<i>Bosmina longirostris</i>	3	29,0
	Infusoria	400 экз/мл	54,4
	Chlorella	4	0,03
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	Infusoria	150 экз/мл	44,0
<i>M. oithonoides</i>	Infusoria	150 экз/мл	32,0
<i>Microcyclops bicolor</i>	Infusoria	400 экз/мл	48,0
	Anabaena	4	5,0
<i>Eudiaptomus gracilis</i> ¹	Chlorococcum	4	6,0
<i>E. graciloides</i>			
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i>	<i>Bosmina</i>	1—2	7,2
	<i>Scenedesmus</i>	3	5,8
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	<i>Scenedesmus</i>	4	43,0
<i>Hetercope appendiculata</i>	<i>Bosmina longirostris</i>	1—2	34,0
	<i>Scenedesmus</i>	4	0,3
<i>Eurytemora velox</i>	Rotatoria	1,5	40,0
	Chlorella	4	0,4
<i>Bryocamptus minutus</i>	<i>Scenedesmus</i>	3	20,0

¹ По Маловицкой и Сорокину, 1961 б.

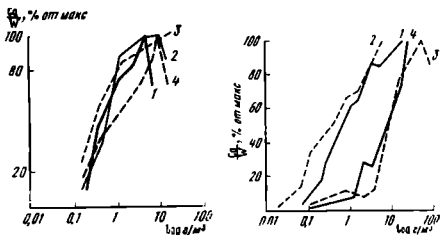
среды и веса ракообразных. Последнее было убедительно показано в работе Л. М. Суцки и Н. Н. Хмелевой (1967). Однако данные о связи этих величин с интенсивностью питания пресноводных веслоногих крайне скудны. Как показали опыты Л. М. Маловицкой и Ю. И. Сорокина (1961 а, б), скорость фильтрации обратно пропорциональна концентрации пищевых частиц. С ростом концентрации водорослей относительный среднесуточный рацион *E. gracilis* и *E. graciloides* растет. При биомассе водорослей свыше 20 г/м³ у этих видов может наступать «набыточное» потребление

корма. Но вследствие снижения скорости фильтрации увеличение суточного рациона идет медленным темпом. Весьма сходными были результаты, полученные Ричманом (Richman, 1966) на примере *Diaptomus oregonensis*. У этого вида скорость фильтрации при питании *Chlamydomonas* и *Chlorella* начинала снижаться при концентрации клеток свыше 25 000 в 1 мл, а интенсивность заглатывания водорослей при этой же концентрации стабилизировалась. Шиндлер и Комита (Schindler a. Comita, 1966) выявили линейную зависимость между скоростью фильтрации *Diaptomus leptopus* и температурой.

У хищных веслоногих величина потребления пищи зависит также от ее концентрации. Так, суточный рацион взрослых *Macrocyclops albidus* при концентрации *Paramecium* 0,1; 1,0 и 10,0 г/м³ изменяется и составляет соответственно 15, 50 и 90% (Клековский и Шущипа, 1968). Зависит он и от температуры. В наших опытах по питанию *Acanthocyclops viridis* и *Macrocyclops albidus* максимальный суточный рацион наблюдался при 20°, с дальнейшим повышением температуры до 27° величина суточного потребления корма снижалась (Монаков, 1959, 1963). Аналогичные результаты были получены И. Б. Богатовой (1951) в опытах по питанию *Acanthocyclops viridis* и *Cyclops strenuus* культурой инфузории.

Под эффективностью питания следует понимать способность утилизировать (усваивать) различные виды пищи. Одним из показателей эффективности может быть индекс усвоения — Ca/W (процент суточного возобновления), предложенный нами в более ранних работах (Монаков и Сорокин, 1959а). Этот показатель, получаемый в кратковременных опытах с применением C^{14} , представляет собой отношение величины усвоенной пищи (Ca), без учета потерь на дыхание, к общему содержанию углерода (W) в теле консумента. Предлагая животным различные виды пищи и рассчитав индекс усвоения, мы тем самым получаем относительные данные по эффективности использования того или иного корма. Высокий индекс усвоения (свыше 10%) свидетельствует о том, что корм усваивается животными. Те виды пищи, при питании которыми Ca/W оказывается максимальным, мы условно называем оптимальными. Индекс усвоения ниже 5% может быть причиной либо неспособности животных потреблять корм (в том случае, например, когда захват пищевых частиц ограничен возможностями ротового аппарата), либо низкого усвоения пищи. Так, например, некоторые виды циклопов способны интенсивно потреблять отдельные водорослевые клетки, однако последние ими практически не усваиваются.

К настоящему времени накоплен довольно обширный материал по эффективности питания веслоногих. В табл. 2 приводятся данные по индексу усвоения различных видов пищи при ее концентрации, обычно наблюдающейся в природе. У хищных форм и у рачков со смешанным характером питания (*Cyclops vicinus*, *Acanthocyclops vernalis*, *Eucyclops macruroides*, *Microcyclops bicolor*, *He-*



Р и с . 1. Эффективность питания веслоногих ракообразных при различной концентрации пищи

1 — *Heterosira appendiculata* (корм *Ceriodaphnia*); 2 — *Mesocyclops oithonoides*; 3 — *M. leuckarti*; 4 — *Cyclops vicinus* (для 2—4 корм *Protozoa*)

Р и с . 2. Эффективность питания веслоногих ракообразных при различной концентрации пищи

1 — *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides* (корм *Chlorococcum*); 2 — *Neutrodiaptomus angustilobus*; 3 — *Acanthodiaptomus denticornis*; 4 — *Hemidiaptomus amblyodon* (для 2—4 — корм *Stephanodiscus*)

terosira appendiculata, *Eurytemora velox*) индекс усвоения значительно выше при питании кормом животного происхождения. Фильтраторы (*Acanthodiaptomus denticornis*), гарпактициды (*Bryocamptus minutus*, а также *Eucyclops seggulus* с достаточной эффективностью используют и водоросли.

Как мы уже отмечали, данные индексов усвоения дают возможность оценить роль того или иного вида пищи в жизни ракообразных. Помимо этого, зная эффективность питания рачков при разных концентрациях корма, можно выяснить их оптимальные значения для данного вида. Сопоставив эти величины с интенсивностью дыхания, легко рассчитать пороговые концентрации пищевых частиц, ниже которых величина усвоения не покрывает затрат на обмен.

Многочисленные опыты с веслоногими, питающимися различными способами, позволили установить следующее. Вначале, с ростом концентрации пищевых частиц, индекс усвоения растет. Обычно его рост не пропорционален увеличению концентрации водорослей. При определенных концентрациях пищи индекс усвоения достигает максимальных значений, а затем снижается, несмотря на дальнейшее увеличение количества корма. Наибольший интерес этих данных заключается в том, что стабилизация индекса усвоения, как правило, наступает при концентрациях корма, которые наблюдаются в природе. У хищных веслоногих Рыбинского подхранилища, в рационе которых существенную роль играют прос-

тейшие (Монаков и Сорокин, 1971б) и у *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, питающихся водорослями (Маловицкая, 1962), максимальный индекс усвоения наблюдается при концентрациях корма ниже 10 г/м^3 . Напротив, у форм, обитающих во временных водоемах (*Hemidiaptomus amblyodon*, *Acanthodiaptomus denticornis*), где встречаются особенно высокие концентрации корма, нарастание эффективности питания происходит более медленным темпом, и индекс усвоения достигает максимума при биомассе свыше $10-20 \text{ г/м}^3$ (см. рис. 1, 2).

После краткого рассмотрения качественной и количественной сторон питания веслоногих можно с известной точностью ответить на вопрос, как, что и сколько едят Соперода. Однако до сих пор в литературе очень мало внимания уделялось выяснению роли различных видов пищи в жизни веслоногих. И. Б. Богатова (1951), проводившая опыты по выращиванию *Cyclops strenuus* и *Acanthocyclops viridis* на культурах инфузорий и водорослей, установила, что в этом случае животные хорошо растут и размножаются; но при питании только водорослями взрослые циклопы некоторое время живут, однако развитие молоди идет медленнее и начинается частичная гибель популяции. В наших опытах стойкие культуры *Mesocyclops leuckarti* и *Acanthocyclops viridis* были получены при кормлении их простейшими и мелкими ракообразными (Монаков, 1958а, 1958б). Паркер (Parker, 1960, 1961) и Эльбурн (Elbourn, 1966) выращивали веслоногих совместно с ветвистыми и подкармливали смешанными культурами водорослей. Первый автор, на основании статистического анализа своих материалов, установил угнетающее влияние *Cladocera* (*Simocephalus* и *Daphnia*) на популяции циклопов (*Acanthocyclops viridis* и *Eucyclops agilis*). В опытах Эльбурна *Cyclops strenuus* быстро погибал в присутствии *Daphnia*, подкармливаемой *Chlorella*. На основании этого, автор пришел к несколько преждевременному выводу о преобладающей роли водорослей в рационе этого вида циклопа и его способности существовать при питании одними беспозвоночными.

В последние годы появились работы, специально ставившие своей целью выявить влияние разного вида пищи на жизненные циклы копепоид. Оврей и Дюссар (Auvrey and Dussart, 1967) воспитывали *Cyclops vicinus* и *Eucyclops serrulatus* на различных видах водорослей и *Raphanidium*. Они установили, что при недостатке пищи или ее однообразном составе сроки развития циклопов не меняются, хотя размеры подопытных животных мельчают. Обязательная работа Смайли (Smyly, 1970) ответила на вопрос о влиянии качества пищи на жизненный цикл *Acanthocyclops viridis* и подтвердила установленный ранее хищный характер питания этого вида. Автором очень четко было показано, что темп роста и плодовитость *A. viridis*, воспитываемого на пище животного происхождения, оказываются значительно более высокими, чем при питании водорослями. Вместе с тем автор подчеркивает, что, хотя простейшие и обеспечивают высокий темп роста *A. viridis*, плодовитость

пищца оказывается более высокой в том случае, если в качестве пищи он использует ракообразных.

В заключение хотелось бы сказать следующее. К настоящему времени накоплены многочисленные экспериментальные данные о питании пресноводных веслоногих. Выяснены состав пищи, ее кормовая ценность, механизмы и интенсивность питания. Вместе с тем лабораторные эксперименты, даже если они ставятся в условиях, максимально приближающихся к естественным (чего не легко достичь), хотя и имеют несомненную ценность, как сравнительный материал, тем не менее дают нам лишь относительное представление о существе вопроса. Об этом необходимо помнить при использовании экспериментальных данных для объяснения биологических процессов в водоемах.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева С. П. 1956. Условия и результаты размножения сельди и рыбы в зарегулированном стоке Дона. Аннотации к работам Песосоюз. научно-исслед. ин-та рыб. хоз. и океаногр., выполненным в 1955 г. М.
- Билый Н. Д. 1956. Биология и разведение леща. Киев, Изд-во АН УССР.
- Богатова И. П. 1951. Количественные данные о питании *Cyclops strenuus*, *C. viridis* Jur.— Труды Саратовск. отд. насл. фил. ВНИРО, т. 1.
- Богатова И. Б. 1956. Питание дафний и диаптомусов в прудах.— Труды Всес. научно-исслед. ин-та пруд. рыбного хоз-ва, т. 13.
- Беляцкая Ю. С. 1959. Бактериопланктон озера Нарочь и его значение в питании зоопланктона. Минск, 1959 г. Автореф. дисс. БГУ.
- Владимирова В. И. 1960. О роли хищных бесполовых личинок в динамике численности проходных рыб.— Вопросы ихтиол., вып. 10.
- Дюбан Н. А. 1937. О питании некоторых Соропод.— Докл. АН СССР, т. XVII, № 6.
- Дюбан Н. А. 1939. Новые данные о питании некоторых Cyclopidae.— Труды Мосрыбвуза, вып. 11.
- Касковский Р. А. и Шушкина Э. А. 1968. Питание, рост и обмен *Mesocyclops albidus* Jur. эд. время его метаморфоза при разных концентрациях корма — Журн. общ. биол., т. 25, № 2.
- Кожова О. М. 1953. Питание *Eriochura baicalensis* Sars на озере Байкал.— Докл. АН СССР, т. XC, № 2.
- Кожова О. М. 1956. К биологии *Eriochura baicalensis*.— Изв. биол.-геогр. научно-исслед. ин-та при Иркутском ун-те, т. 10, № 1—4.
- Малюкова Г. Ф. 1963. Биология *Cyclops kolensis* в озере Байкал.— Труды Байкальск. лимнол. ст., т. 21, ч. 11.
- Малювицкая Л. М. 1962. Биология диаптомид *Eudiaptimus gracilis*, *E. graciloides* Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. Ростов н/Д.
- Малювицкая Л. М. и Сорокин Ю. И. 1961а. К вопросу о питании некоторых видов диаптомид *Eudiaptimus gracilis*, *E. graciloides* бактериями.— Докл. АН СССР, т. 130, № 4.
- Малювицкая Л. М. и Сорокина Ю. И. 1961б. Экспериментальное исследование питания *Diaptomus* (Соропода) с помощью C^{14} .— Труды Ин-та биол. водохр., вып. 4 (7).
- Мешкова Т. М. 1953. Зоопланктон оз. Севан.— Труды Севанской гидробиол. ст., т. XIII.
- Монаков А. В. 1958а. Некоторые данные биологии развития и размножения *A. viridis*.— Докл. АН СССР, т. 110, вып. 3.
- Монаков А. В. 1958б. Жизненный цикл *Mesocyclops leuckartii* Claus.— Докл. АН СССР, т. 120, вып. 2.

- Монаков А. В. 1950. Хищное питание *Acanthocyclops viridis* Jur.—Труды Ин-та биол. внутр. вод, № 2 (5), 1951 г.
- Монаков А. В. 1963. Питание циклопов рода *Macrocyclops* Claus.—Труды Ин-та биол. внутр. вод, № 6 (9).
- Монаков А. В. 1967. Роль конечностей *Calanoida* в передвижении и захвате пищи.—Биология внутр. вод, информ. бюлл. № 1.
- Монаков А. В. 1968. Некоторые данные по питанию *Heteroscopa saliens*.—Труды Ин-та биол. внутр. вод, вып. 17 (20).
- Монаков А. В. 1971. Экспериментальные данные по питанию *Acanthodiaptomus denticornis*.—Биология внутр. вод, информ. бюлл., № 11.
- Монаков А. В. и Павельева Е. Б. 1971. Первые данные о питании *Dryocamptus minutus*.—Биология внутренних вод, информ. бюлл. № 9.
- Монаков А. В. и Пузачева Т. И. 1971. Предварительные данные о питании *Cyclops vicinus*.—Биология внутр. вод, информ. бюлл. № 10.
- Монаков А. В. и Сорокин Ю. И. 1959а. Опыты изучения питания циклопов с помощью изотопной методики.—Докл. АН СССР, т. 125, № 1.
- Монаков А. В. и Сорокин Ю. И. 1959б. К вопросу усвоения циклопами протоканковых водорослей.—Бюлл. Ин-та биол. внутр. вод, № 3.
- Монаков А. В. и Сорокин Ю. И. 1971а. Питание и пищевое поведение некоторых *Calanoida*.—Труды Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, т. 2 (24).
- Монаков А. В. и Сорокин Ю. И. 1971б. Роль инфузорий в питании циклопид Рыбинского водохранилища.—Труды Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, т. 22 (25).
- Павельева Е. Б. и Сорокин Ю. И. 1971. Изучение питания зоопланктона озера Цального на Камчатке.—Труды Ин-та биол. внутр. вод, вып. 22 (25).
- Рылов В. М. 1930. Некоторые наблюдения над захватом сестона у *Diaptomus coarctatus*.—Труды Ленингр. общ-ва естествов., т. X, № 2.
- Рылов В. М. 1948. *Cyclopoidea* пресных вод. «Фауна СССР», т. 3, вып. 3.
- Суцены Л. М. 1958. Количественные исследования трофических взаимоотношений пресноводного зоопланктона и фитопланктона. Автореф. канд. дисс. Минск, БГУ.
- Суцены Л. М. 1959. О потреблении планктонных водорослей зоопланктоном.—Труды V научн. конф. по изучению внутр. вод Прибалтики, Минск.
- Суцены Л. М. и Хмелева Н. Н. 1967. Потребление пищи, как функция веса тела у ракообразных.—Докл. АН СССР, т. 176, № 6.
- Шушкина Э. А. и Печень Г. А. 1964. Рацены питания и усвоения пищи хищными циклопами и *Daphnia*, определенные радиоуглеродным методом.—«Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики». Минск.
- Щербина Т. В. 1970. Новые данные по питанию *Eucyclops serrulatus*.—Гидробиол. журн., т. VI, № 5.
- Auvrey C., Dussart B. 1967. Role de quelques facteurs du milieu sur le developpement post-embryonnaire des Cyclopidés (Crustacées, Copepodes). 2. Cas de *Cyclops* et influences des facteurs extérieurs.—Bull. soc. zool. France, v. 92, N 1.
- Cannon H. G. 1928. On the feeding mechanisms of the Copepoda *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*.—Brit. Journ. exp. Biol., N 6.
- Comita G. W. 1964. The energy budget of *Diaptomus sicilioides*.—Verh. intern. Verein. Limnol., v. 15.
- Davis C. C. 1950. Damage to fish fry by Cyclopid Copepods.—Ohio Journ. Sci., v. 50 (2), 101.
- Dietrich W. 1915. Die Metamorphose der freilebenden Copepoden.—Ztschr. wiss. Zool., Bd. 113.
- Elbourn C. A. 1966. Some observations on the food of *Cyclops strenuus*. Ann. and mag. natur. hist., v. 9.
- Fabian M. 1960. Mortality of freshwater and tropical fish by Cyclopid Copepods.—Ohio Journ. Sci., v. 60, N 5.
- Fryer G. 1953. Notes on certain British freshwater Crustaceans. Naturalist. London.

- Fryer G.* 1954. Contributions to our knowledge of the biology and systematics of the freshwater Copepoda.—Sweizerische Ztschr. f. Hydrolog., Bd. 16, N 1.
- Fryer G.* 1957a. The feeding mechanism of some freshwater cyclopoid copepods.—Proc. zool. soc. London, v. 129.
- Fryer G.* 1957b. The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance.—Journ. animal ecology, v. 26, 2.
- Hintz H. W.* 1951. The role of certain arthropods in reducing mosquito populations of permanent ponds.—Ohio Journ. Sci., v. 51.
- Klugh A. B.* 1927. The ecology, food relations and culture of freshwater Entomostraca.—Trans. roy. Canad. inst., v. 16.
- Lillelund K.* 1967. Experimentall Untersuchungen über den Einfluss carnivorer Cyclopiden auf die Sterblichkeit der Fischbrut. Zeitschr. Fisch., Bd. 15, 1/2.
- Lindberg K.* 1949. Crustacea Copepodes comme ennemis naturels de larves d'Anopheles. Imprime avec le periodique Bulletin de la Soc. de Pathologie, v. 42, 5-6.
- Loundes A. J.* 1935. The swimming and feeding of certain Copepodes. Proc. zool. soc. London, III.
- Naumann E.* 1818. Über die natürliche Nahrung der limnischen Zooplanktons. Ein Beiträge zur Kenntniss des Stoffhaushalt im Süsswasser.—Acta Univ. Lund, Bd. 14.
- Naumann E.* 1923. Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. II. Copepoden, Rotatorien. Lunds Univ. arsskr., N 7, avd. 2, 19.
- Nauwerck A.* 1959. Zur bestimmung der Filtrierrate limnischer Planktontiere.—Arch. Hydrobiol., Suppl. XXV, 1.
- McQueen D. J.* 1969. Reduction of zooplankton standing stocks by predaceous Cyclops bicuspidatus thomasi in Marion Lake.—Journ. Fish. Res. Board. Canada, 6.
- McQueen D. J.* 1970. Grazing rates and food selection in Diaptomus oregonensis (Copepoda) from Marion Lake, British Columbia. Journ. Fish. Res. Board. Canada, 27, 1.
- Parker R. A.* 1960. Competition between Simocephalus vetulus and Cyclops viridis.—Limnol. and oceanogr., 5.
- Parker R. A.* 1961. Competition between Eucyclops agilis and Daphnia pulex.—Limnol. and oceanogr., v. 6.
- Richman S.* 1966. The effect of phytoplankton concentration on the feeding rate of Diaptomus oregonensis.—Verh. intern. Verein. theor. angew. Limnol., v. 16.
- Ruttner F.* 1953. Fundamentals of limnology, 2 ed (English). Toronto.
- Schindler J. E., Comita G. W.* 1968. The feeding rate of Diaptomus leptopus.—Proc. N. D. Acad. Sci., v. 20.
- Smyly W. J.* 1970. Observations on rate of development, longevity and fecundity of Acanthocyclops viridis (Jurina) (Copepoda, Cyclopoida) in relation to type of prey. Crustaceana, v. 18, part 1.
- Southern R. and Gardiner A. C.* 1926. The seasonal distribution of the plankton in Lough Derg and the River Shannon.—Sci. invest. Min. Fish. Iris Fr. St., 1.
- Spandl H.* 1926. Copepoda Ruderfusskrebse. in: Biologie der Tiere Deutschlands, 19 (15).
- Storch O., Pfisterer O.* 1925. Der Fangapparat von Diaptomus.—Zeit. vergl. Physiologie, Abt. C, 3, 3.
- Storch O.* 1928. Des Nahrungserwerb zweier Copepodennauplien Diaptomus gracilis und Cyclops strenuus.—Zool. Jahrb., Abl., allg. Zool., Bd. 45.

ПИТАНИЕ АМФИПОД ЧЕРНОГО МОРЯ

И. П. Грезе

(Институт биологии южных морей АН УССР)

Трофологическое направление в изучении общепродукционных процессов в водоемах получает в настоящее время все большее развитие. Интерес представляет не только изучение пищевых спектров гидробионтов, но также и их пищевых потребностей и пищевых взаимоотношений на различных трофических уровнях.

На Черном море трофологические исследования донных беспозвоночных в широком плане проводились Н. С. Гаевской (1954, 1956, 1958, 1958а, 1959). Ею детально изучены состав пищи и пищевые потребности четырех видов брюхоногих моллюсков: *Triconta pontica*, *Gibbula divaricata*, *Vittium reticulatum*, *Rissoa splendida* и изоподы *Idothea baltica*, населяющих прибрежную зону фтиалп. В последующие годы значительное внимание было уделено исследованиям питания черноморских бокоплавов (Грезе, 1963, 1965, 1965а, 1965б, 1970), большая часть видов которых локализуется в сравнительно узкой прибрежной зоне, до глубины 25—30 м, на различных грунтах. Среди донных организмов перитической зоны Черного моря эта группа животных является одной из многочисленных и разнообразных в видовом отношении. О значении черноморских амфипод как ресурсе для рыб можно судить по работам различных авторов (Виноградов, 1949; Кънева-Абаджиева и Маринов, 1960; Липская, 1960; Миловидова, 1964, и др.). Представляя собой источник пищи для рыб, амфиподы, в свою очередь, являются потребителями какой-то части первичной и вторичной продукции.

В литературе можно найти много сведений, характеризующих питание амфипод из различных водоемов в качественном отношении (Брискина, 1952; Кузнецов, 1946; Поффе, Максимова, 1968; Saunders, 1966, и др.). Данные о величинах потребления пищи и других количественных показателях питания амфипод, хотя и имеются в ряде специальных работ (Боровицкая, 1956; Каревич, 1946; Касымов, 1960; Кятицкая, 1970; Стройкина, 1957; Сушеля, 1967; Цихон-Лукачина, Солдатова, Николаева, 1968), но еще далеко недостаточны.

Настоящая статья посвящена выяснению пищевых спектров 31 вида амфипод Черного моря и основных количественных закономерностей питания некоторых из них.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили сборы бептоса, проведенные в 1957, 1958, 1962, 1963 гг. при бептосных съемках в Черном море; кроме того, были проведены специальные сборы амфипод в бухтах Камышевой, Казачьей, Омега близ Севастополя, у Анапы, Тарханкута, а также в северо-западной части Черного моря (амфиподы гиацинестона, любезно предоставленные нам В. П. Закутским). Всего проанализировано 1045 кишечников рачков, относящихся к 31 виду. Вопросы избирательности, питательности и суточных ритмов питания рачков решались экспериментально, для чего было проведено более 300 опытов.

Для анализа качественного и количественного состава пищи из каждой пробы отбирались по 15–20 рачков разных размеров с наиболее полными кишечниками. Для препарирования кишечников амфипод применяли простой и обеспечивающий тщательность анализа прием: у целого рачка отсекали часть тела вдоль спины, от головы до тельсона так, чтобы был виден кишечник с прилегающими к нему печеночно-панкреатическими железами. Дальнейшее отделение кишечника уже не представляет трудностей. На отпрепарированном, но не вскрытом кишечнике окуляр-микрометром измерялся объем пищевого комка. На препарате, приготовленном путем вскрытия кишечника в капле воды или глицерина или иногда простым раздавливанием под покровным стеклом, определялся состав компонентов и их количественное (объемное) соотношение. При этом весь объем пищевого комка принимался за единицу. Прием приближенной количественной оценки содержимого кишечника у мелких беспозвоночных применялся многими исследователями (Турпаева, 1953; Соколова, 1958; Смирнов, 1959, и др.). Для большей достоверности этого приема необходимо, чтобы обработка материалов производилась одним лицом.

Для выяснения отношения амфипод к разным видам макрофитов применялся метод дворяков Н. С. Гаевской (1939) с некоторыми изменениями. Основным критерием избирательности в этом методе служит количество организмов в том или ином секторе, обнаруженное в момент снятия опыта. Для большей достоверности, помимо учета организмов в секторе, подсчитывали фекалии, оставленные рачками. Число фекалий свидетельствует не только о посещаемости рачками того или иного сектора, но косвенно указывает на продолжительность пребывания в нем животных. Принадлежность фекалий рачкам, питавшимся в том или ином секторе, устанавливалась путем анализа их состава.

Отношение к диатомовым водорослям изучали следующим образом. Приготавливали исходную смесь, количественное соотношение видов в которой определялось просчетом. Смесь разливали в равном объеме по сосудам, в которые помещали подопытных животных. Один сосуд без рачков служил контролем над естественным изменением числа диатомей в опыте. Клетки просчитывали

через сутки в контроле и опыте. Эти данные использованы для вычисления показателей элективности с помощью формулы и номограммы, предложенной В. С. Ивлевым (1955).

Определение скорости прохождения пищи через кишечник рачков проводили способом цветных прослоек. Для этого предвзвешенно подыскивалось вещество, которое бы хорошо заглывалось животным и было заметно в кишечнике на фоне естественной пищи. Для ряда видов амфипод с прозрачным панцирем (виды *Gammarus*, *Dexamine*, *Grubia* и др.) таким веществом оказались мел и древесный уголь. Как только в пищевод рачков, помещенных в сосуд с измельченным мелом или углем, появлялась хорошо заметная черная или белая прослойка, они пересаживались на живые водоросли. Продвижение цветной прослойки, четко отличающейся от массы съеденных водорослей, прослеживалось под бинокуляром. Для амфипод с непрозрачным, сильно инкрустированным панцирем (*Amphithoe*, *Aphergusa*, *Gammarellus* и др.) применялся иной способ, при котором чередовались виды пищи; например, рачкам давали полисифонию или сфацеларию, которые легко определяются в фекалиях под микроскопом, и, спустя некоторое время, пересаживали на другую пищу. После этого все выделенные рачки фекалии непрерывно просматривали под микроскопом до тех пор, пока не отмечали фрагменты первоначально заданной пищи.

Для выявления суточного ритма питания пользовались методикой Н. С. Гаевской (1954), внеся в нее некоторые дополнения. В этой методике ритм дефекации принимается соответствующим ритму питания. Между тем время и частота дефекации определяются временем прохождения пищи через кишечник, а последнее, в свою очередь, зависит от температуры. При быстром прохождении пищи при высоких температурах ритм дефекации будет близко соответствовать во времени ритму питания. Но при низких температурах время прохождения пищи сильно замедляется, поэтому кривая суточного ритма дефекации будет смещена во времени по отношению к кривой питания, и судить о ритме последнего на основании кривой дефекации можно только после внесения соответствующей поправки.

Суточные рационы при питании рачков разными видами макрофитов вычислялись по разнице между весом заданной и оставшейся пищи. Несмотря на подкупающую простоту этого метода, он требует большой тщательности и осторожности при взвешивании сравнительно небольших навесок водорослей. Большие ошибки при этом может дать неодинаковое обсушивание водорослей. Во избежание таких ошибок следует строго соблюдать одинаковое время обсушивания пищевых навесок.

В случае, когда пищей служили диатомовые водоросли, суточные рационы определяли двумя способами: по разнице числа клеток в заданной смеси до и после опыта, с учетом поправки на скорость деления клеток и прямым подсчетом клеток в фекалиях. У очень мелких амфипод, длина которых не превышает 5 мм

(Erichthonius и др.), рационы рассчитывали по массе фекалий, выделенных рачками за сутки в опытах, где пищей служили водоросли. Так как фекалии имеют форму цилиндра, нетрудно вычислить их объем. Принимая удельный вес таких водорослей, как сфацелария, кладофора, полисифония, равным единице, находили вес фекальной массы по его объему.

Вес фекальной массы, выделенной рачками за сутки, с учетом усвояемости пищи, принимали за суточный рацион. Величину усвояемости пищи считали равной 62%, как показано для *Pontogammarus pascolicus* Азовского моря (Цихон-Луканина, Солдатова, Николаева, 1968).

Показателем интенсивности питания амфипод может служить также частота смессы содержимого кишечника в сутки. Для ее определения измеряли длину кишечника у рачков разных размеров, и в опытах каждые сутки подсчитывали и измеряли выделенные рачками фекалии. Отношение общей длины всех фекалий, выделенных за сутки, к длине кишечника, показывало, сколько раз в сутки содержимое кишечника сменялось полностью. Эти данные можно использовать также для расчета рационов амфипод. Л. М. Суцеев (1968) предложил для такого расчета формулу

$$P = nr,$$

где r — вес пищи при одном заполнении кишечника; n — число заполнений в сутки; P — рацион.

Состав пищи амфипод

Из группы морских блох для изучения питания ваты амфибийные виды *Talorchestia deshayesii*, *Hyale dollfusii*, обитающие в выбросах и под урезом воды, и *H. pontica*, населяющий прибрежные заросли макрофитов. Основной пищей *T. deshayesii* и *Hyale dollfusii* служат макрофиты, выброшенные на берег, и главным образом цистозира с оброслом. В кишечниках рачков встречаются фрагменты сфацеларии, кладофоры, мелобезии, энтокарповых, синезеленых и диатомовых водорослей, т. е. наиболее обычных элементов цистозирового оброста. Частицы детрита, составляющие небольшую часть пищевого комка, возможно попадают в пищу вместе с водорослями (табл. 1). Таким образом, указанные два вида амфипод вместе с различными видами рода *Orchestia*, потребляющими в пищу выброшенные морем водоросли (Суцеев, 1967), имеют в прибрежной зоне значение, как утилизаторы выбросов. В составе пищи *Hyale pontica* также преобладают макрофиты, но уже не из выбросов, а из обрастающей каменисто-галечных грунтов прибрежья.

Из амфипод, населяющих узкую полосу галечной или каменистой сублиторали в севавтопольских бухтах, характерны *Gammarus olivii*, *G. insensibilis*, *G. carinatus*, *Melita palmata*. Наиболее многочисленны три первых вида, из которых *G. olivii* лока-

Таблица 1

Состав и количественное соотношение компонентов пищи (в %)

Компонент	T. deshayesi		H. dollfusi		H. pontica	
	встречаемость	объем	встречаемость	объем	встречаемость	объем
Диатомовые водоросли	13	—	20	—	10	—
Макрофиты	100	97	100	90	100	93
Детрит	7	3	20	10	20	7
Всего	—	100	—	100	—	100

лизуется в зоне уреза воды до 2—3 м, собираясь на нижней поверхности камней, и тем гуще, чем ближе к линии уреза воды. Временами большое количество рачков этого вида можно наблюдать в выбросах, смытых в воду. *G. carinatus* появляется в верхней зоне сублиторали только в холодное время года, где скапливаются в большом количестве среди микрофитов, обрастающих скалы и камни. *G. insensibilis* живет в прибрежной зоне от уреза воды до 10—15 м, но иногда встречается и глубже, до 50 м. Наиболее обычным местом обитания *G. insensibilis* в бухтах служат заросли zostеры, рупии, ульвы, в сублиторали встречается на глубинах от 0,5 до 35 м, преимущественно на галечных или ракушечных грунтах. Состав пищи этих видов близок (табл. 2). В нем обнаружены жгутиковые и диатомовые водоросли, разнообразные макрофиты, детрит. Из диатомовых водорослей в пище рачков встречаются чаще всего *Grammatophora marina*, *Synedra tabulata*, *S. crystallina*, *Melosira*, *Navicula*. Общая встречаемость диатомей в кишечниках рачков названных видов колеблется от 30 (*M. palmata*) до 95% (*G. carinatus*), а количественное значение от 2 (*G. insensibilis*) до 23% (*M. palmata*). Основную массу их пищевого комка составляют макрофиты (за исключением *G. carinatus*), среди которых наиболее часты фрагменты цистоэиры, полиспонгии, сфацеларии. По объему они вместе с другими более редкими макрофитами занимают от 1/3 до половины содержимого кишечника. Существенную часть в пище этих видов составляет детрит (19—40% объема). У *G. carinatus* он составляет почти половину содержимого кишечника. Все упомянутые виды не избегают и животной пищи, представленной в их кишечниках фрагментами *Naupacticoidea*. В опытах *G. carinatus* и виды рода *Gammarus* охотно поедали мясо мидий, полихет, особой своего вида. Для амфипод рода *Gammarus* обыкновенны почные миграции в толщу воды и приповерхностные слои. В кишечниках мигрирующих рачков найдены типично планктонные организмы: *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Exuviaella cordata*, *Sagitta*, что указывает на питание их в зоне гипонейстона (Гресе, 1965b).

Таблица 2
Состав павца (%)

Компонент	<i>G. olivii</i>	<i>G. insensibile</i>	<i>G. corinatus</i>	<i>M. palmata</i>
	встречае- мость	встречае- мость	встречае- мость	встречае- мость
Dinoflagellata	10	9	6	10
Prorocentrum	-	++	-	-
<i>Exuviaella marina</i>	++	-	-	-
<i>E. compressa</i>	-	-	-	+
Peridinium	-	+	-	-
Bacillariophyta	65	71	95	30
<i>Grammatophora marina</i>	++	++	++	++
<i>Synedra tabulata</i>	++	++	++	++
<i>S. crystallina</i>	++	++	++	+
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	+	++	++	+
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	+	++	++	+
<i>Coscinodiscus</i> sp.	++	-	-	+
<i>Achnanthes brevipes</i>	-	-	+	-
<i>A. longipes</i>	-	-	+	-
<i>Achnanthes</i> sp.	+	+	+	-
<i>Pleurosygma</i> sp.	-	-	+	-
<i>Melosira moniliformis</i>	++	++	+	-
<i>Navicula</i> sp.	++	++	+	++
<i>Nitschia</i> sp.	+	+	+	+
<i>Licmophora</i> sp.	-	-	+	-
<i>Bacillaria paradoxa</i>	-	+	-	-
<i>Cocconeis scutellum</i>	-	+	-	-
Макрофиты	100	93	60	100
<i>Cystoseira barbata</i>	++	++	-	++
<i>Sphacelaria cirrhosa</i>	++	++	+	++
<i>Zostera marina</i>	-	++	-	+
<i>Ruppia maritima</i>	-	++	-	+
<i>Cladophora</i> sp.	++	+	+	+
<i>Polysiphonia subilifera</i>	++	++	-	+
<i>Melobesia</i> sp.	+	+	+	+
<i>Ceramium rubrum</i>	-	+	-	-
<i>Gelidium</i> sp.	-	-	+	-
<i>Enteromorpha</i> sp.	-	-	+	-
Ectocarpales	-	+	-	-
<i>Haracticoida</i>	45	20	41	55
Детрит	75	80	54	100
Минеральные частицы	83	19	26	100
Всего				

* - нет; + мало; ++ много.

Из группы амфипод, обитающих в биоценозе цистоэиры, состав пищи выяснен у 11 видов (табл. 3). Часть из них *Amphithoe vaillanti*, *Pleonexes gammaroides*, *Grubia crassicornis*, *Biancolina siniculus*, *Dexamine spinosa* можно отнести к типичным фитофагам. В составе их пищи половину или более половины объема составляют различные водоросли. Чаще это цистоэира с эпифитами. Остальная часть содержимого кишечника этих рачков — детрит с минеральными частицами, который, возможно, попадает вместе с тканями растений. Такой состав пищи хорошо объясняется образом жизни, но крайней мере у трех видов этих амфипод: *A. vaillanti*, *P. gammaroides*, *G. crassicornis*, строящих трубчатые домики, прикрепленные к растениям. Как показали наблюдения, трубочки неохотно покидают свои убежища и питаются, прежде всего, тем, что находится в ближайшем окружении.

B. siniculus является чистым фитофагом. Кишечники рачков этого вида обычно заполнены кусочками цистоэиры размером до 70 мк. Остальные шесть видов *Apherusa bispinosa*, *Stenothoe monoculoides*, *Microdeutopus gryllotalpa*, *Erichthonius difformis*, *Nototropis guttatus*, *Caprella acanthifera ferox* по составу пищи следует отнести к растительно-детритоидным формам. Детрит вместе с минеральными частицами занимает от 80 до 95% объема пищи этих рачков (табл. 3). Ткани макрофитов и диатомовые водоросли, хотя и встречаются в их рационе, но не составляют в нем существенной части. По поведению это, за исключением трубочки *E. difformis*, — бродячие формы, постоянно передвигающиеся по стеблям растений и собирающие палет детрита. В составе последнего в кишечниках рачков часто встречаются панцири и створки типично зарослевых форм жгутиковых и диатомовых водорослей *Exuviaella marina*, *Prorocentrum micans*, *Grammatophora marina*, *Synedra tabulata*, *Rhabdonema adriaticum*, стрекательные капсулы медуз. В кишечниках *D. spinosa* и *N. guttatus*, совершающих суточные вертикальные миграции, вместе с детритом и минеральными частицами обнаружены *Exuviaella cordata*, *Prorocentrum micans*, *Dinophysis ovum*, *Goniaulax*, *Ceratium furca*, *C. fusus* — типичные компоненты планктона.

Для песчаных грунтов прибрежной зоны Черного моря наиболее типичными видами амфипод являются *Megaluropus agilis*, *Bathyporeia guilliamsoniana*. Они поселяют песчаные отложения на глубинах 5—25 м. Основной пищей этих рачков на бедных органикой песчаных грунтах служит детрит (встречаемость 100%). В составе детрита, занимающего до 68% объема пищи, встречаются пустые оболочки жгутиковых и диатомовых водорослей *Exuviaella cordata*, *Cocconeis*, *Synedra Navicula*, *Pleurosigma*, *Tabellaria*, *Hyalodiscus scoticus*, скелетные пластинки голотурий, обломки спикул губок, раковинки корнепожек и хитиновые остатки ракообразных, словом весь тот материал, который осаждается в грунт в результате жизнедеятельности гидробионтов.

Вид амфипод	Dinoflagellata		Bacillariophyta		Макрофиты	
	встречаемость	объем	встречаемость	объем	встречаемость	объем
<i>Dexamine spinosa</i>	34	1	95	20	83	50
<i>Apherusa hispinosa</i>	23	—	67	16	30	5
<i>Amphithoe vaillanti</i>	22	0,2	45	2,6	91	50
<i>Grubia crassicornis</i>	46	—	54	7	92	60
<i>Pleonexes gammaroides</i>	44	—	87	10	87	37
<i>Biancolina cuniculus</i>	—	—	—	—	100	87
<i>Stenothoe monoculoides</i>	—	—	20	—	60	42
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i>	5	—	25	—	85	10
<i>Erichthonius difformis</i>	10	—	30	—	45	12
<i>Nototropis guttatus</i>	61	—	59	3	33	7
<i>Caprella acanthifera ferox</i>	60	—	40	—	21	5

К этим видам часто примыкает *Periculodes longimanus*, обитающий на глубинах от 10 до 100 м, на песчано-глистых и глистых грунтах. Состав пищи рачков этого вида на разных биотопах существенно не меняется. Основной пищей *P. longimanus* служит тонкий детрит, составляющий до 63% всего объема пищи. Характерной чертой пищевого спектра этих рачков является наличие животных, главным образом ракообразных — кладоцер, копепод, остракод. У *P. longimanus*, обитающего на глубине 50—100 м, в пище довольно часто встречаются почти целые экземпляры гарпактицид (табл. 4). У рачков, живущих на небольших глубинах, состав животной пищи более разнообразен: здесь кроме гарпактицид в пище рачков обнаружены фрагменты *Penilia avirostris*, остракод и даже молодых изопод. Другой представитель сем. *Oedicerotidae* — *Synchelidium maculatum* населяет песчано-глистые грунты на глубинах 15—50 м, а также разнообразные влв на глубинах 50—100 м. Морфологически вид характеризуется хорошо развитыми хватательными конечностями, имеющими клешневидную форму. Возможно, благодаря этому, он отличается еще более выраженным, чем у *P. longimanus*, хищническим характером питания (табл. 4). Основной пищей *S. maculatum* служат мелкие беспозвоночные и детрит. В пище рачков с песчано-глистых грунтов наибольшее значение имеют ракообразные (51%) — остракоды и гарпактициды. Особи *S. maculatum*, обитающие на глубинах до 100 м, на мидиевых и фасолиновых грунтах, в одинаковой степени питаются детритом и животными,

компонентов пищи 11 видов амфипод (%)

Cladocera		Copepoda		Polychaeta		Chironomidae		Детрит		Минеральные частицы	
встречаемость	объем	встречаемость	объем	встречаемость	объем	встречаемость	объем	встречаемость	объем	встречаемость	объем
—	—	11	1,3	—	—	—	—	—	—	100	27,7
—	—	3	1	—	—	—	—	93	60	60	18
—	—	3	1	—	—	2	0,2	93	36	60	10
7	3	46	14	—	—	—	—	69	16	—	—
7	—	—	—	—	—	—	—	100	43	37	10
—	—	—	—	—	—	—	—	33	13	6	—
—	—	40	8	—	—	—	—	40	50	—	—
5	0,5	—	—	5	0,5	5	—	90	66	90	23
—	—	—	—	—	—	—	—	95	68	80	20
—	—	22	4	11	1	—	—	100	59	100	26
5	—	30	—	—	—	—	—	95	68	95	27

причем состав последних здесь более или менее специфичен. В их пище найдены клещи *Halacarellus basteri*, полихеты *Sphaerosyllis bulbosa*, молодь моллюсков, а также гарпактициды из сем. *Ectinosomidae*, формы, обитающие на глубинах 50—100 м.

На смешанных песчано-илисто-ракушечных грунтах на глубинах 20—40 м чаще всего встречаются амфиподы *Copepoda versiculatus*, *Megamphopus cornutus*, *Ampelisca diadema*, *Phthisica marina*. Последний вид характерен также для мидиевых и фазеолиновых илов на глубинах до 100 м. Состав первых трех видов амфипод очень сходен и однообразен. Более половины содержимого их кишечника составляет детрит с бактериями и инфузориями (табл. 5). На этом основном фоне обычно встречаются пустые оболочки жгутиковых и диатомовых водорослей *Exuviaella cordata*, *E. compressa*, *Prorocentrum*, *Dinophysis*, *Navicula*, *Synedra*, *Grammatophora*, хитиновые части копепод, оболочки яиц *Centropages*, щетинки полихет, экзувии личинок и куколок клещей, древесная пыльца и другие материалы, поступающие в грунт из верхних слоев воды. Размер детритных частиц очень мал, самые крупные из них достигают 3—5 мк. Более разнообразное питание имеет *Phthisica marina*. Основной фон содержимого кишечника представляет собой лежнюю, зернистую желтовато-зеленоватую массу, без грубых включений, как бы массу клеточного содержимого. Разнообразный состав жгутиковых и диатомовых водорослей, в числе которых *Cyclotella caspia*, *Exuviaella marina*, *E. cordata*, *E. compressa*, *Ceratium inflatum*, *Prorocentrum micans*,

Таблица 4

Состав и количественное соотношение компонентов пищи
P. longimanus и *S. maculatum* (в %)

Компоненты	<i>P. longimanus</i>				<i>S. maculatum</i>			
	10—50 м		50—100 м		15—50 м		50—100 м	
	встречаемость	объем	встречаемость	объем	встречаемость	объем	встречаемость	объем
Polychaeta	—	—	—	—	—	—	5	3
Asarina	—	—	—	—	—	—	10	10
Soropoda	45	8	44	26	42	24	53	20
Ostracoda	33	—	—	—	29	27	5	3
Isopoda	20	9	—	—	—	—	—	—
Mollusca	—	—	—	—	—	—	5	3
Детрит	99	63	88	56	71	25	94	38
Минеральные частицы	100	20	55	18	85	24	87	23
Всего		100		100		100		100

Таблица 5

Состав и количественное соотношение компонентов пищи (%)

Компоненты	<i>C. versiculatus</i>		<i>M. cornutus</i>		<i>A. diadema</i>		<i>Ph. marina</i>	
	встречаемость	объем	встречаемость	объем	встречаемость	объем	встречаемость	объем
Dinoflagellata	70	1	47	—	20	—	80	2
Siphonoflagellata	—	—	—	—	—	—	35	—
Bacillariophyta	—	—	—	—	—	—	55	—
Soropoda	50	1	20	—	8	—	40	2
Asarina	10	1	—	—	—	—	—	—
Макрофиты	30	3	—	—	3	—	15	—
Детрит	100	60	100	62	100	—	100	74
Минеральные частицы	100	28	100	38	100	—	75	22
Всего		100		100				100

Hyalodiscus scoticus, *Synedra*, *Cocconeis*, *Navicula*, *Amphora*, силикофлагеллаты *Distephanus yresculus octonarius* заставляет предполагать, что *P. marina* скорее растительноядная, чем детритоядная или хищная форма. К такому же выводу пришла К. Саундерс (Saunders, 1966), наблюдавшая питание некоторых видов *Caprella*.

К типичным, населяющим мидневые и фазеолиновые плы видам относятся *Microdeutopus damnoniensis*, *M. anomalus*, *Monoculodes gibbosus*, *Corophium runcicorne*. В районах Севастополя и южного побережья Крыма эти виды чаще всего встречаются на глубинах 30—50 м, но у побережья Кавказа, как и многие виды амфипод, они распространяются до 100 м. Состав пищи этих видов очень однообразен. До 75% объема пищевого комка составляет детрит, в котором обнаружено много пустых створок диатомовых водорослей, панцирей жгутиконосцев, хитиновые остатки ракообразных, скелетные пластинки голотурий, спикулы губок, щетинки полихет. Макрофиты, в виде проростков сфацеларии и полисифонии, встречаются сравнительно не часто. Характер пищи позволяет отнести этих амфипод к детритофагам.

Среди детритофагов особо стоит *Corophium baeri*, обнаруженный не только в грунте, но и в раковинах *Cardium edule*. По наблюдениям А. В. Нейфerta (1967), изучавшего питание *C. edule*, примерно 45% моллюсков, взятых на анализ из Стрелецкой бухты (у Севастополя), содержали в своих раковинах рачков в среднем по 8, максимально по 28 экз. Анализ кишечника этих рачков показал, что питаются они очень тонким детритом, величина частиц которого не превышает 9 мк. По всей вероятности, *C. baeri* потребляет в пищу тот детрит, который постоянно находится в мантийной полости моллюска-фильтратора.

На основании проведенного анализа состава пищи и количественного значения пищевых компонентов у 31 вида амфипод можно выделить следующие трофические группы:

1. Растительноядные — *Talorchestia deshayesii*, *Hyale dollfusi*, *H. pontica*, *Biancolina cuniculus*, *Amphithoe vailanti*, *Grubia crassicornis*, *Pleonexes gammaroides*, *Dexamine spinosa*.

2. Детритоядные — собирающие и частично фильтрующие *Erichthonius difformis*, *Microdeutopus gryllotalpa*, *M. anomalus*, *M. damnoniensis*, *Nolotropis guttatus*, *Apherusa bispinosa*, *Stenothoe monoculoides*, *Coremapus versiculatus*, *Megaluropus agilis*, *Bathyporeia guilliamsoniana*, *Phtisica marina*, *Caprella acanthifera ferox*, *Corophium runcicorne*, *Ampelisca diadema*, *Cardiophilus baeri*.

3. Растительно-детритоядные: *Gammarus olivii*, *G. insensibilis*, *Melita palmata*, *Gammarellus carinatus*.

4. Детритофаги — факультативные хищники: *Synchelidium maculatum*, *Periculodes longimanus*.

Избирательность

У детритоядных видов амфипод избирательность пищи не изучалась в связи с тем, что в основном это формы, собирающие детрит с поверхности грунта. Избирательность в данном случае ограничивается, по всей вероятности, величиной заглатываемых частиц, что находится в связи с морфологией ротовых органов.

Отношение к макрофитам как пище исследовано при помощи «двориков» Гаевской (1939) у нескольких растительноядных и растительно-детритоядных видов амфипод: *D. spinosa*, *A. vaillanti*, *G. carinatus*, *P. inaequalis*, *A. bipinosa*. Из 12 видов зеленых, бурых и красных водорослей, цветковых растений (*Zostera*, *Ruppia*), предложенных в опытах, названные амфиподы больше посещали «дворики» с кладофорой, эятерофорой, бриopsis, цистоэврий с обростом сфацеларии и полисифонии, которыми они и питались (табл. 6).

Интересно отметить, что на цистоэврии с обростом максимально скапливались все виды амфипод. Менее всего рачков обнаружено на ульве и каллитамнион. Первая почти не потребляется этими видами, как и некоторыми другими ракообразными (Гаевская, 1958), второй, имеющий очень нежный таллом, не представляет для амфипод надежного субстрата. Надо полагать, что цистоэврия наилучшим образом удовлетворяет двум главным требованиям растительноядных амфипод — служит удобным субстратом и источником пищи. Что касается избирательности по отношению к различным видам диатомовых водорослей, то она выражена слабо. Элективность *D. spinosa* по отношению к диатомовым водорослям:

Вид	Показатель элективности	Вид	Показатель элективности
<i>Licmophora Ehrenbergii</i>	0,05	<i>Grammatophora marina</i>	-0,60
<i>L. gracilla</i>	0,00	<i>Synedra talulata</i>	-0,27
<i>Striatella unipunctata</i>	-0,03	<i>Nitzschia closterium</i>	-0,06
<i>Amphora hyalina</i>	0,10	<i>Actinocyclus ehrenbergii</i>	-0,02
<i>Thalassionema</i>	-0,10		

В качестве примера можно привести результаты опытов по избирательности *D. spinosa*. Набор макрофитов составляли для каждого вида отдельно в соответствии с наличием их в естественном местообитании. По В. С. Ивлеву (1955), при отсутствии избирательности показатель элективности равен нулю, значения его выше нуля показывают положительную, ниже — отрицательную элективность. Большинство показателей элективности диатомовых водорослей свидетельствует о том, что *D. spinosa* в данном опыте почти не проявляет способности к избиранию пищи. В целом же диатомовые водоросли всеми растительноядными амфиподами потребляются охотнее, чем другие. В опытах по длительному выращиванию рачков отмечено, что при питании цистоэврий с обростом они сначала выедают диатомовые водоросли, затем сфацеларию или полисифонию и в последнюю очередь ткани цистоэврии. По-видимому, и в природе виды амфипод,

Таблица 6

Количество амфипод на различных макрофитах в суточных опытах по избирательности пищи (в %)

Макрофиты	<i>D. spinosa</i>	<i>A. vaillanti</i>	<i>A. bispinosa</i>	<i>G. insensibilis</i>	<i>G. carinatus</i>
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	18	23	—	4,5	15,5
<i>Bryopsis plumosa</i>	21	6	—	3	—
<i>Ulva lactuca</i>	1	—	—	3,5	—
<i>Stylophora</i> sp.	—	—	6	—	—
<i>Cladophora</i> sp.	18	17	—	—	—
<i>Polysiphonia</i> , <i>Sphacellaria</i>	22	29	49	47	37
<i>Gelidium</i> sp.	—	8	—	—	15,5
<i>Callithamnion corymbosum</i>	8	3	—	7	7
<i>Ceramium rubrum</i>	8	14	—	6	25
<i>Phyllophora nervosa</i>	—	—	—	10,5	—
<i>Zostera marina</i>	4	—	45	14	—
<i>Ruppia maritima</i>	—	—	—	4,5	—
Всего	100	100	100	100	100

населяющие биоценоз цистозир, отдают некоторое предпочтение микро- и макроэпифитам цистозир. Хорошо выраженная избирательность по отношению к диатомовым водорослям (в целом) наблюдается у ряда черноморских моллюсков, обитающих на цистозире, — *Tricolia pontica*, *Bittium reticulatum*, *Gibbula divaricata*. По данным Н. С. Гаевской (1956, 1958, 1959), основная пища этих форм — диатомовый оброст на цистозире; сама же цистозира поедается моллюсками вынужденно, при отсутствии оброста, что случается после сильных штормов.

Таким образом, наблюдения за избирательностью питания ряда растительноядных видов амфипод подтверждают мнение В. В. Кузнецова (1946) о том, что все растительноядные ракообразные имеют слабую избирательную способность. В связи с этим большое значение для амфипод имеет степень обилия и агрегатности пищи.

Время прохождения пищи через кишечник амфипод

Для выяснения рационов и суточных ритмов питания амфипод определенное значение имеют данные о времени прохождения пищи через кишечник рачков. Эта величина установлена экспериментально для *D. spinosa*, *A. vaillanti*, *A. bispinosa*, *G. insensibilis*, *G. carinatus* (табл. 7). Время прохождения пищи через кишечник рачков сильно варьирует.

Таблица 7

Среднее время прохождения пищи через кишечник амфипод (в час, мин)

Температура воды, °С	Пища	<i>D. spinosa</i>	<i>A. vail- lanti</i>	<i>A. bispi- nosa</i>	<i>G. insen- sibilis</i>	<i>G. carli- natus</i>
4—5	Энтероморфа	20 ⁰⁰	—	—	—	—
8—10	Цистоэврия с обростом	—	—	—	—	4 ⁰⁵
10—11	Энтероморфа	7 ⁴⁵	—	—	—	—
10—11	Амфипода	—	—	—	2 ⁴⁷	—
11	Цистоэврия с обростом	—	—	—	2 ⁰⁵	—
12	То же	—	—	—	—	6 ⁰⁰
20	Мясо мидии	—	—	—	1 ¹⁰	—
20	Полицифония	—	—	—	0 ⁴²	—
20	Ульва	—	—	—	0 ⁴⁵	—
20—22	Энтероморфа	1 ⁴⁵	—	—	—	—
22	Полицифония	—	—	1 ⁰⁵	—	—
22	Сфацелария	—	1 ²⁵	—	—	—
23—25	Энтероморфа	0 ⁴⁸	—	—	—	—
24	То же	—	1 ⁴⁵	—	—	—
26—28	• •	0 ³⁰	—	—	—	—

Таблица 8

Частота смены содержимого кишечника амфипод (число смен в сутки)

Температура воды, °С	Длина рачков, мм	<i>D. spinosa</i>	<i>G. insen- sibilis</i>	<i>A. vail- lanti</i>	<i>A. bispi- nosa</i>	<i>G. carlinatus</i>
8	8,5	—	—	5	—	—
8	8,5—9,0	—	—	—	—	5,5
8	11,5—12	—	—	—	—	2
9	2,7	15	—	—	—	—
8	3,5	—	—	—	—	13
8	8,0	7	—	—	—	8
10	2—2,5	—	—	—	—	17
10	3,5—4,5	—	—	—	—	16
10	11,5	—	—	—	—	5
10	14—16	—	2	—	—	—
11	11,8	—	—	4	—	—
11	8,0	—	—	6	—	—
12	9,5	—	—	—	—	4
14	7,8	—	—	7	—	—
14	9—10	—	—	4	—	—
14	11,0	—	—	7	—	—
17	6—7	—	—	8	—	—
17	8—9	—	—	6	—	—
17	10—11	—	—	8	—	—
17	14—16	—	5	—	—	—
19	0,9	11	—	—	—	—
20	10	—	—	8	—	—
21	1,8	11	—	—	—	—
21	2—3	22	—	—	—	—
22	5—6	17	—	—	—	—
22	7—8	—	—	8	—	—
22	9—10	—	—	6	—	—
22	3—4	—	—	—	8	—
23	2—5	—	—	17	—	—

Таблица 7, в которой даны средние цифры из 20—40 опытов по каждому виду амфипод, выявляет определенную тенденцию к уменьшению времени прохождения пищи при повышении температуры воды. У всех исследованных видов амфипод, кроме *G. carinatus*, который живет при температуре воды не выше 15°, время прохождения пищи летом колеблется, в среднем, от 30 мин до 1 час 45 мин (температура воды 20—28°). При пониженной температуре (8—12°) пища проходит через кишечник рачков за 4—8 час; у *D. spinosa* при 4—5° пища может задерживаться в кишечнике до 20 час. Зная время прохождения пищи можно рассчитать, сколько раз в сутки полностью сменяется содержимое кишечника (табл. 8). Эта величина может служить хорошим сравнительным показателем интенсивности питания рачков. Частота смены содержимого кишечника амфипод колеблется в значительных пределах: у *D. spinosa* от 7 до 22, у *A. vaillanti* и *G. carinatus* от 2—4 до 17 раз в сутки. Эти колебания определяются, по крайней мере, двумя факторами — температурой воды и возрастом (длиной) рачков. Соответственно повышению скорости прохождения пищи через кишечник раков при высокой температуре воды чаще сменяется и содержимое кишечника. Особенно заметно влияние второго фактора: у молодых особей (длиной 0,9—4,5 мм) *D. spinosa* и *A. vaillanti* содержимое кишечника сменяется в 1,5—2 раза, а у *G. carinatus* даже в 8 раз быстрее, чем у старых. Это свидетельствует о том, что молодые особи питаются более интенсивно.

Суточный ритм питания

Большинство исследованных видов растительноядных амфипод имеют довольно отчетливый суточный ритм питания. Общей для него чертой является повышение интенсивности питания в темное время суток (см. рис. 1—5). Наиболее четко суточный ритм

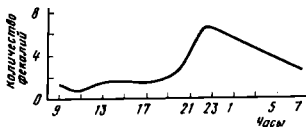
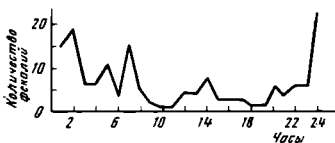


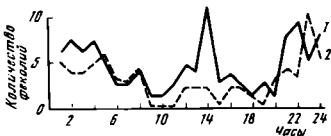
Рис. 1. Суточные ритмы питания *Dextano spinosa*

питания выражен у *D. spinosa*, *G. crassicornis* и *G. olivii*. Исключение представляет *G. insensibilis*, у которого интенсивное питание происходит преимущественно в дневное время суток. Однако в теплый сезон года амфиподы питаются, хотя и с разной интенсивностью, круглосуточно. Суточный ритм питания довольно устойчив. В опытах с *D. spinosa* при нарушении естественного

Р и с. 2. Суточный ритм питания *Grubia stanskoensis*

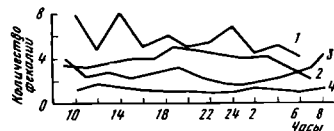


Р и с. 3. Суточный ритм питания самцов *Gastrophysalis*
1 — длина 7,5 мм; 2 — длина 5,7 мм

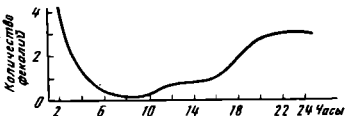


Р и с. 4. Суточный ритм питания *Gastrophysalis saginatae*

1 — молодь; 2 — самцы;
3 — неполовозрелые особи;
4 — яйцевосные самки

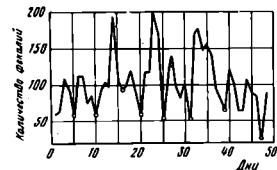


Р и с. 5. Суточный ритм питания *Dezaphie aripova* при круглосуточном освещении



Р и с. 6. Ритм питания *Dezaphie aripova* в зависимости от длины

Кружки — личка



чередования световой и темновой фаз суток и при полном исключении одной из них характер ритма питания рачков существенно не изменяется (см. рис. 5). Эти данные соответствуют известным представлениям об эндогенном характере ритма многих физиологических процессов (Бюннинг, 1961).

У видов детритоидных суточный ритм питания, вероятно, выражен слабо или отсутствует. Об этом можно судить на основании наблюдений за степенью наполнения кишечников детритоидных амфипод и, в частности, у *Ampelisca diadema*. Из 550 рачков этого вида, отловленных в разное время, с разных глубин и в разных районах Черного моря, 80% особей имели целиком заполненные кишечники. Индексы их наполнения колебались от 450 до 1650 процентов (Грезе, 1965а). Высокий индекс наполнения кишечников является характерной особенностью грунтоедов (Турпаева, 1953).

Большое влияние на интенсивность и ритм питания оказывает физиологическое состояние рачков, в частности, линька. Длительные опыты, в которых ежедневно подсчитывали фекалии, показывают закономерное уменьшение количества последних, а следовательно, и уменьшение интенсивности питания за 1—4 (*D. spinosa*) дня до линьки (см. рис. 6). Количество выделенных фекалий менялось ежедневно. Оно заметно повышалось на следующие за линькой сутки и достигало максимума, примерно, в середине периода между двумя линьками. Питание рачков прекращается полностью за несколько часов до начала сбрасывания шкурки в результате постепенного отслоения старого панциря. Весь процесс линьки занимает до полусуток, в течение которых рачки не питаются. Повышение интенсивности питания или его полное прекращение перед линькой у ракообразных отмечено рядом авторов (Карпевич, 1946; Хмелева, 1971, и др.).

Суточные ритмы питания установлены также для других постоянных и массовых компонентов биоценоза цистозеры *Tricolia pontica*, *Bittium reticulatum*, *Rissoa splendida*, *Idothea baltica* (Гаевская, 1954, 1956, 1958а, 1959), однако ход их прямо противоположен таковому у амфипод. Все названные виды ночью почти прекращают питание, а максимум его приходится на светлые часы суток. Возможно, что несовпадение суточных ритмов питания разных животных, населяющих один и тот же биоценоз, возникло в результате избегания конкурентных пищевых взаимоотношений.

Суточные рационы амфипод

Суточная потребность в пище исследована у пяти видов растительноядных амфипод (табл. 9). Следует заметить, что в опытах, данные которых использованы в табл. 9, пища задавалась рачкам в избытке. Величина суточных рационов амфипод сильно варьирует. Она зависит от целого ряда факторов — от температуры воды, вида пищи, возраста и физиологического состояния рачков.

Таблица V

Суточные рационы амфипод на различных видах пищи (на 1 рачка)

Длина рачков, мм	Пища	D. arpinosa		A. vaillanti		G. inaequalis		G. carinatus		A. inaequalis	
		мг	%	мг	%	мг	%	мг	%	мг	%
2-3	Цистозира с обростом	—	—	—	—	—	—	—	—	10	128
2-3	Диатомовые	—	—	—	—	—	—	1,3	280	—	—
3-4	То же	0,34	21	—	—	—	—	—	—	—	—
3-4	• •	0,40	24	—	—	—	—	—	—	—	—
3-4	Полицифония	—	—	—	—	—	—	—	—	1,3	105
4-5	То же	0,30	14	—	—	—	—	—	—	—	—
4-5	Мясо мидии	—	—	—	—	1,8	92	—	—	—	—
4-5	Диатомовые	0,00	20	—	—	—	—	—	—	—	—
4-5	Зоостера	—	—	—	—	3,8	100	—	—	0,8	100
4-5	Цистозира с обростом	4,30	187	—	—	—	—	—	—	0,0	83
5-6	То же	—	—	2,1	92	—	—	—	—	—	—
5-6	Полицифония	—	—	0,0	100	—	—	—	—	—	—
5-6	Изоподы	—	—	—	—	—	—	0,0	20	—	—
5-6	Ульва	—	—	—	—	0,8	27	—	—	—	—
5-6	Энтероморфа	—	—	—	—	—	—	1,1	24	—	—
5-6	То же	0,97	50	—	—	—	—	—	—	—	—
5-6	• •	—	—	—	—	1,5	50	—	—	—	—
5-6	Цистозира с обростом	4,2	59	—	—	—	—	—	—	—	—
5-6	То же	1,8	72	—	—	—	—	—	—	—	—
7-8	• •	—	—	1,6	43	—	—	—	—	—	—
7-8	Гаммарус	—	—	—	—	2,0	25	—	—	—	—
8-9	Цистозира с обростом	—	—	—	—	8,5	80	—	—	—	—
8-10	Черви	—	—	—	—	—	—	3,0	15	—	—
8-10	Энтероморфа	—	—	—	—	1,2	13	—	—	—	—
8-10	Полицифония	—	—	—	—	15,0	32	—	—	—	—
11-12	Зоостера	—	—	—	—	22,0	70	—	—	—	—
11-12	Гаммарус	—	—	—	—	1,0	4	—	—	—	—
13-15	Энтероморфа	—	—	—	—	0,9	4	—	—	—	—
13-15	Ульва	—	—	—	—	1,2	4	—	—	—	—
15-18	Цистозира с обростом	—	—	—	—	10,0	25	—	—	—	—
15-18	Полицифония	—	—	—	—	5,0	27	—	—	—	—
15-18	Гаммарус	—	—	—	—	1,0	1,7	—	—	—	—
15-18	Мясо мидии	—	—	—	—	11,0	11,0	—	—	—	—
	Среднее	1,0	50	3,2	81	5,4	41	1,0	84	1,0	105

Высокие суточные рационы наблюдаются почти у всех названных видов при питании цистозирой с обростом. Пищевые индексы (вес съеденной за сутки пищи по отношению к весу рачка и %) составляют у *D. arpinosa* 187, у *A. vaillanti* 92, у *G. inaequalis* 80 максимально. Кроме того, можно отметить высокое потребление полицифонии *A. vaillanti* (пищевой индекс 109), зоостеры, особенно подгнившей, *G. inaequalis* (пищевой индекс 100) и диатомовых водорослей *G. carinatus* (пищевой индекс 280). Относительные величины суточных рационов уменьшаются с возрастом

рачков. Например, у особи *G. insensibilis* длиной от 4 до 5 мм при питании зоестерой пищевой гидокс составляет 190, а у более крупных старых особей длиной 11—12 мм при питании той же пищей 70%. На мисе мидии пищевой гидокс молодых *G. insensibilis* (4—5 мм) составляет 92, у самых старых рачков (15—18 мм) — 11% и т. д. Зависимость относительной величины рационов от размеров (длины, веса) ракообразных подтверждена многими авторами (Суцения, 1907; Суцения, Хмелова, 1967; Аболмасова, 1970; Китчина, 1970; Хмелова, 1971; Грезе, 1963, 1964; Цихон-Лукашина, 1967, и др.). На величину суточных рационов ракообразных, в том числе и амфинод, заметное влияние оказывает физиологическое состояние, в частности, линька. Выше уже было отмечено, что у амфинод в течение линьочного цикла сильно снижается интенсивность питания, а следовательно, и величина суточных рационов. По Н. Н. Хмеловой (1971), у *Idothea baltica basteri* количество потребленной в течение этого периода пищи может различаться в 60—100 раз, а пищевые гидоксы колебаться от 0,5 до 120%.

Интересно попытаться определить примерное количество пищи, которое потребляют популяции амфинод, населяющих биоценоз цистоэиры, за год. Для удобства расчета придется принять два несколько искусственных условия — среднесуточное потребление пищи равным 100% от веса рачков, независимо от их размера, и равномерное потребление в течение года. Зная средний вес рачков за каждый месяц (Грезе, 1963, 1964, 1966, 1967), найдя суммарное количество пищи, потребляемое ими за год. Один экземпляр *D. riposa* потребляет 2 г, *A. vaillanti* 0,6 г, *A. bisriposa* 0,5 г, *G. insensibilis* 2 г в течение жизненного цикла, продолжающегося около года, *G. carinatus* 2 г в течение полугодового пребывания в данном биоценозе. Средняя численность рачков каждого вида в зарослях цистоэиры на 1 м² дня составляют: *D. riposa* 180, *A. vaillanti* 2800, *A. bisriposa* 172 (Макавеева, 1960), *G. carinatus* 6500 (Шаронов, 1952), *G. insensibilis* 20 (Грезе, 1967). Перемножив эти цифры на годовое потребление пищи одним рачком, получим, что популяциями названных видов амфинод в течение года потребляется около 4 кг органического вещества с 1 м² дня, занятого биоценозом цистоэиры. Цифра эта, хотя и не претендует на большую точность, тем не менее достаточно достоверно характеризует эколого-физиологическую роль, которую могут играть амфиноды в этом сообществе.

Полученные нами материалы и литературные данные (Гаевская, 1954, 1956, 1959; Киселева, 1970; Хмелова, 1971) позволяют рассмотреть некоторые аспекты пищевых взаимоотношений бокоплавов *D. riposa*, *A. vaillanti*, *A. bisriposa*, *E. difformis*, моллюсков *T. pontica*, *B. reticulatum*, *P. splendida*, полихеты *Platynereis dumerilii*, морского таракана *Idothea baltica basteri*, представляющих наиболее массовые формы в биоценозе цистоэиры. Топография этих организмов на цистоэире имеет определенную закономерность. Подвижные ракообразные и брюхоногие моллюски

располагаются на цистоэпре между мелкими конечными ветвями, образующими подобие кроны дерева. Укрывающиеся в домиках амфиподы располагаются ближе к нижней части таллома (Маккавеева, 1962), *P. dumerilii* — чаще на стволиках ветвей. Питательные ракообразных и моллюсков в биоценозе цистоэпиды весьма сходно в общих чертах. Все названные виды являются, в основном, растительноядными, потребляющими микро- и макрофиты цистоэпиды. Казалось бы, что пахождение в одной экологической нише организмов, имеющих сходные спектры питания, должно вести к конкуренции за пищу. Однако при близком общем характере ниши в каждом отдельном случае имеются какие-то различия.

Например, в пище *A. vaillanti* половину объема пищевого комка составляют бурые водоросли, а в пище *D. spinosa*, кроме бурых, еще зеленые и диатомовые водоросли. Можно усмотреть и более тонкие различия: если в пище моллюсков и морского таракана в целом преобладают диатомовые водоросли, то набор ведущих форм различен. Что касается *A. bispinosa* и *E. difformis*, в пище которых преобладает детрит, то они относятся к двум, различным по образу жизни группам: первый вид — бродячий, собирающий налет детрита с цистоэпиды, второй — трубкажил, но и фильтрующий детрит из тонкой взвеси. Таким образом, для видов, обитающих в одном биоценозе и имеющих сходный характер питания, намечается несколько линий избегания конкурентных отношений: 1) различия в образе жизни и поведении животных; 2) различие в топографии организмов в биоценозе; 3) различие в удельном значении одних и тех же пищевых компонентов в пище разных животных. Избеганию конкурентных пищевых взаимоотношений между указанными выше видами организмов способствует также несовпадение суточных ритмов их питания. Для амфипод и *P. dumerilii* характерно наиболее интенсивное питание в темное время суток, а для моллюсков и морского таракана — в светлое время суток.

Попробуем теперь подойти к вопросу о пищевых отношениях компонентов биоценоза цистоэпиды со стороны их пищевых потребностей. В расчетах пищевых потребностей популяций моллюсков, морского таракана и полихеты *P. dumerilii* численность животных выражалась в экземплярах на 1 кг сырого веса цистоэпиды. Для унификации воспользуемся данными Е. Б. Маккавеевой (1960) по численности амфипод на эту же единицу. При умножении среднесуточного рациона амфипод на численность их популяций с 1 кг сырого веса цистоэпиды получаем, что популяция *D. spinosa* потребляет 203, *E. difformis* 309, *A. bispinosa* 126, *A. vaillanti* 5800 мг, что составляет в целом 6,5 г сырого веса водорослей в сутки. Максимальное потребление водорослей популяцией *P. dumerilii* составляет 1,7 кг, морского таракана 33 г, моллюсков около 70 г сырого веса водорослей на 1 кг сырого веса ци-

цистозеры. Вместе всеми этими организмами за сутки выедается 111 г водорослей. По данным Е. В. Маккавеевой (1962), на 1 кг цистозеры приходится около 500 г микро- и макроэпифитных водорослей. Отсюда следует, что указанными видами животных ежедневно выедается менее $\frac{1}{4}$ части оброста цистозеры. Интересно сопоставить эти данные с репродуктивной способностью черноморских диатомей, т. е. с возобновляемостью диатомового оброста. По данным Н. В. Морозовой-Водяницкой (1954, 1957), суточная продукция фитопланктона, в том числе и диатомовых водорослей, хотя и колеблется в течение года, но всегда превышает среднесуточную биомассу. Р/В-коэффициент составляет 1,2 в сентябре и 2,2 в июле. Последняя цифра указывает на высокую возобновляемость диатомового оброста на цистозере летом. Это значит, что для основных растительноядных компонентов макрофауны в данном биоценозе всегда имеется достаточное количество пищи, и в их пищевых взаимоотношениях, несмотря на общее сходство пищевых спектров, отсутствует конкуренция.

Выводы

1. По составу пищи исследованные виды амфипод Черного моря можно отнести к 4 трофическим группам: а) растительноядных, куда относятся 8 видов; б) детритоядных, собирающих и частично фильтрующих — 17 видов; в) растительно-детритоядных — 4 вида; г) детритоядных-факультативных хищников — 2 вида.

2. Избирательность пищи у растительноядных видов амфипод слабая. Можно отметить, что амфиподы, населяющие биоценоз цистозеры, некоторое предпочтение отдают диатомовым водорослям в целом и макроэпифитам цистозеры — сфацеларии, полиспонгии.

3. Время прохождения пищи через кишечник рачков сильно варьирует. Оно зависит от температуры воды и возраста (длины) особей. Летом время прохождения пищи колеблется от 30 мин до 1 часа 45 мин, в холодное время года от 4 до 8 час.

4. У растительноядных видов амфипод довольно хорошо выражен суточный ритм питания. Он характеризуется повышением интенсивности питания в темное время суток и снижением ее в дневное время. Исключением представляет *Gammarus insensibilis*, у которого интенсивное питание происходит преимущественно в дневное время.

5. Величина суточных рационов растительноядных амфипод сильно колеблется в зависимости от температуры воды, вида пищи, размеров (длины, веса) и физиологического состояния рачков. Высокие суточные рационы (89—280% от веса тела) свойственны почти всем исследованным видам амфипод при питании цистозерой с обростом, полиспонгией, подгнившей zostерой и диатомовыми водорослями.

6. Популяциями *Dexamine spinosa*, *Amphithoe vaillanti*, *Apherusa bipinosa*, *Gammarus insensibilis*, *Gammarellus carinatus* в течение года потребляется около 4 кг органического вещества с 1 м² дна, занятого биоценозом цистоциры.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболмасова Г. И. 1970. Питание и анализ некоторых элементов баланса энергии у черноморских крабов.— Гидробиол. журн., т. VI, 6, 62—70.
- Боровицкая М. П. 1956. Биология бокоплава в водосмах Ленинградской области.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. VII, 97—122.
- Брискина М. М. 1952. Состав итиц донных беспозвоночных в северной части Каспийского моря.— Докл. ВНИРО, т. 1, 121—126.
- Бюннинг Э. 1961. Ритмы физиологических процессов. М., ИЛ.
- Виноградов К. А. 1949. Список рыб Черного моря, встречающихся в районе Карадагской биологической станции с замечаниями об их биологии и экологии.— Труды Карадаг. биол. ст., т. 7, 76—106.
- Гаевская Н. С. 1939. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов.— Зоол. журн., т. XVIII, 6, 1064—1066.— 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. I.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. VIII, 285—290.— 1956. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. II.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, т. XIX, 5, 31—46.— 1958а. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. III.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва, т. 9, 48—62.— 1958б. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. IV.— Зоол. журн., т. XXXVII, 11, 1593—1617.— 1959. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. V.— Труды Моск. техн. ин-та рыбной промысл. и хоз-ва, X, 43—57.
- Грезе Н. И. 1963. Питание бокоплава *Dexamine spinosa* (Mont.) в Черном море.— Труды Севастоп. биол. ст., т. XVI, 224—240.— 1963. Размножение и рост бокоплава *Dexamine spinosa* (Mont.) в Черном море.— Труды Севастоп. биол. ст., т. XVI, 241—255.— 1964. Жизненный цикл бокоплава *Gammarellus carinatus* (Rathke) в Черном море.— Труды Севастоп. биол. ст., т. XVII, 293—303. 1965. Питание основных компонентов макрофауны в биоценозе цистоциры Черного моря. Вопросы гидробиол. тезисы докладов на I съезде ВГБО, 106. М., «Наука».— 1965а. К биологии бокоплава *Ampelisca diadema* (A. Costa) в Черном и Азовском морях.— Там же, 9—14.— 1965б. Питание бокоплава *Gammarellus carinatus* (Rathke) в Черном море.— Зоол. журн. т. XLV, 6, 855—862.— 1965в. О суточных вертикальных миграциях некоторых бокоплавов в Черном и Азовском морях.— Сб. «Бентос», 9—14. Киев, «Наукова думка».— 1966. Биология бокоплава *Amphithoe vaillanti* Lucas.— Сб. «Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях», 21—32. Киев, «Наукова думка».— 1967. Биология бокоплава *Gammarus locusta* L.— Edw. в Черном море.— Сб. «Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря», 91—103. Киев, «Наукова думка».— 1970. Биология бокоплава *Erichthonius difformis* M.— Edw. в Черном море.— Сб. «Эколого-морфологические исследования донных организмов», 30—50. Киев, «Наукова думка».
- Нелес В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.—Л., Пищепромиздат.
- Норфе Ц. И., Максимова Л. П. 1968. Биология некоторых ракообразных, перспективных для акклиматизации в водохранилищах.— Изв. ГосНИОРХ, т. 67, 81—108.

- Карлесвич А. Ф.** 1946. Потребление корма *Pontogammarus maoticus* Каспийского моря.— Зоол. журн., т. 25, 20, 517—522.
- Касильов А. Г.** 1940. Биология бокоплава *Pontogammarus robustoides*.— Зоол. журн., т. 39, 8, 1151—1155.
- Киселева М. И.** 1970. Питание полыхеты *Platynereis dumerilii* (Aud. et Edw.) в Черном море.— Сб. «Эколого-морфологическое исследование дождевых организмов». Киев, «Наукова думка».
- Китицина Л. А.** 1970. Эколого-физиологические особенности и продукция бокоплава *Pontogammarus robustoides* Grunin в водоеме — охладителе Куратовской ГРЭС. Автореф. дисс. Киев, Ин-т зоол. АН УССР.
- Кузнецов В. В.** 1946. Питание и рост растенийядных морских беспозвоночных восточного Мурмана.— Изв. АН СССР, т. 4, серия биол., 431—452.
- Лилская Н. Я.** 1960. Биология питания барабуля *Mullus barbatus ponticus* Essipov. Автореф. канд. дисс. Одесса.
- Маклакова Е. Б.** 1960. К экологии и сезонным изменениям дятловых образований на цистоэри.— Труды Севаст. биол. ст., т. XIII, 120—127.— 1962. Биоденов цистоэри в Черном море. Автореф. канд. дисс. Одесса.
- Миловидова Н. Ю.** 1964. Материалы по питанию морского карася *Sargis annularis* L.— Сб. «Питание морских промысловых рыб». М., «Наука», 95—104.
- Морозова-Водяницкая Н. В.** 1954. Фитопланктон Черного моря. Труды Севаст. биол. ст., т. VIII, 11—99.— 1957. Фитопланктон в Черном море и его количественное развитие.— Труды Севаст. биол. ст., т. IX, 3—24.
- Нейферт А. В.** 1967. Скорость фильтрации и прохождении пищевого комка у *Cardium edule*.— Сб. «Донные биоцепозы и биология бентосных организмов Черного моря. Киев, «Наукова думка», 113—121.
- Смирнов Н. И.** 1959. О приближенном количественном исследовании состава пищи водных беспозвоночных при вскрытии.— Бюлл. Ин-та биол. водохозр., т. 5, 43—47.
- Соколова Н. Н.** 1958. Питание некоторых видов дальневосточных Crangonidae.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 23, 286—290.
- Стройкина В. Г.** 1957. Питание гаммарусов озера Севан.— Труды Севаст. гидробиол. ст., т. XV, 89—108.
- Суцень Л. М.** 1967. Роль амфибионтных ракообразных в трансформации вещества и энергии в прибрежной зоне Черного моря.— Сб. «Вопросы океанографии». Киев, «Наукова думка», 1968. Элементы энергетического баланса амфибионтного бокоплава *Orchestia bottae* (Amphipoda, Talitroidea).— Сб. «Физиологические основы экологии водных животных», серия «Биология моря», т. 15, 52—70. Киев, «Наукова думка».
- Суцень Л. М., Хмелева Н. Н.** 1967. Потребление пищи, как функции веса тела у ракообразных.— Докл. АН СССР, т. 176, № 6, 1428—1431.
- Турпаева Е. П.** 1955. Питание и пищевые группировки морских дождевых беспозвоночных.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. VII, 250—290.
- Хмелева Н. Н.** 1971. Биология и энергетический баланс *Idothea baltica* (Aud.) из Черного моря. Автореф. канд. дисс. Севастополя.
- Цихон-Луканина Е. А.** 1967. Зависимость потребления растительной пищи от веса тела *Idothea baltica* (Pallas) (Isopoda).— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 35, 112—115.
- Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. И., Николаева Г. Г.** 1968. Об усвояемости пищи дождевыми ракообразными Азовского моря и методах ее определения.— Океанология, т. 8, № 3, 487—490.
- Шаронов П. В.** 1952. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Карадага.— Труды Карадаг. биол. ст., т. 12, 66—77.
- Хмелева-Аваджиса В., Маринов Т.** 1960. Храна на пляном бентосниди рибѝ (барбуля, меджилѝ, цесѝя).— Труды на научн.-исслед. ин-т на рибарст. и рибна пром., т. 11, 41—71.
- Saunders C.** 1966. Dietary analysis of Caprellids (Amphipoda).— Crustaceana, v. 10, N 3, 314—316.

РОЛЬ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ODONATA, HEMIPTERA И COLEOPTERA В ТРОФИКЕ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ

Н. А. Березина

(Калининградский технический институт
рыбной промышленности и хозяйства)

Представители отрядов Coleoptera, Hemiptera, Odonata — широко распространенные и обычные обитатели пресных водоемов. Особенно многочисленны они в литоральной зоне озер, водохранилищ, а также в прудах, среди зарослей. Количество насекомых в этих участках водоемов бывает огромно. Н. К. Дексбах (1954), например, указывает что в карповых нерестовых прудах, при их спуске на каждый гектар площади дна, приходится до 250 кг личинок плавучих. На 1 м² это составляет 100—120 экз. По данным А. С. Константинова (1954), в выростных карповых прудах количество личинок стрекоз достигает 75 экз/м². Очень высокой бывает в рыбоводных прудах численность клопов. По данным А. Г. Сафонова (1951), в нерестовых прудах Hemiptera нередко составляют 90% всего количества насекомых. Особенно многочисленны Notonecta и различные Corixidae. По нашим наблюдениям (Березина, 1955), даже при относительно небольшом развитии этих насекомых, на 1 м² дна нерестовых прудов насчитывается 40—45 экз. Notonecta и 150—160 экз. Corixa. В периоды же массового развития кориксид количество их достигает 500—600 экз/м².

Замечено, что в прудах, хорошо удобряемых и богатых зоопланктоном, фауна хищных насекомых особенно разнообразна и многочисленна (Ляхнович, 1958). Благодаря своему массовому развитию хищные насекомые составляют одно из существенных звеньев в пищевых взаимосвязях обитателей пресных водоемов. Наряду с этим они представляют и специфический интерес с точки зрения прудового хозяйства.

Литературные данные по питанию личинок и имаго этих насекомых немногочисленны и касаются преимущественно качественной его стороны (Попова, 1925; Маркевич, 1934; Wesenberg-Lund, 1913; Weber, 1930; Мау, 1933, и др.). Количественная оценка питания представителей некоторых видов жуков, клопов и стрекоз приведена в работах П. П. Петровица (1939), О. А. Бираник (1934) и А. Г. Сафонова (1951, 1952).

В задачу наших исследований входило, прежде всего, выяснение роли некоторых особенно широко распространенных в прудах видов Coleoptera, Hemiptera и Odonata как конкурентов и прямых вредителей молоди рыб. Экспериментам в лаборатории и на опыт-

ном хозяйстве предшествовали исследования содержимого кишечников насекомых, взятых из естественных условий. Таким образом, устанавливался качественный состав пищи насекомого.

Насекомые помещались в определенном количестве (от 1 до 25—30 экз.) в сосуды различной емкости (1—20 л). Затем по счету и по весу задавались различные пищевые объекты (представители зоопланктона, зообентоса, икра, личинки и мальки карпа и лия, питчатые водоросли — кладофора, спирогира, различные виды макрофитов). Через сутки производился учет остатков.

Для изучения пищевой элективности у некоторых видов насекомых был использован прибор Н. С. Гаевской — «дворники» (1939). У личинок стрекоз *Aeschna grandis* L. и у имаго *Corixa dentipes* Thomz. пищевые потребности были определены как прямым, так и косвенным — респирационным методом с помощью микрореспирометра Драстиха (Березина, 1959, 1972).

В бетонных и копаных бассейнах объемом 1,5—3 м³ были проведены опыты по потреблению личинками Anisoptera, Dytiscidae, имаго и личинками Hemiptera мальков карпа. Представители отрядов Coleoptera, Hemiptera и Odonata причиняют очень большой ущерб рыбному хозяйству как прямые вредители молоди рыб. Известны случаи, когда личинки плавунцовых и стрекоз уничтожали в перестовых прудах почти всех мальков (Tylliard, 1917; Маркевич, 1934; Дексбах, 1954).

Среди рыбоводов широко распространено представление о исключительно вреде, причиняемом личинками крупных видов плавунцовых молоди прудовых рыб. Однако Бранек (1934), Петрович (1939), а затем мы (Березина, 1951) установили, что личинки мелких представителей Dytiscidae не менее опасны, чем крупные виды. По нашим наблюдениям, молодь карпа размером 8—12 мм поедалась личинками *Dytiscus marginalis* L. в количестве 7 экз/сутки, а мальки с длиной тела 21—25 мм — уже в количестве вдвое большем. Добыча размером менее 10 мм почти не удерживается мандибулами личинок *D. marginalis*.

Мелкие представители Dytiscidae — личинки *Acilius*, *Agabus*, *Graphoderes* поедают в значительном количестве только что выклюнувшуюся молодь: до 10—17 экз/сутки. Мальки длиной свыше 15 мм для личинок этих видов жуков уже практически недоступны.

В питания взрослых Dytiscidae молодь рыб имеет относительно небольшое значение. По нашим данным, имаго плавунцовых нападают только на мелкие экземпляры (8—10 мм), причем количество съеденной ими молоди не превышает 3—7 экз/сутки.

Имаго некоторых видов Dytiscidae и Hydrophilidae питаются икрой рыб. По нашим данным, в значительных количествах поедает икру карпа *Hydrous piceus* L. Однако размеры потребления во зависят от качества субстрата, к которому икра прикрепилась. Когда икра находилась на кладофоре *H. piceus* съедал до 360 экз/сутки. Если же водолюбам предлагалась икра, прикреп-

ленная к стеблям и листьям жесткой водной растительности, потребление ее снижалось до 100—120 экз/сутки. Столь значительная разница объясняется тем, что нитчатые водоросли — любимая пища имаго *N. piscus*, а макрофиты они в питании практически не используют. Таким образом, *N. piscus* поедают икру, по-видимому, в основном случайно, вместе с некоторыми видами растительности, составляющими их главную пищу. Значение икры в питании имаго *Dytiscus marginalis* невелико — среднесуточное потребление ее не превышает 15—18 экз.

К числу наиболее массовых и распространенных представителей водных клопов относятся *Notonecta*, *Corixa* и *Nera*. В питании этих хищников личинки и мальки рыб также имеют некоторое значение. Однако величина суточных рационов у имаго и личинок *Nera* (Бирзник, 1934), *Notonecta* и *Corixa* (Березина, 1955) значительно ниже, чем у других хищных насекомых. *Corixa* в сутки съедает лишь 1—2 малька карпа размерами 10—12 мм, *Notonecta* нападает и на более крупную добычу, размерами 16—17 мм. Все *Hemiptera*, по данным Сафонова (1951), поедают икру. В наибольших количествах ее истребляют кориксиды — в среднем 15 икринок за сутки.

Среди *Odonata* наиболее существенный вред молодым рыбам причиняют личинки *Anisoptera* из семейства *Aeschnidae* (Березина, 1946, 1947, 1949). Представители родов *Aпах*, *Aeschna* в значительных количествах истребляют личинок и мальков прудовых рыб. В наших опытах суточное потребление личинками этих родов мальков карпа и линя (длина 10—20 мм) достигало 30—52 экз. Личинки *Aeschnidae* нередко нападают на добычу, равную им по величине. В питании личинок *Zygoptera* и *Anisoptera* из семейства *Libellulidae* молодая рыба играет небольшую роль: среднесуточное потребление мальков колеблется от 3 до 8 экз.

Мы предполагаем, что наибольший вред в качестве вредителей молодым рыбам причиняют прудовым хозяйствам *Hemiptera*, благодаря их массовому развитию. Например, по данным Сафонова (1951), на долю клопов из родов *Ranatra*, *Naucoris*, *Notonecta*, *Corixa* и *Nera*, общая численность которых в перестовых прудах составляла 40—50% от всех насекомых, приходилось свыше 70% от общего количества уничтоженных мальков. Десбах (1954) указывает, что *Corixidae* истребляют массу мальков, особенно при спуске прудов, уже после того как их покидают другие насекомые. По нашим расчетам (Березина, 1955), *Notonecta* и *Corixa* за 10—15 дней могут уничтожить в перестовых прудах не менее 1/3 всей популяции мальков карпа.

В питании *Coleoptera*, *Hemiptera* и *Odonata* существенное значение имеют планктические и донные беспозвоночные. В таблице приводятся наши данные о размерах потребления хищными насекомыми ветвистоусых рачков и личинок ряда *Diptera*.

Основываясь на этих данных, мы ориентировочно определяли размеры воздействия хищных насекомых на зоопланктон прудов.

Среднесуточное потребление некоторых беспозвоночных имаго и личинками
Coleoptera, Hemiptera, Odonata (в экз/сутки)

Вид	Съеденные организмы			
	<i>Daphnia magna</i>	<i>Moina</i>	личинки <i>Culex</i>	личинки <i>Chironomus plumosus</i>
<i>Acilius sulcatus</i> L. (личинки)	231	—	—	—
<i>Graphoderes cinereus</i> L. (личинки)	226	220	—	—
<i>Dytiscus marginalis</i> L. (имаго)	258	—	86	—
<i>Hydrous piceus</i> L. (имаго)	—	—	350	—
<i>Enallagma cyathigerum</i>	42	—	11	7
<i>Symphusa fusca</i> V.	40	—	7	6
<i>Aeschna grandis</i> L.	184	—	17	19
<i>Anax imperator</i> Leach	190	—	24	21
<i>Libellula depressa</i> L.	179	—	8	4
<i>Notonecta glauca</i> L. (личинка)	3	4	—	1
<i>N. glauca</i> (имаго)	7	—	—	2
<i>Corixa dentipes</i> Thoms. (личинка)	2	10	—	—
<i>C. dentipes</i> (имаго)	4	18	—	—

Общая численность *Coleoptera*, *Hemiptera* и *Odonata* на 1 м² дна может составлять около 100 экз. Эти насекомые ежедневно уничтожают не менее 9 000—10 000 экз. ветвистоусых рачков.

Для расчета потребления зоопланктона молодью карпа мы приняли, что среднесуточный рацион мальков в нерестовых прудах составляет 84—93% от их веса (Ляхнович, 1958). Основываясь на этих цифрах, мы подсчитали, что малек в возрасте 10—12 дней за сутки съедает 25—30 экз. *Gadocera*. Все же мальки, находящиеся в 1 м³ (численность 300—400 экз.), поедают 7500—12 000 экз. ветвистоусых рачков. Таким образом, хищные насекомые даже при относительно небольшой их численности уничтожают планктонных ракообразных не меньше, чем молодь рыб.

При массовом развитии личинки и имаго *Coleoptera*, *Hemiptera* и *Odonata* выседают зоопланктон в огромных количествах. Уменьшение количества естественной пищи в 2—2,5 раза нередко наблюдается в нерестовых прудах еще до начала активного питания мальков. В результате этого явления молодь карпа после 10—13-дневного содержания в прудах начинает голодать и темп ее роста спадает (Ляхнович, 1958).

Как известно, кормовая база рыб оценивается по общей численности и биомассе кормовых организмов. Однако материалы по питанию ряда представителей некоторых массовых групп хищных беспозвоночных (Белявская и Константинов, 1956; Луфферов, 1961; Константинов, 1961; Мордухай-Болтовский, 1963, и др.), в том числе и наши по питанию некоторых видов *Coleoptera*,

Нemiptera и Odonata, свидетельствуют об огромном влиянии хищников на кормовую базу рыб.

Для того чтобы иметь истинное представление о трофических отношениях, складывающихся в водоеме, Копстантипов (1954) предложил применять отдельный учет численности и биомассы хищных и пехищных беспозвоночных. Изучение питания хищных насекомых позволило нам отметить некоторые черты, по-видимому, общие для этих групп беспозвоночных.

1. Пищевой спектр у хищных насекомых весьма широк. Например, в состав пищи личинок стрекоз, личинок и имаго *Dytiscidae* входит более десятка видов плактических и донных беспозвоночных (Березина, 1946, 1947, 1951).

2. Широко распространено у хищных насекомых явление пищевой пластичности. При отсутствии или недостатке основной пищи хищники переходят на другие ее виды, зачастую им не свойственные. Нередко при этом изменяется и способ питания. Например, кориксиды, питаются животными, высасывают их, а мелкие частицы детрита втягивают своим хоботком (Weber, 1930; Березина, 1972).

3. У большинства насекомых, наряду с широким пищевым спектром, наблюдается пищевая избирательность (Smirnov und Vladimirov, 1932; Березина, 1946, 1951).

Например, личинки *Enallagma cyathigerum* при наличии в пищевом комплексе дафний, личинок *Culex* и личинок карпа отдают предпочтение дафниям. Личинки же стрекоз *Anax imperator* и жука *Dytiscus marginalis* отдают предпочтение малькам карпа (Березина, 1949, 1951). Пищевая избирательность у хищных насекомых выражается в том, что они обычно предпочитают добычу определенных размеров. По нашим данным (Березина, 1949), личинки стрекоз *Aeschna grandis*, *Libellula depressa* и *Enallagma cyathigerum* предпочитают крупных *Daphnia magna* (3,5 мм) мелким (1,6 мм). Личинки *Dytiscus marginalis*, как указывалось выше, также отдают предпочтение более крупной добыче.

4. Хищные насекомые отличаются большой прожорливостью. Их суточные рационы при питании излюбленной пищей обычно превышают 100% (в % от веса насекомого).

Огромной величины достигают суточные пищевые рационы, например, у личинок мелких видов жуков *Dytiscidae*; у *Acilius sulcatus* 528%, у *Graphoderes cinereus* 1006%, у *Agabus sturmi* — 1143% (Березина, 1951). Многие хищники способны захватывать очень крупную добычу, равную, или превосходящую их по размерам. Например, личинки различных видов *Anisoptera* поедают мальков карпа равной с ними величины (Березина, 1947), кориксиды захватывают личинок *Chironomus plumosus*, в 1,5 раза превосходящих их по размерам (Березина, 1972).

5. Как и большинство хищных форм, насекомые способны к длительному голоданию. Личинки *Odonata*, по нашим наблюдениям, например, могут находиться без пищи в течение 82 дней.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляевская Л. О., Константинов А. С.* 1956. Питание личинок *Procladius* и ущерб, наносимый ими кормовой базе рыб.— Вопросы ихтиологии, вып. 7.
- Березина Н. А.* 1946. Питание личинок стрекоз.— Зоол. журн., т. 25, вып. 6.
- Березина Н. А.* 1947. Питание личинок стрекоз из подотряда Anisoptera.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. II, № 6.
- Березина Н. А.* 1949. Явление алектности у личинок некоторых хищных водных насекомых.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 1.
- Березина Н. А.* 1951. Питание водных жуков и их личинок, как вредителей и конкурентов молоди рыб.— Труды Мосрыбвуза, вып. IV.
- Березина Н. А.* 1955. О питании некоторых водных клопов, как конкурентов и вредителей молоди рыб.— Труды Мосрыбвуза, вып. VII.
- Березина Н. А.* 1958. Питание зарослевых форм водных жуков, как конкурентов и вредителей молоди рыб.— Труды Мосрыбвуза, вып. IX.
- Березина Н. А.* 1959. Энергетический баланс личинок стрекоз *Aeschna grandis* L.— Труды Мосрыбвуза, вып. X.
- Березина Н. А.* 1972. О питании коркид.— Сб. Трудов кафедры гидробиол. Калинингр. техн. Ин-та рыбн. пром. и хоз.
- Биринск О. А.* 1934. Питание хищных водных насекомых. Дипломная работа.
- Гасевская Н. С.* 1939. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. III. Прибор для изучения питания водных организмов («Дворик»).— Зоол. журн., т. XVII, вып. 6.
- Дексбах Н. К.* 1954. Враги рыб в прудах Свердловск. обл. Зоол. журн., т. 33, вып. 5.
- Константинов А. С.* 1954. Бентос некоторых выростных прудов рыбопитомника «Тепловка».— Труды Саратов. отд. ВНИРО, т. III.
- Константинов А. С.* 1961. О питании некоторых хищных личинок хирономид.— Вопросы ихтиол., т. I, вып. 3 (20).
- Луберов В. П.* 1961. О питании личинок Peloripidae (Diptera, Tendipedidae).— Труды Ин-та биол. водоохр., вып. 4 (7).
- Ляхнович В. П.* 1958. Естественная кормовая база рыб в прудовых хозяйствах БССР. Сообщение I. Кормовая база в нерестовых прудах и ее использование мальками.— Белорус. НИИ рыбн. хоз-ва, т. II.
- Маркевич А. П.* 1934. Враги рыб. М., КОИЗ.
- Мордухай-Болговский Ф. Д.* 1963. Основные трофические связи в волжских водохранилищах.— Труды Ин-та биол. водоохр., вып. 5 (8).
- Петрович П. Г.* 1939. Вредители прудовых хозяйств «Слепянка» и «Волма» и меры борьбы с ними.— Зоол. журн., т. 18, № 6.
- Попова А. А.* 1925. К вопросу питания личинок стрекоз.— Работы Волж. биол. ст., т. VIII, № 1—3.
- Сафонов А. Г.* 1951. Насекомые — вредители прудового рыбного хоз-ва.— Зоол. журн., т. 30, вып. 6.
- Сафонов А. Г.* 1952. К вопросу о возможности применения поверхности пленки керосиновой смеси, как средство борьбы с насекомыми-вредителями рыб.— Зоол. журн., т. 31, вып. 4.
- May E.* 1933. Libellen oder Wasserjungfern (Odonata).— Tierwelt Deutschlands, Bd. 27.
- Tylliard R. J.* 1917. The biology of dragonflies (Odonata, Paraneuroptera).— Camb. Zool. Ser.
- Wesenberg-Lund C.* 1913. Odonaten Studien.— Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr., Bd. VI, H. 2/3.
- Weber H.* 1930. Biologie der Hemipteron. Berlin.
- Smitnov E., Wladimirov M.* [Смирнов Е., Владимиров М.]. 1932. Experiment an Wasserinsecten, die sich mit Culicidenlarven ernähren.— Zool. Anz., Bd. 99, H. 718.

ПИТАНИЕ МОРСКИХ ПЕРЕДНЕЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Е. А. Цихон-Лукашина

(Институт океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР)

Переднежаберные моллюски, или прозобранхии (класс *Gastropoda*, подкласс *Prosobranchia*), — важный компонент донной фауны морей и океанов. Они населяют самые различные биотопы — от значительных глубин до супралиторальных скал, часто развиваясь в большом количестве. Особенно велика роль прозобранхий в прибрежной зоне, где эти моллюски являются одними из основных потребителей растительного детрита и водорослей. Отсюда вытекает необходимость изучения их питания как части проблемы трансформации вещества и энергии в Мировом океане. Кроме того, данные по питанию представляют и общепроизводственный интерес, являясь необходимым в ряде случаев элементом морфо-анатомических, физиологических, эволюционных, экологических и многих других исследований. Поэтому сведения о питании прозобранхий рассеяны во множестве публикаций самого различного характера.

В настоящее время назрела необходимость обобщения этих материалов. Акцентируя внимание читателя на трофологической характеристике представителей разных семейств переднежаберных моллюсков, мы не ставили целью привести все без исключения данные по качественному составу пищи прозобранхий. Наша задача состояла в том, чтобы определить, какие именно трофические ресурсы и с какой интенсивностью используются данными животными.

Подкласс *Prosobranchia* состоит из трех отрядов (Thiele, 1931): *Archaeogastropoda* (18 семейств), *Mesogastropoda* (67 семейств), *Stenoglossa* (16 семейств). Рассмотрим качественный состав пищи представителей отдельных таксонов.

Отряд *Archaeogastropoda*. Качественный состав пищи определен лишь у некоторых представителей 7 семейств отряда.

Сем. Haliotidae. Калифорнийские *Haliotis fulgens*, *H. cracherodii*, *H. serrugata*, *H. rufescens* поедают все макрофиты, среди которых они живут: на мелководье преимущественно *Egretta laevigata*, а на глубинах — *Macrosystis rugifera* (Leighton, 1966; Leighton a. Woolootian, 1960); они могут поедать также макрофитный детрит (MacGinitie a. MacGinitie, 1908). В Японском море *H. discus* пита-

ется бурными водорослями (Ino, 1953). У Британских островов *H. tuberculata* использует в пищу многие водоросли, предпочитая *Delesseria* (Fretter a. Graham, 1962). Таким образом, халиониды являются потребителями живых макрофитов и растительного детрита.

Сем. Patellidae. По мнению некоторых исследователей, представители р. *Patella* питаются одноклеточными водорослями и детритом (Fretter a. Graham, 1962; MacGinitie a. MacGinitie, 1968). Соутвард (Southward, 1964) считает, что помимо указанной пищи *P. vulgata* поедает также итчатку. Однако наблюдения за питанием *P. vulgata* у Плимута показали, что эти животные хорошо размножаются, питаются исключительно макрофитами, особенно *Enteromorpha* и *Porphyra* (Moore, 1938). В противоположность другим побережьям, где обитает цемного видов пателлид, побережье Южной Африки насчитывает 16 видов этого семейства; качественный состав пищи 10 видов был исследован Бранчем (Branch, 1971). Пять из них поедают красные или бурые водоросли: *P. cochlearis* и *P. minuta* — *Corallina*; *P. longicosta* и *P. tabularis* — *Ralfsia*, и *P. compressa* — *Eclonia*. Виды *P. granularis*, *P. oculus*, *P. granatina*, *P. argenvillei*, *P. barbara* поедают все доступные водоросли и лишайники. *Patina pellucida* и *Scurria parasitica* из Норвежского моря поедают макрофиты, причем первая предпочитает *Laminaria hyperborea*, а вторая — *Lessonia nigrescens* (Vahl, 1971). Надо отметить, что молодь этих видов используется в пищу диатомовых водоросли. Анализируя состав пищи различных пателлид, приходим к заключению, что они являются преимущественно растительноядными животными (одноклеточные и многоклеточные водоросли).

Сем. Acmaeidae. Баренцевоморская *Acmaea testudinalis* поедает одноклеточные и многоклеточные водоросли, а также детрит (Кузнецов, 1946; Кузнецов, Матвеева, 1948). Другие представители рода *Acmaea*, обитающие в Калифорнии, — *A. insessa*, *A. instabilis*, *A. paleacea*, *A. depicta*, *A. limatula*, *A. pelta* — поедают или бурые водоросли или морские травы (Test, 1945; MacGinitie a. MacGinitie, 1968). По мнению Анкеля (Ankel, 1936), *A. virginea* из Северного моря поедает красные водоросли, а по мнению Блевада (Bleqvad, 1915) — детрит. Создается впечатление, что представители акмеид питаются в основном растениями.

Сем. Turbinidae. Черноморская *Phasianella pontica* является потребителем эпифитных водорослей, в основном диатомовых. Значительное место в ее питании занимает детрит (Гаевская, 1959). Диатомовые водоросли и *Chondrus* поедаются *Tricolia pulvis*, населяющей Северное море и район Британских островов (Ankel, 1936; Fretter a. Graham, 1962). *Astraea undosa* и *Turbo cognatus* соответственно из калифорнийского побережья и Японского моря едят бурые водоросли (Ino, 1949; Leighton, 1966). Следовательно, виды сем. *Turbinidae* поедают одноклеточные и многоклеточные водоросли и детрит.

Сем. Trochidae. Представители этого семейства также являются преимущественно фитофагами. Так, в кишечниках черноморской *Gibbula divaricata* были обнаружены перифитонные диатомовые водоросли, некоторые макрофиты и цистозирный детрит (Гаевская, 1958). Виды р. *Trochus* поедают главным образом детрит и одноклеточные водоросли (Blegvad, 1915; Fretter a. Graham, 1962), так же как и баренцевоморская *Margarita helicina* (Кузнецов, Матвеева, 1948). *Cantharidus jessoensis* из Японского моря питается детритом и перифитонными водорослями; поредко в пищеварительном тракте этого вида попадают мелкие дождевые беспозвоночные, заглатываемые, вероятно, с детритом (Yamamoto, 1967). Лягу *Norrisia potzisi* с побережья Калифорнии питается исключительно макрофитами, особенно *Egregia laevigata* (Leighton, 1966).

Сем. Scissurellidae. Виды р. *Scissurella* с побережья Британских островов едят водоросли и детрит (Fretter a. Graham, 1962).

Сем. Fissurellidae. Основная пища — диатомовые водоросли и губки (Graham, 1939; Fretter a. Graham, 1962). Из изученных в этом отношении родов — *Emarginula*, *Diodora* и *Puncturella* — только последний, по-видимому, не использует в пищу губок, потребляя диатомовые водоросли и детрит. Однако *Scutus breviculus* питается исключительно ульвой (Vahl, 1971).

Итак, представители отр. *Archaeogastropoda* питаются главным образом живыми одноклеточными и многоклеточными водорослями, а также морскими травами. Растительный детрит занимает значительное место в рационе многих видов. Животная пища (губки) используется лишь некоторыми представителями сем. *Fissurellidae*.

Отряд *Mesogastropoda*. Имеются сведения по качественному составу пищи представителей 21 семейства.

Сем. Lacunidae. Три вида баренцевоморских лакул — *Lacuna pallidula*, *L. divaricata* и *L. vineta* — питаются бурыми водорослями так же, как и *L. vineta* в Индийском океане (Кузнецов, 1946; Кузнецов, Матвеева, 1948; Prashad, 1931), причем растительный детрит играет значительную роль в их рационе. В британских же водах *L. vineta* и *L. pallidula* поедают не макрофиты, а их оброст (Fretter a. Graham, 1962). *L. parva* из Северного и Балтийского морей питаются макрофитами, в основном красными водорослями (Ankel, 1936). Следовательно, лакуны являются потребителями главным образом макрофитов.

Сем. Littorinidae. *Littorina obtusata* из Баренцева и Северного морей ест фукоиды, некоторые другие макрофиты и детрит (Кузнецов, Матвеева, 1948; Dongen, 1956). Остальные виды литторин из разных районов обитания — *L. rudis*, *L. littorea*, *L. tenebrosa*, *L. irrorata* — используют в пищу преимущественно детрит растительного происхождения (Кузнецов, Матвеева, 1948; Кузнецов, 1946; Blegvad, 1915; Odum a. Smalley, 1959; Fretter a. Graham, 1962).

Сем. Hydrobiidae. В этом семействе исследовалось питание двух видов — *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa*. Считают, что основная пища гидробий — детрит (Яблонская, 1955; Nicol, 1935; Newell, 1965). Согласно Невелу, *H. ulvae* усваивает не само органическое вещество, а микроорганизмы, которые на нем развиваются. Однако Паркинс (Perkins, 1958) при вскрытии кишечника *H. ulvae* не обнаружил там бактерий; этот автор полагает, что гидробии питаются в основном диатомовыми водорослями.

Сем. Cerithidae. У эстуарных видов *Bittium reticulatum* и *B. varium* основная пища — детрит (Blegvad, 1915; Fretter a. Graham, 1962; Adams a. Angelovic, 1970).

Сем. Rissoidae. Представители этого семейства являются потребителями диатомовых и красных водорослей и детрита. Так, черноморская *Rissoa splendida* питается эпифитными диатомеями, растительным детритом; иногда в кишечниках попадают нити *Chara* и мельчайшие мидии (Гаевская, 1954). *R. parva* в прибрежье Британских островов поедает *Corallina* и детрит (Graham, 1955), *R. querina* и *R. membranacea* из Северного и Балтийского морей — соответственно *Codium* и *Zostera* (Ankel, 1936). Красными водорослями питаются *Alvania crassa* и *A. carinata* (Pelseueger, 1935).

Семейства *Calyptraeidae*, *Aporrhaidae*, *Vermetidae*, *Turritellidae*, *Struthiolariidae* — фильтраторы-детритофаги (Yonge, 1937; Morton, 1951; Fretter a. Graham, 1962; MacGinitie a. MacGinitie, 1968; Hunt, 1925). За исключением видов сем. *Turritellidae*, являющихся облигатными фильтраторами, эти прозобранхии, помимо гестона, могут поедать водоросли и детрит, скребя радулой субстрат. Интересно отметить, что туррителлы обычно живут в постоянно мутной воде, в то время как другие прозобранхий-фильтраторы обитают в воде со сравнительно малым количеством взвеси (Graham, 1938).

Сем. Cerithiopsidae. Черноморский вид *Cerithium reticulatum* питается эпифитными диатомеями, цистозирным детритом и илом (Гаевская, 1956). *Cerithiopsis tubercularis*, *C. barleei*, *C. jeffreysi* из британских вод также поедают диатомовые водоросли и детрит, однако заметную часть их пищи составляют губки (Fretter a. Graham, 1962).

Сем. Triphoridae. Известно о питании лишь одного вида, обитающего у Британских островов, — *Triphora perversa*. Этот моллюск ест диатомей, детрит и губок (Fretter a. Graham, 1962).

Сем. Lamellariidae. Виды р. *Lamellaria* и *Velutina velutina* из Британских вод питаются асцидиями (Fretter a. Graham, 1962).

Сем. Cymatidae. В гавайских водах было исследовано питание 4 видов р. *Cymatium* (Houbnick a. Fretter, 1969). Они нападают на живых моллюсков и не едят их трупы. *C. gemmatum* и *C. nigrovaricatum* поедают гастропод, а *C. pileare* и *C. muricinum* — двустворчатых. У этих видов каннибализм не отмечен, однако неоднократно наблюдались случаи нападения на представителей

других видов своего рода. Австралийская *Chagonia tritonis*, живущая на Большом Барьерном Рифе, поедает морскую звезду *Acanthaster planci* (Talbot a. Talbot, 1971).

Сем. Solariidae. У Гавайских островов *Philippia radiata* питается кораллом *Porites lobata* (Robertson a. Frank, 1962).

Сем. Cypraeidae. Британские ципренды питаются асидиями или кишечнополостными, причем каждый вид предпочитает определенных животных (Fretter, 1951). Так, *Erato voluta* наиболее охотно ест *Botryllus* и *Botrylloides*, *Trivia monacha* и *T. arctica* — *Diplosoma*, *Simnia patula* — *Alcyonium* и *Eunicella*. Пища калифорнийских видов р. Сургеа более разнообразна: актинии, асцидии, гастроподы, губки, водоросли (MacGinitie a. MacGinitie, 1968). *Cyprona gibbosa* из кубинских вод питается кораллом *Gorgonium flabellum* (Чухчин, 1970а). Однако некоторые виды семейства питаются водорослями — это *Cypraea pantherina* и *C. annulus* из Красного моря (Чухчин, 1970б).

Сем. Naticidae. Виды этого семейства потребляют в основном двустворчатых. *Natica clausa* в Баренцевом море распространена от литорали до глубины 30 м; на литорали этот хищник питается *Mutilus* и *Littorina*, а в сублиторали — *Astarte* и *Macosia* (Кузнецов, Матвеева, 1948). В дальневосточных морях этот вид поедает преимущественно *Spisula sachalinensis* (Разин, 1934). *N. didyma* и *N. janthostoma* из Японского моря, по данным Ямамото (Yamamoto, 1967), питаются донными беспозвоночными и рыбой. Массовые виды *Polynices duplicata* и *Sinum perspectivum* во флоридских водах нападают на различных двустворчатых (Carriger, 1951; Paine, 1963).

Сем. Cassididae. Исследовано 5 видов из вод Флориды и Индии — *Cassis tuberosa*, *C. flammula*, *C. madagascariensis*, *Phalium granulatum*, *P. zeylonica*; все они являются потребителями морских сжей (Lyman, 1937; Moore, 1956; Schroeder, 1962; Kier a. Grant, 1965; Hughes a. Hughes, 1971).

Сем. Bursidae. Виды р. *Bursa* — *B. cruentata*, *B. granularis*, *B. rhodostoma* из района Гавайских островов — питаются полихетами и спунгулидами (Houbrick a. Fretter, 1969).

Сем. Pyramidellidae. Все представители являются эктопаразитами беспозвоночных животных. (Fretter, 1951; Fretter a. Gram, 1962).

Итак, качественный состав пищи определен почти у 100 видов отр. *Mesogastropoda*, принадлежащих к 20 семействам. Потребителями многоклеточных и одноклеточных водорослей и растительного детрита являются *Lacunidae*, *Littorinidae*, *Hydrobiidae*, *Cerithiidae*, *Rissoidae*, преимущественно детритофагами-фильтраторами — *Calyptraeidae*, *Struthiolariidae*, *Turritellidae*, *Aporrhaidae*, *Vermetidae*, потребителями животной пищи — *Lamellariidae*, *Solareidae*, *Cumatidae*, *Cypraeidae*, *Bursidae*, *Naticidae*, *Cassididae*; водоросли, детрит и губок используют в пищу *Cerithiopsidae* и *Triphoridae*.

Отряд *Stenoglossa*. Качественный состав пищи изучен у некоторых представителей 7 семейств отряда.

Сем. Muricidae. Питание исследовано у 12 видов; почти все они питаются преимущественно моллюсками.

Nucella lapillus — наиболее массовый и распространенный вид семейства. В Баренцевом море *N. lapillus* в молодом возрасте питается *Spirorbis*, *Cingula*, *Tarlonia*, уничтожая иногда целые популяции этих животных; взрослые *N. lapillus* переходят на потребление *Mytilus edulis*, *Littorina saxatilis* и *Balanus balanoides*; значительное место в их рационе занимают *Musculus* и *Verruca* (Кузнецов, Матвеева, 1948; Беклемишев, 1952). У *N. lapillus* состав пищи в Баренцевом море сходен с составом пищи в других районах Атлантики (Colton, 1916; Moore, 1938; Turner, 1958; Fretter a. Graham, 1962). Тихоокеанская *N. lapillus* в этом отношении сильно отличается от атлантической: она питается мелкими моллюсками, асцидиями и яйцевыми капсулами гастропод (Dall — цит. по Беклемишеву, 1952). *N. lapillus* — активный хищник, иногда не ест падали и растений. Нередки случаи каннибализма.

Urosalpinx cinerea поселяется в основном на банках устриц и мидий. Пожирает их в большом количестве, особенно молодь; питается и другими животными (*Cardium*, *Raphia*, *Strepidula*, *Balanus*). Наблюдается каннибализм. Когда много молодых устриц, других животных не трогает (Carriger, 1951; Fretter a. Graham, 1962).

Большим врагом устриц и мидий является также *Rapana thomasiana* (Разин, 1934; Эберцел, 1951; Иванов, 1964). Рапаной были полностью уничтожены в Черном море богатейшие устричные банки у Гудаут и в Севастопольской бухте. Резко сократились запасы устриц и мидий в районах массового развития рапаны. *R. thomasiana* предпочитает крупных моллюсков, не делая различия между устрицами и мидиями (Иванов, 1964).

Гавайские *Morula granulata* и калифорнийские *Ceratostoma foliatum* и *Jatova festivus* питаются гастроподами (MacGinitie a. MacGinitie, 1968; Kohn, 1970), а *Eupleura caudata*, *Murex florifer*, *Ocenebra orinacea*, *Hexaplex erithrostomus* — двустворчатыми (Fretter a. Graham, 1962; Paine, 1963; MacGinitie a. MacGinitie, 1968; Manzi, 1970). Японская *Ceratostoma japonica* ест дождевых беспозвоночных и рыб (Yamamoto, 1967).

Сем. Fasciolaritidae. Флоридские *Pleuroploca gigantea*, *Phasciolaria tulipa*, *P. hunteria* поедают моллюсков: первые два вида преимущественно гастропод, а последний — двустворчатых (Paine, 1963).

Сем. Galeodidae. Исследовано питание 6 видов этого семейства, обитающих в водах Флориды: *Busyon contrarium*, *B. spiratum*, *B. canaliculatum*, *B. carica*, *Fulgar perversa*, *Sycotypus canaliculatus*. (Colton, 1908; Carriger, 1951; Paine, 1963). Все они являются потребителями *Bivalvia*.

Сем. Volutidae. Вид *Alcithoe arabica* поедает двустворчатых, преимущественно *Soletellina* и *Mesodesma* (Sutor, 1919).

Сем. Mitridae. *Mitra littorata* питается сипункулидами, особенно *Phascolosoma scolors* (Kohn, 1970).

Сем. Conidae. Изучен качественный состав иници 25 видов р. *Conus*, обитающих на коралловых рифах и банках, окаймляющих Гавайские острова (Kohn, 1959). По характеру основной иници Кун разделял этих животных на три группы: потребители червей, особенно полихет (*C. sponsalis*, *C. abbreviatus*, *C. miles*, *C. imperialis*, *C. vexillum*, *C. vitulinus*, *C. certusus*, *C. lividus*, *C. flavidus*, *C. quercinus*, *C. leopardus*, *C. pulicarius*), потребители гастропод (*C. pennaceus*, *C. marmoreus*, *C. textile*) и потребители рыб (*C. striatus*, *C. catus*, *C. obscurus*).

В Индийском океане Кун (Kohn, 1968) исследовал состав иници 12 видов р. *Conus*, из которых *C. miliaris*, *C. muscicus*, *C. chaldaeus*, *C. ebraeus*, *C. frigidus*, *C. lividus* поедают полихет, *C. pennaceus*, *C. textile*, *C. gattus*, *C. marmoratus* — других гастропод и *C. catus*, *C. tessulatus* — рыб.

Калифорнийский конус — *C. californicus* — питается трупами гастропод, двустворчатыми и рыбой. Этот вид трофически менее специализирован, чем другие виды р. *Conus* (Sounders a. Welfson, 1961). Обитающие на рифах Западной Пацифики *C. geographus* и *C. tulipa* едят рыб (Meese, 1969; Johnson a. Stablum, 1971).

Сем. Buccinidae. Представители этого семейства питаются преимущественно падалью. Баренцевоморский *Buccinum undatum* не ест живых мидий даже с раскрытыми створками (Беклемишев, 1952). В районе Британских островов *B. undatum* и *Neptunea antiqua* нападают на ослабленных или поврежденных животных, преимущественно *Bivalvia* (*Pecten*, *Mytilus*, *Ostrea*, *Mya* — Fretter a. Graham, 1962). Согласно К. В. Беклемишеву, *B. groenlandicum* не нападает на живых беспозвоночных, но в опытах ест живых мидий с раскрытыми створками. По мнению Кузнецова и Матвеевой (1948), *B. undatum* и *B. groenlandicum* поедают детрит животного происхождения.

Сем. Nassaridae. Виды *Nassarius reticulatus*, *N. incrassatus*, *N. rugosa* питаются мертвыми двустворчатыми, а *N. fossatus*, *Luanassa obsoleata* — мертвыми рыбами (Blegvad, 1915; Fretter a. Graham, 1962; MacGinitie a. MacGinitie, 1968). Массовый вид с атлантического побережья Америки *N. obsoletus* в противоположность всем остальным *Stenoglossa* питается илом (Brown, 1969), а *N. vubex* — довыми беспозвоночными (нематоды, ракообразные, полихеты) и диатомовыми водорослями (Gore, 1969).

Итак, представители отряда *Stenoglossa* являются потребителями главным образом животной пищи — моллюсков (преимущественно двустворчатых), полихет и рыб.

Анализируя данные по качественному составу пищи морских переднежаберных моллюсков в целом, приходим к заключению, что по преимущественному использованию различных трофиче-

ских ресурсов эти животные могут быть разбиты на следующие группы: 1) потребители детрита и растений, 2) потребители детрита, растений и губок, 3) потребители живых животных, 4) потребители трусов животных.

К потребителям детрита и растений относятся представители 16 семейств из исследованных в отношении питания 34 семейств прозобранхий. Качественный состав пищи изучен у 85 видов следующих семейств: *Halitidae*, *Patellidae*, *Acmacidae*, *Trochidae*, *Turbinidae*, *Scisurellidae*, *Lacunidae*, *Littorinidae*, *Hydrobiidae*, *Cerathiidae*, *Rissoidae*, *Calyptraeidae*, *Struthiolariidae*, *Turritellidae*, *Aporrhidae*, *Vermetidae*. Детрит занимает основное или значительное место у 70% видов этой группы, бурые и диатомовые — у 32 и 31%, зеленые и красные — у 18 и 13%, лишайники и морские травы — у 6 и 4%. Таким образом, основными трофическими ресурсами рассматриваемой группы являются растительный детрит, бурые и диатомовые водоросли.

Во вторую группу входят представители трех семейств — *Fissurellidae*, *Cerithiopsidae*, *Triphoridae*. Качественный состав пищи изучен лишь у 9 видов. Диатомовые водоросли и растительный детрит играют значительную роль в пище у 90% видов, губки — у 77%. Зеленые водоросли существуют в питании лишь 10% видов.

Потребителями живой животной пищи являются виды следующих 13 семейств: *Lamellariidae*, *Solariidae*, *Cumatidae*, *Cypraeidae*, *Bursidae*, *Naticidae*, *Cassididae*, *Muricidae*, *Fasciolaridae*, *Galeodidae*, *Mitridae*, *Volutidae*, *Conidae*. В отношении питания изучено 80 видов этой группы. Двустворчатые или полихеты занимают основное или заметное место в пище у 52% исследованных видов этой группы, брюхоногие и рыбы — 18 и 11, оболочники — у 8, иглокожие (преимущественно морские ежи) — у 7, сипункулиды — у 4 и кишечнополостные — у 2%. К основным трофическим ресурсам этой группы относятся двустворчатые, полихеты, брюхоногие и рыбы.

К потребителям трусов животных принадлежат представители семейств *Nassaridae* и *Vacciniidae*. Питание исследовано у 10 видов, которые поедают в основном трусы двустворчатых.

Следует отметить, что работа по изучению качественного состава пищи морских прозобранхий еще далека от завершения. На сегодняшний день имеются данные лишь о 184 видах 34 семейств. Почти не изучено питание моллюсков. Тем не менее уже сейчас можно составить общее представление об основных трофических ресурсах этой группы. Ими являются — растительный детрит, диатомовые водоросли, бурые водоросли, моллюски (преимущественно двустворчатые) и полихеты. Чтобы определить степень использования указанных ресурсов популяциями переднежаберных моллюсков в морях и океанах, необходимо рассмотреть сведения об интенсивности питания и усвояемости пищи у *Prosobranchia*. Количественная сторона потребления детрита исследовалась у 4 видов переднежаберных моллюсков.

Littorina irrorata — массовый вид в приливо-отливной зоне Северной Америки; питается детритом, образующимся из отмершей морской травы *Spartina alterniflora* (Odum и Smalley, 1959). Рацион *L. irrorata* рассчитывали как сумму энергии прироста, обмена и переваренной пищи. В июне популяция моллюсков с энергетическим эквивалентом биомассы 50 ккал/м^2 потребляет пищу в количестве $2,2 \text{ ккал}$ в день, т. е. относительный среднесуточный рацион составляет $4,4\%$ (без веса раковины), а усвояемость 45% .

Литоральных мезогастропод *Planaxis sulcatus* и *Cascozeliana granata* из Кораллового моря кормили детритом из морской травы — в чистом виде и смешанном с коралловым песком (Цихон-Лукашина, Симкина, 1971). Расчет рациона и усвояемости производили по сухому весу. Статистическая обработка данных по количеству поедаемой этими моллюсками пищи (детрит с коралловым песком) показала, что их рацион находится в параболической зависимости от веса тела:

$$R = a \cdot W^b,$$

где R — количество поедаемой пищи (в мг); W — вес животного (в мг); a и b — константы ($a = 0,275$, $b = 0,55$). Относительный среднесуточный рацион у особей весом $80-970 \text{ мг}$ находится в пределах $3,8-1,2\%$. Чистый зостерный детрит потребляется этими животными в таком же количестве. Усвояемость пищи оказалась довольно высокой — $64-80\%$.

У эстуарного моллюска *Bittium varium* радиоуглеродным методом определяли усвояемость детрита (Adams и Angelovic, 1970). Этот моллюск поедает одинаковое количество стерильного и нестерильного детрита и переваривает его с одинаковой эффективностью (47%). Биттиум плохо усваивает растворенные органические вещества, живую зостеру и совершенно не усваивает бактерий.

Итак, относительные среднесуточные рационы при потреблении детрита у трех видов прозобранхий, обитающих в различных местах Мирового океана, оказались одного и того же порядка — от 1 до 5% . Что касается усвояемости детрита, то у видов, обитающих в водах Северной Америки (*L. irrorata* и *B. varium*), она оказалась фактически одинаковой — соответственно 45 и 47% . Однако у тропических видов (*P. sulcatus* и *C. granata*) усвояемость значительно выше — 70% .

Количественное изучение потребления другого важного трофического ресурса переднежаберных моллюсков — диатомовых водорослей — производилось в Черном море (Гаевская, 1954, 1956, 1958, 1959). Относительные среднесуточные рационы по сырому весу оказались следующими: у *Phasianella pontica* (65 мг) — $2,8$, у *Gibbula divaricata* (400 мг) — $7,2$, у *Rissoia splendida* (40 мг) — $4,1$ и у *Cerithiolum reticulatum* (48 мг) — $3,3\%$. Следовательно, четыре вида черноморских прозобранхий при потреблении ими диатомовых водорослей имеют относительный среднесуточный раци-

он 2,8 — 7,2%, т. е. того же порядка, что и у других видов при потреблении детрита.

Как было отмечено выше, бурые водоросли являются существенным пищевым ресурсом прозобранхий. У двух видов баренцево-морских гастропод — *Littorina obtusata* и *Lacuna pallidula*. согласно Кузнецову (1946), относительный, среднесуточный рацион сильно уменьшается с возрастом (табл. 1). Так, *L. obtusata* в возрасте 1 года имеет относительный среднесуточный рацион

Таблица 1

Относительный среднесуточный рацион у *Littorina obtusata* и *Lacuna pallidula*

Вид	Пища	Возраст, месяцы	Размер, мм	Вес, мг	Рацион, %
<i>L. obtusata</i>	<i>Fucus vesiculosus</i>	12	2,1	5	163,6
То же	То же	24	8,7	180	12,4
	• •	48—60	11,1	400	8,8
<i>L. pallidula</i>	<i>Fucus serratus</i>	1	1,5	5	654,0
То же	То же	4	3,1	25	84,0
• •	• •	14	6,6	75	48,0

Примечание. Вес ориентировочно рассчитан нами по данным Перцова (1952).

почти в 20 раз выше, чем у особей в возрасте 4—5 лет. У *L. pallidula* в возрасте 1 месяца рацион в 15 раз больше, чем у 14-месячных особей. Обращают на себя внимание большие значения величины рациона у *L. pallidula*, что связано, по-видимому, с большой скоростью роста этого вида: за 1 месяц *L. pallidula* достигает такого же веса, как *L. obtusata* за целый год. Таким образом, взрослые особи *L. obtusata* при потреблении бурых водорослей имеют относительный среднесуточный рацион того же порядка, что и у других видов при потреблении диатомовых водорослей и детрита. Что касается рациона *L. pallidula*, то он на порядок выше, чем у других прозобранхий.

По данным Кузнецова (1946), различные виды водорослей поедаются *Littorina rudis* неодинаково. Кормление этого вида пищей, составленной из различных водорослей, показало, что животное в наибольших количествах поедает зеленые водоросли — *Enteromorpha* и *Cladophora*, а бурые — *F. vesiculosus* и *P. littoralis* — значительно меньше. Общий относительный среднесуточный рацион у этой литторины составляет по сырому весу 2,1%.

Данные о потреблении двусторчатых морскими прозобранхиями сведены в табл. 2.

При потреблении двусторчатых взрослыми особями прозобранхий рационы находятся в пределах 0,5—16,0%, т. е. экстре-

Таблица 2

Относительный среднесуточный рацион у взрослых *Prosobranchia* при потреблении пищи двустворчатых

Вид	Пища	Вес, г	Рацион, %	Автор
<i>Varana thomasi</i>	Устрицы и мидии	5—200	0,8—0,5	Павлов, 1964
<i>Nucella lapillus</i>	Мидия	0,803—3,183	4,3—1,5	Беклешишев, 1962
<i>Urosalpinx cinerea</i>	Молодь устриц	Взрослые	1,0	Тюглов, 1960
<i>Polynices duplicatus</i>	Жуя	То же	16,0	Тюглов, 1960

нальные значения различаются в 30 раз. Однако необычно высокая величина рациона (16%) наблюдается лишь одного вида — *P. duplicatus*. У остальных видов величины рационов одного порядка (0,5—4,3%). Как правило, у особей меньших размеров относительные среднесуточные рационы выше, чем у особей больших размеров. Это видно из табл. 2, а также по данным Торсона, согласно которым молодь *U. cinerea* имеет рацион 30,0, а взрослые — 1,0% (у *P. duplicatus* соответственно 26 и 16%). По данным Иवानова (1964), нами были рассчитаны параметры зависимости количества поедаемой рапаной пищи (R) от веса моллюска (W). Степенной коэффициент в этой зависимости (b) имеет высокое значение (0,93), а коэффициент, характеризующий уровень процесса (a), равен 0,0086 (R и W выражены в граммах сырого веса, W — вес животного с раковинной).

Количественная сторона питания полихетами четырех видов р. *Coris* была изучена Коном (Kohn, 1959) в водах Гавайских островов. У животных сухим весом 25 мг (без раковины) относительные среднесуточные рационы оказались такими: *C. sponalis* — 4,6, *C. abbreviatus* — 3,4, *C. chaldaeus* и *C. ebraeus* — 1,2%. Таким образом, полихеты поедаются с такой же интенсивностью, как и двустворчатые моллюски.

Итак, к настоящему времени определены рационы у 18 видов переднежаберных моллюсков. Исследованиями охвачены все основные трофические ресурсы прозобранхий — растительный детрит, диатомовые и бурые водоросли, двустворчатые и полихеты. Как правило, относительные среднесуточные рационы (в %) при потреблении этих ресурсов характеризуются величинами одного порядка:

Растительный детрит	1—5	Двустворчатые	0,5—4
Диатомовые водоросли	1—7	Полихеты	1—5
Бурые водоросли	9—12		

Лишь бурые водоросли поедаются в большем количестве, нежели другие виды пищи.

Вызывает сожаление тот факт, что рационы обычно определялись у особей лишь одного размера. Между тем очевидно, что для продукционных расчетов нужны сведения по количеству пищи, поедаемой особями разных возрастов. Поэтому такого рода данные необходимо получить в первую очередь.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклашиев К. В.* 1952. Питание хищных литоральных беспозвоночных и их пищевые взаимоотношения с промысловыми рыбами и птицами.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 4.
- Гаевская Н. С.* 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 1. Питание брюхоногого моллюска *Rissoia splendida* Eichw.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 8.
- Гаевская Н. С.* 1956. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 2. Питание брюхоногого моллюска *Cerithium reticulatum* (Da Costa).— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 61, вып. 5.
- Гаевская Н. С.* 1958. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 3. Питание брюхоногого моллюска *Gibbula divaricata*.— Труды Мосрыбвуза, вып. 9.
- Гаевская Н. С.* 1959. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 5. Питание брюхоногого моллюска *Phasianella pontica* Milaschewitsch.— Труды Мосрыбвуза, вып. 10.
- Иванов А. И.* 1964. Количество пищи, потребляемое черноморской рапаной (*Rapana thomasi* Crosse).— Зоол. журн., т. 43, вып. 8.
- Кузнецов В. В.* 1946. Питание и рост растительноядных морских беспозвоночных Восточного Мурмана.— Изв. АН СССР, серия биол., № 4.
- Кузнецов В. В. и Магеева Т. А.* 1948. Материалы к биологической характеристике морских беспозвоночных Восточного Мурмана.— Труды Мурм. биол. ст. АН СССР, т. 1.
- Перцов Н. А.* 1952. Массовые беспозвоночные литорали Белого моря как компоненты питания рыб и птиц и методика определения их размеров и весов.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 4.
- Разин А. И.* 1934. Морские промысловые моллюски Южного приморья.— Изв. ТИНРО, т. 8.
- Цихон-Лукинина Е. А. и Силкина Р. Г.* 1971. Интенсивность питания и усвояемость пищи тропическими брюхоногими моллюсками *Palaemon sulcatus* и *Sasogeliana galatia*. Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Сб. 4.
- Чухчин В. Д.* 1970а. Способ питания и функциональная морфология пищеварительной системы некоторых тропических брюхоногих моллюсков семейства Strombidae.— Сб. «Эколого-морф. исследования донных организмов». Киев, «Наукова думка».
- Чухчин В. Д.* 1970б. Сравнительное исследование анатомии и гистологии пищеварительной системы некоторых моллюсков трибы *Surgaeacea* с различным характером питания. Эколого-морф. исследования донных организмов. Киев, «Наукова думка».
- Эбргрин А. Т.* 1951. Об изменении состава черноморской конхлиофауны в связи с ивняющей рапаной и о значении этого явления для палеонтологии.— Докл. АН СССР, т. 79, № 5.
- Яблонская Е. А.* Возможные изменения кормовой базы рыб Азовского моря при зарегулировании стока рек.— Труды ВНИРО, т. 31, вып. 1.
- Adams S. M., Angelovic J. W.* 1970. Assimilation of detritus and its associated bacteria by three species of estuarine animals.— Chesap. Sci., v. 11, No. 4.

- Ankel W. E. 1936. Prosobranchia. In: Grimpe G. a. Wagler E. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, B. 9. Leipzig.
- Bell H. P. 1927. Observations of the seasonal disappearance of certain marine algae in the tide pools.— Proc. Nov. Scot. Inst., v. 17, No. 1.
- Blegvad H. 1915. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on and in the sea bottom in Danish waters.— Rept. Dan. Biol. St., v. 22.
- Branch G. M. 1971. The ecology of *Patella* Linnaeus from the Cape Peninsula, South Africa. I. Zonation, movement and feeding.— Zool. Afr., v. 6, No. 1.
- Brown S. C. 1969. The structure and function of the digestive system of the mud snail *Nassarius obsoletus* (Say).— Malacologia, v. 9, No. 2.
- Carriker M. R. 1951. Observations on the penetration of tightly closing bivalves by *Busycon* and other predators.— Ecology, v. 32.
- Colton N. S. 1916. On some varieties of *Thais lapillus* in the Mount Desert region. A study of individual ecology.— Proc. Acad. nat. Sci. Philad., v. 68.
- Dongen A., van. 1956. The preference of *Littorina obtusata* for Fucacea.— Arch. neerl. Zool., v. 11.
- Fretter V. 1951a. Some observations on the British cypræids.— Proc. Malac. Soc. London, v. 29.
- Fretter V. 1951b. *Turbonilla elegantissima* (Montagu), a parasitic opisthobranch.— J. Mar. biol. Ass. UK, v. 30.
- Fretter V., Graham A. 1962. British prosobranch molluscs, their functional anatomy and ecology. London.
- Gore R. H. 1969. Scavengers of the mud flats.— Sea Front., v. 15, No 4.
- Graham A. 1938. The structure and function of the alimentary canal of aeolid molluscs.— Trans. Roy. Soc. Edinb., v. 59.
- Graham A. 1939. On a ciliary process of food collecting in the gastropod *Turritella communis* Risso.— Proc. Zool. Soc. London, v. 108.
- Graham A. 1955. Molluscan diets.— Proc. Malac. Soc. London, v. 31.
- Houbrick J. R. and Fretter V. 1969. Some aspects of the functional anatomy and biology of *Cymatium* and *Bursa*.— Proc. Malac. Soc. London, v. 38, No. 5.
- Hughes R. N. and Hughes P. I. 1971. A study of the gastropod *Cassia tuberosa* (L.) preying upon sea urchins.— J. Exp. Mar. Biol. Ecol., v. 7, No 3.
- Hunt O. D. 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth. J. Mar. Biol. Ass. UK, v. 13.
- Ino T. 1953. Biological studies on the propagation of Japanese abalone (genus *Haliotis*).— Bull. Tokay reg. Fish. Res. Lab., v. 5.
- Johnson C. R., Stablum W. 1971. Observations on the feeding behavior of *Conus geographus* (Gastropoda: *Toxoglossa*).— Pac. Sci., v. 25, No 1.
- Kier R. M. and Grant R. E. 1965. Echinoid distribution and habits, Key Largo Coral Reef Preserve, Florida.— Smithsonian. misc. Collect., v. 149.
- Kohn A. J. 1959. The ecology of *Conus* in Hawaii.— Ecol. Monogr., v. 29.
- Kohn A. J. 1968. Microhabitats, abundance and food of *Conus* (Gastropoda) on atoll reefs in the Maldives and Chagos Islands.— Ecology, v. 49.
- Kohn A. J. 1970. Food habits of the gastropod *Mitra litterata* Lamark: relation to trophic structure of the intertidal marine bench community of Hawaii.— Pacif. Sci., v. 24, No. 4.
- Leighton D. L. 1966. Studies of the food preference in algivorous invertebrates of Southern California kelp beds.— Pacif. Sci., v. 20.
- Leighton D. L. a *Booolootian* R. A. 1960. Feeding habits of the black abalone, *Haliotis cracherodil*.— Anat. Rec., 137.
- Lyman F. B. 1937. Food of *Cassia madagascariensis*.— Nautilus, v. 51.
- MacGinitie G. E., MacGinitie N. 1968. Natural history of marine animals. New York, MacGraw — Hill.
- Manzi J. J. 1970. Combined effects of salinity and temperature on the feeding, reproductive, and survival rates of *Eupleura caudata* (Say) and *Urosalpinx cinerea* (Say) (Prosobranchia: Muricidae).— Biol. Bull. (Woods Hole), v. 138, No 1.

- Meese N. S.* 1969. The feeding habits of the tulip cone.—*Haw. Shell. News.*, v. 17, No 2.
- Moore H. B.* 1938. Algal production and the food requirements of a limpet.—*Proc. Malac. Soc.*, v. 23.
- Moore D. R.* 1956. Observation of predation on echinoderms by three species of Cassidae.—*Nautilus*, v. 69.
- Morton J. E.* 1951. The ecology and digestive system of the Struthiolariidae (Gastropoda).—*Quart. J. micr. Sci.*, v. 92.
- Newell G. E.* 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders.—*Proc. Zool. Soc. London*, v. 144.
- Nicol E. A. T.* 1935. The ecology of a salt marsh.—*J. Mar. biol. Assoc. UK*, v. 20.
- Odum E. P. and Smalley A. E.* 1959. Comparison of population energy flow of a herbivorous and deposit-feeding marsh ecosystem.—*Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, v. 45.
- Paine R. T.* 1963. Trophic relationships of 8 sympatric predatory gastropods.—*Ecology*, v. 44.
- Perkins E. J.* 1958. The food relations of the microbenthos, with particular reference to that found of Whifstable.—*Kent. Ann. Mag. nat. Hist.*, v. 13, No 1.
- Pelseneer P.* 1935. Essai d'ethologie des mollusques.—*Acad. Roy. Belg., Cl. Sci., Publ. Fond. Agathon de Potter*, 1.
- Prashad B.* 1931. Further notes on Indian Ampullariidae (Pilidae).—*Proc. Malac. Soc.*, v. 19, No 4.
- Robertson R. and Frank A.* 1970. The feeding, larval dispersal, and metamorphosis of *Philippia* (Gastropoda: Architectonicidae).—*Pacif. Sci.*, v. 24, No 1.
- Robson G. C.* 1920. Observations of the succession of the gastropods *Paludetrina ulva* and *Ventrosa* in brackish water.—*Ann. Mag. nat. Hist.*, v. 9, No 6.
- Schroeder R. E.* 1962. Urchin killer.—*Sea Frontiers*, v. 8.
- Sounders P. and Wolfson F.* 1961. Food and feeding behavior in *Conus californicus* Hinds, 1884.—*Veliger*, v. 3, No 3.
- Southward A. J.* 1964. Limpet grazing and the control of vegetation on rocky shores. A Symposium of the British Ecological Society, Bangor 11-14 April, 1962. Ed. D. J. Crisp.
- Suter H.* 1919. Biological notes on *Alcithoe*, H. and A. Adams.—*Proc. Malac. Soc. London*, No. 13.
- Talbot F. H. and Talbot M. S.* 1971. The Crown of thorns starfish (*Acanthaster*) and the Great Barrier Reef.—*Endeavour*, v. 30, No. 109.
- Test A. R.* 1945. Ecology of California *Acmaea*.—*Ecology*, v. 20, No. 4.
- Thiele J.* 1929-1935. *Handbuch der Systematischen Weichtierkunde*. 4 parts: 1 - (1929), 4 - (1935). Jena.
- Thorson G.* 1960. Parallel level bottom communities, their temperature adaptation and their 'balances' between predators and food animals. *Perspectives in Marine Biology* Berkeley University of California Press.
- Turner H. J.* 1958. The effect of nutrition on the color of the callus of *Polynices duplicatus*.—*Nautilus*, v. 72, No. 1.
- Vahl O.* 1971. Growth and density of *Patina pellucida* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia) on *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) from western Norway.—*Ophelia*, v. 9.
- Yamamoto Y.* 1967. Food relations of dominant animals in marine benthic communities in Mutsu Bay.—*Sci. Rep. Tohoku Univ., Ser. IV*, v. 23.
- Yonge C. M.* 1937. The biology of *Aporrhais pes-pellicani* Linn. and *A. serresiana* (Mich.).—*J. Mar. Biol. Ass. UK*, v. 21.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В ТРОФИЧЕСКИХ ЦЕПЯХ МОРСКИХ БАССЕЙНОВ

А. Ф. Каревич

(Почтовый научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии)

Биологическая продуктивность водоемов обычно оценивается по продукции автотрофных организмов — создателей органического вещества. И, действительно, развитие однолеточных и многолетних водорослей и высших водных растений является основой биологической жизни водоемов, так как они обеспечивают нормом консументов последующих звеньев пищевой цепи.

Однако величина конечной и полезной для человека продукции далеко не всегда определяется первичной продуктивностью водоема. Из табл. 1 видно, что в южных морях СССР выход рыбной продукции повышается с увеличением первичной продукции, а в озерах эта закономерность нарушается. Но для обоих типов водоемов остается несомненным наличие огромного разрыва между первичной и конечной продукцией и наличие диспропорции их числовых показателей.

Химическая основа кормности озер, водохранилищ и малых или замкнутых морей зависит от поступления продуктивного слоя вод питательными солями, поступающими обычно с речным стоком, а открытых морей и океанов — от подъема к поверхности глубинных вод, несущих биогены. Этот процесс в естественных во-

Таблица 1

Величина первичной и вторичной продукции в некоторых водоемах
(Дацио, 1959; Винберг, 1952)

Водоем	Годовая продукция, т км ² сухого вещества						
	фито- планктон	фито- бентос	зоо- планктон	зоо- бентос	рыба		
					т, км ²	от фито- планктона, %	морские выври
Азовское море	900	—	16	120	0,0	0,00	—
Каспийское море	400	0,0	35,4	43,4	2,1	0,45	0,2
Черное море	200	5,8	60,0	13,6	0,0	0,35	0,02
Оз. Мелро	320	21,5	43,0	4,5	0,4	0,12	—
Оз. Виторни	230	40,5	54,3	7,6	0,3	0,12	—
Оз. Пароль	120	95,0	44,0	4,5	0,5	0,41	—

Таблица 2

Количество растительного и животного населения мирового океана, млрд т сырого веса (Богоров, 1967)

Группа организмов	Био-масса, (Б)	Про-дукция, (П)	П В	Количество энергии в организмах	
				КК* в сы-рого веса	КК в про-дукции
Продуценты					
фитопланктон	1,5	550	366	0,35	192 500
фитобентос	0,2	0,2	1,0	0,40	80
Консументы					
зоопланктон	21,5	53,0	2,5	0,50	26 500
зообентос	10,0	3,0	1,3	0,45	1350
нектон	1,0	0,2	1,5	1,1	220
Улов рыб	0,06	—	—	—	0,068

Здесь КК — калоналория

дояем неуправляем, и первичное звено пищевой цепи также обычно остается вне регулирующего воздействия человека.

Растворенные минеральные формы биогенов, особенно соединения фосфора и азота, используются фитопланктоном и донными водорослями чрезвычайно полно. Концентрация фосфатов, а часто и нитратов в водах многих морей (Баренцево, Черное и др.), в периоды вегетации растений уменьшаются до нулевых значений, а биомасса и продукция растительного планктона достигают огромных величин. Например, в водохранилищах, в мелководных заливах морей, в астуриях биомасса фитопланктона в теплое время года исчисляется десятками и сотнями граммов на 1 м². Однако уровень отдачи от них биогенов в виде ценного продукта (рыб) крайне низок. Так, из Азовского моря с уловами рыб изымается всего 3—6% азота от его годового поступления ввиду (77 тыс. т)¹. Следовательно, поступление азота в 33 раза, а продукция фитопланктона в 150 раз выше продукции рыб. Также малы биомасса и продукция конечного звена пищевой цепи (нектона) в океане и озерах по сравнению с продукцией фитопланктона (табл. 1 и 2).

Огромные потери биогенов и органического вещества на пути к конечным трофическим звеньям не позволяют определить полезную промысловую продуктивность океана и морей по продуктивности первичного звена. Давно возник вопрос: как уменьшить разрыв между первичной и промысловой продуктивностью водоемов, увеличив при этом выход полезной для человека продукции.

¹ Данные Азовского научно-исследовательского института рыбного хозяйства (АвНИИРХ).

В данной статье мы рассмотрим только общие пищевые связи в океане и некоторых морских бассейнах, чтобы выявить основные узлы, за счет которых возможно повышение выхода полезного биопродукта. Количественные показатели, конечно, не претендуют на точность. Они очень приблизительно характеризуют уровень использования продукции в пищевых цепях.

Океан

В течение огромного периода существования океана процессы круговорота веществ в нем стабилизировались, и его экосистема может рассматриваться как насыщенная видами, устоявшаяся «старая» и инертная модель. В ней уравновешены процессы поглощения и трат энергии, а скорость оборачиваемости вещества относительно постоянна. В нем определялись основные направления использования органического вещества и основные пищевые цепи, определялось и стабилизировалось влияние физико-химических условий отдельных зон на видовой состав, распределение и темп развития и роста организмов.

В «старых» экосистемах отношение валовой продукции (P) сообщества к его энергетическим затратам (R) — к дыханию животных и растений (P/R коэффициент, по Одуму, 1963) стремится к единице, т. е. траты энергии на создание живого вещества сообщества близки к тратам на его жизнедеятельность. Следовательно, и выход «свободной» продукции организмов в такой экосистеме должен быть относительно низок. Это и имеет место в океане: нектон в нем, по В. Г. Богорову (1967), составляет всего 0,036, а промысловые уловы — всего 0,01% первичной продукции.

Напомним, что на создание органического вещества растительным организмам необходимы и энергия, и материя, получаемые извне. Поток энергии солнца относительно постояен и односторонен, а траты энергии в экосистеме Земли невозвратимы, так как солнечная энергия переходит в тепловую при создании и деструкции веществ и рассеивается в пространстве. Напротив, элементы неорганической природы, участвующие в построении живой материи, не исчезают при ее отмирании, они вновь поступают в окружающую среду и многократно, принимают участие в новых циклах круговорота вещества и в новых процессах создания живого.

Поэтому уровень продуктивности экосистем и, в частности, уровень продуцирования водных биоценозов зависит от массы и скорости оборачиваемости веществ, участвующих в построении живых организмов, т. е., в конечном счете, от скорости роста и созревания самих организмов, от скорости их отмирания и минерализации.

Согласно Е. Одуму (1963), поток энергии и вещества, идущий от первичных продуцентов (в океане — клетки фитопланктона и другие водоросли), распределяются на две главные ветви: перилл

ветвь — пастбищная пищевая цепь, через нее направляется около 75% первичной продукции к живым организмам гетеротрофам; вторая ветвь — детритная — через нее направляется около 25% первичной продукции, переходящей в мертвое органическое вещество — детрит.

В первом потоке основные потери органического вещества возникают в результате трат на энергетические процессы преимущественно у гетеротрофных организмов и при переходе на следующий трофический уровень. Эти последние выражаются обобщенным коэффициентом, равным 10 (переходный кормовой коэффициент — КК).

Во втором потоке основные потери происходят при захоронении органического вещества первичных и вторичных продуцентов в глубинах и грунтах дна океана. Они составляют около 28—30% первичной продукции, по М. В. Федосову (1965). Частично растительный детрит используется донными организмами (черви, моллюски, некоторые ракообразные и др.).

Имеются многие попытки выявить распределение и расход первичного органического вещества и энергии в океане и морях (Богоров, 1966, 1967; Вияберг, 1962, 1968; Водяницкий, 1954; Дацко, 1959; Моисеев, 1971; Марти, Мартинсен, 1969; Федосов, 1965, и многие другие советские и зарубежные ученые). Из этих попыток явствует, что первичная продукция органического вещества как и продукция зооорганизмов, расходуется главным образом как корм последующим звеньям.

Если принять первичную продукцию органического вещества океана за год равной 550 млрд т (по Богорову, 1967 — табл. 2), а потерь вещества на каждом трофическом уровне около 25% (расчеты М. В. Федосова) и построить пищевую цепь для океана, состоящую хотя бы из четырех звеньев, то окажется, что продукция третьего звена (некто из мирных рыб и беспозвоночных) достигла бы 103 млрд т.

Если же использовать общепринятый переходный коэффициент, характеризующий траты органического вещества между трофическими уровнями в 10 раз, тогда продукция третьего звена достигла бы 5—6 млрд т, четвертого — 0,5—0,6 млрд т рыб и беспозвоночных (главным образом хищников), т. е. в зависимости от метода расчета разница в оценке продукции третьего звена достигает 20 раз и более.

Все эти величины продукции считаются завышенными. Как более достоверные принимаются выкладки В. Г. Богорова (1965, 1967). По его приблизительным расчетам ежегодная продукция организмов мирового океана (в млрд т) равна: фитопланктона — 550, зоопланктона — 53, зообентоса — 3, нектона (в том числе и рыбы) — 0,2 (табл. 2), следовательно, продукция нектона океана в 2750 раз меньше первичной продукции и в 280 раз меньше продукции зоопланктона и зообентоса, организмы которых и являются кормом для рыб. Но и эти величины конечной продукции орга-

низмов океана оспариваются — по П. А. Моисееву (1969) они в 2 раза ниже, чем по В. Г. Богорову.

Вылов полезных морепродуктов при современной вооруженности промысла может составить, по мнению П. А. Моисеева, всего около 80—100 млн т. Ежегодный улов рыб и беспозвоночных уже достиг в 1967 г. 54,5 млн т, а с неучтенным уловом — около 60 млн т (Мартинсен, 1969), что составляет $\frac{1}{3}$ продукции нектона, по В. Г. Богорову и $\frac{1}{2}$ — по П. А. Моисееву. Как увидим ниже, это очень высокий коэффициент использования продукции водных организмов и потому промысел в настоящее время уже испытывает трудности.

В связи с этим естественна мысль об ограниченности ресурсов мирового океана.

Чем обусловлен малый выход промысловой продукции при огромной биологической продукции первичных звеньев? Имеются ли ее безвозвратные потери или есть резервы? Эти вопросы потребуют длительных и тщательных исследований. В данной статье мы напомним только некоторые стороны этой проблемы.

Источники потерь биологической и промысловой продукции в океане

Допускаем, что основная масса организмов океана скována пищевыми цепями и их пищевые отношения достигают огромной сложности. В устоявшихся «старых» экосистемах все организмы, казалось бы, должны стать, в конечном счете, жертвами более крупных особей (кроме конечного звена). Однако, как ни тесно переплетаются пищевые связи гидробионтов и, по-видимому, большинство из них становятся добычей хищников, все же многим организмам удается выжить, созреть и дать потомство. Это указывает на существование в водоемах «материала», выпадающего из данного пищевого цикла и превращающегося в «трофические тупики».

В свое время Н. С. Гаевская (1948) указала на существование в природе «трофических тупиков», но эта мысль была встречена недоверчиво, а само понятие сужено. Нам же кажется эта мысль чрезвычайно плодотворной, и явление «трофических тупиков» в природных условиях более частое, если его трактовать расширительно.

«Мы понимаем под «трофическими тупиками» такое явление, когда данный вид первичной продукции непосредственно не используется консументами и прямым путем не вступает в трофический цикл водоема», — пишет Н. С. Гаевская (1948), и далее: «В основе явления трофических тупиков лежат те морфологические и химические особенности данного вида растений, которые делают невозможным их пищевое использование. Явление трофических тупиков широко распространено в природе и может достигать мощных масштабов» (стр. 45).

Если бы все организмы были доступны другим как корм, то они все давно были бы съедены, а конечное звено погибло бы от голода. Но этого не происходит вследствие недоступности, недостижимости массы организмов, которые и служат воспроизводительным стадом популяций.

Наиболее вероятны следующие возможности возникновения «трофических тупиков» в расширительном смысле этого понятия:

а) имеются стадии развития организмов, хорошо защищенные, и они хотя бы временно становятся недоступными «дежурным хищникам»; это — «трофические тупики» стадий развития организмов — «стадийные трофические тупики».

б) важное значение имеют размеры жертвы, вооруженность и т. д.

Мелкие организмы толщи воды (фито- и зоопланктон), как правило, интенсивно потребляются другими животными и, по-видимому, их продукция используется наиболее полно. Но они чрезвычайно репродуктивно способны и легко восстанавливают свою численность. Среди фито- и зоопланктона имеются не кормовые формы¹: кремневые водоросли, гребневки, медузы, вочесветки и др. (Кусморская, 1950), составляющие, по-видимому, огромные биомассы, выпадающие из пищевой цепи.

Но даже кормовые фито- и зооорганизмы вследствие неравномерного распределения и рассеянности их в биотопе, экологической недоступности и по другим причинам не включаются в пищевую цепь. В результате возникают «трофические тупики» и появляется «свободная» продукция.

Среди донных беспозвоночных, часто представленных крупными и лучше защищенными от врагов особями, количество видов, выпадающих из пищевой цепи, по-видимому, резко увеличивается: многие губки, гидроиды, иглокожие, моллюски и другие малосъедобны или по мере роста их особи становятся несъедобными, или недоступными как корм для многих других организмов.

В классе рыб также имеются трудные для поедания формы: с широким телом, сильно вооруженные (скорпеновые и др.) и ядовитые или активные рыбы, рыбы, снабженные электроорганами, а также хорошо защищенные, очень крупные мирные и особенно хищные рыбы. В результате возникают «соматические», «индивидуальные» трофические тупики.

в) немаловажное значение имеет концентрация, рассеянность кормовых организмов. При малых концентрациях корм перестает быть доступным и возникают «популяционные» трофические тупики.

г) организмы последних звеньев пищевой цепи, как правило, также являются трофическими тупиками — «Тр. т. пищевых це-

¹ Совершенно несъедобных видов нет, но имеются виды, которые поживаются только приспособленными к ним копсументами.

ней». Даже в «старой», сбалансированной экосистеме океана имеется утечка организмов на всех трофических уровнях.

д) в обеднении пищевых цепей ведет к вымыванию (кратковременное или перманентное) органического вещества из круговорота веществ вследствие экологических причин.

В некоторых зонах океана сложились неблагоприятные термические условия для создания и использования органического вещества. В суровых районах Арктики и Антарктики, в глубинных зонах океана и т. д. процессы построения органического вещества замедлены, а его использование неовольно вследствие ненасыщенности биомассой, т. е. вследствие отсутствия или малой численности потребителей. В таких условиях недоиспользуемое вещество растительный увеличивает детритный поток, минерализация его замедляется, что приводит к замедлению оборачиваемости вещества, т. е. возникают «трофические туннели» в экосистеме.

В тропических зонах, наоборот, скорость процессов создания и деструкции органического вещества очень велика, потребление нарождающихся организмов огромно и пищевые цепи в принципе сбалансированы. Поэтому трофические туннели носят здесь «соматический» и «популяционный» характер, они кратковременны и локальны.

В других районах неустойчивые физико-химические условия среды (колебания солености, уровня морей, течений, газовый режим и т. д.), как и географическая изоляция водоемов, являются причиной обеднения видового состава экосистем отдельных районов океана, эстуарий, заливов, солоноватоводных морей (Черного, Балтийского, Аральского и др.). Это приводит к тому, что пищевые цепи не завершены и не насыщены и кормовые ресурсы водоема используются неовольно или не вполне рационально, в результате возникают резервы корма, что также ведет к образованию своеобразных «трофических туннелей».

е) деятельность человека приобретает все большее значение в жизни водных систем и накладывает заметный отпечаток на процессы создания органического вещества в водоемах, его распределение в пищевых цепях и использование. Так, загрязнение вод радиоактивными и промышленными отходами, изъятие речного стока, создание быстродвижущегося транспорта и постройка каналов приводят к нарушению и трофических связей в экосистемах отдельных районов океана, морях, заливах и т. д., что также способствует отрицательной утечке организмов из сферы трофики.

Выше были показаны возможные каналы утечки органического вещества и продукции живых организмов из пищевых цепей океана, попытаемся выразить эту утечку и распределение продукции организмов в пищевых цепях в очень приближенных количественных показателях.

Исходя из величин первичной продукции, предложенной В. Г. Богоровым (1967), и используя данные М. В. Федосова, Р. Одума и других о распределении органического вещества в оке-

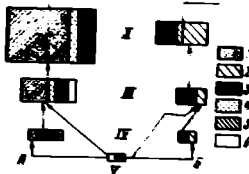
Рис. 1. Схематическое распределение органической продукции на разных трофических уровнях в океане (в % от 1)

А — планктоническая пищевая цепь (п. н. ц.), Б — донная (п. н. ц.)

Рисунки цифрой — генеральная продукция (пр.) организмов трофических уровней: I — планктоническая продукция — 5,6; II — пр. зоопланктона — 2,6; бентоса — 3,5; III — пр. рыб-планктофагов — 2,7, рыб-бентофагов — 0,17; IV — пр. хищников I порядка — 0,31; V — пр. хищников II порядка — 0,065;

I — продукция, связанная с планктонической п. н. ц.: фитопланктон — 375 (68%); зоопланктон — 27 (70%); рыб-планктофаги — 1,4 (68%); хищники I порядка — 0,848; II — продукция, связанная с донной п. н. ц.: фитобентос

и фитобентос — 30 (7%); амфибос — 1,75 (50%); рыб-бентофаги — 0,06—0,07; хищники — 0,015; 3 — продукция: 4 — побочные пищевые цепи; 5 — планктоническая продукция; 6 — улов. Продукция, выходящая из п. н. ц. (трофические и промысловые туши): фитопланктон — 137 (25%); зоопланктон — 11 (30%); амфибос — 1,75 (50%); рыб-планктофаги — 1,1 (60%); бентофаги — 0,06—0,11 (48%); хищники I порядка — 0,12; хищники II порядка — 0,005. Улов: общий общий — 0,653, в том числе планктофагов — 0,628—0,632, бентофагов 0,007, хищников 0,01



ане, можно допустить, что в виде корма в нем используется большая часть продукции организмов первых трех трофических уровней: фитопланктона не менее 70—75, зоопланктона 70, зообентоса около 50, рыб-планктофагов 60%. Далее трофическое использование продукции снижается: потребление рыб-бентофагов до 30—40%, хищников I порядка — 30%, хищников II порядка — условно 0. При отмирании последние обогащают последующий кругооборот органических веществ.

Схематическое распределение органической продукции в океане можно представить как на диаграмме (рис. 1). В ней поток органического вещества разделен на две основные пищевые цепи¹:

1. На пелагическую пищевую цепь: фитопланктон — зоопланктон — зоопланктофаги — пелагические хищники I порядка — хищники II порядка.

2. На донную и нектобентическую пищевую цепь: фитопланктон (живой и отмирающий) и фитобентос — донные и придонные беспозвоночные — бентофаги (рыбы, беспозвоночные) — придонные хищники I порядка — хищники II порядка.

Источником жизни для консументов обеих пищевых цепей океана являются одноклеточные водоросли — фитопланктон. Не-

¹ Условные сокращения: п. н. ц. — пищевая цепь, пр. — продукция.

измеримо меньшее значение имеют доминирующие многоклеточные водоросли, обитатели мелководных прибрежных зон. При переходе на следующий трофический уровень принимается коэффициент потерь (КК) — на энергетические траты — равным 10, хотя он и оспаривается многими исследователями, как слишком низкий.

Пелагическая пищевая цепь. Большая часть продукции фитопланктона поглощается как корм в пелагической пищевой цепи (и. ц.). Зоопланктон и рыбы-фитофаги выедают не менее 375 млрд т (63% продукции). По-видимому, не менее 38 млрд т (7%) фитопланктона и фитобентоса используется в донной пищевой цепи, и потери составляют около 137 млрд т (25%).

На этой кормовой базе возможен прирост продукции зоопланктона около 38 млрд т в год. Допускаем, что около 70% этой массы становится пищей рыб, беспозвоночных и млекопитающих (китов), а остальная выпадает из пищевой цепи.

Тогда вероятная продукция зоопланктофагов рыб и беспозвоночных могла бы достигать 2,7—3 млрд т; возможно ее использование хищниками около 60% (1,6 млрд т), тогда 1,1 млрд т планктофагов выпадает из пищевой цепи, являясь «трофическим тупиком» и может быть использована человеком, но ежегодный улов рыб-планктофагов составляет всего около 0,032 млрд т (61% мирового улова рыб), или 1,0% их продукции (см. табл. 3).

Мы допустили, что по обеспечению кормом продукцию хищников I порядка можно принять около 0,16 млрд т. Из нее используется как корм хищниками II порядка не более 30%, или около 0,048 млрд т, около 50% (0,08 млрд т) недоступно как корм, из-за дисперсности и укрытий, крупных размеров, вооруженности и т. п. и отмирает около 20% (0,032 млрд т). Возможно, что степень использования мелких хищников более высокая.

Улов хищников I порядка в 1966 г. составил примерно 10 млн т (рыб 9,4 млн т, кальмаров 0,606 млн т), или около 6,0% их общей продукции.

Крупные хищники II порядка (V трофический уровень) кормятся в основном за счет рыб планктофагов, бентофагов и более мелких хищников. Им потребляется не менее 30% хищников I порядка пелагиали (0,048 млрд т) и дна (0,0015 млрд т). Эта кормовая база обеспечивает продукцию крупных хищников не менее 0,005 млрд т. Их мировой улов составил около 1,2 млн т, или 24% их продукции.

В результате такого гипотетического распределения органического вещества в пелагической пищевой цепи используется (в млрд т): растений 375, животных 29, из них рыб и крупных беспозвоночных 1,7. Основная масса продукции организмов трех трофических уровней этой цепи от 60 до 70% вовлекается в пищевую цепь. Между первым и вторым звеном почти нет непродуцируемых потерь, кроме ранее указанных, это недоступные для зоопланктона клетки фитопланктона из-за их размеров, дисперсности (20%) и не кормовых свойств (5%).

Потери между звеньями планктонной цепи (соответственно в млрд т) составляют: фитопланктона 137, зоопланктона 11, планктофагов 1,1 и хищники I порядка 0,112. Потери продукции консументов составляют 12,212 млрд т, из них рыбы и крупные беспозвоночные около 0,123 млрд т.

Однако следует указать, что в этом расчете не учтена значительная разветвленность пищевых цепей на каждом трофическом уровне. Если принять, что продукция каждого трофического уровня интенсивно использовалась не только последующим звеном, но и давным и предыдущим, например мирные зоопланктеры поедаются хищными copeподами, гребневиками, медузами и другими беспозвоночными, а пелагические рыбы, и особенно их личинки, другими «мирными» рыбами и многими беспозвоночными, то вполне правомочно предположить, что этот остаток продукции — «продукция трофического тупика», каждого трофического уровня, вероятно, уменьшается еще примерно в 10 раз в соответствии с кормовым коэффициентом, принятым для планктофагов¹. Тогда утечка из трофической цепи пелагиали океана составит относительно малую величину — 1,22 млрд т рыб и беспозвоночных.

Донная пищевая цепь. В нее направляется всего 7—10% живого и отмирающего фитопланктона. Донные беспозвоночные существуют за счет детритного потока, который существенно увеличивает их кормовую базу. В соответствии с кормовыми коэффициентами и условиями питания продукция организмов дна, по-видимому, не превышает 4—5 млрд т, но, согласно В. Г. Богорову, принимаем ее равной 3—3,5 млрд т.

Ввиду того, что многие донные беспозвоночные менее доступны как корм, чем зоопланктеры, можно предположить, что трофические тупики дна составляют более 30% (1,05 млрд т) продукции зообентоса, около 20% (0,7 млрд т) остается неиспользованной по другим причинам, тогда рыбам и беспозвоночным-бентофагам достается в качестве корма около 50% продукции бентоса — около 1,75 млрд т.

На этой кормовой базе возможна ежегодная средняя продукция рыб бентофагов около 0,17 млрд т, если принять КК=10, но она, вероятно, в 2—3 раза ниже (0,06—0,09), так как кормовые коэффициенты у донных рыб, питающихся грубыми кормами, не менее 20—30. Улов донных рыб в 1966 г. составлял примерно 7,0 млн т, или 10% общей их продукции. Донные рыбы растут быстрее и выходит из-под пресса хищников на более ранних стадиях развития.

Допускаем, что около 40% (0,032 млрд т) их продукции поедается хищниками, остальные по разным причинам выпадают из пищевой цепи (0,052 млрд т). Следовательно, запас кормовых рыб для донных хищников относительно мал, и их вероятная продукция

¹ В последующем возможно введение поправок индивидуальных кормовых коэффициентов для конкретных пищевых цепей.

при $KK = 7$ около 0,005 млрд т. Из нее около 30% поедается хищниками II порядка, которые за счет донных хищников производят около 200 тыс. т в год, остальная (пока не поддающаяся расчету) продукция формируется за счет мврных рыб.

Общая веронтная продукция донных хищных рыб океана не менее 5200 тыс. т. Из нее используется в качестве корма около 2 млн т, промыслом примерно 600—800 тыс. т (12—15%). Тогда остается в океане примерно 2,6—3,0 млн т донных хищников. Них отлов, по-видимому, окажется наиболее затрудненным из-за их защищенности, дисперсности и малоцеловности.

В результате этих чрезвычайно ориентировочных и схематичных расчетов выявляются следующие узлы выпадения организмов из донной пищевой цепи (в млрд т): зообентос — 1,75, бентофаги — 0,042; хищники I и II порядков — 0,0026. Тогда остаток продукции всех консументов дна около 1,8 млрд т, из которых за счет трех последних звеньев (рыба) — всего около 0,043 млрд т.

Остаточная продукция пелагиали и дна это и есть возможный для использования человеком резерв живых организмов, который может изыматься без видимых нарушений экосистемы океана. Этот резерв не так уж велик — всего 0,163 млрд т, из него 0,12 млрд т обитателей пелагиали и 0,043 млрд т дна. Современный мировой улов морепродуктов составил около 60 млн т, т. е. изымается около 40% резерва.

Из сопоставления двух основных пищевых цепей океана — планктонной и донной — можно видеть, что первая цепь более мощная, в нее вовлечено примерно в 10 раз больше живого первичного вещества, чем в донную.

Первичное органическое вещество и продукция консументов наиболее полно используется в пелагиали (фитопланктон — зоопланктон — планктофаги — пелагические хищники). Относительные потери продукции организмов в ней меньше, чем в донной, но абсолютные величины потерь очень велики и важная со 2-го звена они примерно в 6—10 раз больше, чем в донной. Эта последняя неизмеримо менее продуктивна по валовой продукции, чем планктонная (см. рис. 1).

Преобладание продукции пелагиали над продукцией дна и является характерной чертой океана. Наибольшей численности в нем достигают стада планктофагов — они в основном и облавливаются промыслом. По данным Г. В. Мартинсена (1907) и П. А. Моисеева (1969), 65% мирового улова рыб состоит из представителей пелагических рыб — преимущественно планктофагов (сельдь, анчоуса, сардины). Типичные бентофаги — камбаловые, пикша и другие составляют менее 5%.

Разница в объеме продукции пищевых цепей океана зависит от:

- а) большей величиной продуктивного биотопа пелагиали, чем дна;
- б) скорости продуцирования организмов. Скорость оборачивае-

ности органического вещества в пелагической цепи значительно больше, чем в донной. Короткоцикловыми пелагическими организмами — фито- и зоопланктом, а также рыбы (сардина, анчоусы и др.) в несколько раз быстрее созревают, чем многие донные организмы (водоросли, беспозвоночные, рыбы). Сравнительный коэффициент их продуцирования (СКП)¹ выше, чем длиннопцикловых организмов (Карпович, 1970).

Основная масса пищевого материала, поглощаемая короткоцикловыми организмами, направляется на процессы воспроизводства, чем обеспечивается высокий урожай и быстрое пополнение численности популяции (Никольский, 1965). Их Р/В-коэффициенты колеблются от 30 (зоопланктон) редко до 0,5 (рыбы).

Организмы дна обычно более длиннопцикловы, и они продуцируют менее интенсивно. Их Р/В-коэффициенты, как правило, ниже единицы, а часто не превышают 0,2 и даже 0,1.

Если органическое вещество рассматривать, как переменный капитал водоемов, то в устойчивых, насыщенных «старых» экосистемах основная его масса (не менее 70%) включается в круговорот данного цикла и снова в пищевую цепь. Если нормовые ресурсы рассматривать как «оборотный капитал», то от скорости его оборота (в процессах создания и разрушения) зависит и «прибыль». Прибылью является в данном случае продукция организмов, создаваемая ими на любом трофическом уровне. Однако, как мы видели, объем продукции тем больше, чем ниже трофический уровень, и, следовательно, получение единицы продукции требует разных затрат органического вещества, а ее «биологическая стоимость» может быть оценена по положению организма в трофической цепи или, что то же, по тратам кормов во всех предыдущих звеньях пищевой цепи, выраженных тратами первого звена по величине оплаты этих кормов колесумматами, в виде прироста их сомы и в виде наращивания массы их популяциями и, наконец, по скорости оплаты, потребленных и затраченных на их жизнедеятельность кормов в период завершения биологического цикла.

Степень и скорость утилизации кормов, а также скорость и величина их оплаты, прежде всего зависит от видового состава организмов, включенных в пищевую цепь. Если последняя состоит из организмов, быстро созревающих, то и скорость оборачиваемости органического вещества, привлеченного из кормовых организмов, увеличивается. Такая пищевая цепь биологически более «дешевая», чем составленная из длиннопцикловых организмов. Следовательно, оборачиваемость органического вещества в единицу времени тем выше, чем короче биологические циклы видов, свя-

¹ СКП — это показатель, получаемый в результате сравнения средних годовых приростов веса особей любых рыб за период их созревания и сравнения длительности этих периодов. Этот показатель позволяет сразу оценить соматическую продуктивность рыб с разным темпом роста и созревания (Карпович, 1970).

занных трофическими отношениями, и чем ближе эти виды к первичному звену.

Еще нет достаточных данных для вычисления средней скорости оборачиваемости органического вещества в пищевых цепях пелагиали и дна океана. Но можно допустить в соответствии с принятыми Р/В-коэффициентами (Богоров, 1967), что оборачиваемость материи и, следовательно, продуцирование органического вещества донными беспозвоночными организмами в океане в среднем почти в 10 раз ниже, чем зоопланктовыми, а скорость нарастания общей продукции мирных рыб дна, вероятно, в 2,5—5 раз ниже, чем пелагических. Отсюда и общие скорости продукционных процессов дна, по-видимому, протекают не менее чем в 5—6 раз медленнее. Скорости продукционных процессов определяют возможные величины эксплуатации и чувствительности к ней. Многие донные организмы во много раз более чувствительны к перелову, чем пелагические.

В настоящее время человечество, образно выражаясь, вынуждено «питаться крохами с барского стола», т. е. остатками от прищипывания консументов. Эти остатки, по-видимому, могут извлекаться без коренного нарушения общих циклов создания живой материи и потока энергии, а следовательно, и экосистемы океана. Однако эксплуатация остаточной продукции организмов не является легким делом, остаточная продукция не может полностью изыматься, поскольку не все объекты, дающие биопroduкцию, являются промысловыми в современных условиях.

Обычно в водоемах соотношение числа промысловых и непромысловых видов рыб, беспозвоночных и водорослей устанавливается не в пользу первых. Почти в любом водоеме число промысловых видов (рыб или беспозвоночных) значительно меньше, чем непромысловых. В мировом рыболовстве перечень эксплуатируемых видов рыб не превышает нескольких сотен наименований при разнообразии ихтиофауны (20 тыс. видов и более).

Однако популяции промысловых видов часто многочисленны (сельди, тресковые, камбаловые, тунцовые и другие рыбы; крабы, лагусты, кальмары и другие беспозвоночные), их массовость позволяет им выигрывать в конкурентных отношениях с другими обитателями в их биотопе. И все же общая масса и продукция промысловых видов, даже в периоды их численного расцвета, по-видимому, значительно меньше всех непромысловых видов, вместе взятых. К сожалению, этим вопросом занимаются мало и расчетов затрат энергии и органического вещества, идущих на продуцирование промысловых и непромысловых кормовых и пскормовых объектов, не имеется.

Не все промысловые рыбы с одинаковой интенсивностью поддаются отлову. По расчетам Е. Г. Бойко (1961) и других, в южных морях СССР легко отлавливается около 30% продукции массовых пелагических рыб (туньки и др.). Более интенсивный отлов возможен при их искусственной концентрации.

Донные рыбы и беспозвоночные, как правило, выдают меньшую продукцию, чем пелагические, но более доступны для промысла и потому при интенсивном их отлове легко превысить их продукцию, что означает перелов. Возникает вопрос: может ли вылов морепродуктов, который составляет сейчас очень малую величину, по сравнению с запасами животных в океане и их общей продукцией, оказать влияние на изменение экосистемы и продуктивность океана?

Как мы видим, улов организмов моря составляет около 0,06 млрд т, или 0,01% первичной продукции. Такая малая величина улова едва ли может оказать существенное влияние на уменьшение первичной и «общей биологической» продуктивности океана.

Но отлов 1/3 продукции только промысловых, эксплуатируемых видов — величина существенная и может вызвать нарушения в составе популяций отдельных промысловых объектов, изменить межвидовые, популяционные и пищевые связи.

В настоящее время отмечается снижение численности некоторых промысловых видов рыб (камбаловых, тресковых, окуневых, лососевых, осетровых и др.), беспозвоночных (устриц, омаров, крабов, langустов и пр.), а многие виды уже давно поддерживаются искусственным путем (лососевые, устрицы и т. д.).

Перелову подвержены чаще всего донные популяции, крупные долго растущие рыбы, т. е. виды, связанные донной пищевой цепью. Как мы видели, эта цепь маломощная и с более замедленной оборачиваемостью органического вещества и потому наиболее уязвима. При перелове отдельных видов поток органических веществ не изменится и существенного снижения биологической продуктивности океана не произойдет. Пострадавшие от перелова популяции (виды) будут заменены другими, но, как правило, более короткоцикловыми видами с малорослыми особями.

Резервом для повышения уловов могут быть популяции, быстро накапливающие органическое вещество, и организмы пищевых тупиков, в том числе водоросли, крупные беспозвоночные, хищные рыбы. К сожалению, организмы пищевых тупиков часто являются и промысловыми тушками: губки, асцидии, медузы, гребешники, иглокожие, крупные моллюски, мелкие мирные и хищные рыбы и другие, но их вполне возможно использовать для кормовых и технических целей.

В свете изложенного следует признать, что наиболее существенным с хозяйственных позиций является не повышение общей продуктивности океана через усиление первичного звена пищевой цепи (удобрение моря, подъем глубинных вод в верхние слои и т. д.). Эти меры в современных условиях не принесут большого хозяйственного эффекта, так как любое добавление к первичной продукции растворится в первых звеньях консументов, и добавочный продукт, полученный за счет удобрения, будет столь мал в конечных звеньях, что на долю полезных человеку продуктов придется ничтожная величина. Наиболее действенными могут быть меры

воздействия на консументов: отлов хищных рыб, меры охраны ценных гидробионтов, меры по их разведению и акклиматизации (Моисеев, 1969).

В следующем разделе мы попытаемся рассмотреть некоторые из затронутых вопросов на менее мощных, но лучше изученных экосистемах наших южных морей.

Черное море

Вопрос о продуктивности Черного моря издавна является спорным и до настоящего времени окончательно не решен. Очень большое внимание проблеме биологической и промысловой продуктивности уделил профессор В. А. Водяницкий (1954). Привлекая материалы полевых наблюдений о запасах и продуцировании организмов разных трофических уровней, он обрисовал пищевые связи основных групп животных и растений, определил важнейшие каналы трат органического вещества в Черном море и высказал ряд очень ценных соображений о характере продуцирования, величине и использовании биологической продукции. В. А. Водяницкий пришел к выводу о значительной биологической продуктивности этого моря и имеющихся в нем резервных рыб (шпрот) для промысла. Но оказалось, что добыть эти резервы человеку очень трудно.

Используя основные положения и материалы В. А. Водяницкого и других авторов, В. Г. Дацко (1959 г.) представил процесс продуцирования и трат органического вещества в количественных показателях. В построениях этих двух авторов имеются некоторые различия. Однако следует согласиться с замечаниями В. А. Водяницкого (1954, стр. 423): «В оценке биомассы и продукции отдельных групп населения Черного моря и определения его промысловых ресурсов возможны многие варианты, поскольку не все еще известно в деталях. Один из этих вариантов приведен выше (стр. 422). Но как бы мы ни изменяли отдельные цифры, общая картина совершенно ясна». Действительно, основные тенденции продуцирования и использования продукции первичного органического вещества в этом море в основном обрисованы и позволяют построить схему генеральных трофических цепей (рис. 2).

В Черном море наблюдается относительно слабое развитие фитопланктона ($300-400 \text{ мг/м}^3$), и оно кажется «бедным», по сравнению с Азовским и даже Каспийским. Но относительная величина первичной продуктивности (кормового фитопланктона), по мнению В. А. Водяницкого, мало отличается от Средиземного моря. Особенно богата жизнью континентальная часть моря. Здесь биомасса планктона и бентоса примерно в 10 раз выше, чем в глубинной части.

Общезвестно, что жизнь в Черном море возможна в верхнем 200-метровом слое объемом около 7 тыс. км³. Нижележащие слои заражены сероводородом и непригодны для обитания растений и животных. Несмотря на это, в Черном море, как и в океане, пола-

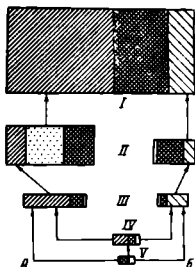
В и с. з. Схематичное распределение продукции организмов на разных трофических уровнях в Черном море (в млн т)

А — пелагическая пищевая цепь (п. ц.); В — донная (п. ц.)

Римские цифры — годовая продукция (пр.) организмов трофических уровней: I — первичная продукция — 1500; II — пр. зоопланктона — 132; бентоса — 37; III — пр. рыб-планктофагов — 2,5; рыб-бентофагов — 0,35; IV — пр. хищников I порядка — 0,3; V — пр. хищников II порядка — 0,017; улов — 0,05.

Продукция, скованная пелагической п. ц.: фитопланктон — 800; зоопланктон — 25; рыбы-планктофаги — 2; хищники I — 0,2; продукция, скованная донной п. ц.: фитопланктон и фитобентос — 370; зообентос — 70; рыбы-бентофаги — 0,27; хищники I — 0,04. Продукция, вылавливаемая п. ц. (трофические и промысловые тушки) фитопланктон — 500; зоопланктон — 40; зообентос — 30.

рыбы: планктофаги — 0,5; бентофаги — 0,07; хищники — 0,01; улов: общий годовой — 0,025—0,050, в том числе: планктофагов — 0,02—0,03; бентофагов — 0,01; хищников — около 0,01



гическое сообщество более мощное, чем дождев. Это обусловлено обширностью глубиной области и относительно узкой континентальной ступенью, ограничивающей развитие донных биоценозов.

Остатки отмирающих организмов пелагиали и дна, минерализуясь, обогащают глубины моря. Частично продукты разрушения органического вещества надолго задерживаются, а частично с вертикальными токами воды поднимаются в верхние слои и обогащают их биогенами. Внутренний круговорот веществ в Черном море более замедлен, чем в мелководном Азовском. И все же, по мнению В. Г. Дацко (1959), гетеротрофы Черного моря и уровень их продуцирования не могут поддерживаться только за счет фитопланктона и фитобентоса. Немаловажную роль в питании беспозвоночных животных играют бактерии, продукция которых достигает в Черном море огромных величин.

Однако значение бактериального питания пока не определено с необходимой точностью и установить долю бактерий в пищевых цепях не представляется возможным. Поэтому объем продукции беспозвоночных и рыб определяли, исходя из годовой продукции растений (см. рис. 2). Энергетические траты между трофическими уровнями рассчитаны по кормовым коэффициентам (КК), полученным для беспозвоночных многими авторами (Гаевская, 1945; Гресе, 1963; Жукова, 1957; Карпович, 1970, и др.).

Средняя годовая продукция фитопланктона Черного моря оценивается примерно в 1—1,5 млрд т, а продукция бактерий в 3,375 млрд т. Эти группы организмов и являются основой жизни гетеротрофов. На массе их органического вещества, в конечном счете, и строятся планктонная и донная (в значительной мере детритная) пищевые цепи; за их счет обогащаются и глубины моря.

Фитобентос в трофике водоема играет меньшее значение, чем упомянутые выше группы, так как его годовая продукция — 20 млн т — составляет всего 0,4% от продукции фитопланктона и бактерий, вместе взятых, и не может изменить соотношения в основных пищевых цепях. Хотя при рассмотрении конкретных пищевых цепей прибрежных зон фитобентос и его детрит могут занять ведущее положение (Грезе, 1963).

Первичное органическое вещество Черного моря распределялось по двум основным трофическим потокам: пелагическому и донному.

Пелагическая пищевая цепь. Основными потребителями фитопланктона (живых клеток и детрита с бактериями) в Черном море являются организмы зоопланктона. Его средняя биомасса А. П. Кусморской (1950) оценивается в 300 мг/м³, из которых около 50% представлено ценными кормовыми формами, преимущественно копеподами, и около 50% не кормовыми (почесветки, гребневик, медузы и др.)¹. Общие запасы зоопланктона моря в слое 0—100 м составляют около 11,0 млн т, а годовая продукция при Р/В-коэффициенте 30—330 млн т (Дацко, 1959). Для получения такой продукции зоопланктерам требуется в год, даже при КК=5, около 1650 млн т корма, что составляет 36% продукции фитопланктона и бактерий, вместе взятых, и превышает продукцию фитопланктона почти в 1,5 раза. Если бы продуцированно зоопланктеров было столь высоким, то и перитическая зона моря была бы более богатой, но этого не наблюдается. В связи с этим оказалось необходимым уточнить расчеты В. Г. Дацко. Последние данные позволяют принять Р/В коэффициент для кормовых зоопланктеров (копепод) равным 12. Тогда возможная годовая продукция зоопланктона будет около 132 млн т. Для ее паразитации при КК=6 потребуется около 800 млн т растительных организмов в год (53% продукции фитопланктона). Остальная часть первичной продукции не используется как корм, клетки отдельных видов являются трофическими тупиками или слишком разрежены и, отмирая, быстро опускаются в сероводородную зону.

Зоопланктон потребляется преимущественно рыбами-планктофагами: шпротом, туньей, сардинкой, хамсой и т. д., а также молодью всех других рыб и в побочных пищевых цепях беспозвоночными, например, ноктилюкой, гребневиками и другими (Кусморская, 1950; Лазарева, 1962; Миронов, 1954, и др.).

Запасы рыб планктофагов В. А. Водяницкий оценивает в 5 млн т, в их продукция (по Дацко) — около 2,5 млн т. Для получения такой продукции планктофагам необходимо при КК=10, 25 млн т зоопланктона. Тогда продукция зоопланктона распределяется следующим образом: примерно 19—20% (25 млн т) поедается рыба-

¹ Наблюдения показывают, что и эти формы зоопланктона частично используются как корм (Миронов, 1954) и поэтому запасы ненормовых организмов выше — около 30% биомассы. Для расчетов принимаем эту величину.

ми — зоопланктофагами; около 50% (67 млн т) уничтожается в побочных пищевых цепях (хищными беспозвоночными, личинками донных и хищных рыб и т. д.) и не менее 30% (40 млн т) приходится на долю некормовых или недоступных по разным причинам форм (трофические тупики), которые, в конечном итоге, отмирают, минерализуются и обогащают внутренний круговорот вещества моря.

Продукция рыб-планктофагов — 2,5 млн т — распределяется (по Водяницкому) следующим образом: основная масса (79%) продукции мелких пелагических рыб (шпрот, кильки, отчасти хамсы и др.) поедается хищниками I порядка (сельди, скумбрия, сарган, ставрида и др.) и II порядка (пелагида, луфарь). Мирные и хищные рыбы потребляются также хищниками-гигантами (дельфин, тунец и др.).

В собственно Черном море отлавливается в среднем около 0,025—0,03 млн т рыбы (250 тыс. ц), а с учетом уловов хамсы и других рыб в Керченском проливе — около 0,05 млн т (Аверкиев, 1960), т. е. всего 1—2% от продукции пелагических рыб. Недоступными оказываются около 0,5 млн т (25% продукции) рыб, а возможно и этот остаток поедается в побочных пищевых цепях.

Донная пищевая цепь. Запасы зообентоса Черного моря оцениваются в 15 млн т, а средняя годовая продукция в 37 млн т (Р/В-коэффициент = 2,5). Для поддержания такой продукции донным беспозвоночным необходимо (КК = 10) около 370 млн т преимущественно растительного корма (фитопланктон, фитобентос и детрит).

Основными потребителями зообентоса являются рыбы (барбуля, глосса, некоторые виды бычков, горбыли и др.), их запасы оцениваются в 0,7 млн т, а продукция — в 0,35 млн т. Они потребляют относительно мало бентоса — всего около 7 млн т (19% продукции), даже если принять для них КК = 20. Вылавливается беспозвоночных в Черном море (мидии, устрицы) ничтожно мало — всего 20 тыс. ц. Тогда основная масса годовой продукции зообентоса (81%) подвергается деструкции. Это довольно неожиданно для Черного моря, возможно часть бентоса выедается хищными беспозвоночными (раками, крабами, моллюсками).

Продукция рыб-бентофагов распределяется следующим образом: основная масса — около 77% (0,27 млн т) уничтожается донными и частично пелагическими хищниками I порядка (камбалы, скаты, петухи, ерши и многие другие), а также хищниками II порядка (дельфин и др.). Допускаем, что около 20% продукции (0,07 млн т) представлено несъедобными или недоступными косякам и отлову рыбами. Только около 3% (максимум 5%) продукции донных рыб составляет улов (100—150 тыс. ц).

Возможно, что 2,25 млн т рыб-планктофагов и 0,27 рыб-бентофагов поедается хищными рыбами I порядка, продукция которых при КК = 7 около 0,25 млн т. Из нее отлавливается 0,01 млн т (100 тыс. ц), или всего 4% их годовой продукции. Остальная рыба,

по-видимому, используется 5-м звеном — крупными хищниками II порядка: рыбами (пелампда, луфарь, тунец) и дельфинами. Дельфин питается главным образом шпротом и хамсой, многие другие рыбы, поедаемые дельфином (пикша, ставрида, барабуля, игла и др.), имеют меньшее значение в его питании.

По ориентировочным расчетам В. А. Водяницкого (1954), стадо дельфина в 1 млн голов поедает в год 2 млн т рыбы. Нельзя не согласиться с выводом этого автора, что добыча рыбы в Черном море находится на 95% в «руках» дельфинов.

Мы бы расширили несколько этот вывод. Промысловая продуктивность Черного моря определяется не столько бедностью первичного звена и аккумуляцией органики в глубинах, сколько значительным развитием пекормовых беспозвоночных и не промысловых рыб. Пелагическая и донная пищевые цепи оказываются ослабленным уже после 2-го звена, а также из-за значительных стад хищных рыб и дельфина, удлиняющих пищевую цепь.

Общий выход полезной продукции в Черном море в виде улова, по сравнению с продукцией nekтона, составляет всего 0,6—1,2%.

По структуре пищевых цепей (5 звеньев) и использованию органического вещества Черное море сходно с океаном и является как бы малой его моделью. В нем, как и в океане, пелагическая ветвь пищевой цепи более мощная, чем донная. В ней используется в 4—7 раз больше живой массы организмов разных трофических уровней, а масса первичного вещества, вовлеченного в планктонную пищевую цепь, примерно в 4 раза больше, чем в донную. Приблизительно 30% его продукции (пекормовые зоопланктеры) выпадает из последующих звеньев этой пищевой цепи. В остальных звеньях, по-видимому, имеются минимальные остатки (ориентировочно) не свыше 20—25% продукции, которые минерализуются и поступают во внутренний круговорот веществ.

Донная цепь слабее пелагической, хотя огромные массы растительного детрита и пригодны для питания донных беспозвоночных, но вследствие того, что 81% продукции последних не вовлекается в пищевую цепь продукция донных рыб оказывается в 7 раз меньше, чем пелагических. Даже если эта величина выше действительной, все же общая закономерность остается. Видовой состав донных беспозвоночных Черного моря приводит к образованию трофических тупиков — это крупные моллюски (мидия, кардида, венусы, устрицы, рапаны и др.), а донные рыбы представлены «малорослыми» особями, не способными освоить «крупный» бентос (барабуля, бычки, морские собачки и др.).

Из обеих пищевых цепей выпадает около 0,6 млн т продукции рыб и дельфина, но для поддержания энергетических затрат и пластического обмена последнего требуется значительно больше пищи, чем для рыб¹, поэтому ожидать значительных остатков от

¹ Б. К. Москаленко (1971) принимает для байнальской нерпы КК = 40.

трапезы этих хищников не приходится, и человеку достаются с «барского стола» хищников Черного моря жалкие остатки: улов рыб (без Керченского пролива) 250—300 тыс. ц, т. е. 0,0016—0,003% первичной продукции. При настоящем соотношении видов последних звеньев пищевой цепи невозможно увеличить полезную продукцию без специальных мер.

Основные линии воздействия на пищевые цепи Черного моря в целях повышения выхода полезного биопродукта могут быть следующие.

1. Повышение вылова мелких, практически не промысловых рыб, для чего в прибрежных водах моря следует организовать массовой спортивный любительский лов.

2. Увеличение числа видов крупных рыб — бентофагов и детритофагов, что может быть достигнуто разведением местных видов (осетровые, кефали, камбала) и акклиматизацией новых ценных объектов.

3. Сокращение запасов крупных пелагических хищников рыб и млекопитающих (путем отлова), чтобы соотношение продукции 5-го звена к 3-му не превышало 1 : 500 (0,2%), возможна большая эксплуатация хищных рыб I порядка и мирных рыб.

4. Вселение крупных хищных и всеядных рыб (осетровые, полосатый окунь, лосось и др.), способных потреблять промысловых рыб (зеленушки, собачки, бычки, ерши и др.) и крупных беспозвоночных. Такие вселенцы будут способствовать вовлечению в пищевую цепь больших масс органического вещества, через потребление ныне бесполезных непромысловых видов рыб и беспозвоночных.

5. Увеличение добычи беспозвоночных (мидий, устриц, креветок).

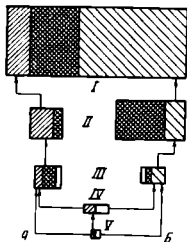
6. Организация культурных хозяйств для выращивания аборигенов и новых видов рыб, беспозвоночных и водорослей, а также акклиматизация мирных ценных рыб.

Во всяком случае ведение рыбного хозяйства на Черном море потребует больших усилий в тех же основных направлениях, что и в открытых морях и океане.

Азовское море

Экосистема Азовского моря в значительной мере отличается от океана и Черного моря. Химическая основа кормности этого наиболее мелководного (средняя глубина 8,4) и продуктивного морского бассейна обеспечивалась ежегодным пополнением биогенами пазне и внутренним их запасом, накопленным в грунте и водной толще.

Из рек — Дона, Кубани и других до 1952 г. ежегодно поступало в море около 80 тыс. т азотистых соединений и 12—13 тыс. т фосфорных. Биогены и другие неорганические соединения 8—9 раз в течение года участвовали в продуцировании



Р и с . 3. Схематическое распределение продукции организмов на разных трофических уровнях в Азовском море (в млн т.)

А — пелагическая пищевая цепь (п. ц.); Б — донная п. ц.

Римские цифры — годовая продукция (пр.) организмов трофических уровней: I — первичная продукция — 340; II — пр. зоопланктона — 6,8; бентоса — 31; III — пр. рыб-планктофагов — 0,48, рыб-бентофагов — 0,28; IV — пр. хищников I порядка — 0,04; V — пр. хищников II порядка.

Продукция, скованная пелагической п. ц.: фитопланктон — 34; зоопланктон — 5,4; рыбы-планктофаги — 0,17. Продукция, скованная донной п. ц.: фитопланктон и фитобентос — 200; зообентос — 6,5; рыбы-бентофаги — 0,17. Продукция, выпавшая на п. ц. (трофические и промысловые тушки): фитопланктон — 100; зоопланктон — 1,4; зообентос — 15,2;

рыбы: планктофаги — 0,31; бентофаги — 0,05; хищники — 0,001; улов: общий годового — 0,2—0,3, в том числе: планктофагов — 0,1, бентофагов — 0,058, хищников — 0,04

преимущественно фитопланктоном органического вещества (Федосов, 1955).

Обогащение моря питательными солями извне, большой их внутренний запас и многократная оборачиваемость в течение года — это первая особенность экосистемы Азовского моря.

По ориентировочным расчетам В. Г. Дацко (1959), ежегодная потенциальная продукция фитопланктона в 340 раз была больше биомассы (P/B), бактерий в 700 раз, зоопланктона, питающегося фитопланктоном и бактериями, в 30 раз, зообентоса — всего в 2,5 раза (по Воробьеву, 1949, — в 3,98 раза), а рыбы — в 0,6 раза.

Запасы и потенциальная продукция организмов основных трофических уровней, составленная по этим P/B-коэффициентам, для 1932—1951 гг. была следующей: ежегодно фитопланктона продуцировалось 340, зоопланктона 6,8, зообентоса 31 и рыб 0,8 млн т (в сыром весе). Максимальный годовое улов рыб достигал 0,25—0,30 млн т (с уловом в Керченском проливе).

Ихтиопродукция, продуцируемая ежегодно, составляла всего около 0,4% от продукции фитопланктона и около 2,1% от кормовых организмов. С уловом рыб изымалось около 30—37% ихтиопродукции, что составляло 0,55% от продукции кормовых форм, 0,06% от фитопланктона и 3—5% от годового поступления азота.

Приняв следующие КК:

между 1 и 2 звеньями — 5, для рыб-зоопланктофагов — 10, бентофагов — 23 и хищников — 7, построим планктонную и донную пищевые цепи Азовского моря (рис. 3).

Пелагическая пищевая цепь существовала преимущественно за счет фитопланктона, его средняя биомасса была около 4 г/м³, а продукция около 340 млн т. Она распределялась следующим образом: на создание 6,8 млн т зоопланктона требовалось около

34 млн т (10%). Некоторые представители фитопланктона в Таганрогском заливе и море, практически, были несъедобны для зоопланктеров (некоторые кремневые, диатомовые, синезеленые водоросли и др.), они опускались на дно, отмирали и служили кормом для беспозвоночных дна, а затем минерализировались и возвращались в круговорот веществ; около 12% отлагалось в грунте и около 3% выносилось в Черное море, т. е. безвозвратные потери продукции фитопланктона составляли 15%, а остальная его масса могла участвовать в донной пищевой цепи.

Организмы зоопланктона имели благоприятные условия питания и развития, но их средняя биомасса была мала — всего около 800 мг/м^3 , а средняя продукция 6,8 млн т. Около 20% (1,4 млн т) продукции можно отнести к не кормовым и недоступным для рыб организмам, а остальные 80% (5,4 млн т) почти полностью поедались рыбами-планктофагами и молодыми другими рыбами.

Численность рыб-планктофагов была так велика, что они не только «снимали» основную массу продукции зоопланктона, но временами подавляли производительное стадо зоопланктеров, отчего оно становилось малочисленным, а его продукция значительно ниже возможной. И тогда рыбы-планктофаги испытывали недостаток в корме. Ограниченность кормовой базы служила регулирующим фактором и ограничивала численность тюльки, хамсы и др. Установлено наблюдением АзНИИРХ, что концентрация зоопланктона менее 400 мг/м^3 отрицательно сказывалась на росте тюльки, а ниже 200 мг/м^3 не обеспечивала кормом личинок хамсы (Грудзиня, 1961; Каревич, 1964). И все же в ихтиофауне Азовского моря, как и в океане, преобладали рыбы-планктофаги (хамса, тюлька, атерина и пр.). Их продукция, по расчетам В. Г. Дацко и Е. Г. Бойко, достигала 0,5 млн т (63% общей ихтиопродукции), для чего требовалось не менее 5 млн т зоопланктона.

Продукция рыб-планктофагов (0,48 млн т) распределялась следующим образом: около 36% (0,17 млн т) поедалось хищниками (судаком и др.), около 64% (0,31 млн т) не находила потребителей и выпадала из пищевых цепей. Из этой остаточной продукции 20% (0,1 млн т) вылавливалось промыслом и около 0,21 млн т составляли потери.

Донная пищевая цепь. В донную цепь направлялось около 75% продукции фитопланктона (265 млн т). Кроме того, на базе распадающего вещества развивались огромные массы бактерий (около 65 млн т — по Дацко), значительная часть которых также потреблялась донными беспозвоночными. На базе фитопланктона его детрита и бактерий продуцировалось около 30—31 млн т донных беспозвоночных при средней биомассе, равной 321 г/м^3 (Воробьев, 1949). Для этого требовалось около 300 млн т фитопланктона и бактерий, если принять завышенный КК равным 10. Наши данные показывают, что КК моллюсков всего около 2—3, а раков 12—14. Исходя из состава биомассы бентоса Азовского моря — около 75% моллюсков, 25% раков и червей, легко рассчитать об-

щую потребность их в корме. Для продуцирования 23 млн т моллюсков при КК, равном 3, требуется около 69 млн т фитопланктона и бактерий, а для остальных 8 млн т продукции беспозвоночных при КК = 14 — 112 млн т корма. Следовательно, общая потребность в корме составляла около 181—200 млн т (62%). Тогда потери фитопланктона и бактерий в донной пищевой цепи могли быть в среднем около 100 млн т (28%).

Продукция допных беспозвоночных (31 млн т) распределялась следующим образом: 21% поедалось рыбами-бентофагами (КК = 23), продукция которых около 0,28 млн т; 30% (9,3 млн т) относилось к нескормовому (или, вернее, к недоступному бентосу для данного состава ихтиофауны) и 49% (15,2 млн т) кормового бентоса, по данным В. П. Воробьева (1949), оставалось к осени на дне моря. В целом не использовалось около 79% продукции бентоса.

На базе рыб-планктофагов и бентофагов кормились хищные рыбы (судак, белуга и др.), их продукция в среднем исчислялась 0,04—0,05 млн т. Причем 40% их продукции можно отнести за счет поедания рыб-планктофагов (см. выше) и 60% за счет бентофагов. Тогда 0,17 млн т продукции бентофагов использовалось как пища, 0,056 млн т вылавливалось и примерно столько же оставалось неиспользуемыми (бычки, атерина и др.).

Обильное развитие фитопланктона в преимущественное его использование гетеротрофами донной пищевой цепи — вторая особенность Азовского моря.

Неравномерное развитие организмов отдельных трофических уровней и неравномерное и неполное их использование последующими звеньями приводило к нарушению количественных связей между ними и «лжорацило» биосистему Азовского моря: то нехватало кормов для рыб-планктофагов при их чрезмерной численности и повышенной урожайности, то возникали наляшки фитопланктона и детрита, вызывавшие «заморы» донных форм.

На экосистему Азовского моря оказывали неблагоприятное влияние внешние условия (колебания стока рек, термички, ветрового режима, поступления черноморских вод и т. д.) и внутренней несбалансированности трофических взаимоотношений, которая в значительной мере вызывалась вынужденным подбором копсументов, в первую очередь рыб. Наблюдалась значительная перегрузка рыбами-планктофагами морского комплекса и недогрузка рыбами-бентофагами пресноводного комплекса.

Важно подчеркнуть, что несмотря на мощные звенья (I и II) донной пищевой цепи в Азовском море преобладала ихтиопродукция пелагических рыб, имевших обширные нерестилища в море и заливах. Численность ценных допных ограничивалась условиями размножения в реках, но в уловах в 30-е годы нашего столетия их значение было высоким — до 40%.

Более поздние расчеты ученых АзНИИРХ, определивших среднюю годовую продукцию фито- и зоопланктона (А. Я. Алдакимова, Е. Н. Куделина), бентоса (И. Н. Старк), а также ихтио-

продукцию (Е. Н. Бойко) за период с 1932 по 1951 г. (до зарегулирования р. Дон), не внесли принципиальных изменений и потому для этого периода можно принять распределение продукции организмов разных трофических уровней, как на рис. 3.

В связи с уменьшением стока р. Дон в засушливые годы (1949—1953 гг.) и последующим зарегулированием его стока сократилась продукция всех пищевых звеньев (кроме бентоса) в море.

Годовая продукция фитопланктона, по А. Я. Алдакимовой (Шеломов, Алдакимова, 1963), снизилась до 260 млн г; зоопланктона, по Е. Н. Куделиной (Куделина, Журавлева, 1963), — до 4,8 млн г.

Запасы и продукция донных беспозвоночных колебались по годам, но в среднем остались высокими — 25 млн г¹ (Старк, 1960, 1964), увеличиваясь в отдельные годы до 40—43 млн г, что явилось результатом малого ее использования рыбами (Карпевич, 1960).

Продукция рыб, по Е. Г. Бойко, уменьшилась с 0,8 до 0,65 млн г.

Несколько изменялось и соотношение между продукцией планктофагов и бентофагов — в период 1952—1963 г. оно приблизилось к 1. Но это изменение было временным. Оно произошло вследствие резкого снижения продукции хамсы и увеличения продукции бычков. В последующие годы (1963—1969) соотношение между продукцией пелагических и донных рыб вернулось к прежнему, примерно 1,6:1. Однако видовой состав ихтиомассы дна сильно изменился. Вместо рыб пресноводного комплекса (леща, тарани, сазана и др.) стали преобладать солоноватоводные (бычки) и прыщельцы из Черного.

Несмотря на существенные изменения в гидрологическом режиме Азовского моря (уменьшение поступления пресных вод, повышение солености, сужение химической и биологической кормности), существенных изменений в распределении первичной продукции не произошло: по-прежнему основная ее масса направляется в детритную допную цепь, недоиспользуется бентос рыбами-бентофагами; недоиспользуется ихтиопродукция преимущественно пелагической цепи. Использование продукции всех рыб в уловах также снизилась с 38 до 25% продукции nekтона. Уменьшение уловов произошло главным образом за счет резкого снижения запасов ценных рыб пресноводного комплекса: проходных (осетровых, сельдевых, рыба, шеман и др.) и полупроходных (тарани, леща, судака и др.). Их уловы к середине 60-х годов снизились в 4—5 раз.

¹ По расчетам Е. А. Яблонской (1964), общие запасы бентоса в Азовском море в последний период (после 1952 г.) составили около 34 млн г, а продукция может составить 21 млн г. Для расчетов принята величина 25 млн г (по И. Н. Старк).

При сравнении характера продукции и ее потерь в океане и Азовском море можно заметить следующие черты сходства и различия.

1. Созидание органического вещества протекает в Азовском море быстрее, чем в океане, по основной канал использования энергии тот же — через фитопланктон.

2. Использование консументами продукции предыдущего звена в обоих водоемах довольно близкое, и продукция беспозвоночных животных составляет 7—11% от продукции автотрофов. Но в океане фитопланктон используется главным образом в пелагиали, а в Азовском море главным образом донными формами.

3. Относительная продукция nekтопа в океане очень низка. Она в 5—7 раз ниже, чем в Азовском море. Ихтиомасса в обоих бассейнах состоит главным образом из пелагических рыб, но в уловах Азовского моря 40% составляли донные рыбы (полупроходные и проходные), численность которых определялась в реке, а не наличием корма в море. Соотношение продукции пелагических и донных в Азове было около 1,6 : 1, а в океане 30 : 1.

4. Уловы рыб и беспозвоночных в океане составляют от продукции nekтопа около 20—30, а в Азовском море 25—38%. В нем, как и в океане, стали в последние годы (1958—1968) резко преобладать мелкие пелагические и донные рыбы с коротким жизненным циклом (хамса, тюлька, мелкие бычки, атерина и др.). Они составляют около 80% ихтиопродукции моря.

Узлы потерь продукции в обоих бассейнах намечаются следующие: в Азовском море недоиспользуется фитопланктон, чего нет в океане. Во 2-м звене в обоих бассейнах имеются резервы донных беспозвоночных и в 3-м звене — мелких малоценных рыб. Эти рыбы с коротким жизненным циклом, пополнение популяций которых происходит очень быстро (2—3 года), используются пока слабо. Продукция хамсы и тюльки, по расчетам Е. Г. Бойко, использовалась всего на 30—33%: на корм хищникам — около 13 и улов — 18—20%. Продукция рыб-бенитофагов использовалась по-разному: быстро созревающих бычков — на 50—60%, карповых — на 70—80%, хищников (судак, белуга и др.) — на 80—90%.

Таким образом, выясняется следующее: чем длиннее жизненный цикл рыб и крупнее особи, составляющие популяцию, и, следовательно, чем медленнее темп пополнения популяции и оборачиваемости вещества, тем слабее в природных экосистемах пресс хищников, но тем выше пресс промысла. Следовательно, эксплуатация ресурсов моря человеком идет в разрез с процессом приспособления живых организмов к обитанию в сообществах и биоценозах.

Меры воздействия, повышающие продуктивность этого водоема, могут быть определены только в соответствии с его режимом. При поддержании в Азовском море средней солености не свыше 10‰ целесообразно увеличивать численность рыб пресноводного комплекса с высокой продуктивностью сомы и темпом созревания

(сазан, кутум, аральский усач, растительноядные рыбы, судак, осетровые и др.) и солоноватоводного комплекса (сельди, полосатый окунь и др.).

При осолонении моря (средняя соленость свыше 12—14‰) рыбы пресноводного комплекса потеряют пагульные ареалы в море и уступят ведущую роль в его иктимассе морским и солоноватоводным видам. Условия жизни в нем будут благоприятствовать процветанию эвригаллиных форм (камбале, барабуле, кефалю, осетровым, сельдевым, камсе, полосатому окуню, некоторым лососевым и т. д.). Но многие из этих рыб будут нуждаться в теплой зимовке и стремиться откочевать на холодное время в Черное море.

Для рационального использования биологической продуктивности этого бассейна при любом режиме необходимо сконструировать взаимозаменяющиеся комплексы промысловой и кормовой фауны, что возможно путем разведения и выращивания ценных азовских и черноморских аборигенов, а также рекрутов из других бассейнов. Современный уровень изученности Азовского моря позволяет применить метод моделирования для конструирования наиболее целесообразных пищевых цепей и их соотношений в условиях опреснения, и осолонения, а также для определения состава его промысловой фауны.

Каспийское море

По геоморфологической структуре Каспийский бассейн делится на три части: Северную, Среднюю и Южную. Но по биохимическим процессам, протекающим в нем, его можно разделить всего на две части: мелководную Северную и глубоководную Южную. Процессы продуцирования в них органического вещества, его распределение и использование имеют существенное различие. Жизнь в Северном Каспии процветала за счет прилесенных извне биогенов и свежего органического вещества, а в глубоководной преимущественно за счет внутреннего кругооборота. Однако полностью разграничить эти районы моря невозможно и поэтому рассмотрим особенности пищевых цепей всего Каспия и его Северной части, имевшие место в прошлые годы (1930—1940) и в современных условиях измененной водности и гидрологического режима.

Продукция организмов трофических уровней Каспия была определена С. В. Бруевичем (1941) и В. Г. Дацко (1959) главным образом для 1932—1935 гг., т. е. до падения уровня моря. В последующем произошли изменения в его режиме и продуктивности (материалы КасПИИИРХ) и особенно в распределении и использовании продукции организмов разных трофических уровней. Е. А. Яблонская (1964) и П. А. Моисеев (1969) внесли коррективы в расчеты ранее указанных авторов и, в частности, изменили некоторые Р/В- и КК-коэффициенты. Полученные величины про-

дукции консументов, по-видимому, более реальны для современных условий.

Общие запасы и продукция фитопланктона в Каспийском море и особенно в северной его части были огромны. По данным П. И. Усачева (1941), биомасса фитопланктона в Северном Каспии в 1932—1935 гг. достигала 4,5—6,5 г/м³, по в среднем была около 1 г/м³. Биомасса фитопланктона во всем море оценивалась в 1,2—2 г/м³ (Зенкевич, 1947).

В. Г. Дацко (1959) принимает среднюю биомассу живого фитопланктона Каспия равной 6,5 млн т, а его продукцию около 2,2 млрд т. Е. А. Яблонская и П. А. Монсеев (1969) принимают для расчетов продукцию фитопланктона около 2 млрд т, а вместе с бактериями 2,4 млрд т.

Пелагическая пищевая цепь. Для построения пищевых цепей Каспийского моря в период 1930—1940 гг. воспользуемся расчетами В. Г. Дацко (1959) с некоторыми поправками, приняв среднюю годовую продукцию фитопланктона около 2 млрд т, фитобентоса — около 0,003 млрд т. Продукция бактерий не определена сколько-нибудь достоверно (0,4 млрд т) и потому мы принимаем для расчета только продукцию фитопланктона. Среднюю биомассу зоопланктона для всего Каспия можно принять около 145 мг/м³, для Среднего и Южного Каспия, по Е. Н. Куделиной (1959), — 66—127 мг/м³.

Приним Р/В-коэффициент зоопланктонов, обитающих в наиболее продуктивном слое толща воды — от поверхности до 10 м глубины равным 30, мы вычислили максимально вероятную величину ежегодной продукции зоопланктона в этом слое. Она оказалась около 12,5 млн т. Для продуцирования такой массы зоопланктонам требуется при КК, равном 5, около 62,5 млн т фитопланктона, а при КК, равном 10—125 млн т, т. е. только зоопланктоном поверхностного слоя поедается около 3—6% продукции фитопланктона. Если принять всю продукцию зоопланктона Каспия равной 50 млн т (по Дацко)¹, тогда использование фитопланктона (без бактерий) достигает 12—25%. Но при этом должны быть избытки зоопланктона в море, чего не наблюдается, судя по скудной его биомассе. По-видимому, рыбы-планктофаги выедали значительную долю его запаса и, вероятно, ограничивали численность производительной части популяции кормовых форм. Возможно и отмирание зоопланктонов (до 50%) в глубинных слоях моря. Из этого следует, что Р/В-коэффициент 30, принятый для зоопланктонов, обитающих во всей толще воды Каспия, завышен по крайней мере в 2 раза, тогда общая продукция зооорганизмов пелагиали глубже 10 м едва ли превышала 25 млн т и для ее наращивания требовалось не менее 125 млн т растительного корма.

¹ В более поздней работе Е. А. Яблонская (1971) принимает наименьшую продукцию зоопланктона около 75 млн т, тогда использование фитопланктона повышается до 37%. Но при всех вариантах расчета остаются значительные резервы первичного вещества.

При полном использовании продукции зоопланктона в поверхностных слоях Каспия могло бы выкормиться около 1,25 млн т рыб-зоопланктофагов ($КК=10$), но, по-видимому, не менее 20% зоопланктона — 2,5 млн т, а из всей толщи около 15—35 млн т терялось (отмирало или являлось недоступным). Тогда вполне вероятно, что в Каспийском море продуцировалось около 1 млн т рыб-планктофагов¹.

В 30-е годы вылов планктофагов (преимущественно сельди) не превышал 0,1—0,15 млн т. Стада кильки, атерины и некоторых других рыб почти не эксплуатировались. Поэтому продукция планктофагов едва ли использовалась промыслом более чем на 10—15%. По-видимому, около 60—65% их продукции потреблялось хищниками (тюлени, хищные сельди, окупевые и др.), а остальная продукция (20—25%) отмирала (рис. 4).

Донная пищевая цепь. Ее мощность зависела от развития фитопланктона, фитобентоса и детрита. Общие запасы бентоса в Каспийском море в 1932—1940 гг. оценивались в 30 млн т, а продукции — 90 млн т (Р/В-3). Однако эти величины, по-видимому, завышены (Моисеев, 1969). Более вероятно для бентоса всего Каспия $P/B = 2$ и тогда его продукция около 60 млн т. Для продуцирования всей массы бентоса (при $КК=10$) необходимо около 600 млн т фитомассы живой и в виде детрита. Следовательно, в пищевые цепи Каспия включалось около 40% первичной продукции, а остальная обогащала глубины моря.

По расчетам Е. А. Яблонской (1971), средняя продукция донных рыб была около 0,8 млн т. Основываясь на этих данных и некоторых своих расчетах, мы приняли (Каревич, 1968), что продукция бентофагов могла достигать 1 млн т и тогда для ее получения ($КК=20-25$) требовалось около 20—25 млн т бентоса (в рацион рыб-бентофагов входили преимущественно моллюски, ракообразные и др.), или 27—42% его продукции.

Продукция рыб-бентофагов (1 млн т) распределялась следующим образом: около 0,32 млн т вылавливалось (32% продукции), около 0,42—0,45 млн т (45%) поедалось хищниками — рыбами и тюленями и около 20% отмирало. Продукцию хищников можно оценить примерно в 0,15 млн т, так как около 0,08—0,1 млн т (60%) их продукции составлял ежегодный улов, вероятно около 60% их продукции создавалось за счет рыб-планктофагов и около 40% — за счет бентофагов.

Таким образом, можно принять, что до падения уровня Каспия и зарегулирования стока Волги мощность донной и пелагической пищевой цепи была в этом море близка. Продукция рыб-бентофагов не уступала продукции пелагических видов. Основные потери органической материи происходили в первичном звене. Око-

¹ Е. А. Яблонская считает, что 25% продукции зоопланктона всего Каспия выедается потребителями, т. е. также около 12,5 млн т, и продукция планктофагов около 0,94 млн т (Моисеев, 1969).

лю (10)%, продуманной фрезеровкой отгружалась в глубины, минимальными же и учитывалась и последующими годы и круговоротом биогенных морей. В итоге глубинные участки Среднего и Южного Каспия слабо использовались и качество донных осадков не на столько отличалось от качества в таинных прибрежных форм (дубовые, мыльняк и др.). Если выдвигать мысленно линию цени глубинной части Каспия, то можно увидеть приближения к нам пологической линии цени и большие водоросли от мыльняк и осадков и Чирным морем.

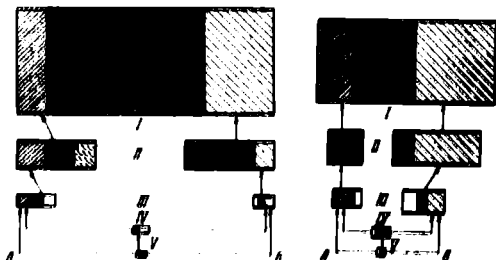


Рис. 4. Схематичные разрезывания продуманной прибрежной на уровне трифической урочища в Мамновом море (в млн т) 1000 1000 тт.

A - минимальная минимальная цени (н.н.); B - минималь (н.н.)
 Указанные цифры являются продуманной (пр) продуманной трифической урочища
 I - минимальная продуманная 100; II - пр минимальная 20 00; Биогенная 00; III - пр минимальная 1,0; рыб-биогенная - 1,0; IV - пр минимальная I урочища - 0,10; V - пр минимальная II урочища 0,00
 Продуманная, минимальная минимальная II н - фрезеровка 100; минимальная 10,0; рыб-биогенная 0,10 Продуманная, минимальная минимальная II н - фрезеровка и фрезеровка 0,00; минимальная 20; рыб-биогенная - 0,10. Продуманная, минимальная на II н (трифическая и минимальная урочища): фрезеровка 100; минимальная - 10 20; минимальная 0,4; рыб-биогенная 0,2; биогенная 0,00; урочища минимальная урочища 0,00; в млн тонн минимальная 0,10; биогенная - 0,00; минимальная 0,00

Рис. 5. Схематичные разрезывания продуманной прибрежной на уровне трифической урочища в Мамновом море (в млн т)

A - минимальная минимальная цени (н.н.); B - минималь (н.н.)
 Указанные цифры являются продуманной прибрежной трифической урочища: I - минимальная продуманная 200; II - пр минимальная 4,0; биогенная - 10; III - пр минимальная биогенная 0,00; рыб-биогенная 0,0; IV - пр минимальная - 0,000
 Продуманная, минимальная минимальная II н - фрезеровка 00; минимальная 10; рыб-биогенная 20; минимальная 0,010 Продуманная, минимальная минимальная II н - фрезеровка и фрезеровка 100; минимальная 10; рыб-биогенная 0,0; минимальная 0,00; Продуманная, минимальная на II н (трифическая и минимальная урочища): фрезеровка 100; минимальная 10; минимальная 0,4; минимальная 0,2; биогенная 0,00; урочища минимальная урочища 0,00; в млн тонн минимальная 0,00; биогенная 0,00; минимальная - 0,00

Следом мякоть складывается, пиццины отщипывают и эту Седерной части, Северный Каспий мелководный, крупно пористый омыл и обильно обитываемый бычками при морях. В нем в дельте реки Волги и Урала продуцировалась тонкая масса крупной частого коффеина фитопланктоном и фитобактериями. В дельте уже мякоть почти однородна по площади иррегулярная мелкая пористая рыб, где вымарывалась на мелководье на ривинии сзади на ривинии, в ятме сметывалась на бычках пастбища мелководий откормленного моря.

Исследования площади цепи Северного Каспия может быть интересна на основании складывания материалов. (В том что) по дельте и Уралу в годке был около 700 км² и община бычков фитопланктоном определялась в 0,4 млн т и тогда продуциция массы достигала 272 млн т в год.

Выводы фитопланктона оцениваются А. П. Кусмарской (1954) в 0,170 млн т (100 мг/м²) с годовой продукцией при P/B — 30 около 2,4 млн т. Для более подробной информации (1946, 1953 гг.) Л. А. Ливинский и Л. П. Митюшина (1953) определили более высокую биомассу фитопланктона 400 мг/м², и тогда его продукция могла достигать 6 млн т. Для сравнения такой массы фитопланктоном три биолога дельте при численности K/B — 10, 24 (8) млн т фитопланктона, т. е. всего в 22% продукции. Для расчета величины вылова дельты фитопланктона приняли равной 4 млн т, а продукция фитопланктона 4 млн т (рис. 5).

Массовые рыбы планктофаги Северного Каспия сельдь и мелодия бычков, а также мелодия протозойных рыб, были и обильными потребителями фитопланктона. Мелодия производная и мелкая производная вымарывалась преимущественно на фитопланктоне пастбища Волги. Сельди же в южной уловки на мелководье и Каспийский Каспий. Можно допустить, что за счет фитопланктона Северного Каспия продуцировалось около 1/4 (0,35 млн т) рыб планктофагов. Около 25% из этой массы отлавливалось (0,88 млн т), а остальное использовалось вымарываемыми и откормленными Урала вымарываемыми вымарываемыми в год около 0,20 млн т. За счет ривинии Северного Каспия получали около 0,24 млн т улова. Если допустить, что вымарывалось около 80% продукции вымарываемых, то выловленная в Северном Каспии была около 0,20 млн т. Для вымарывания такого прироста необходимо при K/B — 7 около 0,42 млн т кормовых рыб. Но вымарываемые, более полновесные обитываемые рыба планктофаги (0,25—0,26 млн т) и откормлено по вымарываемым, при дельте.

Дельта пастбища цепи. Средние биомассы дельты форм были определены Н. А. Виринтойном (1945) и А. Д. Шварцманом (1952) для 1936 г. равной 40 мг/м², а общий вылов в 4 млн т. Клеточная продукция дельты продукция дельты вымарываемых при P/B — 2,5 в 10 млн т в год по морю 10—12 млн т, а вымарываемые и вымарываемые вымарываемые, так как

¹ В 1950 г. вымарывали 0,26 млн т сельди — около 80% от продукции

не доучитывалась масса пектобентических ракообразных (мизид, гаммарид и т. д.). Для продуцирования беспозвоночным требовалось при $KK=10$ около 120 млн т фитопланктона (или растительного детрита), что составляло около 40% его продукции.

Ежегодная продукция рыб бентофагов была около 0,5 млн т, так как улов составил до 0,25—0,3 млн т. При $KK=16$ им требовалось около 8 млн т донных организмов в год (преимущественно ракообразных), а при $KK=20$ —10 млн т (преимущественно моллюсков), т. е. почти вся продукция бентоса (не менее 60—80%) использовалась рыбами. И в некоторые годы бентофаги, по-видимому, угнетали производительное стадо донных беспозвоночных (моллюсков), а сами испытывали недостаток в корме.

Рыбы-бентофаги были представлены преимущественно ценными промысловыми видами (сазан, лещ, вобла), из непромысловых рыб массовыми были: густера, красноперка, бычки и многие другие. Продукция бентофагов (0,5 млн т) распределялась следующим образом: не менее 50% отлавливалось (0,2—0,25 млн т), около 42% использовалось в пищевой цепи и только около 10% отмирало. Среди бентофагов Северного Каспия были очень напряженные пищевые отношения, неблагоприятно отражавшиеся на темпе роста и жирности рыб (Шорыгин, 1952).

В последующие годы (1940—1970) произошли значительные изменения в гидрологическом режиме дельты Волги и Северного Каспия. После засушливых лет (1935—1937 гг.) уровень моря упал на 1,5—2 м, обсохли значительные площади мелководных районов Северного Каспия и ухудшились в нем пастбища донных рыб. Наблюдениями КаспНИИРХ установлено, что после зарегулирования стока Волги уменьшился весенний паводок и приток биогенов, сократились площади заливания дельты Волги и перестилища проходных и полупроходных рыб, а затем и их численность резко уменьшилась. В результате в пищевых цепях Каспия произошли существенные сдвиги.

Пищевые цепи Каспия после зарегулирования стока Волги

В первые годы после зарегулирования стока Волги, в период намыва тела плотины, Северный Каспий усиленно обогащался биогенами и потому темп продуцирования первичного органического вещества оставался высоким, что способствовало поддержанию продуцирования и вторичных звеньев на высоком уровне. Судя по данным В. Ф. Осадчих (1963), происходило даже увеличение биомассы донных животных в Северном Каспии. В последующем уменьшение мощности биогенного потока безусловно отразится неблагоприятно на внутреннем круговороте вещества всего Каспия и несколько снизит его продуктивность. Значительным амортизатором этого процесса может быть более интенсивное введение в круговорот веществ Каспийского бассейна биогенов его «кладо-

вых* — глубинных водных слоев (детрита иловых отложений), а также поополнение его планктона и бентоса новыми высококоричными и быстро созревающими видами (нерены, свндесмия, усоногис и др.). Имеющиеся данные позволяют выявить следующие изменения в пищевых цепях всего Каспия (см. рис. 6).

Пелагическая цепь. Принимаем, что в период до 1965 г. величина первичной продукции сохранилась на уровне 2 млрд. т. Во втором звене произошли более значительные изменения. После открытия канала Волга—Дон (1952) из Азова в Каспий проникло не менее 6 видов беспозвоночных¹ — пелагических или с пелагическими личинками. Поэтому качественный состав и, по-видимому, продукция зоопланктона существенно изменились. К сожалению, еще трудно полностью оценить последствия нашествия многих «непрощенных гостей» и полезных видов. Но, судя по увеличившейся нагрузке (на зоопланктоне Каспия откармливаются огромные стада пелагических рыб), его продукция скорее не уменьшалась и может быть принята как более интенсивное.

Значительно больше изменения претерпел третий трофический уровень. Вследствие резкого ухудшения условия перестали геверативно пресноводных проходных и полупроходных рыб, преимущественно бентофагов, их численность и продукция уменьшились в несколько раз. Бентофагов с морским размножением и ценных в промысловом отношении в Каспии практически нет, поэтому в море жизненный плацдарм захватили мелкие, короткоцикловые и биологически более «дешевые» рыбы: килька, атерина, мелкие бычки, а в дельте Волги — красноперка, густера и многие другие виды под общим названием «мелочь». Все это внесло и существенные изменения в пелагическую и донную пищевые цепи. Начиная с 50-х годов заметно увеличилось запасы и уловы массовых планктофагов моря. По наблюдениям З. А. Юсуфовой (1968), с 1958 по 1962 г. увеличались приловы атерины в прибрежных ловах рыб Дагестанского и Азербайджанского побережий, и общий ее запас определен в 0,5—0,6 млн. т. Улов кильки увеличился за 15 лет (1950—1965) почти в 16 раз (Бердичевский, Лебедев, 1968) и достиг в 1965 г. 0,3433 млн. т, а в 1970 г. 0,42 млн. т. Учитывая, что при лове килек они концентрируются при помощи света, можно допустить, что вылавливается не менее 50% их годовой продукции, тогда последняя достигает 0,8 млн. т, а общая продукция планктофагов, по-видимому, возросла и составляет не менее 1,2—1,3 млн. т. Для ее формирования необходимо не менее 12—13 млн. т зоопланктона. В Каспийском море может съедаться не более 50% продукции зоопланктона, тогда темп его продуцирования может быть принят на уровне предыдущих лет или выше — около 37—40 млн. т в год.

Донная пищевая цепь. Е. А. Яблонская (1964, 1971) определила общий запас бентоса Каспия в 24,8—30 млн. т при средней его

¹ А также 10 видов водорослей.

биомассе $66,3 \text{ г/м}^3$, а продукцию в 120 млн. г (Р/В-4). Из-за неравномерности распространения донных форм и учитывая значительную разницу условий их существования в мелководных и глубоководных участках Каспия мы приняли Р/В-коэффициент для бентоса минимальным — равным 2, т. е. меньше, чем для аэонских форм, и определили примерную продукцию бентоса всего Каспия около 49–50 млн. г.

Запас и продукцию промысловых рыб-бентофагов можно оценить на основе динамики их уловов. В 60-е годы отлавливалось всего около 0,08 млн. г промысловых бентофагов вместо 0,25 млн. г в 30-е годы. Если допустить, что их улов составил около 60–70% продукции, то последние будут около 0,13–0,1 млн. г, т. е. она в 8–10 раз меньше, чем могла обеспечить кормовая база. Имеется неучтенная продукция многих непромысловых рыб, которая, вероятно, значительно превышает продукцию промысловых. Только запас бычков провизорно оценивается в 0,3 млн. г, атерины, по З. Г. Юсуфовой, — в 0,5–0,6 млн. г. Рацион этих рыб на 50–60% состоит из донных форм, и потому половину их продукции (0,3–0,4 млн. г) относим за счет бентоса. Тогда продукцию всех бентофагов принимаем для расчетов около 0,5 млн. г. Для ее совладания при $KK = 20$ требуется 10 млн. г бентоса, или 20% его продукции.

Уловы хищников не превышают в настоящее время 0,04 млн. г. Если улов составляет 60% продукции, то последнюю можно принять около 0,07–0,06 млн. г. На откорм этих рыб потребуется при $KK = 7,042$ млн. г мирных рыб (50% планктофагов и 50% бентофагов). Тогда из 0,5 млн. г продукции бентофагов 0,38 млн. г связывается пищевой цепью и вылавливается, а 0,12 млн. г отмирает (мелкая рыба опресощных зон, бычки, частично атерина и др.).

Сравнивая пелагическую и донную пищевые цепи Каспия, можно заметить следующее:

а) в прошлом первое, автотрофное, звено (фитопланктон, фитобентос и бактерии) использовалось в пищевой цепи относительно слабо (всего на 30–37%). Основная его масса, по представлению С. В. Бруевича, В. Г. Дацко (1959) и других авторов, минерализовалась и обогащала глубины моря (см. рис. 4).

В глубинах средней и южной частях Каспия образовалась яловая биогенных элементов, которые выносились течением в верхние слои и вступали вторично в круговорот веществ;

б) пелагическая пищевая цепь моря на уровне второго звена была в 2 раза слабее донной, но не за счет недостатка корма, а в связи с особенностями геоморфологии этого бассейна. В глубоководных районах Каспия большие массы зоопланктона, по-видимому, распределялись на глубине, ускользая из зоны доступности теплолюбивых пелагических рыб (сельдь, килька, атерина и т. д.), где, в конечном итоге, минерализовались. В поверхностных слоях моря выедание зоопланктона было очень велико и их избытка не имелось. Здесь преимущественно значению

имели пелагическая инициальная цепь с массой рыб-планктофагов в III звене и многочисленными хищниками в IV.

На дне открытой части моря оставались непоглощенными значительные биомассы бентоса (крупные каридины, прикрепленные моллюски — митилистер, дрейссена и др.). Из-за отсутствия едоков, рыб-моллюскоедов, они превращались в «трофические тупики».

В Северном Каспии преобладала донная инициальная цепь: по количеству органического вещества, участвующего в трофической цепи, по мощности продуцирования биоэволюционных диа (даже при слабом учете нектобентических ракообразных) и по выходу рыбной продукции в виде улова. Донная инициальная цепь почти в 4 раза превышала пелагическую, а рыбы бентофаги преобладали над рыбами планктофагами более чем в 2 раза (см. рис. 5).

В этом отношении Северный Каспий существенно отличался от других его частей и океана. Он имел большое сходство с Азовским морем, но превосходил последнее по степени использования бентоса и поличию продуцирования рыб бентофагов. Промысловые донные рыбы, обладали относительно высоким темпом роста и коэффициентом продуцирования (СКП), на 2—3 м году жизни выходили из под пресса хищников. Они становились как бы «нищевыми тушиками» и в то же время обладали высокой инициальной ценностью. Благодаря этому открылись широкие возможности для промысла без урона для экосистемы водоема.

Основную массу улова (от 51 до 58%) составляли бентофаги: вобла, лещ, сайка, кутум, осетровые и т. д. Пелагические рыбы: пузанок, волжский сельдь, шельдь и другие — занимали второе место (20—27%), а хищные рыбы: судак, сельдь, жорех, белуга, лосось — третье (15—25%). Тюлень, белуга и некоторые лососи удлинняли инициальную цепь, так как, достигнув больших размеров, могли потреблять и крупных мирных и хищных рыб, но были они малочисленны и умеренно «грабили» Каспий.

Соотношение продукции рыб-планктофагов и бентофагов, равно 1:1, и 8—10% хищников от продукции мирных рыб являлось, по-видимому, наилучшим соотношением видов «старой», устойчивейшей экосистемы Каспия. При этом соотношении биологических групп рыб малочисленные мелкие рыбы (шельдь, вторина, бычки и некоторые другие) в значительной мере подавлялись хищниками и подавлялись ими.

В последние десятилетия в инициальной цепи Каспийского моря происходят существенные изменения, и к настоящему времени (1970 г.) еще не достигнута их полная стабилизация. По-видимому, постоянно определяется более низкий уровень продуцирования органического вещества и уменьшается роль растений растительности и детрита, обедняется внутренний круговорот биогенов, что приведет и к некоторому снижению продуктивности животных.

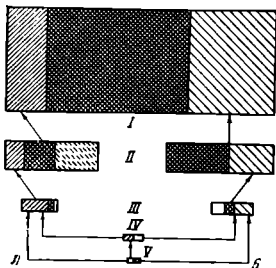


Рис. 6. Схематичное распределение продукции организмов на разных трофических уровнях в Каспийском море (в млн. т), 1980—1987 гг. А — пелагическая пищевая цепь (в. п. ц.); Б — донная п. ц. Римские цифры — годная продукция (пр.) организмов трофических уровней: I — первичная продукция — 2000; II — пр. зоопланктона — 40; зообентоса — 50; III — рыб-планктофагов — 1,2—1,3; рыб-бентофагов — 0,5; IV — хищников I порядка — 0,07; V — хищников II порядка — 0,004. Продукция, снованная пелагической п. ц.: фитопланктона — 200; зоопланктона — 25; рыб-планктофагов — 0,25; продукция, снованная

донной п. ц.: первичная продукция — 500; зообентос — 50; рыбы-бентофаги — 0,25; продукция, выпавшая из п. ц. (трофические и промысловые тулины): фитопланктона — 1300, зоопланктона — 15; зообентоса — 40; рыб-планктофагов — 1,0; рыб-бентофагов — 0,17; хищников — 0,03; улов: общий годовой — 0,46; в том числе: планктофагов — 0,37; бентофагов — 0,08; хищников — 0,01 (100 тыс. ц)

В первые годы после постройки плотин на Волге отмечалось увеличение продукции донных беспозвоночных, вызванное:

а) в Северном Каспии — временным обогащением первичных звеньев и сокращением последних (запасы проходных и полупроходных рыб, по данным КаспНИИРХ, снизились в 4—5 раз);

б) в морских районах — интенсивным расселением ценных вселенцев. Беспозвоночные — полихеты, синдесмии, а также кефали ввели в круговорот веществ моря органику илов и тем самым повысили продуктивность дна преимущественно среднего и южного Каспия (Романова, Осадчих, 1965; Карпенвич, 1968), а также

в) обедненностью видового состава рыб-бентофагов, абригенов Каспия, неспособных утилизировать бентос морских районов.

В результате, несмотря на снижение общего уровня продуктивности на 20—25% (уловы снизились с 6 до 4,6 млн ц), в Каспии все еще имеются резервы растительных ресурсов (рис. 6), донных беспозвоночных и особенно мелких рыб. Вследствие перегрузки дна беспозвоночными возможна их гибель, а вследствие перегрузки пелагиали мелкими рыбами возможно выедание зоопланктона и личинок донных беспозвоночных, что будет вести к снижению кормности пелагиали и дна этого водоема. Все это ведет к нарушению пищевых отношений организмов и «лихораדת» экосистеме моря. Вероятно, имеется еще возможность привести ее в равновесие главным образом путем воздействия на последние (III и IV) трофические уровни.

Кормовые резервы могут использоваться более полно мурьими и хищными рыбами-аборигенами и некоторыми вселенцами. Очень важно увеличить численность растительноядных рыб амурского комплекса (белый амур, толстолобик) и рыб-бентофагов.

Кроме осетровых, практически нет ценных рыб-бентофагов, обитающих в морских районах этого бассейна, потому следует усилить разведение кутума, рыба и других аборигенов, а также ввести в этот водоем новых вселенцев: аральского усача, пеленгаса, некоторых камбаловых и др. Для угнетения мелких рыб-планктофагов и для выравнивания соотношения между пелагической и донной пищевыми цепями необходимо увеличение запасов хищников, в первую очередь белорыбцы, осетровых, но могут быть полезны и пелагические хищники для морских просторов: лососевые (куринский, стальноголовый лосось и кета и др.), полосатый окунь (Карпевич, Дорошев, 1964; Бердичевский, Лебедев, 1968).

Однако перегружать Каспий хищниками не следует, это повлечет за собой некоторое снижение биологической продуктивности. Хотя крупные хищники обычно, обладая высоким СКП, ускоряют оборачиваемость органического вещества, наиболее высоко оплачивают корма и дают лучшую товарную продукцию. Превращать Каспийское море в исключительно осетровый бассейн также биологически невыгодно. Вследствие чрезвычайной длительности жизненных циклов отдельных видов потребуются воспитывать огромные стада осетровых в Каспии с очень малым выходом промысловой продукции — улов составляет около 3% по весу от запаса.

К тому же осетровые снизят скорость оборачиваемости органического вещества в этом бассейне вследствие длительного «удерживания» в своем теле кормовых веществ без отдачи в виде улова (Карпевич, 1970).

Обедненный видовой состав ихтиофауны или малочисленность отдельных видов приведут к неполному использованию кормовой базы Каспия, неуравновешенности всей его экосистемы и будут способствовать развитию и проникновению малоценных и опасных видов. Чтобы создать наиболее стабильную экосистему и обеспечить наиболее рациональное использование кормовой базы этого бассейна в новых условиях, необходимо разработать модель с наиболее рациональным составом ихтиофауны пелагиали, дна и хищников и определить соотношение донных и пелагических цепей. Качественное и количественное конструирование последних звеньев пищевых цепей (кормового и рыбного населения, а также теплокровных) — основная проблема науки на ближайшие десятилетия для внутренних морей СССР и в первую очередь для Каспия, Азова и Арала.

Аральское море

Первая, но чрезвычайно убедительная попытка определить биологическую продуктивность Аральского моря была сделана Е. А. Яблонской (1960), которая опиралась на данные гидрохимиков (Брусевич и Соловьева, 1957), предыдущие исследования биологов (Бенниг, 1934; Никольский, 1940, и др.), материалы Аральской биологической станции и детальные собственные исследования. Позже этот вопрос рассматривал Э. А. Бервальд (1964). Для наших сравнительных построений мы воспользуемся коэффициентами и расчетами этих ученых.

В Аральском море из-за повышенной прозрачности вод и недостатка биогенов (особенно фосфатов) развитие фитопланктона всегда было ослаблено, и основная масса органического вещества создавалась донной растительностью: зостерой, урутью, рдестами, тростником, рогозом, камышом. Большую фитомассу наращивали и водоросли: харовые, вошерия, кладофора. Первое место по биомассе занимали харовые водоросли (75%), второе — вошерия (13%) и третье — зостера (8%). Общая биомасса макрофитов, по оценке Е. А. Яблонской (1960), достигала 8300 тыс. т при средней биомассе 129 г/м², по оценке Э. А. Бервальда (1964) — 10 млн. т. Из них 90% приходилось на фитобентос и только 10% — на фитопланктон. Остатки отмирающих донных водорослей захоранивались преимущественно в местах их произрастания, но постепенно разрушались и выносились в другие районы Аральского моря, обогащая донные отложения органическим веществом. Детрит макрофитов, донные и пелагические формы фитопланктона служили кормом для беспозвоночных животных планктонной и донной пищевых цепей (Хусанова, 1968; Яблонская, 1964). Таким образом, основным потребителем биогенов и поставщиком органического вещества являлись донные растения — это первая особенность экосистемы Аральского моря, которая отмечалась многими авторами (Бенниг, 1935; Никольский, 1940; 1961; Карневич, 1960; Хусанова, 1968; Бервальд, 1964; Яблонская, 1964).

Пелагическая пищевая цепь. Все исследователи биологии Аральского моря отмечали чрезвычайно слабое развитие фитопланктона, о чем свидетельствовала и необычная прозрачность вод. Принималось, что развитие фитопланктона в Арале в 2,5 раза менее интенсивно, чем в Каспийском, и в 4 раза менее, чем в Азовском морях. Растительные клетки испытывали недостаток в питательных солях (Брусевич, Соловьева, 1957) и чрезвычайный нажим со стороны потребителей — организмов зоопланктона.

В силу длительной изоляции этого моря видовой состав зоопланктона, представленный в основном пресноводными формами, был чрезвычайно обеднен. Во всем бассейне насчитывался всего 31 вид, а в море основную массу зоопланктона (от 70 до 100%) составлял рачок диаптомус (*Diaptomus salinus*). Иногда в весенние месяцы (май) диаптомус образовывал монокультуру.

При своих солевых возможностях и недостатке в питании эта форма мало плодовита и, по мнению Н. А. Луковиной (1960), имеет в Аральском море всего одну генерацию в год. Существенным дополнением к диаптотусу в другие сезоны служат циклопы и личинки моллюсков. Средняя биомасса зоопланктона собственно моря в 1954—1957 гг. была невелика — около 143 мг/м^3 , а общий запас около 150 тыс т (Ябловская, 1960, 1971), тогда годовая продукция (Е. А. Ябловская принимает Р/В-коэффициент для диаптотуса 2, а для всего зоопланктона 4) — около 600 тыс т. Но, по-видимому, продукция зоопланктона собственно моря еще ниже и не превышала 300 тыс. т и продукция фитопланктона (1 млн. т) могла обеспечить кормом всего около 150—200 тыс. т животных при КК-5, а остальные кормились за счет детрита и бактерий.

Вследствие маломощности зоопланктона Аральского моря выход продукции планктоноядных рыб был много ниже, чем в Азовском и Каспийском морях. К рыбам-планктофагам относятся шемая (*Chalcalburnus chalcoides aralensis*), зоопланктоном питались также колюшка, чеховь и другие рыбы. Основным потребителем зоопланктона являлась и молодь рыб (Павлюкова, 1935), поэтому для расчета принята продукция зоопланктона около 200 тыс. т.

О продуктивности рыб планктофагов можно судить по их уловам и использованию хищниками. Уловы шемаи в среднем были около 2,1 тыс. т в год. Если принять, что улов шемаи составлял около 20—30% их продукции, то последняя могла быть 7—10 тыс. т. Для ее продуцирования необходимо не менее 70—100 тыс. т зоопланктона, т. е. продукция последнего использовалась предельно полно — на 50% только одной рыбой. Молодь рыб (воблы, леща и др.) преимущественно кормилась на восточных мелководных и придельтовых участках, зоопланктоном которых был неизмеримо богаче морского (Луковина, 1960). На основании положенного построения пелагическая пищевая цепь Арала (рис. 7).

Отсутствие в Аральском море типичных планктофагов побудило выдвинуть идею о вселении в него ценных представителей этого комплекса из других бассейнов. Тогда же было указано на малую целесообразность этого мероприятия в связи с бедностью кормовой базы (Ябловская, 1960) и предлагалось начать акклиматизационные работы с обогащения кормовой базы этого моря (Карпович, 1960). Однако в течение 1954—1959 гг. из Балтики в Аральское море была переселена салака (*Clupea harengus*). Она прижилась, но малочисленна и испытывает острый недостаток в кормах, особенно на ранних стадиях развития (Быков, 1964; Османов, 1981). Случайное вселение атерины и бычков усугубило напращение в пелагической пищевой цепи и привело к крайнему обеднению зоопланктона. Биомассы диаптотуса в 60-х годах были ничтожно малы, что побудило форсировать

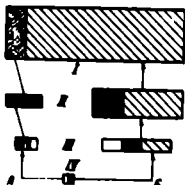


Рис. 7. Схематическое представление продукции организмов на разных трофических уровнях Аральского моря (в тыс. т.)

A — планктонная пищевая цепь (п. ц.); B — донная п. ц.

Числовые цифры — годичная продукция (пр.) отдельных трофических уровней: I — первичная продукция — 10 000; II — зоопланктона — 200; макрофитов — 2000; III — рыб-планктофагов — 10; рыб-бентофагов — 20; IV — хищников I порядка — 4,8.

Продукция, связанная с планктонной п. ц.: фитопланктона 1000; зоопланктона — 100; рыб-планктофагов — 4; продукция, связанная с донной п. ц.: приростная

продукция — 2000; водоросли — 1000; рыб-бентофагов — 20; продукция, связанная с п. ц. (трофические и промышленные группы): зоопланктона — 100; водорослей — 400; рыб-планктофагов — 3,9; рыб-бентофагов — 22,5; хищников — 4; улиток средиземной — 22, в том числе: планктофагов — 2,1, бентофагов — 20,5, хищников — 3,4

рекоммендации ученых о целесообразности использования кормовой базы Аральского моря донными и планктонными видами (Курпевич, 1984).

С 1965 г. началось вселение азовской калининоды (*Calanipoda aquatica dulcis*), а в 1970 она уже стала попадать в уловы зоопланктонной сети некоторых районов моря. В 1971 г., по сообщению Б. Л. Марковой, калининода преобладала по численности и биомассе и в открытой части моря. Надеюсь, что этот вселенец несколько смягчит нищевую напряженность в пищевой цепи Аральского моря.

Донная нищевая цепь. Как уже указывалось, основным источником обогащения Аральского моря первичным органическим веществом являются макрофиты. Ежегодно около 0 млн. т донной растительности прорастивалось и отмирало, более 90% этой массы спускалось на дно, захоранивалось, постепенно превращалось в растительный детрит, а затем и минерализовалось. Этот процесс распада макрофитов длительный, и потому круговорот биогенов в Арале был замедлен, что сказывалось и на величине его биопродукции.

Массовые формы водорослей этого водоема питались в основном растительными остатками.

В водоем насчитывалось около 150 видов, но не более 20 были массовыми: адиана, дрейссена, личинки хирономид, озерцовидка, дикерогаммарус и др. Средняя биомасса бентоса, по данным И. И. Куличенко и Э. А. Вериньды (1964), составляла 30 г/м^2 , а общий его запас — 1900 тыс. г. Е. А. Иблонская для 1954—1957 гг. определяла среднюю биомассу в $22,16 \text{ г/м}^2$, а валовую — в 1445 тыс. г. Ввиду того что в бентосе преобладали моллюски (70%) и хирономиды, формы с относительно длительным жизненным циклом, а также ввиду пониженных температур на глубинах сверх 10—15 м, годовая продуктивность бентоса была

ниже, чем в Азовском море и Северном Каспии. Средний Р/Н коэффициент для бентоса принят К. А. Иблешкиной равным 2, а для мшляков и хирономид — 1. Если принять Р/Н—2, то годовая продукция бентоса могла быть около 2800 тыс. г. Упомянутые авторы принимают бентос низкую величину — около 1500—2000 тыс. г¹. Но, по нашему, она выше расчетной ими, на что указывает хорошая обеспеченность рыб бентофагой кормами. Так же следует учитывать продукцию, которая теряется для Аральского моря при вылете имаго хирономид. По ориентировочным расчетам, имато уносит не менее 100—150 тыс. г на бентоса; не менее 20% продукции остается недоступной для потребителей. Тогда для расчетов вполне можно принять общую годовую продукцию донных беспозвоночных около 2000 тыс. г.

Для продуктивности 2 млн. г бентоса требовалось при КС 5 около 10 000 тыс. г первичной продукции. Одни макрофиты не могли ее обеспечить. Существенным дополнением к рациону бесноватых были донные фитопланктонные формы (Иблешкина, 1971), детрит, образованный за счет растений предыдущих лет, и, конечно, микрофлора.

В Аральском море обитали преимущественно рыбы бентофаги (лещ, сазан, нобля и др.). Меньшие биомассы имели рыбы планктофаги (шемая) и хищники (судак, сом, жерех и др.). Почти все промысловые (ценные) рыбы Аральского моря высказывались в конечном счете за счет бентоса. Почти все компоненты последнего являлись кормовыми для рыб и входили в пицевую рацион. Средний улов рыб в год составлял около 32 тыс. г: на них планировалось 2,1 бентофагов, 20,5 и хищников 3,4 тыс. г.

Бентофаги и хищники высказывались более интенсивно, чем планктофаги, можно принять, что 50—70% их продукции составлял улов. Тогда можно допустить, что продукция промысловых рыб бентофагов была около 60 тыс. т. Но, учти, что имелась и промысловые рыбы, можно увеличить годовую продукцию донных рыб до 70—80 тыс. г. Для ее поддержания необходимо около 700—800 тыс. г кормов (КС 10) или 1400—1600 тыс. г (КС 20), т. е. продукция бентоса вполне удовлетворяла их потребности, в чем свидетельствовали хорошая упитанность и высокий темп роста донных рыб; 20—30% продукции бентоса не использовалась рыбами. Хищникам, если принять их продукцию около 4,8 тыс. г, требовалось (КС 7) около 34 тыс. г рыб. На них около 30 тыс. г, вероятно, поставляли донные рыбы и 4 тыс. г — планктофаги.

Исходя из этих, весьма приближенных, расчетов, мы построили донную пицевую цепь Аральского моря (см. рис. 7), на которой видно: первичная продукция использовалась довольно полно, но в ней имелась и некоторое резервы кормов для беспозвоночных — это растительный детрит и бактерии, а также корм, съедобный хирономидам и сугошимым ими, в период лета, на водоеме. Посто-

¹ В работе 1971 г. К. А. Иблешкина принимает продукцию равной 2800 тыс. г

му возникла мысль о вселении в Аральское море продуктивных и ценных в кормовом отношении беспозвоночных детритоядов, биологический цикл которых полностью завершался бы в этом водоеме (Каревич, 1960).

Во втором пищевом звене около 400 тыс. т продукции бентоса оставалось неиспользованным из-за ограниченной численности доков. Кроме того, оставались в резерве крупные особи беспозвоночных, не выедавшиеся из-за разреженности и больших размеров (кардииды, дрейсены), а также хирономиды глубинных районов и некоторые другие. Общий объем трофических тупиков, кроме вылетающих хирономид, в Аральском море был минимальным.

По потокам и распределению органического вещества Аральское море является антиподом океана и Черного моря. Наиболее мощная пищевая цепь, с первого и до последнего звена, образуется за счет донных форм; донные рыбы давали и наибольшую ихтиомассу, продукцию и улов. Но ввиду того, что у этих рыб более длительный биологический цикл и высокий КК, ихтиопродукция в Арале обходилась «дороже», чем в других внутренних морях. Поэтому, несмотря на довольно полное использование первичного органического вещества, на минимальное пищевые и промысловые запасы, а также высокое использование запасов рыб промыслом, общий выход рыбной продукции в Арале ниже, чем в Азовском и Каспийском морях. В среднем рыбная продукция составила 0,9, а улов рыб 0,032% первичной продукции. В Арале самое высокое отношение продукции цектона (рыб) к продукции их кормовой базы — 4,2% (см. табл. 3).

Изменения в пищевых цепях Арала. В последнее десятилетие (1960—1970) в экосистеме Аральского моря происходят существенные изменения, вызванные изъятием воды из рек Амударьи и Сырдарьи на орошение и другие прилегающие нужды и вселением новых видов рыб и беспозвоночных.

Уменьшение дебита рек к концу 60-х годов достигло $\frac{1}{3}$ среднегодового их стока (изымается около 10 км³ речной воды в год), что привело к падению уровня моря более чем на метр. В прошлом опресненные мелководья восточного побережья, служившие нерестилищами для рыб, обсохли и осолопились (материалы КазНИИРХ). В некоторые годы морская вода поднималась более чем на 25 км вверх по руслу Сырдарьи, осолопила дельтовые подтомы (Володкин, 1968). В значительной степени осолопились и осушились мелководные и высококормные заливы и нерестилища рыб юга Арала (Бекмурзаев, 1971). Началось осолопление и всего моря.

Все эти изменения неблагоприятно отразились на биологической продуктивности моря, на кормовых беспозвоночных и генеративно-пресноводных рыбах. Их уловы уменьшились с 43,13 тыс. т в 1953 г. до 31,1 тыс. т в 1964 г. и к концу десятилетия еще более снизились. Наряду с ухудшением гидрохимических условий в цем

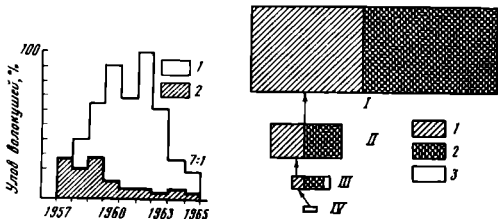
изменился и видовой состав кормовой и промысловой фауны в результате вселения в этот водоем новых видов. Одни виды безусловно улучшили условия существования рыб, а другие оказались их конкурентами.

Аральское море издавна привлекало внимание ученых обесценностью видового состава фауны и флоры и возможностью акклиматизировать в нем ценные виды (Зенкевич, 1934; Аверинцев, 1936, и др.). К сожалению, вселение различных видов рыб было начато без достаточного учета экологической, фаунистической и кормовой ёмкости этого водоема, и почти все усилия оказались безуспешными. Вселенные в 30-х годах рыбы не прижились (Карпевич, 1968), а вселенные позже (1954 и 1956 гг.) внесли существенные изменения в пищевые цепи Аральского моря.

В более поздних работах (Карпевич, 1960; Володкин, 1968) было показано, что наиболее целесообразна планомерная реконструкция фауны и флоры Аральского моря и начинать ее следует с пополнения первичного и второго звена полезными видами планктонных водорослей, допных и пелагических беспозвоночных. Введение рыб (т. е. пополнение III звена) следует проводить чрезвычайно осторожно ввиду того, что экологическая и кормовая емкость этого водоема была чрезвычайно ограничена, а фаунистическая велика вследствие ненасыщенности его фауны, именно поэтому всееленцы, экологически несовместимые с абиотической средой этого бассейна (сельди, кефали) или не нашедшие подходящих перестильниц (севрюга), не выжили. Другие, для которых абиотическая среда была приемлемой, но ограничены кормовые ресурсы, выжили, но не смогли образовать популяций большой численности (салака), и, наконец третьи, неприхотливые, плодовитые и короткоцикловые, приспособились к абиотическим и биотическим условиям жизни Аральского моря, образовали многочисленные популяции, прошли фазу «взрыва» и вошли в иктноцепоз моря (атерина, бычки, креветки и др.).

Последняя группа рыб вступила в ожесточенные конкурентные отношения в период наращивания своей численности с аборигенами и несомненно ухудшила условия их жизни (рис. 8). С. П. Дорошев (1968) показал, как изменилась пищевая цепь судака. В бытовых условиях судак потреблял преимущественно допных рыб (вобла, белоглазка и др.), которые питались допными же беспозвоночными (моллюски, гаммариды, личинки хиропомид). После вселения бычков, атерины и мизид в его питания большой вес приобрели формы с пелагическим и пектобентическим питанием (мизиды, бычки, атерина), т. е. увеличилась нагрузка на и без того ослабленную, пелагическую пищевую цепь, что не замедлило неблагоприятно отразиться на шемае и салаке.

В последующие годы (1965—1970) численность атерины и бычков резко сократилась. После фазы максимальной численности наступила фаза патурализации, эти виды стали потребляться в пищу другими рыбами и заняли более скромное место в иктноцепозе



Р и с. 8. Численность акклиматизированных рыб и молоди промысловых рыб в береговой зоне Аральского моря (по уловам волокушей)

1 — акклиматизированные рыбы, 2 — аральские рыбы (по Дорошеву)

Р и с. 9. Схематичное распределение продукции организмов на разных трофических уровнях оз. Байкал (в мг/га) (по Москаленко)

Слева — пелагическая пищевая цепь (п. ц.). Римские цифры — годовая продукция организмов: I — первичная продукция 21000; II — продукция зоопланктона 1820; III — продукция рыб-планктофагов 43,3; IV — продукция хищников, нерпы 0,1. I — продукция, скованная пищевой цепью: фитопланктон 9100, зоопланктон 840, рыб-планктофагов 3,8; 2 — продукция, выпавшая из п. ц.: фитопланктона 11900, зоопланктона 980, рыб-планктофагов 39,5, хищников 0,1; 3 — улов: общий годовой 1,6, в том числе планктофагов 1,5

Арала. К этому времени начали оказывать благотворное влияние вселенные в Аральское море ценные кормовые донные беспозвоночные (неревды, мшведы, синедемия), а также пелагическая копепода каланипеда, достигшая, по-видимому, фазы «взрыва» в 1970—1971 гг. (с 1965 г.). Все акклиматизанты — беспозвоночные, более эвригалины, чем аборигены, и преимущественно детритоеды, они более полно будут использовать кормовые ресурсы Арала в современных условиях и при его осолощении. Данные Аральского отделения КазНИИРХ, любезно сообщенные Е. Л. Марковой, показывают, что вселенцы составляют значительную часть пищевого рациона рыб, упитанность и плодовитость которых стали улучшаться.

Однако полностью выявить взаимоотношения вселенцев и аборигенов пока не представляется возможным ввиду резких изменений в среде обитания и незакопчившегося процесса акклиматизации вселенцев.

В 1971 г. появилась интересная статья Б. К. Москаленко (1971), обобщающая результаты многолетних исследований биологической продуктивности оз. Байкал.

Автор рассматривает одну главнейшую пищевую цепь — пелагическую (рис. 9).

Заключение

Рассмотрев семь экосистем и важнейшие направления в использовании и потерях органического вещества на разных трофических уровнях, легко заметить (табл. 3), что наиболее полное использование первичной продукции консументами приходилось на Аральское, Черное и Азовское моря и относительное продуцирование ихтиомассы в них было наиболее высоким (0,2—0,9%); океан и Каспийское море значительно уступают им (0,05—0,09%). Утечка первичной продукции через консументов, выпавших на пищевой цепи, не превышает 5%, а обычно еще ниже, т. е. огромная масса органического вещества склана пищевой цепью, и остатки («объедки» и пищевые тупики) ничтожно малы. Использование промыслом морепродуктов в этом объеме не может вызвать существенных нарушений в общем потоке органического вещества и пищевых цепях бассейнов.

Таблица 3

Эффективность использования первичной продукции
в трофических цепях морей (в сыром весе)

Бассейн и показатели	Продукция, млн. т					Улов, % продукции	
	первичная	зоопланктон, зообентос	рыба (иктотон)	утечка консументов		первичной	иктотона
				из всех звеньев	из III и последующих		
Океан, млн. т	550000	42000	280	12200	1200	54,5	—
%	100	7,6	0,051	2	0,2	0,01	20
Черное,	1500	169	3,0	70	0,58	0,025—0,05	—
%	100	11,2	0,2	4,6	0,04	0,016—0,003	0,6—1,2
Азовское,	340	37,8	0,78	16,6	0,36	0,2—0,3	—
%	100	11,1	0,23	4,3	0,1	0,06—0,09	25—38
Каспийское,	2000	80—90	1,8	56,2	1,17	0,46	—
%	100	4,0	0,09	2,8	0,06	0,023	26
Аральское,	10	2,2	0,095	0,53	0,032	0,04	—
%	100	22	0,9	5,3	0,32	0,4	42
Байкал, кг/в	21000	1820	43,3	1029	39,6	1,6	—
%	100	8,6	0,9	5,0	0,14	0,08	3,7

Но так ли уж важно сохранить естественную целостность пищевых отношений во всех звеньях пищевой цепи? Не выгодно ли в некоторые звенья вносить изменения? Почти всегда следует заботиться о максимальном включении в пищевую цепь первых двух звеньев и максимальном уменьшении трофических тупиков и побочных пищевых цепей. Наряду с этим важно увеличить в некоторых последних звеньях трофические тупики, но со-

кратить промысловые. Это видно из следующих сопоставлений: полезная продукция (вылов морепродуктов) составляет в большинстве бассейнов сотые доли процента от первичной, и ее изъятие не может сколько-нибудь существенно повлиять на общую продуктивность. Но величина вылова составляет: от всей ихтиопродукции 20—40%, от выпавшей из пищевых цепей 40—50% и эксплуатируемых видов до 70% и выше. Исключения составляют бассейны со слабым использованием кормовой базы (оз. Байкал) или перегруженные непромысловыми видами (Черное море). Такое большое изъятие продукции последних звеньев или отдельных видов оказывает существенное влияние на их продуктивность. Следовательно, разумно воздействуя на эти последние звенья (охрана, регулирование промысла, воспроизводство ценных видов, реконструкция биоценозов и пищевых цепей или даже конструирование фауны и флоры экосистем), можно достигнуть желаемого эффекта.

По характеру продуцирования первичного органического вещества, его распределения и использования в пищевых цепях выделяются следующие типы морских бассейнов:

I тип — океанический — инертная устоявшаяся экосистема, обогащающаяся биогеонами преимущественно за счет внутреннего круговорота вещества.

Основная масса органического вещества продуцируется фитопланктоном и бактериями в поверхностном слое водной толщи и сквозывается пищевой цепью пелагиали (фито-, зоопланктон — планктофаги — пелагические хищники). Пищевые цепи сильно развиты, и в них образуются «пищевые тупики» большой емкости.

Продукция нектона составляет сотые доли процента первичной продукции. В нектопе, как и уловах, преобладают организмы пелагиали, но наиболее ценными являются представители дна. Изъятие сотых долей процента первичной продукции с уловом не может изменить потока энергии и вещества в экосистеме, но может нарушить структуру отдельных звеньев и популяций организмов, в первую очередь донных форм с замедленным кругооборотом веществ, медленным накоплением численности, но с быстрым ростом соматических частей.

Организмы, не вовлекаемые в пастбищную пищевую цепь, образуют весомую часть продукции и могут служить резервом для использования человеком без ущерба для экосистемы океана. Это последнее звено пищевой цепи (хищные рыбы и беспозвоночные: акулы, тунцы, кальмары, крабы), но организмы этого резерва часто являются и промысловыми тупиками (медузы, губки, иглокожие, моллюски, вооруженные, защищенные, мелкие, непищевые рыбы и т. д.).

К этому типу относится океан и, вероятно, многие глубоководные открытые моря, а также, с некоторыми оговорками, Черное море и глубоководные районы Балтики, Среднего и Южного Кас-

ния, оз. Байкал (Москаленко, 1971). Повышение выхода полезной человеку продукции возможно путем развития добычи организмов трофических и промысловых тушек, крупных и мелких хищных рыб, беспозвоночных. Из пищевых цепей видно, что наибольшая продукция белка производится консументами на втором трофическом уровне. Однако при современном уровне техники добывать этот белок для пищевых или технических нужд обществу невыгодно. Более выгодно трансформировать мелких пелагических и донных беспозвоночных и рыб в тело более крупных объектов, с повышенным коэффициентом соматической продуктивности — донных и хищных рыб (с высокой СКП). С этих позиций наиболее продуктивными являются мирные и хищные рыбы с высоким темпом роста и коротким периодом созревания. Для поддержания стада таких объектов возможны пассивные и активные меры: защита и охрана ценных промысловых видов, особенно в донной пищевой цепи; разведение, выращивание и акклиматизация ценных видов преимущественно III и IV звеньев донной пищевой цепи.

Воздействие на первичное звено (удобрение) в современных условиях неэффективно.

II тип — эстуарно-шельфовый (открытые водоемы).

Пополнение биогенами происходит преимущественно за счет речного стока. При его изменении нарушается режим моря и его экосистемы, но продукция первичного звена и консументов может некоторое время поддерживаться за счет внутренних резервов биогенов.

Основная масса первичного вещества формируется клетками фитопланктона и бактериями, и их продукция используется относительно равномерно в донной и планктонной пищевой цепи, а часто преимущественно в донной.

Первое звено консументов представлено в основном кормовыми беспозвоночными, поэтому продукция двух первых звеньев в значительной степени скрывается пищевой цепью. «Пищевые тушки» практически отсутствуют, а если и есть неиспользованные беспозвоночные и растения, то главным образом за-за ограниченного видового состава их потребителей.

Пищевые резервы имеются: в первом звене — фитопланктон, фитобентос, детрит; во втором звене — беспозвоночные (чаще всего два); в третьем — мелкие пелагические и донные рыбы.

Продукция nekтона составляет десятки доли процента (в десятки раз выше, чем в океане) и формируется за счет мирных рыб пелагиали и дна. Но в уловах преобладают «биологически дорогие» рыбы дна и хищники. Из-за доступности их промыслу может вымываться свыше 50% их продукции, интенсификация промысла ведет к перелову и нарушению количественных соотношений популяций в донной цепи и между цепями.

К этому типу относятся Азовское море, Северный Каспий, по видимому, Рижский залив и другие заливы Балтийского моря, а также другие водоемы эстуарно-шельфового типа.

Наиболее действенным может быть метод конструирования промысловой и кормовой фауны бассейнов путем: увеличения численности ценных аборигенов, преимущественно донной пищевой цепи (их разведение, мелиорация естественных верестилищ и кормовых угодий, охрана запасов, регулирование промысла и т. д.) и улучшения состава ценных видов III—IV звеньев, способных более полно использовать первичное вещество и кормовую базу водоемов (интродукция, поэтапная акклиматизация и натурализация ценных видов рыб в беспозвоночных), а также улучшение кормовых и перестовых условий для вселенцев.

III тип — эстуарный (преимущественно замкнутая экосистема). Обогащение биогенами происходит за счет терригенного стока (рек и другие источники питания). Изменение стока вносит очень большие изменения в режим, экосистему и продукцию.

Основные массы органического вещества продуцируются макрофитами и используются преимущественно в донной (часто детритной) пищевой цепи (макрофиты, детрит, бактерии, беспозвоночные два, донные рыбы). Темп продуцирования во всех звеньях пищевой цепи замедлен, и потому продукция нонеументов меньше, чем в водоемах других типов. Пищевых тушиков почти нет, и продукция нектона в значительной степени зависит от видового состава рыб и их способности использовать кормовую базу. Разветвление пищевых цепей слабое, и потому при минимальном количестве хищников возможно высокое использование продукции нектона промыслом (свыше 50%).

К такому типу можно отнести Аральское море, Северный Каспий, кубанские лиманы, некоторые черноморские лиманы и заливы, оз. Балхаш и другие водоемы.

Пути воздействия в целях повышения промысловой продуктивности:

1) внесение удобрений, акклиматизация, культивирование одноклеточных водорослей и полезных макрофитов способствуют повышению продукции растений;

2) укрепление кормовой базы рыб пелагиали и дна путем мелиорации кормовых угодий, стимулирование размножения растительноядных видов и беспозвоночных;

3) поддержание всеми способами численности ценных донных рыб-аборигенов и промысловых беспозвоночных;

4) ограничение численности хищников в соответствии с их кормовой базой;

5) интродукция новых видов только на резервы корма (макрофиты, детрит и т. д.), предпочтительно фито- и детритофагов (по строгому плану, с последовательным укреплением всех звеньев пищевой цепи);

6) конструирование флоры и фауны водоемов с предварительным моделированием видового состава, пищевых цепей и экосистем при изменении стока рек, гидрофизического режима и при ухудшении условий существования ценных аборигенов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бекмурзаев Б.* 1971. Довные беспозвоночные прибрежной части юга Арала и влияние на них среды обитания. Канд. дисс. Алма-Ата, Гос. ун-т Каз. ССР.
- Бенинг А. Л.* 1935. Материалы к составлению промысловой карты Аральского моря.— Труды Аральского отд. ВНИРО, т. 4.
- Бервальд Э. А.* 1964. Пути организации рационального рыбного хозяйства во внутренних водоемах (Аральское море и Мангытское водохранилище). Изд. Ростовского ун-та.
- Бердичевский Л. С., Лебедев В. Д.* 1968. О реконструкции ихтиофауны Каспийского бассейна.— Сб. «Аклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». М., «Наука».
- Бирштейн Я. А.* 1945. Годовые колебания биомассы бентоса Сев. Каспия.— Зоол. журн., т. XXIV, вып. 3.
- Богоров В. Г.* 1967. Биологическая трансформация и обмен энергии и вещества в океане.— Океанология, т. 8, № 5.
- Бойко Е. Г.* 1961. Основные факторы колебания запаса членистоногих и осетровых рыб Азовского моря.— Труды Совещ. по динамике численности рыб, вып. 13. Изд-во АН СССР.
- Быков Н. Е.* 1964. Новые данные об акклиматизации салаки и других видов рыб и их пищевые связи.— В сб. «Рыбные запасы Аральского моря и пути рационального их использования». Ташкент.
- Бруевич С. В.* 1941. Распределение вещества среди отдельных групп организмов Каспийского моря.— Труды по комплексному изучению Каспийского моря, вып. 14.
- Бруевич С. В., Соловьева Н. Ф.* 1957. Баланс биогенных элементов Аральского моря и его изменения в связи с гидростроительством.— Гидрохимические материалы, т. XXII. Новочеркасский гидрохимический ин-т.
- Винберг Г. Г.* 1962. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем.— Зоол. журн., т. 41, вып. 11.
- Винберг Г. Г.* 1968. Методы определения продукции водных животных. Минск, «Высшая школа».
- Водяницкий В. А.* 1954. О проблеме биологической продуктивности водосмов, и в частности Черного моря.— Труды Севаст. биол. ст., г. 8.
- Володкин А. В.* 1968. Результаты и перспективы акклиматизационных работ на Аральском море.— Сб. «Аклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». М., «Наука».
- Воробьев В. А.* 1949. Бентос Азовского моря.— Труды АзЧерНИРО, вып. 13.
- Гавеская Н. С.* 1945. Опыт установления кормового коэффициента водорослевого корма для *Daphnia magna* в полевых условиях.— Зоол. журн., т. 24, вып. 2.
- Гавеская Н. С.* 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи.— Сб. памяти акад. С. А. Зернова. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Гавеская Н. С.* 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства.— Труды Совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М.
- Грезе В. П., Балдина Э. П.* 1964. Динамика популяций и годовая продукция *Acartia clausi* Giesbr. *Centropages kroeyeri* Giesbr. в веретической зоне Черного моря.— Труды Севаст. биол. ст., т. 17.
- Грезе П. И.* 1963. Питание бокоплага *Dekapino spinosa* (Mont) в Черном море.— Труды Севаст. биол. ст., т. XVI.
- Грудинин П. И.* 1961. Влияние кормовой базы на выживаемость личинок азовской хамсы.— Труды Совещ. Ихтиол. комис. АН СССР, вып. 13.
- Дацик В. Г.* 1959. Органическое вещество в водах южных морей СССР. М., Изд-во АН СССР.

- Дорошев С. И.* 1968. Численность акклиматизированных в Аральском море рыб и модификация промыслового улова.— Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». М., «Наука».
- Жукова А. И.* 1957. Значение микроорганизмов для кормовой базы рыб.— Вопросы ихтиол., вып. 9.
- Зенкевич Л. А.* 1934. О возможных мероприятиях по повышению продуктивных свойств Каспия и Арала.— Рыбное хозяйство СССР, № 3.
- Зенкевич Л. А.* 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II. М., «Советская наука».
- Карпович А. Ф.* 1960. Обоснование акклиматизации водных организмов в Аральском море.— Труды ВНИРО, т. 43, вып. 1.
- Карпович А. В.* 1964. Биологические основы акклиматизации ценных рыб в Азовском море.— Труды ВНИРО, т. 55.
- Карпович А. Ф.* 1968. Итоги и перспективы работ по акклиматизации рыб и беспозвоночных в южных морях СССР.— Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР». М., «Наука».
- Карпович А. Ф.* 1970. О биологической стоимости рыб разного трофического уровня.— Труды ВНИРО, т. 76, вып. 3.
- Карпович А. Ф., Дорошев С. И.* 1964. Предисылки к акклиматизации ценных рыб в беспозвоночных в морских бассейнах СССР.— Труды ВНИРО, т. 55.
- Куделина Е. Н.* 1959. Зоопланктон Среднего и Южного Каспия и его изменение в период падения уровня моря.— Труды ВНИРО, т. 38, вып. 1.
- Куделина Е. Н., Журавлева С. А.* 1963. Питание копепоид и личинок балаягуса в Азовском море.— Труды АзНИИРХ, вып. 6.
- Кусморская А. П.* 1964. Зоопланктон Северного Каспия.— Сб. «Экология беспозвоночных южных морей». М., «Наука».
- Кусморская А. П.* 1950. О зоопланктоне Черного моря.— Труды АзЧерНИРО, т. 14.
- Лазарева Л. П.* 1962. О питания черноморского гребневика (*Pleurobrachia pfeiferi*).— Труды Карадагск. биост., вып. 18.
- Лесников Л. А., Матвеева Р. П.* 1959. О характере влияния волжского стока на зоопланктон Сев. Каспия.— Труды ВНИРО, т. 38. Пищепромиздат.
- Лукомина Н. К.* 1960. Зоопланктон Аральского моря.— Труды ВНИРО, т. 43.
- Майский В. И.* 1962. Возможность акклиматизации новых видов рыб в Азовском море.— Труды ВНИРО, т. 55, вып. 2.
- Мартинсен Г. В.* 1969. Мировое рыболовство в цифрах по данным ФАО. Отдел научно-техн. информации ВНИРО. М.
- Марти Ю. Ю., Мартинсен Г. В.* 1969. Проблемы формирования и использования биологических ресурсов Атлантического океана. М., «Пищевая промышленность».
- Миронов Г. Н.* 1954. Питание хищного планктона.— Труды Севаст. биол. ст., т. 8.
- Моисеев П. А.* 1969. Биологические ресурсы Мирового океана. М., «Пищевая промышленность».
- Моисеев П. А.* 1971. Разработка научных основ рационального рыбного хозяйства и методов управления биопродуктивными процессами в океане.— Сб. «Основы биологической продуктивности океана и ее использование». М., «Наука».
- Москаленко Б. К.* 1971. Биологическая продуктивность оз. Байкал.— Гидро-биол. журн., т. VII, № 5.
- Никольский Г. В.* 1940. Рыбы Аральского моря. М., МОИП.
- Никольский Г. В.* 1965. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М., «Наука».
- Османов С. О.* 1961. О гибели атеринки в Аральском море.— Вестник Каракалп. фил. АН УзССР, № 2.
- Одум Е.* 1963. Экология. М., «Просвещение».
- Осадчий В. Ф.* 1963. Вентос северной части Каспийского моря в условиях зарегулированного стока Волги.— Зоол. журн., т. 42, вып. 2.

- Панкратова В. Ф.* 1935. Материалы по питанию рыб Аральского моря.— Труды Аральского отд. ВНИРО, т. IV.
- Романова П. Н., Осадчик В. Ф.* 1965. Современное состояние зообентоса Каспийского моря.— В сб. «Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия». М., «Наука».
- Старк И. Н.* 1960. Годовая и сезонная динамика бентоса в Азовском море.— Труды АзНИИРХ, т. I, вып. 1.
- Старк И. Н.* 1964. Бентос Азовского моря и причины его качественного и количественного изменения.— Сб. аннотаций работ ЦНИИРХ, выполненных в 1963 г.
- Усачев П. И.* 1948. Количественные колебания фитопланктона в Северном Каспии.— Труды ИОАН, т. II.
- Федосов М. В.* 1955. Химическая основа кормности Азовского моря и прогноз ее изменений в связи с гидростроительством на реках.— Труды ВНИРО, т. 31, вып. 1.
- Федосов М. В.* 1965. Условия формирования первичных кормовых ресурсов окоеана.— Труды ВНИРО, т. 57.
- Хусаинова Н. З.* 1968. Биологические основы акклиматизации рыб и беспозвопочных в Аральском море.— Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвопочных в водоемах СССР». М., «Наука».
- Шеломов И. К., Алдакимова А. Я.* 1963. О продуцировании органического вещества в Азовском море в 1960 г.— Труды АзНИИРХ, вып. 6.
- Шорыгин А. А.* 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат.
- Юсуфова З. А.* 1968. Распределение и запасы атерины в Каспийском море в связи с реконструкцией его фауны.— Сб. «Акклиматизация рыб и беспозвопочных в водоемах СССР». М., «Наука».
- Яблонская Е. А.* 1960. Кормовая база рыб Аральского моря и ее использование.— Труды ВНИРО, т. 43, вып. 1.
- Яблонская Е. А.* 1964. К вопросу о значении фитопланктона и фитобентоса в пищевых цепях организмов Аральского моря.— В сб. «Запасы морских растений и их использование». М., «Наука».
- Яблонская Е. А.* 1971. Пищевые цепи населения южных морей СССР.— Сб. «Основы биологической продуктивности океана и ее использование». М., «Наука».

ОСОБЕННОСТИ НАГУЛА РЫБ И НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ ВОДОЕМОВ

М. В. Желтенкова

(Всесоюзный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии)

Общая задача трофологии, согласно Надежде Стапциславовне Гаевской, — изучение пищевых связей организмов между собой и с неживой природой. Конечная цель — наиболее рациональное и максимальное использование производительных сил гидросферы (Гаевская, 1947, 1948). В этой области основным является изучение питания рыб и выявление связей между трофическим фактором и жизненным циклом и поведением рыб. Изучение питания рыб Н. С. Гаевская считала одной из важнейших проблем, на исследование которой должны быть направлены усилия трофологов.

Сама Н. С. Гаевская и ее ученики занимались закономерностями трофики первых звеньев пищевой цепи — водорослей, бактерий, беспозвоночных. Только небольшое число работ по питанию рыб принадлежит ученикам Н. С. Гаевской.

Однако общие положения трофологии, из которых исходила Н. С. Гаевская, были близки положениям, развиваемым при исследовании питания промысловых рыб. На эту связь указывает Надежда Стапциславовна: «... ихтиологические работы недавнего периода, предпринятые в свете широких экологических задач и теорий, как, например, работы А. А. Шорыгина по пищевой конкуренции у рыб, оказали весьма сильное влияние на трофологическую теорию и методику и привлекли при этом к ней и результаты предшествующего периода, истолкование которых было затруднительно в более раннюю эпоху» (Гаевская, 1948, стр. 29).

Вместе с тем ряд элементов, вскрытых и разработанных на примере водорослей и беспозвоночных, позволили Н. С. Гаевской сформулировать понятие, имеющее общее значение и обогатившее подход к исследованию трофических связей рыб. К таким, с нашей точки зрения, относятся понятия «трофических тупиков», сформулированные Н. С. Гаевской в приложении к водорослям, и также «набыточного питания», вскрытое на беспозвоночных. Согласно Н. С. Гаевской (1948, стр. 44), «трофический тупик» — явление, когда данный вид первичной продукции непосредственно не используется консументами и прямым путем не вступает в трофический цикл водоема. При этом, конечно, огромная часть резервной энергии рассеивается, не попадая в цепь дальнейших ее пре-

вращений в животных, которые используют лишь незначительную ее долю».

Понятие это применимо не только к организмам, составляющим первичное звено пищевой цепи, но имеет непосредственное отношение к любому звену трофической цепи, лежащей в основе формирования рыбной продукции, и позволяет четко и целенаправленно оценивать роль отдельных организмов, составляющих то или иное звено трофической цепи.

Явление «избыточного питания» становится ясным из следующей цитаты: «Первичная продукция в экспериментальной системе водоросли — трофически однородные консументы наилучше используется при таких количественных соотношениях, которые лежат ниже величин их кормового коэффициента. За этими пределами наступает фаза расточительного потребления первичной продукции, причем чем выше эта продукция, тем меньшая доля ее вещества и энергии переходит на уровень консументов, тем значительнее потери» (там же, стр. 43).

Это явление несомненно имеет отношение не только к потреблению первичной продукции беспозвоночными, но и к рыбам, при потреблении ими любого вида корма. При этом, с нашей точки зрения, это явление в принципе наблюдается не только в экспериментальных системах, но и в естественной обстановке.

В своем докладе «Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства» Н. С. Гаевская (1955) указывает, что основной предпосылкой решения проблем, связанных с изучением динамики численности, поведения и воспроизводства стада промысловых рыб, а также реконструкции флоры и фауны и повышения продуктивности водоемов, является «Глубокое познание тех или иных сторон питания, пищевых взаимосвязей и кормовой базы рыб» (1955, стр. 6).

Н. С. Гаевская четко сформулировала положение, что кормовая база представляет сложное биологическое явление, «в котором животные, потребляющие, и организмы, потребляемые, связаны не простой количественной связью, но, в первую очередь, взаимно противоречивыми отношениями добывания и избегания, проявляющимися в самых разнообразных формах адаптаций, исторически выработавшихся у каждой стороны» (1955, стр. 7).

Н. С. Гаевская вместе с тем подчеркивает, что представление о безвыборности питания рыб неправильно и что у рыб может сочетаться многообразие с узкой специализацией. Круг вопросов, связанных с питанием рыб, согласно Н. С. Гаевской, чрезвычайно широк. Исследования подлежат питание, пищевая конкуренция, изобилие, качественные и количественные, локальные и сезонные характеристики пищевых взаимоотношений между рыбами и кормовой базой, трофические цепи, выедание кормовых организмов рыбами, влияние кормовой базы на химический состав и содержание витаминов, вкусовые качества рыбы.

Основной целью, для достижения которой должны вестись трофологические исследования, согласно Н. С. Гаевской, является «рациональное и максимальное использование производительных сил гидросферы», т. е. в том числе и рыбных запасов. Принципы рационального использования рыбных запасов и рациональной постановки рыбного хозяйства были сформулированы еще в 1933 г. В. И. Мейсером. Рациональная постановка хозяйства подразумевает создание «такого хозяйства, которое обеспечивает получение с рыбохозяйственных угодий максимальной рыбной продукции наиболее высокого качества с наименьшей затратой сил и средств, а также воспроизводство рыбных запасов» (Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. 1961, стр. 3).

Г. В. Никольский (1965) также указывает, что задачей ведения рационального хозяйства является получение с минимальной затратой сил и средств с водоема в целом или с эксплуатируемой популяции максимальной рыбной продукции наиболее высокого качества и обеспечение при этом воспроизводства стада промысловых рыб на высоком уровне, допускающем регулярную интенсивную эксплуатацию стада. Положение это, судя по всему, принято большинством как отечественных, так и зарубежных исследователей, работающих в области рыбного хозяйства. В частности, из этой же формулировки исходит и В. В. Меньшуткин (1970) при разработке методики математического моделирования популяций промысловых рыб.

Общезвестно, что во многих водоемах, как пресноводных (Тюрин, 1957), так и морских (Бердичевский, 1960, 1961, и др.), и в ряде отдельных областей океана (Мопсеев, 1969; Марти и Мартинсен, 1969) чрезмерный промысел привел к перелому — уменьшился запас промысловых рыб, понизился улов на промысловое усилие, снизились средние размеры промысловых рыб, понизилась в улове роль ценных рыб, и их место заняли малоценные.

В течение длительного времени в рыбохозяйственной науке и в практике господствовала теория разрежения или «роста рыб», созданная Петерсеном на основании наблюдений над камбалой датских вод. Согласно этой теории, между численностью и темпом роста имеется обратное соотношение. Вылов, ведущий к разрежению популяции, вызывает повышение темпа роста остающихся рыб и тем самым повышает их продукцию. Вместе с тем, исходя из общих принципов физиологии и некоторых наблюдений, проведенных на рыбах, считалось, что у старших возрастных групп имеется невыгодное соотношение расхода энергии на поддерживающий обмен и на рост и что старшие возрастные группы надо изымать из популяции, так как они конкурируют из-за пищи с рыбами младших возрастов и иррационально расходуют корм.

При обсуждении вопроса об оптимальной интенсивности рыболовства кормовая база рыб принималась за постоянную величину (Баранов, 1918, 1925) и, как постоянная величина, исключалась при обсуждении величин, определяющих колебание запасов рыб.

В настоящее время все большее влияние приобретает точка зрения, что величина и состав кормовой базы рыб должны учитываться при разработке мероприятий по рациональному ведению рыбного хозяйства (Никольский, 1965; Тюрин, 1968; Шефер, 1958; Наумов, 1960, 1970) и что старшие группы рыб имеют хороший темп роста (Бердичевский, 1960, 1964; Слбпрцев, 1967), а пищевые взаимоотношения старших и младших возрастных групп направлены на укрепление вида (Никольский, 1953).

В настоящей работе приводятся некоторые данные о питании и использовании кормовой базы рыбами и о влиянии конкурентных отношений на состояние популяций рыб. Эти данные, с нашей точки зрения, могут служить иллюстрацией того, в какой мере и в каком направлении результаты исследования питания рыб могут быть использованы при разработке мероприятий по рациональному построению рыбного хозяйства.

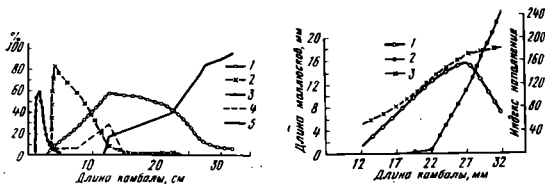
Возрастная смена питания и характер роста рыб

Вопрос о возрастной смене питания у рыб имеет практический интерес, так как связан с установлением их оптимального промыслового размера. Как правило, при установлении промыслового размера принимают во внимание в большинстве случаев только срок наступления половозрелости. Никольский (1965), Л. С. Бердичевский (1960, 1961), П. В. Тюрин (1968) указывают на необходимость учитывать также особенность использования кормовой базы рыбами разных размерных групп.

Имеется большой материал по возрастной смене питания рыб, позволивший уже в 1939 г. А. А. Шорыгицу (1952) при изучении питания рыб Каспийского моря сформулировать положение, что по мере роста рыбы, как правило, с потребления мелких, слабо движущихся организмов переходит на потребление крупных организмов, обладающих мощными защитными покровами при быстром движении. Этот переход осуществляется вследствие того, что рыбы в своем развитии проходят ряд последовательных этапов, различающихся, как показал В. В. Васнецов (1948, 1953а), морфофизиологическими особенностями, обеспечивающими потребление пищи разного типа.

В качестве примера приведем некоторые данные о питании рыб Азовского и Каспийского морей, а также данные о речной камбале Балтийского моря, показывающие, как меняются тип и размер потребляемых организмов по мере роста рыб.

По мере роста леща, тарани (Желтенкова, 1961, 1967) и бычка-крутляка (Костюченко, 1960) Азовского моря, в их пище повышается роль ракообразных и возрастают роль и размер потребляемых моллюсков. При одних и тех же условиях в Азовском море остракоды у леща длиной 17 см составляли 55% пищи, а у леща длиной 35 см — 4% пищи, монодактиля составляла соответствен-



Р и с. 1. Изменение состава пищи речной камбалы Балтийского моря по мере ее роста (значения организмов в %; по весу, Желтенкова, 1953)

1 — Bathyporeta, Pontoporeia; 2 — Mysidae; 3 — Corapada; 4 — Chironomidae и черви; 5 — моллюски

Р и с. 2. Соотношение длины речной камбалы Балтийского моря и длины и количества потребляемых ею моллюсков (Желтенкова, 1953)

1 — количество *Mya* в пище камбалы; 2 — то же, *Muscula*; 3 — длина *Muscula* и *Mya*

по 25 и 60% пищи. Кардиум у тарани длиной 17 см составлял 20%, у тарани 27 см — 60% пищи. Лещ длиной 10—15 см поедает монодакву и дрейссеву длиной до 0,5 см, лещу 30—35 см становятся доступными моллюски длиной до 0,8—1,0 см. Также и в Северном Каспии ряд рыб, по мере роста, переходит с потребления ракообразных на преимущественное потребление моллюсков (Желтенкова 1938; Шорыгин, 1952). У осетра длиной 50 см пища состоит главным образом из ракообразных; монодаквы в пище нет. У осетра 50—110 см монодакна составляет до 31%, у осетра более 110 см — до 96% пищи (Соколова, 1952; Саенкова 1964). У воблы длиной менее 15 см монодакна составляет 21% пищи, в то время как у воблы длиной более 17 см пища больше чем на 50% состоит из монодаквы (Краснова, 1968). Судак длиной до 16 см питается ракообразными, пища судака 20 см состоит из мелких рыб, в пище крупного судака существенную роль играют более крупные рыбы — вобла (Шорыгин, 1952).

Очень наглядную картину дает изменение питания речной камбалы в Балтийском море (рис. 1). Речная камбала длиной до 12 см питается копеподами, мизидами, гаммаридами, червями (Боква, 1953), у камбалы 12 см в пище появляются моллюски макома и миа, пища камбалы длиной 25 см состоит на 90% из моллюсков (Желтенкова, 1953). С ростом камбалы длина потребляемых моллюсков увеличивается (рис. 2). Камбала длиной 12—14 см поедает макому и миа, имеющих средний размер 0,47 см, предельный 1,2 см, камбала 20—24 см поедает моллюсков в среднем длиной 1,28 см, камбале 30—34 см становятся доступными моллюски длиной до 3,5 см (в среднем 1,82 см).

Таким образом, рыбы младших и старших возрастов потребляют разные кормовые организмы. Более крупные рыбы питают-

ся пищей другого типа, чем мелкие, и поедают более крупные объекты.

Переход рыб, по мере роста, с одного типа питания на другой обусловлен их биологическими особенностями. В онтогенезе рыбы проходят, как уже говорилось, ряд этапов (Васнецов, 1948, 1953а), отличающихся морфофизиологическими признаками и поведением. Многие из этих особенностей выработались в процессе эволюции в порядке приспособления к потреблению пищи определенного типа.

Соответственно этому пища, свойственная рыбам старших возрастных групп, недоступна младшим рыбам в силу их морфологических особенностей, а пища, свойственная рыбам младшего возраста, оказывается недостаточно эффективной для рыб старшего возраста, как это показал на примере щуки Г. С. Карзинкин (1939, 1952). В результате этого освобождающийся при изъятии старших возрастных групп корм не может быть использован рыбами младших возрастных групп и не улучшает условий их нагула.

Рыбы старших возрастных групп не только потребляют пищу другого типа в сравнении с рыбами младшего возраста, но во многих случаях нагуливаются на других участках. Они совершают более протяженные миграции, осваивают более широкие площади нагула и способны переносить более широкий спектр факторов внешней среды. Так, например, осетровые, карповые, окуневые Азовского моря по мере роста становятся более выносливыми к солёности (Карпевич, 1960). В частности, лещ младших возрастных групп нагуливается в Таганрогском заливе при солёности до 7‰. Лещ старших возрастных групп в 30-е и 50-е годы держался на всей акватории Азовского моря при солёности до 11‰ (Майский, 1955).

Переход на новый тип питания в новые области нагула ведет к тому, что в ряде случаев обеспеченность пищей рыб старшего возраста увеличивается.

Ю. Ю. Марти (1961) показал, что атлантические сельди старших возрастных групп совершают отдаленные миграции и обладают высокой обеспеченностью пищей.

Согласно Г. В. Никольскому (1947, 1953, 1965), у ряда рыб с возрастом повышается обеспеченность пищей. Это явление — увеличение обеспеченности пищей у рыб старшего возраста — нам удалось проследить также для речной камбалы Балтийского моря (рис. 3).

Как выше было показано на рис. 1, речная камбала с ростом переходит на потребление моллюсков — макамы и миа. Воды Средней Балтики богаты моллюсками. Достаточно сказать, что биомасса их составляет в некоторых областях более 100 г/м² (Зенкевич, 1947; Шурин, 1968). Массовых потребителей моллюсков, кроме речной камбалы, в исследуемый нами период 1947—1948 гг. в латвийских водах Средней Балтики не было. Учитывая особенности нормовых ресурсов латвийских вод Балтийского моря, характер на-

тания разных обитающих здесь видов рыб и их пищевые взаимоотношения, мы высказали предположение (Желтенкова, 1953), что обеспеченность пищей камбалы старших возрастных групп должна быть выше, чем средних. Это нашло подтверждение в анализе результатов исследования питания речной камбалы.

В качестве показателей обеспеченности пищей камбалы разных размерных групп мы взяли величину общего индекса ($1\%_{000}$ к весу рыбы) разных возрастных групп, калорийность их пищи и количество пищевых компонентов. Калорийность пищи была получена на основании состава пищи. Этот показатель был нами взят, так как возникло опасение, что повышение индекса наполнения желудка камбалы в районе Клайпеды (см. рис. 3) объясняется просто переходом камбалы, по мере ее роста, на потребление моллюсков, обладающих большим неусвояемым балластом в виде раковины, чем ракообразные и черви. Число компонентов пищи, согласно Г. В. Никольскому (1953), является показателем обеспеченности рыб пищей.

При высокой обеспеченности пищей число компонентов понижается, при низкой — возрастает.

Как видно из рис. 3, обеспеченность пищей камбалы длиной 27—32 см по всем трем показателям — величине индексов наполнения, калорийности пищи, количеству пищевых компонентов — оказывается выше, чем камбалы 22 см. Таким образом, после того как камбала переходит на преимущественное питание моллюсками, обеспеченность ее пищей возрастает.

Данных о приростах камбалы разных размерных групп в то время еще не было, и непосредственно подкрепить наш вывод об увеличении обеспеченности пищей камбалы длиной 27—32 см, по сравнению с камбалой длиной 22 см, мы не могли. Учитывая

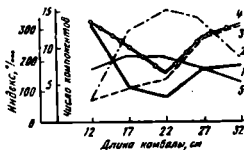


Рис. 3. Показатели обеспеченности пищей речной камбалы Балтийского моря в 1948—1949 гг. (Желтенкова, 1946)

1 — общий индекс наполнения кишечного тракта камбалы в районе Вентспилс — Лиена в 1948 г.; 2 — количество компонентов в пище камбалы в районе Вентспилс — Лиена в 1948 г.; 3 — общий индекс наполнения кишечника в районе Клайпеды в 1949 г.; 4 — то же, с поправкой на калорийность; 5 — количество компонентов в пище в районе Клайпеды в 1949 г.

обеспеченность камбалы пищей и обилие моллюсков в Средней Балтике, мы сделали только предположение, что темп роста камбалы после достижения длины 22—24 см должен увеличиваться (Желтенкова, 1953).

Для латвийских вод нами предложено увеличить минимальный промысловый размер камбалы 22—24 см.

Исследование роста речной камбалы, проведенное впоследствии К. А. Земской (1961) для 50-х годов и М. И. Шатуновским (1965) для 60-х годов, обнаружило интересное явление. Оказалось, что темп линейного роста речной камбалы длиной более 24 см увеличивается. На рис. 4 кривая линейного роста речной камбалы

Рис. 4. Соотношение обеспеченности пищей в линейных приростах речной камбалы в районе Вентспилса в 1948 г. (Желтенкова, 1964)

1 — приросты камбалы (данные Земской, 1961); 2 — индексы заполнения кишечного тракта камбалы (наши данные)



точно повторяет кривую индекса заполнения кишечного тракта камбалы, взятую в качестве показателя обеспеченности камбалы пищей.

Таким образом, на примере речной камбалы Балтийского моря удалось непосредственно продемонстрировать случай, когда обеспеченность пищей, а вместе с тем и темп роста рыб старшего возраста оказываются выше, чем у рыб среднего возраста, и показать, как это следует учитывать при установлении минимального размера рыб.

Речная камбала латвийских вод Средней Балтики не представляет собой исключения. Имеется немало видов рыб, у которых обеспеченность пищей, а вместе с тем и темп роста рыб среднего возраста, оказываются ниже, чем у более старших рыб.

Такое же увеличение обеспеченности пищей и темпа роста особей старших возрастных групп отмечается, в частности, для рыб Северной Атлантики. Так, Флеминг (Fleming, 1960) указывает, что во многих районах Северной Атлантики наблюдается повышение темпа роста трески старших возрастных групп. Возможной причиной этого Флеминг считает способность старших, более крупных рыб осваивать питательные и обильные пищевые ресурсы, состоящие из мелких рыб: мойвы, песчанки, сельди и т. п.

К. П. Янулов (1963) показал, что у камбалы-ерша некоторых локальных стад, обитающих в областях, богатых планктоном, у особей старшего возраста повышается темп роста в связи с увеличением обеспеченности пищей, так как взрослая камбала-ерш интенсивно поедает морских ежей.

В. В. Васнецов (1934, 1947, 1953б) на примере карповых показал, что после наступления половозрелости темп роста рыб, как правило, падает. Однако наблюдаются случаи, зависящие от особенностей обеспеченности рыб пищей, когда характеристики роста при наступлении половозрелости не падают, а, наоборот, увеличиваются.

П. А. Дрягин (1947) провел сравнение кривых роста различных видов рыб. Оказалось, что в ряде случаев темп роста рыб после наступления половозрелости увеличивается. П. А. Дрягин объясняет это улучшением кормовых условий для рыб более старшего возраста. Именно такое явление — увеличение темпа роста после наступления половозрелости — наблюдается и у речной камбалы.

Согласно Е. П. Бетешевой и Е. Б. Куликовой (Бетешева, Желтецкова, Куликова, 1951), речная камбала в латвийских водах Балтийского моря впервые перестает на четвертом году жизни, достигнув размера в 22,5—25,3 см.

Еще в большей мере, чем ливейный, в ряде случаев увеличивается весовой рост рыб старших возрастов, по сравнению с ростом рыб среднего возраста. Л. С. Бердичевский (1961, 1964) и Г. Г. Сибирцев (1967) показали, что у леща, воблы, судака Северного Каспия после достижения ими половозрелости происходит наиболее интенсивное увеличение веса, и предложили увеличить промысловую меру на этих рыб.

Приведенный в настоящем разделе материал, как нам представляется, дает основание считать, что при решении вопроса о желательном возрастном составе популяции и установлении минимального промыслового размера следует учитывать особенности нагула и обеспеченность пищей рыб разных возрастных групп. Нецелесообразно устанавливать минимальный размер, исключающий из популяции возрастные группы рыб, имеющие высокую обеспеченность пищей и высокий темп роста.

Г. В. Никольский (1953) для пресноводных водоемов указывает растительноядных и детритоядных рыб как пример рыб, у которых обеспеченность пищей на старших возрастах оказывается выше, чем в младшем возрасте. В таком же положении, как нам представляется, оказываются и моллюскоядные рыбы на морских участках, богатых моллюсками.

Возрастной состав и численность популяций рыб и использование кормовых ресурсов водоема

Результаты количественного исследования питания рыб и использования ими кормовой базы в сочетании с данными о распределении рыб и площадях их нагула позволяют получить наглядное представление о том, к чему ведет, в смысле изменения степени использования природных ресурсов водоема, снижение промысловых размеров рыб и снижение их численности. Е. В. Борущкий (1959) детально рассмотрел элементы, определяющие степень доступности кормовых организмов для рыб: их размер, скорость движения, крепость покровов, наличие шипов и ядовитых свойств, использование убежищ, обитание в районах разного гидрологического режима и т. п. Оказалось, что у кормовых организмов имеются особенности, препятствующие захвату их рыбами, а у рыб

развиваются особенности, повышающие доступность для них кормовых организмов. На рис. 5 показана схема использования речной камбалой *Pleuronectes fesus trachurus* Duncke кормовых ресурсов латвийских вод Балтийского моря. В основу схемы положены данные на рис. 1, на котором показано изменение роли кормовых организмов с ростом камбалы.

Как видно на рисунках 5 и 1, отсутствие в популяции камбалы особой длиной более 17 см приводит к тому, что основная масса моллюсков — макомы и миа остается за пределами использования их популяцией речной камбалы и большие массы ценного корма относительно крупных моллюсков — оказываются недоиспользуемыми, так как в латвийских водах Балтийского моря других массовых рыб — потребителей моллюсков нет.

Аналогично положение и на Азовском и Каспийском морях (рис. 5). В Азовском море лещ длиной 20—25 см поедает монодакту длиной 4 мм, лещу 30—35 см доступна монодакка длиной 6 мм (Желтенкова, 1955).

Для Северного Каспия 1962 г., на основе величины моллюсков, потребляемых рыбами разных размерных групп, и размерного состава популяции самих моллюсков мы подсчитали количество моллюсков, доступных воле и осетру разной длины. Воле длиной 11 см был доступен запас монодакны в 0,3 млн. ц, воле длиной 20 см оказался доступен запас монодакны в 1,3 млн ц; осетр длиной 80 см располагал запасом сидесми в 2 млн. ц, осетр длиной 110—140 см — запасом сидесми в 10 млн. ц.

Таким образом, с ростом камбалы, леща, воле, осетра запас доступных для них организмов, в частности моллюсков, значительно возрастает. То же наблюдается и для многих других рыб. Вследствие этого чрезмерное снижение промыслового размера на рыб ведет к тому, что кормовые ресурсы водоема недоиспользуются и превращаются в трофические тупики, как характеризует аналогичное явление Н. С. Гаевская (1948).

Недоиспользование кормовых ресурсов водоема в результате снижения под влиянием промысла размерного состава популяции рыб отмечается и для океана. В ряде районов океана интенсивный вылов вызвал уменьшение запаса промысловых рыб и понижение их средних размеров (Монсеев, 1969; Мартя и Мартенсен, 1969). Приведем некоторые случаи, отражающие влияние чрезмерно интенсивного промысла на состояние популяций рыб и использование ими кормовых ресурсов отдельных областей океана.

Развитие и интенсификация тралового промысла в районе Ньюфаундленда привели, как указывает Сетерсдал (Saetersdal, 1959) для конца 50-х годов, к омоложению стада трески. Сильное снижение размера трески под влиянием промысла указывает для залива Святого Лаврентия и Паулс (Powles, 1965) — в 1956 г. средний размер трески равнялся 70 см, в 1961 г. — 54 см.

В Северной Атлантике мелкая треска питается главным образом планктонными организмами, крупная — донными (декапода-

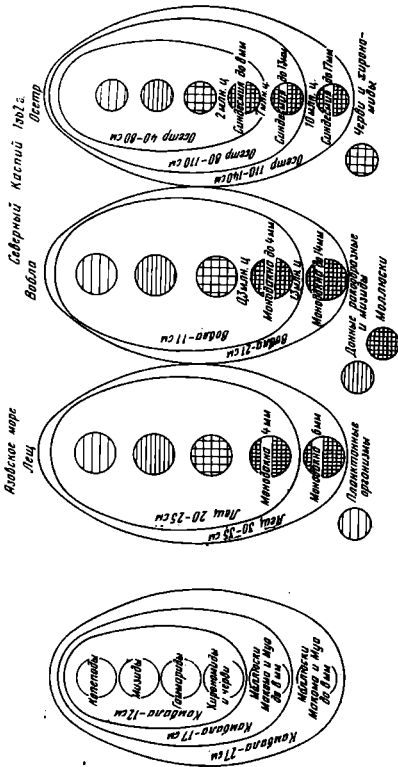


Рис. 5. Схема использования вертикальных ресурсов средней части Балтийского моря речной камбалой разных размеров группы

Рис. 6. Схема использования горизонтальных ресурсов Азовского и Каспийского морей рыбами разных размеров группы

ми, моллюсками, червями) и рыбой. Треска длиной более 50 см переходит на преимущественное потребление рыбы — мойвы, сельди, песчанки, молоди тресковых и камбаловых рыб (Powles, 1958; Kohler a. Fitzgerald, 1969).

Паулс (1965) приводит чрезвычайно интересный материал, показывающий, как отражается понижение количества крупных особей трески на использовании кормовых ресурсов. В заливе Святого Лаврентия треска в большом количестве поедает камбалу-ерша длиной менее 35 см. С ростом трески количество камбалы в ее пище увеличивается. У трески длиной 42—53 см камбала-ерш была встречена только у 4% просмотренных особей, у трески длиной более 100 см — у 37% особей. У трески длиной 42—53 см в среднем на одну особь приходилось 0,005 экз., у трески длиной более 100 см — 0,5 экз. камбалы-ерша. Приняв, что переваривание пищи в среднем длится 4—6 дней, на основании количества трески разных размерных групп, Паулс подсчитал силу выедания треской камбалы-ерша в разные годы. В 1956 г., когда средний размер трески равнялся 70 см, сила выедания равнялась 1,1 единицы. В 1961 г., когда средний размер трески уменьшился до 54 см, сила выедания составила всего 0,2, т. е. уменьшилась в 5 раз.

С уменьшением среднего размера трески под влиянием промысла остаются неиспользованными запасы мелких рыб, а также моллюсков. Вместе с тем треска стала держаться на меньшей глубине, так как, согласно Паулсу (Powes, 1958), мелкая треска длиной 11—30 см редко держится на глубине более 55 м (30 fathoms).

Аналогичная картина наблюдается и в отношении камбалы-ерша (Powles, 1965). Сравнение средних размеров и возраста камбалы-ерша в 1917, 1950, 1957 и 1961 гг. показало, что в последний период камбала-ерш стала мельче и моложе. Рыболовство уменьшило число возрастных групп с 28 в 1957 г. до 17 в 1961 г.

Согласно Паулсу (1965), камбала-ерш длиной 11—30 см питается ракообразными и червями. Рыбы 31—70 см переходят на потребление иглокожих и моллюсков. Соответственно этому, изъятие из популяций рыб длиной 31—70 см приводит к тому, что моллюски и иглокожие камбалой-ершом не будут использоваться. Между тем, как указывает К. П. Янулов (1962), в ряде районов, где камбала-ерш питается иглокожими, темп роста старших возрастных групп оказывается повышенным.

Омоложение популяции рыб ведет к тому, что сокращается площадь нагула рыб, так как старшие возрастные группы совершают более протяженные кормовые миграции (Мартин, 1961). На величину площади нагула и протяженность миграций рыб влияют разнообразные абиотические и биотические факторы: температура, соленость воды, течения, распределение кормовых организмов и т. п.

Вместе с тем протяженность миграций и величина области нагула рыб определяются в значительной мере, как показали ряд

исследователей (Марти, 1961; Майский, 1951), также и численностью их популяции. Многочисленные популяции совершают более протяженные миграции и занимают большие площади нагула. Сокращение численности ведет к сокращению области нагула. Это хорошо демонстрирует пример леща Азовского моря.

В 30-е годы, когда численность леща была высокой (улов в 1935 г. равнялся 407,8 тыс. ц), лещ находится в Тагапрогском заливе и в собственно Азовском море. В заливе кормился лещ младших возрастных групп, в море — лещ старших возрастов.

В 60-е годы, когда запас леща сильно снизился и улов составлял 20—30 тыс. ц, лещ держался только в восточной и центральной частях залива. Старшие возрастные группы леща в море не выходили даже в годы пониженной солености, так как численность их была очень низка. Такое же сокращение области нагула, связанное с понижением численности популяции, наблюдается и у трески Баренцева моря (Пономаренко, 1968), а также у трески Ньюфаундленда.

Согласно Темплману (Templeman, 1966), сокращение запаса трески, вызванное интенсивным промыслом, привело к сокращению области ее распространения. Большие концентрации трески летом обычно держались на глубине 120—160 м на востоке от Ньюфаундленда. В результате вылова летние концентрации трески в этой области снизились. Таким образом, снижение общей численности рыб и понижение их размера под влиянием промысла ведет к тому, что значительные пространства пастбищ остаются без ценных рыб или слабо ими используются.

Возникает вопрос, как же отражается понижение численности рыб на темпе их роста? Во всех ли случаях происходит увеличение темпа роста рыб, которое, согласно «теории разрежения», должно компенсировать вылов и определить новую продукцию рыб.

Сопоставление численности и темпа роста рыб показало, что в ряде случаев при высокой численности популяции рыб наблюдался и высокий темп роста особей, а при низкой численности — низкий. Так, в Северном Каспии в 60-е годы, по сравнению с 30-ми, темп роста леща и воблы и их численность снизились. В Азовском море в 1950—1951 гг., по сравнению с 30-ми годами, также снижались и численность и темп роста леща. Для камбал Северного моря — классического объекта, на котором была создана теория обратного соотношения численности популяции и темпа роста особей, также было показано, что в ряде случаев при высокой численности камбал наблюдался их высокий рост, а при низкой — низкий (Meuer, 1941; Naempel, 1958; Шатуновский, 1965).

Паулс (1965) для камбалы-ерша залива Святого Лаврентия специально обращает внимание на чрезвычайно существоющее, как он отмечает, явление: интенсивный лов и уменьшение числа возрастных групп не ускорили роста рыб. В 1947 и 1960 гг. размер одновозрастной камбалы-ерша оказался одинаковым. Само собой разумеется, численность и темп роста рыб колеблются не только под

влиянием промысла, но, в первую очередь, под влиянием природных причин. Уже есть множество наблюдений над взаимным соотношением разных величин, позволяющее рассмотреть связь между численностью, обеспеченностью пищей, темпом роста и кормовой базой рыб. Обеспеченность пищей зависит от величины кормовой базы и численности рыб-потребителей. При высокой обеспеченности пищей¹ темп роста рыб высокий, при низкой — низкий. Между обеспеченностью пищей и темпом роста — прямая связь, и темп роста рыб служит показателем обеспеченности их пищей.

Разберем, какова связь между численностью рыб и обеспеченностью их пищей, следовательно, и темпом их роста. В случае постоянной кормовой базы обеспеченность пищей, а следовательно, и темп роста рыб должны быть величинами, обратными численности рыб. С возрастанием численности рыб-потребителей количество пищи на одну особь, а следовательно, обеспеченность ее пищей и темп роста падают. С падением численности, наоборот, увеличивается и обеспеченность пищей и темп роста рыб. На самом деле кормовая база не является постоянной, как показали многочисленные исследования, во многих случаях она подвергается значительным колебаниям под влиянием разнообразных факторов — экологических условий, размещения кормовых организмов, выедания их рыбами и т. п. (Борудский, 1959).

В результате этого темп роста рыб может сильно колебаться при неизменной их численности. Это явление — колебание темпа роста рыб под влиянием колебания кормовой базы — может достигать значительных масштабов. При той же численности вследствие понижения биомассы кормовых организмов улов оказывается на 30—40, даже на 60% ниже, чем был бы при благоприятной кормовой базе. На Азовском море в 1951 г. вследствие уменьшения кормовой базы леща, вызванного понижением стоком Дона, было потеряно 60 тыс. ц, или 50% улова леща (Желтенкова, 1961). В Северном Каспии в 1938 г. вследствие ухудшения условий нагула воблы, вызванного падением уровня Каспия, потеряно, по нашим данным, 650 тыс. ц, или 67% фактического улова воблы.

На связь темпа роста рыб и плотности их популяции оказывают влияние колеблющийся гидрологический и кормовой режимов, которые подчиняются своим закономерностям, а также влияние колеблющейся численности других представителей ихтиофауны водоема. Обратная связь между плотностью популяции и темпом роста наблюдается при неизменной кормовой базе или когда темп изменения численности популяции и ее кормовой базы одинаков и происходит в одном и том же направлении. Когда численность рыб и кормовая база изменяются в одном направлении, но темп изменения кормовой базы (понижение ее или повышение) выше темпа

¹ Под обеспеченностью пищей мы (Желтенкова, 1964б) понимаем соотношение пищевого и потребного рыбе корма. Одним из показателей обеспеченности пищей служит количество пищи, приходящееся на одну особь.

изменения численности рыб, возникает прямая связь между численностью рыб и обеспеченностью их пищей.

Увеличение обеспеченности пищей, т. е. увеличение корма на одну особь, происходящее под влиянием тех или иных причин — снижения численности рыб или увеличения кормовой базы, только до известного предела будет сказываться на увеличении темпа роста рыб, поскольку существует физиологический предел интенсивности питания и усвоения корма.

При достижении этого предела избыток корма и высокая обеспеченность пищей не могут дать увеличения темпа роста и биомассы популяции рыб (если только не возникнет новая форма). Корм в такой ситуации будет расходоваться неэкономично, поскольку и для рыб характерно явление «избыточного питания», отмечаемое Н. С. Гаевской (1948) для беспозвоночных. Как показали опыты Г. С. Карзинкина (1935), при избытке хиропомид, даваемых карпу, тот поедал их в таком количестве, что они не могли перевариться и, пройдя весь его кишечный тракт, оставались живы.

Для решения вопроса об оптимальном соотношении численности популяции и темпа роста рыб необходим анализ особенностей использования кормовой базы рыбами разных возрастных групп и выяснение того, как численность популяции сказывается на темпе роста рыб, на освоении областей нагула, а также на расширении спектра популяции.

При обсуждении вопроса о желательном соотношении численности и темпа роста рыб, как нам представляется, следует учитывать явление «избыточного питания», а также связь темпа роста, срока созревания и продолжительности жизни рыб. С увеличением обеспеченности пищей, как известно (Никольский, 1965), темп роста рыб увеличивается, созревание ускоряется, но вместе с тем сокращается продолжительность жизни. Необходимо поэтому найти оптимальное, с точки зрения выхода рыбной продукции, соотношение между численностью, возрастным составом, темпом роста и кормовой базой рыб и между темпом их роста, сроком созревания и продолжительностью жизни (Тюрин, 1962).

Влияние конкурентных межвидовых отношений на состояние популяций рыб

В разделе 1 и 2 говорилось, что при решении вопроса об интенсивности вылова промысловых рыб следует учитывать особенности их нагула и особенности кормовых ресурсов водоема. В связи с вопросом о рациональной интенсивности рыболовства, гарантирующей оптимальный по величине и качеству выход рыбной продукции при данной кормовой базе, возникает еще одна существенная проблема, связанная с наличием у рыб межвидовой конкуренции из-за пищи.

Конкуренция из-за пищи возникает при использовании разными видами рыб одних и тех же пищевых ресурсов, когда потре-

ность в этих ресурсах оказывается выше, чем их различное количество. В пределе межвидовая конкуренция идет к вытеснению одним видом другого.

Ряд явлений, с которыми сталкиваются при исследовании питания рыб, а также других сторон их биологии становится понятным, только когда учитывают при анализе влияние межвидовой конкуренции из-за пищи. Так, например, увеличение в 1937 г. в пище лоблы Северного Каспия количества ракообразных и червей при падении их количества в бентосе стало понятным, когда оказалось, что численность леща — основного конкурента воблы — в 1937 г. в Северном Каспии снизилась (Желтякова, 1951).

П. А. Моисеев (1937), указывая, что рост трески младшего возраста в Тихом океане хуже, чем в Баренцевом море, а старшей — лучше, объясняет это спецификой конкурентных отношений с другими видами рыб. Л. Д. Андриенская (1966) показала, что в годы высокой численности горбуши в результате пищевой конкуренции ухудшается качественный состав пищи кеты и красной, снижаются индексы наполнения желудков и понижается темп их роста.

И. Б. Бирман (1968) объясняет также колебания темпа роста кеты пищевой конкуренцией с горбушей. Согласно Ф. В. Крогнус (1965), наблюдающиеся с 1958 по 1962 г. увеличение темпа роста озерной красной связано с уменьшением численности горбуши, происшедшим в значительной мере под влиянием японского морского промысла. Однако выгода от увеличения темпа роста красной оказалась значительно меньше потери улова горбуши от японского промысла.

В. П. Шуитов (1966) объясняет особенности распределения стрелозубых палтусов дальневосточных морей их конкуренцией из-за пищи. Чрезмерно высокая интенсивность промысла приводит в ряде случаев к замене ценных промысловых рыб менее ценными или даже сорными.

П. А. Моисеев (1946, 1946а), Л. В. Микулич (1954), В. А. Скалкин (1959) показали, что интенсивный лов камбаловых в ряде районов дальневосточных морей привел к замене ценных видов камбал, в частности *Limanda aspera*, менее ценными. Интенсивный лов зимней камбалы в Атлантическом океане в районе Новой Англии привел, согласно Мэрримену и Ворфелу (1948, цит. по Никольскому, 1965), к увеличению численности малого ската, питающегося, как и зимняя камбала, амфиподами. Восстановление занесенных ценных видов, как показывает опыт пресноводных водоемов, требует значительных усилий (Тюнин, 1957).

А. А. Шорыгин (1952), исследовавший межвидовую конкуренцию рыб Каспийского моря, провел анализ трофической структуры ихтиоценов ряда морей (Шорыгин, 1955) и определил соотношения внутривидовой и межвидовой конкуренции в популяциях рыб, отличающихся разной биомассой. Из данных, приводимых в этой работе, следует, что напряженность внутривидовых пищевых отношений у видов с высокой биомассой характеризуется более высо-

кими показателями, чем у видов с низкой биомассой. Однако суммарная напряженность пищевых отношений, зависящая от внутривидовой и межвидовой конкуренции, у видов с высокой биомассой значительно ниже, чем у видов с низкой биомассой. При высокой биомассе вида межвидовая и суммарная нагрузки пищевых отношений на одну особь оказываются ниже, чем при низкой (Шорыгин, 1955).

Таким образом, чрезмерный вылов, вызывая снижение численности и биомассы популяций, уменьшает внутривидовую, но увеличивает межвидовую, а вместе с тем и общую нагрузку пищевых отношений на особь. Это явление лежит, по-видимому, в основе того, что при снижении численности промысловых рыб в результате интенсивного промысла они не могут противостоять влиянию сорных рыб и последние их вытесняют. Промысел, ведущий к снижению численности ценных промысловых рыб, дает двойное преимущество сорным рыбам: освобождает для них кормовую базу и ослабляет их конкурентов — промысловых рыб. Вероятно, именно поэтому восстановить запасы ценных рыб и изъять из водоема сорных бывает трудно.

Вероятной возможностью предотвращения замены ценных рыб малоценными является, как предлагает Г. В. Никольский (1965), одновременное развитие промысла малоценной, конкурирующей с ценным объектом рыбы.

• • •

Наши внутренние моря — Азовское, Каспийское, Аральское — являются своего рода экспериментальными водоемами. Они могут служить моделями для анализа процессов, протекающих также и в океане.

Многолетними исследованиями гидрологического режима, кормовой базы и питания рыб удалось выяснить, как влияют отдельные элементы условий нагула на состояние популяций промысловых рыб. Было показано, в каких случаях и как температура, соленость, кормовая база, внутривидовые и межвидовые отношения рыб, антропогенные факторы влияют на состояние популяций промысловых рыб (Шорыгин, 1952; Желтенкова, 1949, 1961, 1967; Земская, 1958. и др).

Приведенный в настоящей работе материал позволяет считать, что следующие выводы применимы как к рыбам внутренних, так и океанических вод.

1. По мере роста рыб состав их пищи и области нагула меняются. Пища рыб старшего возраста и области нагула их недоступны рыбам младшего возраста в силу специфики морфофизиологических особенностей тех и других. Для ряда видов рыб известны случаи повышения обеспеченности пищей, а вместе с тем и темпа роста особей старших возрастов.

2. Численность популяции влияет на протяженность миграционного пути и величину области нагула. Сокращение численности

популяции, как и чрезмерное изъятие рыб старшего возраста, ведет к сокращению областей пагула и спектра питания популяции.

3. Во многих случаях фактором, определяющим условия пагула рыб, является межвидовая конкуренция из-за пищи. Вылов ценных промысловых рыб ведет к замене их малоценными или сорными рыбами. Это происходит в силу соотношения внутривидовой и межвидовой конкуренции у рыб, обладающих высокой и низкой численностью. Как показал А. А. Шорыгин (1955), внутривидовая конкуренция выше у рыб, обладающих высокой численностью. Однако нагрузка на особь межвидовых отношений и суммарная сила конкуренции выше в популяциях, отличающихся малой численностью. Промысел, уменьшая биомассу популяции ценных рыб, тем самым повышает нагрузку суммарной силы конкуренции на промысловых рыб и дает двойное преимущество сорным рыбам: освобождает для них пищу и ослабляет их природных конкурентов — промысловых рыб.

4. При установлении минимального промыслового размера и величины интенсивности промысла следует учитывать особенности использования рыбами кормовых ресурсов водоема. Недочет этих особенностей ведет к превращению ценных даровых кормов в трофические тупики, т. е. к выключению из участия в формировании ценной рыбопродукции. Большие площади оказываются за пределами возможности использования их рыбой, так как в популяции остается недостаточное количество возрастных групп, способных совершать протяженные миграции.

Изложенные в настоящей статье факты общеизвестны. Задача статьи — рассмотреть их в аспекте того, что могут дать трофологические исследования при разработке принципов создания рационального рыбного хозяйства. Среди элементов, определяющих условия пагула рыб, наиболее трудно исследуемым вопросом является пищевая конкуренция. Советские исследователи располагают методикой исследования пищевой конкуренции рыб, разработанной для естественных условий А. А. Шорыгиным (1939, 1946а, 1946б, и др.) и Г. В. Никольским (1947, 1949, 1953), для экспериментальных — В. С. Ивлевым (1955). Применение этих методов помогает вскрыть существенные элементы, определяющие численность промысловых рыб. Вместе с тем нам представляется существенным аспектом анализ соотношения нагрузки межвидовой и внутривидовой конкуренций (Шорыгин, 1955) как фактора, определяющего развитие сорных рыб при перелове ценных промысловых рыб.

Г. В. Никольский (1953, стр. 261) отмечает: «...пищевые взаимоотношения между видами в связи с пищевыми отношениями внутри вида не существуют в природе», — чтобы понять межвидовые отношения, следует учитывать внутривидовые отношения. Следовательно, и, наоборот, для понимания внутривидовых отношений следует учитывать межвидовые отношения. Точка зрения об обратном соотношении численности популяции и темпа роста особей исходит только из учета внутривидовой пищевой конкуренции.

Межвидовая нищевая конкуренция исследователями, считающими закономерностью обратное соотношение плотности популяции и темпа роста особей, обычно не рассматривается.

На незаслуженно пренебрежение анализом межвидовой нищевой конкуренции указывает Ларкин (Larkin, 1950) для пресноводных рыб. Недостаточное внимание к этому вопросу, по мнению Ларкина, вызвано тем, что Элтон (Elton, 1946) сделал необоснованный вывод, что водные сообщества, по сравнению с наземными, отличаются однообразием и не создают условий для видовой дифференциации. На самом деле, указывает Ларкин, в водоемах условия достаточно разнообразны для развития межвидовой конкуренции, которая должна учитываться как серьезный фактор, влияющий на состояние популяций промысловых рыб.

У рыб имеется четко выраженное избирательное отношение к нищевым объектам (Шорыгин, 1939; Васнецов, 1948; Караникин, 1952; Гаевская, 1955), свойственное данному виду рыб и создавшееся в процессе эволюции. Соответственно при недостатке нищевых организмов из-за них возникает конкуренция. При понижении биомассы одного из конкурирующих видов (как это может происходить под влиянием перелова с промысловыми рыбами) этот вид оказывается в неблагоприятном положении (Шорыгин, 1955) и может быть вытесненным.

Человечество получает из водоемов колоссальное количество животного белка за счет природных пастбищ. Пастбища эти должны быть использованы с максимальной эффективностью. Г. С. Караникин (1936, 1952, 1968) показал, что задачей рациональной постановки рыбного хозяйства должно быть превращение потенциальной продуктивности водоемов в актуальную или фактическую. Вовлечение в промысел новых объектов лова или развитие промысла в новых районах является таким переходом потенциальной продуктивности в фактическую. Однако иррациональный промысел ведет к перелову и оскудению рыбных богатств.

Поскольку исчезают ценные рыбы-потребители, некоторые кормовые организмы становятся «трофическими туниками», т. е. возникает явление, противоположное тому, что является основной задачей рациональной постановки рыбного хозяйства, — нахождение путей перевода потенциальной продуктивности в актуальную. Постановка рационального рыбного хозяйства подразумевает умение указать, когда, где, какими орудиями лова, какого возраста и в каком количестве ловить рыбу. Только глубокое знание всех сторон биологии рыб и особенностей водоема, где они обитают, гарантирует точный достоверный ответ на эти вопросы.

Шефер (1957) показал, что развитие рыбохозяйственных знаний и способности людей рационально организовать рыбное хозяйство и регулировать промысел включает три ступени, или уровни. К третьему, самому сложному уровню исследования относится, в частности, исследование влияния кормовой базы и конкурентных отношений на состояние популяций промысловых рыб. Ше-

фер указывает, что ни для одного из видов рыб полного набора необходимых сведений еще нет.

Советская трофология, основанная С. А. Зерновым, объединяет большую группу исследователей, работающих и работающих над проблемами, связанными с рыбопродуктивностью водоемов. Представляется, что разработка проблем, указанных Надеждой Станиславовной Гасвской в программном докладе (Гасвская, 1955), пополнит наши знания в области закономерностей, определяющих существование популяций промысловых рыб, и поможет в разработке мероприятий по рациональному использованию природных ресурсов водоемов, превращению потенциальной их продуктивности в фактическую и разумному использованию рыбных богатств.

ЛИТЕРАТУРА

- Андриевская Л. Д.* 1960. Питательные взаимоотношения тихоокеанских лососей в море.— Вопросы ихтиол., т. 6, вып. 1.
- Баринов Р. И.* 1918. К вопросу о биологических основах рыбного хозяйства.— Изв. Отд. рыбководства и научно-пром. исслед., т. 1, вып. 1.
- Баринов Р. И.* 1925. К вопросу о динамике рыбного промысла.— Бюлл. рыбн. хозяйств, № 8.
- Бердичевский Л. С.* 1960. О необходимости обоснования минимальных промысловых размеров на рыб, допускаемых к вылову по правилам рыболовства.— Рыбное хозяйство, № 9.
- Бердичевский Л. С.* 1961. Биологические основы рационального ведения рыболовства.— Труды Совет. по динамике численности рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Бердичевский Л. С.* 1964. Биологические основы рационального использования рыбных запасов. М., Зоол. ин-т АН СССР.
- Бетешева Е. И., Желтенкова М. В., Куликова Е. Б.* 1951. Биология и промысел речной камбалы средней части Балтийского моря. М., Пищепромиздат.
- Бирман И. Б.* 1967. О межвидовых отношениях тихоокеанских лососей в море.— Труды ТИИРО, т. 57.
- Бокова Е. И.* 1953. Питание молоди промысловых рыб Балтийского моря.— Труды ВНИРО, т. 26.
- Борщук Е. В.* 1959. О кормовой базе рыб.— Труды Ин-та морф. животных АН СССР, вып. 13.
- Васнецов В. В.* 1934. Опыт сравнительного анализа лисичного роста семейства карповых.— Зоол. журн., т. XIII, вып. 3.
- Васнецов В. В.* 1947. Рост рыб как адаптация.— Бюлл. МОИП (отд. биол.), т. II, вып. 1.
- Васнецов В. В.* (Ред.) 1948. Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сига на всех стадиях развития. М., Изд-во АН СССР.
- Васнецов В. В.* 1953а. Этапы развития костистых рыб.— Сб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М., Изд-во АН СССР.
- Васнецов В. В.* 1953б. О закономерностях роста рыб.— Сб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М., Изд-во АН СССР.
- Гасвская И. С.* 1947. Некоторые задачи гидробиологии в области рыбного хозяйства.— Рыбное хозяйство, № 10.
- Гасвская И. С.* 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, некоторые основные проблемы и задачи.— Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М., Изд-во АН СССР.

- Гаевская Н. С.* 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства.— Труды Совещ. по методам изучения кормовой базы и питания рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Дражин П. А.* 1947. Об определении потенциального роста и потенциальных размеров рыб.— Изв. ВНИОРХа, т. 26, вып. 1.
- Желтенкова М. В.* 1938. Питание воблы *R.utilus caspicus* Jak. Северного Каспия.— Зоол. журн., т. 17, вып. 1.
- Желтенкова М. В.* 1949. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *R.utilus* (Linné).— Зоол. журн., т. 28, № 3.
- Желтенкова М. В.* 1951. О пищевой пластичности воблы.— Труды ВНИРО, т. 18.
- Желтенкова М. В.* 1953. Речная камбала (*Pleuronectes flexus trachurus* Duncok) как основной потребитель моллюсков Балтийского моря.— Труды ВНИРО, т. 26.
- Желтенкова М. В.* 1961. Обеспеченность пищей вида, популяции и поколения у рыб.— Труды Совещ. по динамике численности рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Желтенкова М. В.* 1964а. Внутривидовые и межвидовые отношения леща, тарани и рыбаца Таганрогского залива.— Вопросы ихтиол., т. 4, вып. 3 (32).
- Желтенкова М. В.* 1964б. Методика изучения обеспеченности рыб пищей в связи с проблемой их численности.— Труды ВНИРО, т. 50.
- Желтенкова М. В.* 1967. Питание бесплоскожадных рыб Азовского и Каспийского морей и некоторые проблемы рыбного хозяйства. Докт. дисс. М., ВНИРО.
- Земская К. А.* 1958. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности.— Труды ВНИРО, т. 34.
- Земская К. А.* 1961. Рост рыб в популяции с незначительной амплитудой колебания численности.— Вопросы ихтиол., т. 1, вып. 4 (21).
- Зенкевич Л. А.* 1947. Фауна и биологическая продуктивность морей. М., «Сов. паука».
- Иванов В. С.* 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат.
- Карзинкин Г. С.* 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение 2. К изучению физиологии питания веркальского карпа.— Труды Лимнол. ст. в Косино, вып. 19.
- Карзинкин Г. С.* 1936. Теория биологической продуктивности водоемов как рабочая схема.— Зоол. журн., т. XV, вып. 2.
- Карзинкин Г. С.* 1939. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение 8. Рост сегодеток щуки в зависимости от некоторых естественных кормов.— Труды Лимнол. ст. в Косино, вып. 22.
- Карзинкин Г. С.* 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат.
- Карзинкин Г. С.* 1968. Некоторые общие представления Карла Маркса о плодородии почвы и их отражение в проблеме биологической продуктивности.— Вопросы ихтиол., т. 8, вып. 3 (50).
- Карпевич А. Ф.* 1960. Влияние изменяющегося стока рек и режима Азовского моря на его промысловую и кормовую фауну.— Труды АзНИИРХ, т. 1, вып. 1.
- Костюченко В. А.* 1960. Питание бычка-кругляка и использование им кормовой базы Азовского моря.— Труды АзНИИРХа, т. 1, вып. 1.
- Краснова Н. В.* 1968. О питании воблы в Северном Каспии.— Труды КаспНИИРХ, т. 24.
- Крочица Ф. В.* 1965. О причинах изменения темпа роста красной (*Onchogobius petersi*) р. Озерной.— Вопросы ихтиол., т. 5, вып. 3 (38).
- Майский В. И.* 1951. Материалы по распределению и численности рыб в Азовском море.— Труды АзЧерНИРО, вып. 15.
- Майский В. И.* 1955. Распределение и численность рыб Азовского моря перед зарегулированием стока р. Дона.— Труды ВНИРО, т. 31, вып. 2.

- Марти Ю. Ю.** 1961. Миграции и проблемы обеспеченности пищей у морских рыб.— Труды Ихтиол. комисс. АН СССР, вып. 13.
- Марти Ю. Ю., Мартинсен Г. В.** 1969. Проблемы формирования и использования биологической продукции Атлантического океана. М., «Пищевая промышленность».
- Меншуткин В. В.** 1970. Математическое моделирование популяций промысловых рыб (методика). ВНИРО. Отдел научно-техн. инф. М.
- Микулич Л. В.** 1954. Питание камбал у берегов Южного Сахалина и Южных Курильских островов.— Изв. ТИНРО, т. 40.
- Моисеев П. А.** 1948а. Некоторые данные о влиянии промысла на состояние стада камбалы залива Петра Великого.— Зоол. журн., т. 25, вып. 5.
- Моисеев П. А.** 1948б. Некоторые данные о биологии и промысле камбалы залива Петра Великого.— Изв. ТИНРО, т. 22.
- Моисеев П. А.** 1953. Треска и камбала дальневосточных морей.— Изв. ТИНРО, т. 40.
- Моисеев П. А.** 1969. Биологические ресурсы Мирового океана. М., «Пищевая промышленность».
- Наумов В. М.** 1960. О некоторых вопросах охраны рыбных запасов и регулирования рыболовства.— Сб. «Охрана рыбных запасов» («Охрана природы и озеленение»), вып. 8. М.
- Наумов В. М.** 1970. Биологические основы рыбного хозяйства и регулирования морского рыболовства.— Труды ВНИРО, т. 71.
- Никольский Г. В.** 1947. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве.— Изв. АН СССР, № 2 (биол. серия).
- Никольский Г. В.** 1949. О закономерностях внутривидовых пищевых отношений у рыб.— Бюлл. МОИП, т. 54, вып. 1.
- Никольский Г. В.** 1953. О закономерностях пищевых отношений пресноводных рыб.— Сб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». Изд-во АН СССР.
- Никольский Г. В.** 1965. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М., «Наука».
- Очерк по биологическим основам рыбного хозяйства. 1961, М., Изд-во АН СССР.
- Пономаренко В. В.** 1968. Влияние промысла на величину и численность поколений трески Баренцева моря.— Труды ПИНРО, т. 23.
- Саенкова А. К.** 1964. Питание основных бентосоядных рыб в Северном Каспии в 1954—1957 гг.— Труды ВНИРО, т. LIV.
- Сибирцев Г. Г.** 1967. Биологические основы системы мероприятий по рациональному использованию рыбных ресурсов Волго-Каспийского района. Автореф. канд. дисс. Изд. ГосНИОРХ.
- Скалкин В. А.** 1959. Питание и пищевые взаимоотношения камбал на Ильинском мелководье.— Изв. ТИНРО, т. 47.
- Соколова Н. Ю.** 1952. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea*.— Сб. работ по акклиматизации *N. succinea* в Каспийском море. М., Изд. МОИП.
- Тюрин П. В.** 1964. Биологические обоснования регулирования состава рыб во внутренних водоемах.— Материалы Совещ. по проблемам повышения рыбной продуктивности внутренних водоемов Карельской АССР. Петрозаводск.
- Тюрин П. В.** 1957. Биологические обоснования реконструкции рыбных запасов в северо-западных озерах СССР.— Изв. ВНИОРХ, т. 50.
- Тюрин П. В.** 1962. Фактор естественной смертности рыб и его значение при регулировании рыболовства.— Вопросы ихтиол., т. 2, вып. 3 (24).
- Тюрин П. В.** 1968. Биологические обоснования правил регулирования рыболовства во внутренних водоемах.— Вопросы ихтиол., т. 8, вып. 3 (50).
- Шатумовский М. И.** 1965. Особенности роста речной камбалы *Pleuronectes leucis* L. восточной части Балтийского моря.— Вопросы ихтиол., т. 5, вып. 3 (38).

- Шефер М. Б.** 1957. Типы научной информации, необходимые для разработки мероприятий по охране рыбных запасов, и типы охранных мероприятий, применяемые для сохранения рыбных ресурсов.— Материалы Междунар. конф. по охране запасов рыб, кн. I, М.
- Шефер М. Б.** 1958. Некоторые вопросы динамики популяции и регулирования промышленного рыболовства. «Вопросы теории рыболовства». М., Изд. Госплана СССР.
- Шорыгин А. А.** 1939. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря.— Зоол. журн., т. 18, вып. 2.
- Шорыгин А. А.** 1946а. Количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб.— Зоол. журн., т. 25, вып. 2.
- Шорыгин А. А.** 1946б. Сезонная динамика пищевой конкуренции рыб.— Зоол. журн., т. 25, вып. 5.
- Шорыгин А. А.** 1948. Годовая динамика пищевой конкуренции рыб.— Зоол. журн., т. 27, № 1.
- Шорыгин А. А.** 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат.
- Шорыгин А. А.** 1955. О биоценозах.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LX (6).
- Шунтов В. П.** 1966. Некоторые закономерности вертикального распределения черного и стрелозубого палтусов в северной части Тихого океана.— Вопросы ихтиол., № 6, вып. 1 (38).
- Шурип А. Т.** 1968. Состояние донной фауны в период с 1900 по 1962 г. в изменяющихся условиях Балтийского моря.— «Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря», сб. 4, Рига, «Звайгале».
- Янулов К. П.** 1962. О возрасте и росте камбалы-ерша в Северо-Западной Атлантике.— В сб. «Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана», М.
- Elton Ch.** 1946. Competition and the structure of ecological communities.— Journ. Animal ecology, v. 15, 1.
- Fleming A. M.** 1960. Age, growth and sexual maturity of cod (*Gadus morhua* L.) in the Newfoundland area 1947—1950.— Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 17, 6.
- Haempel G.** 1958. Zur Beziehung zwischen Restandsdichte und Wachstum in der Schollenbevölkerung der Deutschen Bucht.— Ber. Dtsch. Kom. Meeresforschung, v. XV, 2.
- Kohler A. C. and Fitzgerald D. W.** 1969. Comparison of food of cod and haddock in the Gulf of St. Lawrence and on the Nova Scotia Banks.— Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 26, 5.
- Larkin P. A.** 1956. Interspecific competition and population control in freshwater fish.— Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 13.
- Meyer F.** 1941. Untersuchungen über die Flounder in den Haffen, Badden and Wicken des Ostsee.— Ztschr. Fischerei, v. 39, 1.
- Powles P. M.** 1958. Studies on reproduction and feeding of Atlantic cod (*Gadus collarias* L.) in the Southwestern Gulf of St. Lawrence.— Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 15.
- Powles P. M.** 1965. Life history and ecology of American plaice *Hippoglossoides platessoides* L. in the Magdalen Shallows.— Journ. Fish. Res. Board Canada, v. 22, 2.
- Saetersdal G. S.** 1959. Norwegian investigations into the Arctic cod.— Rybnoye chosyastvo, N 1.
- Templeman W.** 1966. Marine resources of Newfoundland.— Bull. Fish. Res. Board Canada, v. 154.

**ПИТАНИЕ БЕЛОГО [HYBORITHALMICHTHYS MOLITRIX (VAL.)]
И ПЕСТРОГО [ARISTICHTHYS NOBILIS (VAL.)] ТОЛСТОЛОБИКОВ
В ЕСТЕСТВЕННЫХ ВОДОЕМАХ И ПРУДАХ СССР**

Е. В. Борудский

(Зоологический музей
Московского государственного университета)

Оба вида толстолобиков входят в комплекс дальневосточных промысловых пресноводных рыб и представляют собой весьма ценные объекты для акклиматизации (Веригин, 1963). Белый толстолобик в пределах СССР до настоящего времени водился лишь в бассейне Амура, по которому проходит северная граница его ареала. Основные районы его распространения — реки Центрального и Южного Китая. Ареал пестрого толстолобика ограничивается только южными реками Китая.

Широкие мероприятия по акклиматизации этих видов в СССР и других странах (Карпевич и Бокова, 1961, 1963; Карпевич и Локшина, 1965а, 1965б, 1967; Карпевич и Луконина, 1968, 1970, 1971; Исаяв, 1966, 1968; Китаев, 1969, и др.) привели к тому, что толстолобики стали не только объектами прудового рыбоводства, но и вошли в состав пхтиофауны естественных водоемов СССР и других стран и успешно размножаются в них. Расширению ареалов обоих видов особенно способствовало освоение метода получения зрелой икры толстолобиков с помощью гипофизарных инъекций (Алиев, 1961а, 1961б; Веригин, 1961, 1963; Виноградов и др., 1963; Виноградов, 1966; Соин, 1959).

В результате этих работ в настоящее время толстолобики являются объектами прудового рыбоводства в Европейской части СССР (кроме северных районов), на Кавказе, в Средней Азии и Казахстане, в южных районах Западной и Восточной Сибири. Толстолобики используются как посадочный материал в водохранилищах (Куйбышевское, Цимлянское, Новосибирское и др.), в лиманах рек Кубани и Терека, в водоемах бассейна Амударьи, в дельтах Волги, Дона и Днепра; последние мероприятия предусматривали возможность их естественного размножения. И действительно, в настоящее время можно с уверенностью сказать, что толстолобики освоили почти весь бассейн Амударьи, но крайней мере от Каракумского канала до Аральского моря (Алиев, 1965); с вводом в эксплуатацию Амубухарского и Амукаракумского каналов, соединяющих Амударью с бассейнами рек Зеравшан и Кашкадарья, толстолобики проникли в бассейн и этих рек (Абдуллаев, 1969; Абдуллаев и др., 1969) и становятся промысловыми рыбами; толстолобики акклиматизированы и в ряде водохранилищ

р. Сырдарья (Кайракумское, Фархадское, Чардарьинское) и р. Сурхандарье (Камплов, 1970).

Акклиматизации толстолобиков в пресных водоемах Краснодарского края привела к тому, что рыбы проникли в Кубань и даже в Азовское море, где встречаются в районах с соленостью до 11—12‰ (Бизиев, 1966; Бизиев и Мотешков, 1964). Способность толстолобиков переносить такие солевые концентрации подтверждается экспериментами С. И. Дорошева (1963) и А. В. Карпевич (1966) по выживаемости белого толстолобика в азовской и аральской воде. Авторы установили, что молодь толстолобика хорошо выживает в азовской воде до 5‰ (при резкой смене солености) и до 7,5‰ (при постепенной смене), а в аральской воде до 10,5‰ при постепенной смене солености. Взрослые особи более выносливы к воздействию солености, и, видимо, солевой режим значительной части акватории Аральского моря и Таганрогского залива Азовского моря не будет препятствовать распространению толстолобиков, что доказывается цинкомой толстолобика весом в 7 кг в Керченском проливе. Белый толстолобик хорошо переносит соленость и в прудовых условиях; так, в прудах Присивашья Генического района, несмотря на концентрацию солей в воде до 5—7 г/л, годовики белого толстолобика хорошо растут, достигая к осени веса 405—635 г (Шашепок, Кунаев, Рыжиков, 1909). По мнению И. Н. Бизиева (1966), Г. Дорошина и Ю. Мотешкова (1963) и Ю. М. Мотешкова (1966), белый и пестрый толстолобики нашли в Кубанском бассейне хорошие условия питания и хорошие условия для естественного перероста: то же самое отмечает Д. С. Алиев (1965) для бассейна Амударья. Одним из основных факторов, способствовавшим естественному переросту толстолобиков в реках Кубани и Амударья, несомненно является гидрологический режим этих рек, сходный с режимом Амура и рек Китая. По-видимому, толстолобики найдут сходные условия и в Тереке (Амирханов и др., 1971).

Питание белого толстолобика в естественных водоемах

Литературные данные о питании толстолобика в естественных условиях в СССР немногочисленны. Первые сведения о питании в водоемах основного своего ареала (р. Амур) были опубликованы Г. Ф. Бромлеем (1936), Е. А. Ловецкой (1941), А. Г. Хахиной (1948). Г. Ф. Бромлей (1936), отмечал планктонное питание белого толстолобика в Амуре, коротко указал на некоторые особенности анатомического строения органов пищеварения связанных со своеобразным питанием фитопланктоном. Толстолобик имеет колючий слегка приподнятый маленький мясистый рот без каких-либо осязательных ротовых придатков; ротовая полость лишена зубов, а глоточный аппарат состоит из плоских мягких зубов, покрытых вместо эмали роговой массой, а противоположный жерновок

тоже мягкий, затянутый слизистой оболочкой. Такой рот и глоточный аппарат приспособлены лишь для сжатия в ком кормовой массы, которая в прессованном виде поступает в кишечник. У толстолобика нет желудка; узкий пищевод незаметно переходит в кишечник, без всяких расширений и слепых пилорических придатков. Извивался, кишечник тянется до анального отверстия, и длина его значительно превышает длину самой рыбы. По Б. В. Веригину (1950, 1953), у молоди до длины в 8,5 мм кишечник составляет 0,53 длины тела; к 9 мм длины появляется на расстоянии $\frac{1}{3}$ от пищевода изгиб, а затем и первая пара петель. Первая петля кишки у молоди остается значительно толще и отличается по своему гистологическому строению: ее слизистая оболочка образует многочленные, более крупные, чем на других участках, складки. К 15,5 мм длина кишечника составляет уже 2,13 длины тела.

У взрослых толстолобиков Амура (Борудский, 1950) длина кишечника относительно увеличивается по мере роста рыбы; у особей 14 см длины кишечник длиннее тела в 6—7 раз, 60 см — в 8—9 раз, а у рыб длиной 62—63 см это соотношение достигает 10—11. Такой длинный кишечник указывает на поступление большого количества такого малопитательного корма, как фитопланктон. Постоянное захватывание новых порций корма и сопровождение их через глоточный аппарат в кишечник возможны лишь при способности стенок кишечника сильно растягиваться, что и наблюдается у толстолобика. Кишечник с очень толстыми стенками осенью, зимой и весной сильно расширяется летом от большого количества заглоченной пищи. Стенки кишки становятся очень топкими, особенно в передней части. И. А. Веригин (1961, 1970) отмечает, что складки слизистой оболочки на большей части протяженности кишки мелкие; сочетание низких складок и большой длины кишки обеспечивает толстолобику извлечение максимума питательных веществ, растворенных в большом объеме балласта.

Накопец, последний анатомический признак, указывающий на несомненное планктонное питание белого толстолобика и объясняющий способ улова и захвата корма, — это своеобразное строение жаберных дуг. Отцеживание фитопланктона происходит в своеобразно построенном жаберном аппарате, строение которого подробно разобрано Б. В. Веригиным (1950). Ситом служат тонкие, поставленные близко друг к другу жаберные тычинки. Каждая тычинка соединяется с соседней многочисленными поперечными тычинками. В целом образуется своего рода планктонная сетка с вытянутой в одном направлении ячеей, на которой и задерживается содержащийся в воде планктон.

Для питания толстолобика важно, чтобы расстояние между жаберными тычинками, по мере роста рыбы, не увеличивалось. Это сохранение постоянного промежутка не может идти за счет увеличения толщины жаберных тычинок, так как толстолобика, обладающему высоким темпом роста, необходимо, чтобы с увеличени-

ем его размеров увеличивалась бы и способность пропускать через жабры большое количество воды для обеспечения питания и дыхания. Это противоречие решается путем увеличения фильтрующей поверхности, благодаря увеличению числа жаберных тычинок. Закладка новых тычинок происходит в своеобразном наджаберном органе, описание которого дано Буленджером (Boulenger, 1901), Б. В. Веригиным (1950, 1957) и Ф. С. Замбриборцем (1950); микроскопическое строение органа описано Н. А. Веригиной (1972).

Подробные данные о питании белого толстолобика в естественных условиях (в Амуре) были получены в результате обработки материалов Амурской ихтиологической экспедиции в 1944—1949 гг. Московского государственного университета совместно с Амурским отделением Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии и бывшим Институтом морфологии животных АН СССР.

Питание молоди белого толстолобика

Питание молоди изучалось Б. В. Веригиным (1950, 1953) и Р. Я. Брагивской (1951) по материалам указанной экспедиции. Некоторые данные о питании молоди, полученные во время участия в Амурской экспедиции на Амуре, а также на р. Сунгари во время работ в составе Советско-Китайской ихтиологической экспедиции летом 1957 и 1958 гг. при изучении морфоэкологических особенностей развития белого толстолобика, приводит С. Г. Соин (1963).

Смешанное эндогенно-эктогенное питание с преобладанием желточного начинается у личинок на I личиночной стадии в возрасте 4,5 суток при длине 7,5 мм; личинки активно плавают и захватывают коловраток и водоросли. На II этапе при длине 7,8 мм в возрасте 6 суток личинки, плавая в толще воды, активно захватывают пищу; в природе они держатся у берегов и вдоль их мигрируют в тихие заливы. Личинки длиной 8—9 мм в возрасте 15—16 суток (III и IV этапы) держатся в тихих заливах и озерах, где откармливаются коловратками, мелкими планктонными подорослями, изредка мелкими низшими ракообразными; на коловраток встречаются *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, на водорослей — *Euglena*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Pinnularia*, *Navicula*, *Melosira*, *Closterium*, *Nostoc*. На V этапе при размере 13,5—14,5 мм основу питания составляют низшие ракообразные — *Daphnia*, *Alopa*, *Bosmina*; попадают мелкие личинки *Chironomidae*; состав водорослей такой же; характерно постоянное присутствие в кишечниках минеральных частиц; количество их и водорослей может снижаться до 0, если кишечник забит животной пищей.

Начиная с 15,5 мм длины, т. е. уже на мальковых этапах, толстолобик питается исключительно водорослями. Коловратки и ракообразные встречаются редко; количество минеральных час-

тип резко возрастает. На первых двух этапах малькового периода толстолобик питается главным образом перифитомом, обшаривая залитую растительность и дно водоема. Начиная с III этапа мальки переходят на питание путем отцеживания пищи в толще воды. На всех трех этапах мальки продолжают держаться в заливах и озерах на мелководьях. На IV мальковом этапе при длине около 50 мм толстолобик отходит от берегов в открытую часть водоемов, где держится в верхних слоях воды, более богатых фитопланктоном. В. Г. Богаевский (1948) полагает, что выход молоди толстолобика из оз. Болошь в притоки Амура в 1933 г. происходил во второй половине августа вследствие понижения температуры воды, падения уровня, начала отмирания и выноса фитопланктона, сокращения площади заливной полосы или полного ее обсыхания. Молодь в это время достигает размеров от 26 до 82 мм в возрасте 1—2 месяцев.

Питание взрослых белых толстолобиков

Качественная и количественная обработка кишечника белого толстолобика, собранных Амурской экспедицией 1944—1945 гг., позволила выяснить состав пищи взрослых толстолобиков в Амуре и изменения его в зависимости от возраста рыбы, сезона, времени суток и места кормежки рыб (Борудский, 1950). Для выяснения этих вопросов была разработана специальная методика обработки кишечника растительноядных рыб, в том числе и белого толстолобика (Борудский, 1950, 1955; Руководство, 1961).

По характеру питания взрослый толстолобик является фитопланктофагом и детритофагом. Кроме пассивного питания фитопланктоном одновременно с дыханием толстолобик питается и активно; в этот момент он стоит на месте и учащенно работает жаберными крышками. В случае недостатка фитопланктона толстолобик активно питается детритом.

Поскольку толстолобик, вследствие особенностей морфологического строения, может питаться только фитопланктоном, то, естественно, пища его из одного водоема или части водоема (река, залив реки, озеро, соединенное протокой, и др.) будет настолько отличаться от пищи толстолобика из другого водоема или части его, насколько отличается их фитопланктон. То же самое можно сказать и относительно пищи в разное время суток и года. Это почти полностью подтверждается сравнением пищевого спектра в кишечниках с составом фитопланктона в водоемах в период пятия проб (Борудский, 1952; Борудский и Веригин, 1958).

В Амуре в период сильного цветения, с середины июля по сентябрь, кишечники у рыб сплошь забиты водорослями, которые в данное время имеются в водоеме. Так, в Серебряной протоке, в районе Болоши, летом 1945 г. пищевой ком состоял на 98,4% из фитопланктона (71,8%) и детрита (26,6%) и на 1,6% из зоопланк-

тона. Подавляющую роль среди водорослей играют диатомовые (*Melosira*) — 84,7%, на долю зеленых и синезеленых приходится лишь 8,9 и 4,8; животные представлены коллатками (*Keratella*) и простейшими (*Peritricha*, *Tintinnopsis*). Значительная роль детрита объясняется постоянным присутствием его летом во взвешенном состоянии в толще воды. Следует отметить, что у всех рыб из Серебряной протоки размером от 9 до 79 см и весом от 0,20 до 5,10 кг летом 1945 г. был сходный пищевой спектр; наблюдаются лишь незначительные колебания в процентном отношении отдельных компонентов пищи.

Этот же летний материал дает некоторое представление о характере питания в течение суток. Каких-либо изменений в составе пищи не наблюдалось, но можно констатировать некоторое различие в количестве пищи в кишечниках и в распределении ее в зависимости от времени кормежки. Наиболее высокие индексы наполнения кишечника (532—582‰, в среднем 565) наблюдаются у рыб, пойманных ночью, с 1 до 5 час; в это же время наибольшее количество пищи в передней половине кишечника. К 7 час утра индекс снижается до 423 и приблизительно в этот же предел держится все утро. Та же картина наблюдается и у рыб, пойманных в 7 час вечера: индексы колеблются от 401 до 495, в среднем 464‰.

Весной и в начале лета основным компонентом пищи толстолобика является детрит (свыше 90%), находящийся во взвешенном состоянии в толще воды и заглатываемый вместе с планктоном. Индекс наполнения — 57—91‰, в среднем 74. Однако присутствие в пищевом коме, кроме детрита и изредка водорослей, остатков ветвистоусых, коллаток, клещей, личинок насекомых и песчинок указывает на природный способ питания, когда активно заглатывается поверхностный слой грунта.

С серединой июля кормовые условия на Амуре улучшаются благодаря началу цветения диатомовыми и синезелеными водорослями (Воронихин, 1936). Индекс наполнения кишечника повышается до 339‰, однако около 75% пищи приходится на детрит. Цвет содержимого кишечника темно-зелено-коричневый. Кроме диатомовых в меньших количествах присутствуют синезеленые и зеленые водоросли и некоторое количество зоопланктонных организмов, главным образом *Keratella*.

К концу сентября цветение водорослями прекращается, и состав пищи резко изменяется. Основную массу пищевого кома составляет детрит — 60 до 100%. Остальная часть пищевой массы приходится на диатомовые водоросли, в основном на *Melosira* и на *Dinoflagellata*; синезеленые и зеленые водоросли почти отсутствуют; встречаются изредка зоопланктонные организмы и в массовом количестве песчинки. В дальнейшем, к декабрю вследствие понижения температуры и обеднения планктона наблюдаются постепенное снижение индексов наполнения кишечника до 138—104‰, кишечника заполнены детритом, живые организмы фито-

и зоопланктона почти или полностью отсутствуют. Наблюдается та же картина, как весной.

Такой характер питания толстолобика в русле Амура и протоках, где, по Н. Н. Воронихину (1936), «диатомовые водоросли остаются преобладающими в фитопланктоне до поздней осени; на синезеленых крупную роль в фитопланктоне играет *Aphanisomenon Pos-aquae*, встречающийся летом и осенью в больших количествах».

В пойменных озерах, заливах и затопах, по данным ряда авторов (Богаевский, 1948; Боруцкий, 1952; Бромлей, 1936; Ловецкая, 1941; Ловецкая и Микулич, 1948; Хахина, 1937, 1948), в течение всего летнего периода наблюдается сильнейшее цветение воды синезелеными водорослями, которые потребляются белым толстолобиком. После снижения уровня воды в Амуре синезеленые в больших количествах выносятся в русло реки и вместе с диатомовыми составляют основную пищу белого толстолобика. Поздней осенью как в озерах, так и в русле толстолобик переходит на питание детритом (Боруцкий, 1950).

Как мы уже говорили выше, в результате акклиматизации белый толстолобик в настоящее время полностью освоил бассейн Амударьи и Кубаня. Однако данные о питании его в естественных водоемах новых ареалов немногочисленны. Наиболее подробные данные о его питании мы находим в диссертации В. И. Истомовой (1968). В водоемах низовьев р. Зеравшан толстолобик распространен повсеместно в каналах и оз. Тардакуль, а также в Куюмазарском водохранилище. Рыбы размером 12—54 см питаются летом в основном фитопланктоном: диатомовыми (*Pleugosigma*, *Caloneis amphibiaena*, *Pinnularia*, *Stauroneis*, *Navicula peregrina*, *Achnanthes lanceolata*, *Surirella*) и зелеными (*Scenedesmus*). На долю зоопланктона — коловраток (*Keratella quadrata*, *K. cochlearis*) и ветвистоусых рачков (*Alona rectangularis*) приходится лишь 1,5% всей пищи.

Весной и осенью основным кормом толстолобика в Амубухарском канале является детрит (60,95%). В декабре в оз. Тудакуль рыбы питаются исключительно детритом, содержащим большое количество остатков низших ракообразных и личинок насекомых. 2 февраля у добытых в этом озере 15 толстолобиков кишечники были пустые; видимо, зимой толстолобик не питается.

Некоторые суточные наблюдения показали, что независимо от времени покормки рыб все кишечники их были наполнены пищей, однако наиболее высокие индексы наполнения (160—170%) были ночью, несколько ниже (120—130%) утром и очень снижены (60—70%) днем. Осенью пищевой спектр в Куюмазарском водохранилище и в Амубухарском канале сходен, но интенсивность питания различна. В канале средний индекс наполнения составляет 58,3%, в то время как в водохранилище он достигает 450—460%, что указывает на большую обеспеченность кормом в последнем водоеме.

Если сравнить данные о питании белого толстолобика в бассейне Амура и в бассейне Амударьи (Зеравшан), то бросается в глаза большое сходство в характере питания, несмотря на положение водоемов в разных географических и климатических зонах (Дальний Восток и Средняя Азия). Данные о питании белого толстолобика в естественных водоемах бассейна р. Кубань нам неизвестны.

Питание белого толстолобика в прудах

Одной из особенностей анатомического строения органов, связанных с питанием, у выращиваемых толстолобиков в прудах, по сравнению с рыбами, живущими в реках Дальнего Востока, — это более короткий пищеварительный тракт. Причиной этого явления, по мнению И. А. Веригиной (1970), может быть лучшая обеспеченность пищей в прудовых условиях, благодаря внесению удобрений и другим методам ведения интенсивного хозяйства.

В настоящее время белый толстолобик является объектом прудового рыбоводства почти на всей территории СССР. Его выращивают в прудах, в водоемах — охладителях тепловых электростанций, рисовых полях, лиманах, водохранилищах и т. д., однако данные о питании его немногочисленны и неполны; в большинстве случаев указывается лишь, что белый толстолобик потребляет фитопланктон. Из этих работ особо следует отметить диссертацию Р. А. Савиной (1968а), посвященную изучению питания белого толстолобика в прудах.

Питание личинок белого толстолобика в прудах

По Р. А. Савиной (1966б, 1967, 1968б), активное питание личинок толстолобика в прудах Краснодарского края при температуре 26—28° начинается в возрасте 4 суток с момента оплодотворения икры (3 суток с момента выклева). Первой пищей личинок были главным образом мелкие *Cladocera* (*Moina weberi*, *Bosmina longirostris*, *Scapholeberis mucronata*). Кроме ветвистоусых в кишечниках личинок 7-суточного возраста были саулпальные стадии циклопов и личинки хирономид; последние, видимо, были заглочены во время ветрового перемешивания, когда в толще воды оказались мелкие бентические организмы. При питании зоопланктоном индекс потребления у личинок 5—10-суточного возраста (II и III этапы периода личиночного развития) достигал высоких величин — 988—3870‰. Судя по полевым объемам и индексам избирания, излюбленной пищей личинок были *Moina weberi* и *Scapholeberis mucronata* (Савина, 1966а): индекс их избирания, по В. С. Ивлеву (1955), — от +0,25 до +0,83; полевый объем, по И. П. Башкину (1955), — от 0,3 до 105 мл; по *Scapholeberis* больше, чем по другим видам зоопланктона. Веслоногие потреблялись

личинками значительно хуже. Экспериментами в садках и наблюдениями в пруду было установлено, что наиболее доступной биомассой для питания личинок была биомасса зоопланктона 4,0—4,5 мг/л; при повышении биомассы до 6 мг/л и более содержание зоопланктона в кишечниках не увеличивается, при снижении до 2,0—2,3 мг/л потребление зоопланктона личинками снижается почти вдвое. Предел доступности по *Moina weberi* — 0,172 мг/л, при более низкой биомассе рачков личинки не могли их потреблять.

Однако следует отметить, что, по наблюдениям Б. В. Веригина (1950), О. Я. Брагинской (1951) и С. Г. Сошля (1963), в реках Амур и Сулгарь, А. И. Стреловой (1971) в прудах и Г. С. Корниченко (1971) на рисовых полях Краснодарского края, А. Ф. Мухамедовой (1963) в прудах Цимлянского перестово-выростного хозяйства и Д. А. Панова, Ю. И. Сорокина и Л. Г. Мотешковой (1969) на экспериментальной прудовой базе Института биологии внутренних вод АН СССР (Борок) и некоторых других авторов, личинки размером 6—7 мм потребляют только коловраток и мелкие водоросли. Возможно, в прудах питомника «Горячий Ключ», где велись наблюдения Р. А. Савиной, коловратки были в ограниченном количестве, и личинки толстолобика были принуждены потреблять молодь ветвистых рачков. Представляют значительный интерес исследования Е. Ф. Сухановой и соавторов (1969) и Г. С. Корниченко (1971б) о питании личинок белого толстолобика на ранних стадиях развития. Личинки на первых стадиях развития потребляют инфузорий, причем наиболее успешно в первые 4 дня после перехода на высшее питание. Экспериментально показано, что инфузории удовлетворяют пищевые потребности личинок первые 3—4 дня и прирост личинок одинаков при кормлении инфузориями и смешанным зоопланктоном (в среднем за сутки 5%) (Корниченко, 1971).

Частичный переход личинок на питание водорослями происходит на 8-е сутки жизни (III личиночный этап). В этом возрасте в кишечниках встречаются, кроме животных организмов, водоросли (*Euglena sanguinea*, *Scenedesmus quadricauda*, *Coclastrum microrogum*, *Pediastrum boguanum*), которые составляют всего лишь 0,12% от общего веса пищевого кома. Однако при очень низкой биомассе зоопланктона (0,116—1,105 мг/л) личинки толстолобика могут потреблять водоросли с 6—8-суточного возраста; но такой ранний переход на растительную пищу сопровождается замедлением роста и развития личинок. То же самое наблюдал Б. В. Веригин (1953) в Амуре: молодь толстолобика, питавшаяся в джухах исключительно фитопланктоном, отставала в своем развитии от молодежи, развивавшейся в заливах и оврагах. Д. Панов, В. Виллиградов, Л. Хромов, Л. Мотешкова (1969) в опытах подращивания личинок до жиловатых стадий также отмечают отрицательное действие на рост преждевременного перехода личинок на растительную пищу.

В 12-суточном возрасте водоросли составляют 21—40% содержимого кишечника, полностью же на питание фитопланктоном личинки переходят на 14-е сутки при длине 15,1 мм (V личиночный этап).

Питание молоди исключительно водорослями в Амуре при длине 15,5 мм было отмечено Б. В. Веригиным (1950). По С. Г. Сонлу (1963), амурская молодь при указанной длине уже не личинки, а перешла на I этап малькового периода (возраст около 25 суток). Однако по морфологическим признакам молодь из прудхоза «Горячий Ключ» 12—14-суточного возраста (15,1—17,1 мм) соответствует V личиночному этапу развития. Видимо, в условиях Краснодарского края переход на питание фитопланктоном у белого толстолобика осуществляется не в начале малькового, а в конце личиночного периода развития. У молоди в возрасте 16—25 суток в пруду «Горячего Ключа» в кишечнике преимущественно был детрит (60—80%), так как планктон стал беден, в воде много детрита и минеральных взвесей.

Представляют значительный интерес исследования Д. А. Павлова, Ю. И. Сорокина и Л. Г. Мотенковой (1969) об усвояемости разных кормов личинками и мальками белого толстолобика. Полноценным кормом для личинок на II этапе (возраст 11 суток, длина 7,8 мм, вес 4 мг) являются лишь коловратки, которые усваиваются на 68%; слабее использовались *Bosmina* (63% усвояемости); из растительных кормов бактерии усваивались на 58%, синезеленые водоросли (*Anabaena variabilis*, *Synechococcus*) на 40—33%, зеленые водоросли (*Chlamydomonas*, *Scenedesmus*) на 33 и 9%, диатомовые водоросли (*Nitzschia*) на 18%. Усвояемость водорослей на III личиночном этапе (длина 8,2 мм, вес 7,0 мг) приблизительно такая же, как и у личинок на II этапе.

Отношение к растительным кормам резко изменилось лишь у молоди, достигшей длины 22 мм и веса 350 мг. Из ряда водорослей, использованных для опытов (зеленые — *Chlorella*, *Chlamydomonas*, *Scenedesmus*; синезеленые — *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis*, *Anabaena spiroides*, *A. variabilis*, *Coelosphaerium dubium*; диатомовые — *Nitzschia*, *Melosira*), достаточно полноценными кормами оказались *Anabaena variabilis* и *Nitzschia* (усвояемость 56%), слабо использовались все зеленые водоросли (от 9 до 16%) и *Melosira* (21%); прочие синезеленые водоросли усваивались хуже, чем *A. variabilis* (от 8 до 16%). Мелкие колонии *Aphanizomenon* лучше использовались, чем крупные (53 и 28% усвояемости).

Несомненно интересны и важны опыты по усвояемости водорослей в полуразложившемся виде (похожем на детрит). Авторы показали, что *Nitzschia*, *Anabaena*, *Chlorella* в отмершем виде лучше усваиваются толстолобиками, чем живые клетки. Эти результаты позволяют объяснить факт активного потребления мальками в возрасте 16—25 суток детрита в прудах рыбхоза «Горячий Ключ», так как детрит из отмерших водорослей представляет пол-

ноценный корм, и штатные им не замедляет быстрого роста толстолобика. Хороший рост сеголетков на детритном корме в одном из прудов совхоза «Якоть» наблюдала Т. С. Копылова (1971).

Питание взрослого белого толстолобика в прудах

Не останавливаясь на статьях, в которых приводятся лишь общие указания на питание взрослого толстолобика «водорослями», мы рассмотрим лишь те работы, в которых более или менее подробно освещается этот вопрос или которые непосредственно посвящены изучению питания белого толстолобика. По данным разных авторов, в характере питания взрослого толстолобика как в прудовых, так и в прудовых условиях наблюдаются значительные расхождения. Это так и должно быть, поскольку толстолобик потребляет фитопланктон, качественный и количественный состав которого в разных водоемах неодинаков.

В большинстве случаев видовой состав фитопланктона в водоеме и в пищевом комке одинаков, иногда даже сохраняется до некоторой степени и процентное соотношение компонентов. Такое отсутствие избирания водорослей толстолобиком отмечают П. С. Вовк (1959) и П. С. Вовк и В. А. Приходько (1963) в прудах Украинской ССР; то же отмечает А. Ф. Мухамедова (1963) в прудах Цимлянского выростного хозяйства, говоря, что состав водорослей в пищевом комке сеголетков толстолобика почти одинаков с составом фитопланктона в воде прудов; в воде и комке в значительном количестве встречены синезеленые водоросли, в частности *Microcystis*. В. М. Ильин и соавторы (1966) пишут, что в прудах Курской области спектр питания трехлетков белого толстолобика отражает качественно и количественно состав фитопланктона; основные пищевые компоненты для одних прудов протококковые водоросли, для других — синезеленые; наблюдается явное преобладание в кишечниках массовых форм и в некоторых прудах с протококковыми водорослями основу питания составляют синезеленые (*Anabaena inaequalis*, *A. spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis veruginosa*); однако авторы отмечают, что хотя и наблюдается явное преобладание в кишечниках массовых форм, тем не менее можно отметить, что некоторые водоросли при малой численности их в планктоне часто значительны в кишечниках, как-то: *Merismopedia* sp., *Actinastrum hantschii*, *Melosira* sp., *Crucigenia rectangularis*, *Diatoma* sp., относящиеся к разным систематическим группам.

В Верхнетагильской ГРЭС Свердловской области в выростном пруде сеголетки и двухлетки толстолобика потребляли преимущественно зеленые водоросли (Зубарева, 1969).

По Ф. М. Суховерхову (1936), Ф. М. Суховерхову и А. С. Писаренковой (1961, 1962), двухлетки и трехлетки белого толстолобика питались зелеными и диатомовыми водорослями как в пруд-

дах Саввинского рыбхоза (Московская область), так и в прудах Спикопинского рыбхоза (Краснодарский край), лишь в последних прудах диатомовые преобладали над протоккокковыми; авторы совершенно не упоминают синезеленых подорослей. Совершенно иное о прудах Краснодарского края говорит М. П. Яковчук (1968); по его данным, в результате активной фильтрации воды толстолобиком, синезеленые подоросли, которые составляли более 90% всей численности фитопланктона, по мере увеличения количества толстолобиков и по мере их роста не получали заметного развития, т. е. в прудах доминировали синезеленые водоросли, которые усилению потреблялись толстолобиками. Зоопланктон в питании взрослых толстолобиков обычно играет ничтожную роль, но в некоторых прудах Ростовской области, где рыбы питались зелеными и синезелеными водорослями, на долю зоопланктона, в основном на *Volvina*, приходилось около 15% (Фесенко и Сиротина, 1965).

В. С. Нехай (1963, 1966) отмечает, что в прудах Фалештского рыбхоза Молдавской ССР в пище сеголетков толстолобика обнаружена 21 форма водорослей, причем до сентября основной пищей служили синезеленые, а С. Н. Тютюнник и Л. Ф. Елисеев (1968) отмечают, что толстолобик в рыбхозе «Куболта» Молдавской ССР относительно хорошо растет в прудах, богатых зелеными и диатомовыми водорослями. По А. М. Зеленину (1968), у толстолобиков старших возрастных групп в прудах Молдавии индекс наполнения кишечника за вегетационный период колеблется от 358 до 794‰. Максимальный индекс — в период наибольшего развития планктона. С понижением температуры до 10—9° интенсивность питания падает. За все годы исследования (1961—1965) индекс наполнения с мая по сентябрь колеблется от 220 до 900‰, в апреле же и в сентябре—ноябре — от 5 до 80‰.

Имеются указания и на явное избегание толстолобиком потребления синезеленых. Так, Р. И. Чхаидзе (1963) и И. Д. Беридзе и Р. И. Чхаидзе (1964) отмечают, что в карптинном пруду в Поти «сеголетки питались, в основном, золотистыми, зелеными, а также пирофитовыми и диатомовыми водорослями. Синезеленые в пищевой массе встречались очень редко, что, по-видимому, объясняется избирательной способностью обыкновенного толстолобика в поисках корма». Кроме фитопланктона в пищевой массе отмечено присутствие растительного детрита.

Белые толстолобики, живущие в проточном бассейне с фонтаном в детском сквере, Краснодара, за отсутствием фитопланктона потребляли перифитон, покрывающий зеленым ковром стенки и дно бассейна (Мотенков, 1965).

Как видно из приведенного краткого обзора литературы, белый толстолобик в одних прудах потребляет фитопланктон без избирания, в других прудах наблюдается явное избирание определенных видов и групп фитопланктона. При этом в одних водоемах констатировано избегание синезеленых подорослей, в других —

потребление как синезеленых, так и других водорослей, в третьих синезеленые оказываются основной пищей толстолобика.

На фоне этих разногласий представляют значительный интерес исследования Р. А. Савиной (1965, 1965б, 1966, 1968, 1968б), специально посвященные изучению фильтрационной деятельности и пищевой избирательности сеголетков, двух-, трех- и четырехлетков белого толстолобика. Автор определял скорость фильтрации и поисковый объем по Н. И. Кашкину (1955) и индексы избирания по В. С. Ивлеву (1955) и А. А. Шорыгину (1952).

В результате этих исследований Р. А. Савина приходит к следующим основным выводам.

«При питании разными группами водорослей как в аквариуме, так и в прудах у белого толстолобика наблюдается четко выраженная пищевая избирательность, особенно у сеголетков и двухлетков. Охотно погребляемыми водорослями оказались диатомовые (*Navicula*, *Cyclotella comta*, *Melosira italica*), эвгленовые (*Euglena sanguinea*, *E. exyuris*, *E. pascheri*). Потребление синезеленых (*Microcystis pulverea*, *Anabaena spiroides*, *Coelosphaerium kützingianum*, *Merismopedia minima*, *Oscillatoria granulata*) связано с их большей концентрацией в прудах и отсутствием излюбленных форм фитопланктона. Протококковые водоросли толстолобик поедает более охотно в период массового развития в прудах синезеленых и менее охотно, когда в фитопланктоне присутствовали даже в незначительном количестве излюбленные формы» (Савина, 1968, стр. 23).

В питании трехлетков и четырехлетков наибольшее значение имели массовые формы водорослей, в том числе и синезеленые. «Большое место в питании рыб этого возраста занимает растительный детрит, состоящий из отмерших синезеленых — микроцистиса и осциллятории, которые, как это отмечено некоторыми авторами, являются более пригодными для питания. Основной пищей четырехлетков белого толстолобика (р/п «Горячий Ключ») были массовые формы синезеленых *Oscillatoria granulata*, *Microcystis pulverea*, биомасса которых в исследуемых прудах была очень высокой (87—120 мг/л). Таким образом, избирательная способность, четко проявляющаяся у младших возрастных групп толстолобиков, менее выражена у старших, хотя некоторая пищевая избирательность наблюдается и у трех- и четырехлетков: четырехлетки, как и сеголетки, лучше потребляют осцилляторию (индекс избирательности положительный) и хуже микроцистис (индекс отрицательный)» (Савина, 1968, стр. 18).

«Наличие детрита в кишечниках связано с переходом белого толстолобика на придонный способ питания, который возможен в двух случаях: а) при сильном обеднении прудов кормовыми планктонными организмами и б) в период большой концентрации в воде и резком доминировании синезеленых водорослей» (там же, стр. 23).

Рост белого толстолобика в прудах зависел не только от количественного, но и качественного состава фитопланктона. При палочии в прудах в достаточном количестве излюбленных водорослей среднесуточная рыбопродуктивность сеголетков была намного выше, чем при цветении прудов синезелеными. Переход белого толстолобика на питание замещающими кормами (синезеленые водоросли, детрит, перифитон, зоопланктон и даже искусственные корма) характеризует пластичность питания и возможность потребления в случае надобности не только водорослей, но и качественно другой пищи» (там же, стр. 24).

Р. А. Савина (1965, 1968а) получила первые данные о суточном рационе — 1,11% от веса тела сеголетков толстолобика. Эта величина, как отмечал и сам автор, значительно занижена, так как в опытах не был учтен детрит, который был главным объектом питания. И действительно, позднейшие исследования подтвердили это. По А. Ф. Мухамедовой и Ж. Г. Сарсембаеву (1967), суточный рацион сеголетков средним весом 1,4 и 5,8 г составляет соответственно 17 и 12% от веса тела. Основное питание сеголетков в июле и августе приходится на дневные и поздневечерние часы, причем потребление водорослей более интенсивно в период от 20 до 24 часов, чем днем. М. О. Омаров (1970) получил рацион двухлеток толстолобика весом 320—370 г путем прямого определения скорости прохождения водорослевой пищи по кишечнику с поправкой на суточный ритм питания. Опыты проводились в рыбхозе «Уйташ» Каспийского рыбхоза (Дагестанская АССР) в июне 1966 г. при температуре воды 23° и содержании кислорода 4,23 мг/л. Автор установил, что в сутки происходит шестикратное наполнение и опорожнение кишечника, что двухлетки толстолобика летом питаются на протяжении всех суток с преобладанием питания в светлое время и суточный рацион составляет около 17% от веса тела, т. е. величина такого же порядка, как и в опытах А. Ф. Мухамедовой и Ж. Г. Сарсембаева, полученных путем применения метода А. В. Коган. Значительно большие величины суточного рациона сеголетков толстолобика получила Т. С. Копылова (1971) в пруду совхоза «Якоть» Московской области, питавшихся в основном детритом (89,4—94,3% пищевого кома), в июле 46,3%, в августе — 26,8% от веса тела. При наличии достаточного количества детрита сеголетки хорошо росли, используя более 50% потребленного азота на построение белка тела.

Питание пестрого толстолобика

По литературным данным, пестрый толстолобик в естественных водоемах и в прудах Юго-Восточной Азии — зоопланктофаг, питается в основном коловратками и низшими ракообразными. Различие в характере питания пестрого и белого толстолобиков определяется строением фильтрационного аппарата: у пестрого толстолобика жаберные тычинки не срастаются и не образуют

сетку, как у белого толстолобика, и таким образом позволяют ему отцеживать более крупную пищу (Виноградов и Ерохина, 1966, рис. 2 а, б).

В водоемах СССР пестрый толстолобик был акклиматизирован вместе с другими растительноядными рыбами и в настоящее время почти так же широко распространен на нашей территории и выращивается в прудовых условиях вместе с белым толстолобиком.

Акклиматизация толстолобика в пресных водоемах Краснодарского края привела к тому, что он проник в р. Кубань и Азовское море, вплоть до Керченского пролива (Бизяев, 1966).

Спектр питания личинок пестрого толстолобика в прудах Института биологии внутренних вод АН СССР, по данным Д. А. Панова, В. К. Виноградова и соавторов (1969), несколько шире, чем белого толстолобика. Сразу же после перехода на внешнее питание они потребляют, кроме коловраток, науплиальные и копеподитные стадии веслоногих рачков и *Vosmina*. На II личиночном этапе в составе их пищи появляется *Polyrhynchus*. Начиная с III этапа (длина 9 мм, вес 6 мг), личинки потребляют все организмы зоопланктона, как мелкие, так и крупные, несколько более крупный корм, чем личинки белого толстолобика. Этим, вероятно, объясняется лучшая выживаемость личинок пестрого толстолобика в рыбоводных хозяйствах средней полосы СССР (Панов, Сорокин, Мотенкова, 1969). Личинки пестрого толстолобика, так же как и белого, на первых стадиях развития потребляют инфузорий, но прирост на смешанном зоопланктонном корме выше, чем при кормлении одними инфузориями, — соответственно 10 и 7% в сутки (Суховава и Стрелова, 1970; Корженко, 1971б).

Так же как и для белого толстолобика, Д. А. Пановым, Ю. И. Сорокиным и Л. Г. Мотенковой (1969) были проведены опыты по усвояемости животного, растительного и бактериального кормов мальком длиной 24 мм и весом 400 мг. В качестве корма был предложен зоопланктон (*Daphnia*, *Ceriodaphnia*) и водоросли (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena*, *Nitzschia*, *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus* и др.). Из водорослей наиболее хорошо усваивались *Anabaena spiroides* (37%), *Aphanizomenon flos-aquae* (41%), *Nitzschia* живая (49%), детрит из *Nitzschia* (68%), пропит усвояемости *Daphnia pulex* и *Ceriodaphnia quadrangula* — 59 и 61. Слабо использовались зеленые водоросли *Chlorella*, *Chlamydomonas*, *Ankistrodesmus* (27, 11, 15%). Из отмерших полуразложившихся водорослей довольно хорошо усваиваются мальками пестрого толстолобика *Anabaena*, *Nitzschia*; усвояемость *Chlorella* оказалась низкой.

Все авторы, освещающие питание сеголетков и взрослых пестрых толстолобиков в прудах СССР (Суховерхов, 1963; Суховерхов и Писарешкова, 1962; Ильин и др., 1966; Боброва, 1966; Бизяев, 1966; Воропаев, 1968; Камиллов, 1970; Давченко, 1971; и др.), приходят к выводу, что эти рыбы, в основном, потребляют зоо-

планктон (*Rotatoria*, *Cladocera*, *Copepoda* и 1 личиночную стадию *Chironomidae*, которая держится в толще воды), в меньшей степени фитопланктон (эвгленовые, протококковые, диатомовые, синезеленые водоросли). Однако все авторы отмечают, что количество животных организмов в спектре зависит от плотности их в планктоне и при истощении зоопланктона пестрый толстолобик почти полностью переходит на питание фитопланктоном и детритом; при этом следует отметить, что переход на растительную пищу на росте пестрого толстолобика не отражается (Ильин и др., 1966). Насколько пластичен пестрый толстолобик в питании, можно судить по сообщению Н. В. Воронаева (1968), что «при цветении пруда крупноразмерными формами синезеленых водорослей (*Aphanizomenon*, *Oscillatoria*, *Coelosphaerium*, *Microcystis*) они могут преобладать в спектре питания даже взрослого пестрого толстолобика. Например, в пруду № 14 («Горячий Ключ») в августе — сентябре 1965 г. трехлетки пестрого толстолобика в основном питались синезелеными водорослями, которые составляли 95—97% пищевого комка. Несмотря на то, что содержание мелкого фитопланктона в пруду было сравнительно большое (до 15% по количеству клеток), в кишечниках пестрых толстолобиков он встречался в единичных экземплярах».

По наблюдениям И. Н. Бизяева (1966), в Азовско-Кубанском районе спектр питания этого вида резко изменился. Во внутренних водоемах района (пруды, водохранилища, лиманы) пестрый толстолобик «питается преимущественно перифитомом донного субстрата, представленного главным образом диатомовыми, зелеными и синезелеными водорослями и растительным детритом, зоопланктон в его пище приобретает второстепенное значение». В рисовых чеках толстолобики усиленно питаются перифитомом прикорневой части стеблей риса и див; слой перифитона иногда достигает большой толщины и ухудшает условия газового обмена корней риса. Выращивание толстолобиков на рисовых полях положительно влияет на урожайность риса.

Питание гибридов белого и пестрого толстолобиков

Исследования по выяснению возможностей улучшения хозяйственно полезных качеств белого и пестрого толстолобиков путем гибридизации проводились в Китае и Индии. В СССР в рыбопитомнике «Горячий Ключ» Краснодарского края в июне 1963 г. было получено потомство от пестрого толстолобика, и здесь же были проведены опыты по скрещиванию белого и пестрого толстолобиков и выращиванию их в прудах (Виноградов и Ерохина, 1964). В результате проведенных исследований оказалось, что сеголетки белого и пестрого толстолобиков и сеголетки их гибридов отличаются как по морфологии, так и по характеру питания. Различия в питании толстолобиков определяются строением фильтра-

ционного аппарата; у обоих видов толстолобиков и их гибридов. Как указывает Н. В. Воропаев (1968), большое значение имеет уменьшение промежутков между тычинками и площадь фильтрации. У белого толстолобика расстояние между тычинками с изменением веса от 4 до 2000 г практически остается постоянным (в среднем 20—25 мк); у пестрого толстолобика при увеличении веса от 20 до 2000 г происходит увеличение промежутков между тычинками от 20 до 60 мк; у гибридов также наблюдается увеличение этого расстояния от 20 до 40 мк. Кроме различий в строении фильтрационного аппарата имеются различия в длине кишечника.

Относительная длина кишечника к длине тела у белого толстолобика весом 6—8 г составляет 4,3—5,9%, пестрого толстолобика — 4,1—4,6%. С увеличением веса рыб до 20—30 г это отношение возрастает у белого до 6,5—7,2%, у пестрого до 5,1—5,5%.

У гибридов весом 10—12 г отношение равно 4,6—5,4%, а весом 12—15 г составляет 6,5—7,3%, т. е. больше, чем у белого толстолобика.

Фильтрационная деятельность в питании толстолобиков и их гибридов определялась неодинаковой площадью фильтрации у рыб равного веса. Следовательно, в единицу времени каждый из этих видов может сконцентрировать разное количество пищи. Во всех случаях наибольшая площадь фильтрации была у пестрого толстолобика и наименьшая у белого, гибриды занимают промежуточное положение.

При весе сеголетков в 5—8 г расстояние между тычинками у обоих видов толстолобика и их гибридов практически одинаково — 20 мк, почему они одинаково отфильтровывают организмы, и их пищевой спектр состоит на 60—70% из форм фитопланктона и на 30—40% детрита; крайне редко встречаются колотратки и остатки ракообразных. Среди фитопланктона преобладают *Dinobryon* (54—66%), *Trachelomonas* (0,4—18%) и *Planctococcus* (18%).

Постепенное изменение расстояния между тычинками приводит к расхождению спектра питания. У сеголетков весом 40—60 г наблюдается уже значительное расхождение в промежутках между тычинками, которое в среднем составляет 20, 30 и 40 мк, соответственно для белого, пестрого толстолобика и их гибридов. В то же время в пруду размеры водорослей не превышают 30—45 мк, отсюда понятно, что самый бедный в количественном и качественном отношении фитопланктон, представленный в основном крупными формами (*Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Coelastrum*, *Cosmarium*), был в пищевом спектре пестрого толстолобика и составлял только 1,2% пищи, на долю зоопланктона приходилось 64,4%, детрита — 34,4%. В спектре белого толстолобика, напротив, фитопланктон играл основную роль (79,4%), детрит — 20,5%, зоопланктон — 0,1%; из форм фитопланктона преобладали *Scenedes-*

mus (17,4%), Coelastrum (17,7%), Planctococcus (24,8%), Meristopedia (12,4%). Спектр питания гибридов занимает промежуточное положение: фитопланктон 8,7%, детрит 30,9%, зоопланктон 60,4%. Количественную сторону питания характеризуют индексы наполнения кишечника. Самый низкий индекс наполнения у пестрого толстолобика (415‰), средний у гибрида (598‰) и максимальный у белого толстолобика (910‰).

В случае доминирования в воде синезеленых водорослей у сеголетков всех форм толстолобика весом 5—8 г качественный и количественный состав пищевого комка существенно не отличался. Так, зеленые водоросли у белого, пестрого толстолобика и их гибридов составляли 0,01—0,05%, синезеленые — 76,7—83,5%, детрит — 5,1—11,8%, зоопланктон — 4,7—17,1%. Как видно, при сильном цветении синезелеными они доминируют в пищевом спектре всех форм толстолобиков.

Н. В. Воропаев (1968, 1970) приводит некоторые рыбоводные показатели гибридов. При гибридизации процент оплодотворенной икры и выживаемость ее в период инкубации несколько выше, чем у исходных форм. Выращивание сеголетков белого, пестрого толстолобиков и их гибридов в прудах с кормовой базой 0,6—0,7 мг/л фитопланктона и 0,3—0,7 мг/л зоопланктона в шести вариантах посадок дало следующие результаты. Выживание личинок, сеголетков и двухлетков у гибридов выше, чем у белого и пестрого толстолобиков. Наблюдающееся увеличение рыбопродуктивности у гибрида от ♀ белого × ♂ пестрого толстолобиков объясняется высокой выживаемостью, а у гибрида ♀ пестрого × ♂ белого толстолобика не только выживаемостью, но и увеличением среднего веса сеголетков, по сравнению с материнской формой. В водоемах, в которых биомасса фитопланктона и детрита колеблется в пределах 0,5—1,0 мг/л, а биомасса зоопланктона 0,2—1,0 мг/л, пестрый толстолобик всегда отставал в росте от белого и гибридов. Видимо, в прудах и других водоемах с подобной кормовой базой целесообразнее выращивать белого толстолобика и гибридов (Воропаев, 1968).

Заключение

Как видно из изложенного, для белого и пестрого толстолобиков и их гибридов характерны пластичность питания и возможность в случае недостатка или отсутствия любимых кормов потребления перифитона, планктонных и донных синезеленых водорослей и даже детрита, причем эти перемены в питании на быстром росте толстолобиков не отражаются.

Несмотря на то, что многие синезеленые водоросли, как, например, *Microcystis aeruginosa*, обладают высокой токсичностью (Ashworthe and Mason, 1946; Гаевская, 1948, 1955, и др.), тем не менее они поглощаются толстолобиками и, как показал эксперимент Д. А. Папова, Ю. И. Сорокина и Л. Г. Мотенковой (1969), основные виды синезеленых (*Phanizomenon Puz-osuae*, *Aphanispa*

spiroides, A. variabilis), которыми главным образом и обусловлено «цветение водоемов», хорошо потребляются и усваиваются моллю толстолобиков (особенно белого)».

С другой стороны, по наблюдениям Р. А. Саввиной (1965) над питанием белого толстолобика, «в фекалиях рыб в большинстве случаев содержалось много колоний *Oscillatoria granulata* и *Alabaena wergleri*. Как правило, эти колонии были в массе обнаружены в кишечниках рыб, выловленных на прудах». По-видимому, здесь наблюдается то же явление, которое было отмечено Г. С. Карзипкиным еще в 1934—1935 гг. (Карзипкин, 1967) при изучении питания трубочников. Культура диатомовой водоросли *Navicula* в период расцвета значительно хуже переваривалась, чем в начале цветения и к концу, когда начинается массовое отмирание клеток и превращение их в детрит. Та же картина наблюдалась и при питании животных других групп синезелеными водорослями. Как показали О. Н. Русина (1956) и А. С. Константинов (1958), синезеленые водоросли на определенной стадии развития теряют свою токсичность и могут использоваться личинками *Chironomidae*, в частности *Chironomus dorsalis*. По М. А. Есиповой (1971), детрит из макрофитов и детрит из зоопланктона обладают меньшей пищевой ценностью и менее доступны ветвистоусым рачкам, чем детрит из фитопланктона; корма, по мере сужения кормовой цепи, располагаются в следующий ряд: детрит из протококковых водорослей, протококковые водоросли, детрит из синезеленых водорослей, синезеленые водоросли, зоодетрит, детрит из макрофитов, гидролизные дрожжи; усвояемость детрита повышается в зависимости от содержания бактерий. Роль растительного детрита и, в частности, из синезеленых водорослей в питании других групп беспозвоночных отмечалась и другими авторами. Как мы указывали выше, детрит из водорослей (диатомовые, протококковые, синезеленые) лучше потребляется и усваивается, чем живые водоросли, и толстолобиками (Панов и др., 1969), причем детрит из синезеленых иногда усваивается даже лучше, чем детрит из других групп водорослей. Отсюда ясно, почему толстолобики, особенно взрослые особи, часто предпочитают потреблять детрит из водорослей, а не фитопланктон; вследствие потери токсичности или каких-либо других свойств, присущих живым клеткам, детрит более доступен и лучше усваивается. Следует отметить, что в настоящее время уже нельзя говорить о синезеленых водорослях как о «трофическом тупике», как расценивала их Н. С. Гаевская (1948, 1955). Исследования последних лет показали, что синезеленые водоросли широко потребляются представителями разных групп водных животных, в том числе и рыб, если не в живом состоянии из толщи воды, то в виде детрита со дна водоема. Здесь уместно упомянуть, что, по данным А. Милн и Е. Ефимовой (1970), в прудах на торфоразработках Шатурской опытной базы ВНИИПРХ, в которых отсутствовала пыльная подная растительность, белый амур питал-

ел торфом, который составлял 80% всей пищи. Рост амура в этих прудах был хороший.

Мы вполне согласны с выводами Д. А. Панова и соавторов (1969), что мнение о том, что синезеленые водоросли слабо используются толстолобиком и не являются для него полноценным кормом, совершенно необоснованно. Ограничивать акклиматизацию белого толстолобика в наших водоемах может не видовой состав фитопланктона, а низкая концентрация его и незначительное количество детрита, которые не смогут обеспечить нормального питания толстолобиков. Во всех водоемах с достаточной для нормального питания кормовой базой фитопланктона и детрита, независимо от видового состава водорослей, рост толстолобиков будет обеспечен. Приняв во внимание результаты экспериментов Н. В. Воропаева (1970) по выращиванию гибридов толстолобиков, целесообразно в неспускных прудах и водохранилищах, в которых отлов белого толстолобика затруднен, заменить его гибридами белого и пестрого толстолобиков; последние, по мнению Воропаева, обладают всеми качествами для выращивания в подобных водоемах.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуллаев М. А. 1969. Биологические основы рационального рыбного хозяйства водоемов пустынной зоны Узбекистана в условиях ирригационного строительства (на примере речных богатств Бухарской и Кашкардарьинской областей). Автореф. канд. дисс. Ташкент.
- Абуллаев М. А. и Истамова В. И. 1969. О проникновении растительноядных рыб в водоемы Бухарской области.— Научн. докл. высшей школы, серия биол. наук, № 2.
- Алиев Д. С. 1961а. Опыт получения потомства от дальневосточных растительноядных рыб в условиях Туркмении.— Вопросы ихтиол., т. 2, вып. 4 (21).
- Алиев Д. С. 1961б. Акклиматизация растительноядных рыб в Туркмении.— Изв. АН Туркм. ССР, серия биол. наук, № 5.
- Алиев Д. С. 1965. Размножение белого амура [*Stenopharyngodon idella* (Val.)], белого и пестрого толстолобиков (*Hypophthalmichthys molitrix* (Val.), *Aristichthys nobilis* (Rich.), вселенных в бассейн Амударьи.— Вопросы ихтиол., т. 5, вып. 4 (37).
- Алиев Д. С., Мусатов Н., Райгизов М. 1971. Амурские рыбы в Терек.— Рыбоводство и рыболовство, № 4.
- Бридзе Н. Д. и Чхидзе Р. И. 1964. Некоторые вопросы акклиматизации китайских рыб в водоемах Грузии.— Труды и.п. рыбохоз. ст. Грузии, т. 9, Батуми.
- Билая И. И. 1966. Результаты вселения амуров и толстолобиков в открытые водоемы Азово-Кубанского района.— Сб. «Рыбохоз. освоение растительноядных рыб», М., «Наука».
- Билая И. И. и Мотеева Ю. М. 1964. Результаты вселения амуров и толстолобиков в открытые водоемы Азово-Кубанского района.— Труды Всес. и.п. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. (ВНИРО), т. IV.
- Боброва Ю. П. 1966. Выращивание белого амура в поликультуре с другими рыбами в прудах Московской области.— Труды Всес. и.п. ин-та прудов. рыбн. хоз-ва (ВНИИПРХ), т. 14.
- Богачевский В. Т. 1948. Некоторые данные по биологии амурского толстолобика.— Изв. Тихоок. и.п. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр. (ТИРО), т. 27.

- Боруцкий Е. В.* 1950. Материалы о питании амурского толстолобика (*Hyporhthalmichthys molitrix* Val.).— Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. I. М., Изд. МОНП.
- Боруцкий Е. В.* 1952. Сестон бассейна Амура и его роль в питании амурских рыб.— Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. III. М., Изд. МОНП.
- Боруцкий Е. В.* 1955. Методика изучения питания растительноядных рыб.— Труды Совещ. по метод. науч. кормовой базы и питанию рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Боруцкий Е. В., Веригин Б. В.* 1958. О летней динамике сестона Амура.— Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. IV. М., Изд-во МГУ.
- Брагинская Р. Я.* 1951. Толстолобик как объект акклиматизации.— Труды Ин-та морф. животных АН СССР, вып. 5.
- Бромлей Г. Ф.* 1936. Плавничное питание амурского толстолобика.— Рыб. хоз-во СССР, № 5.
- Веригин Б. В.* 1950. Возрастные изменения молодки толстолобика в связи с его биологией.— Труды Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. I.
- Веригин Б. В.* 1953. Биология толстолобика. Канд. дисс. М., МГУ.
- Веригин Б. В.* 1957. Строение жаберного аппарата и наджаберного органа амурского толстолобика.— Зоол. журн., т. 36, вып. 4.
- Веригин Б. В.* 1961. Итоги работ по акклиматизации дальневосточных растительноядных рыб и мероприятия по их дальнейшему освоению и изучению в новых районах.— Вопросы ихтиол., т. I, вып. 4.
- Веригин Б. В.* 1963. Современное состояние и перспективы рыбохозяйственного использования толстолобика и белого амура в водоемах Советского Союза.— Сб. «Проблемы рыбохоз. использования растительноядных рыб в водоемах СССР». Ашхабад, Изд. АН Туркм. ССР.
- Веригина И. А.* 1961. Гистологическое строение пищеварительного тракта белого амура и толстолобика.— Сб. Трудов Зоол. музея МГУ, т. 8.
- Веригина И. А.* 1970. Особенности строения пищеварительного тракта растительноядных рыб в связи с питанием. Автореф. канд. дисс. М., МГУ.
- Веригина И. А.* 1972. Гистологическое строение наджаберного органа толстолобика *Hyporhthalmichthys molitrix* (Val.).— Сб. Трудов Зоол. музея МГУ, т. 12.
- Виноградов В. К.* 1966. Современное состояние биотехники разведения и выращивания растительноядных рыб. М., «Пищевая промышленность».
- Виноградов В. и Ерохина Л.* 1964. Гибриды белого и пестрого толстолобиков.— Рыболовство и рыбовод., № 5.
- Виноградов В. К. и Ерохина Л. В.* 1966. Опыт гибридизации белого и пестрого толстолобиков.— Сб. «Рыбохоз. освоение растительноядных рыб». М., «Наука».
- Виноградов В., Ерохина Л., Конрадт А., Савин Г.* 1963. Методы получения потомства растительноядных рыб.— Рыбов. и рыбол., № 6.
- Вок П. С.* 1959. Выращивание амурских рыб в прудах Украины.— Сб. «Биологические основы рыбного хозяйства». Изд-во Томского ун-та.
- Вок П. С. и Приходько В. А.* 1963. Состояние и задачи в области акклиматизации белого амура и толстолобика на Украине.— Сб. «Проблемы рыбохоз. использования растительноядных рыб». Ашхабад, Изд. Туркм. АН ССР.
- Воронизин И. И.* 1930. Обзор альгологических исследований Дальневосточного края.— Вестник Дальневост. фил. АН СССР, т. 21.
- Воронцов И. В.* 1968. Морфологические признаки, питание и некоторые рыбохозяйственные показатели толстолобиков и их гибридов.— Сб. «Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб». М., «Наука».
- Воропаев И. В.* 1970. Гибриды толстолобиков.— Рыбов. и рыбол., № 1.
- Гавская И. С.* 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные направления и задачи.— Сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М., Изд-во АН СССР.

- Гавская Н. С.* 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства.— Труды Совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб.
- Данченко Э. В.* 1971. Некоторые данные о питании двухлеток пестрого толстолобика при совместном выращивании с двухлетками карпа.— Труды Всес. н.-и. ин-та прудов. рыбн. хоз-ва, т. 16.
- Дорошев С. И.* 1963. Выживание молоди белого амура и толстолобика в азовской и аральской воде разной солености.— Сб. «Проблемы рыбохоз. использования растительноядных рыб». Ашхабад, Изд. АН Туркм. ССР.
- Дорошин Г. и Мотенков Ю.* 1983. Китайские растительноядные рыбы на Кубани.— Рыболовство и рыбовод., № 1.
- Есипова М. А.* 1971. Роль детрита в питании некоторых Сладосега. Автореф. дисс. МГУ.
- Замборищ Ф. С.* 1957. Строение и функции наджаберного органа амурского толстолобика.— Зоол. журн., т. 36, вып. 4.
- Зеленин А. М.* 1968. Рост и половое созревание белого толстолобика в прудах Молдавии.— Сб. «Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб». М., «Наука».
- Зубарева Э.* 1969. На уральских ГРЭС. Рыболовство и рыбовод., № 3.
- Иванов В. С.* 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат.
- Ильин В. М., Соловьева Л. М., Ушаков Н. П., Золотова З. К.* 1966. Биотехника выращивания трехлеток растительноядных рыб вместе с карпом.— Труды Всес. н.-и. ин-та прудов. рыбн. хоз-ва (ВНИИПРХ), т. 14.
- Исмаилов А. И.* 1966. Растительноядные рыбы в естественных водоемах.— Рыболовство и рыбовод., № 5.
- Исаев А. И.* 1968. Разведение растительноядных рыб в естественных водоемах.— Сб. «Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб». М., «Наука».
- Истамов В. И.* 1968. Питание и вопросы пищевых взаимоотношений рыб в водоемах низовьев р. Зеравшан (в связи с вводом в эксплуатацию Амударьинского канала). Автореф. канд. дисс. Самарканд.
- Камбаров Г.* 1970. Рыбы и биологические основы рыбохозяйственного освоения водохранилищ Узбекской ССР. Автореф. докт. дисс. Ташкент.
- Карзинкин Г. С.* 1967. Развитие проблемы биологической продуктивности водоемов за пятьдесят лет Советской власти.— Вопросы ихтиол., т. 7, вып. 5 (46).
- Каревич А. Ф.* 1966. Требования белого амура и толстолобика к солености воды при вселении их в солоноватые водоемы.— Сб. «Рыбохоз. освоение растительноядных рыб». М., «Наука».
- Каревич А. Ф. и Бокова Е. Н.* 1961 и 1963. Пересадки рыб и водных беспозвоночных в 1957—1959 гг. и в 1960—1961 гг.— Вопр. ихтиол., т. 1, вып. 3(20); т. 3, вып. 2(27).
- Каревич А. Ф. и Локшина Н. Е.* 1965а, 1965б, 1967. Пересадки рыб и водных беспозвоночных в 1962, 1963, 1964 гг.— Вопросы ихтиол., т. 5, вып. 1 (34); т. 5, вып. 4 (37); т. 7, вып. 6 (47).
- Каревич А. Ф. и Лукошина Н. К.* 1968, 1970, 1971. Пересадки рыб и водных беспозвоночных в 1965, 1966, 1967 гг.— Вопросы ихтиол., т. 8, вып. 8 (53); т. 10, вып. 3 (62); т. 11, вып. 1 (66).
- Кашкин Н. И.* 1955. Суточные вертикальные миграции молоди некоторых видов рыб Таганрогского залива в связи с ее питанием.— Вопросы ихтиол., вып. 3.
- Китаев В.* 1969. Начало начал.— Рыбов. и рыбол., № 6.
- Константинов А. С.* 1958. Биология хирономид и их разведение.— Труды Саратовск. отд. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. хоз-ва, т. 5. Саратов.
- Копылова Т. С.* 1974. Элементы азотного баланса и пищевые рационы годовиков белого толстолобика.— Труды Всес. н.-и. ин-та прудов. рыбн. хоз-ва, т. 18.

- Корниенко Г. С. 1971а. Особенности развития фитопланктона на рисовых чеках в питании белого толстолобика.— Труды Всес. и.-н. ин-та прудов. рыбы. хоз-ва, т. 18.
- Корниенко Г. С. 1971б. Роль инфузорий в питании личинок растительноядных рыб.— Вопросы ихтиол., т. 11, вып. 2 (67).
- Ловецкая А. А. 1941. Питание некоторых промысловых рыб бассейна р. Амура.— Зоол. журн., т. 20, вып. 4—5.
- Ловецкая А. А. и Микulich Л. В. 1948. Материалы по количественному учету бентоса и планктона пойменных озер низовьев Амура.— Изв. Тихоок. и.-н. ин-та рыбы. хоз-ва и океаногр., т. 27.
- Микulich Л. В. 1948. Опыт количественного учета бентоса и планктона части русла Амура и некоторых пойменных водоемов.— Изв. Тихоок. и.-н. ин-та рыбы. хоз-ва и океаногр., т. 27.
- Милиц А. и Ефимова Е. 1970. Белый амур ест торф.— Рыбов. и рыбол. № 5.
- Мотенков Ю. 1965. Белый толстолобик в бассейне.— Рыбов. и рыбол. № 2.
- Мотенков Ю. 1966. Размножение толстолобиков в Кубани.— Рыбов. и рыбол. № 1.
- Мухамедова А. Ф. 1963. Наблюдения за молодью толстолобика и белого амура в период карантинизации и подращивания перед выпуском в Цимлянское водохранилище.— Сб. «Пробл. хозяйств. использования растительноядных рыб в водоемах СССР». Ашхабад, Изд. АН Туркм. ССР.
- Мухамедова А. Ф. и Сарсембаев Ж. Г. 1967. К вопросу о суточном ритме питания и рационе сеголеток белого толстолобика *Hyporhthalmichthys molitrix* Val.— Труды Волгогр. отд. Гос. и.-л. ин-та озера. и речн. рыбы. хоз-ва, т. 3.
- Нехай В. С. 1963. Толстолобик и амур в Молдавии.— Рыбов. и рыбол. № 6.
- Нехай В. С. 1966. Итоги выращивания растительноядных рыб в Молдавии.— Сб. «Рыбохозяйств. освоение растительноядных рыб». М., «Наука».
- Омаров М. О. 1970а. Суточные рационы белого толстолобика *Hyporhthalmichthys molitrix* (Val.).— Вопросы ихтиол., т. 10, вып. 3 (82).
- Омаров М. О. 1970б. Дальневосточные растительноядные рыбы в условиях Дагестана. Автореф. канд. дисс. Баку.
- Панов Д., Виноградов В., Хромов Л., Мотенкова Л. 1969. Подращивание личинок до живостойких стадий.— Рыбов. и рыбол., № 1.
- Панов Д. А., Сорокин Ю. А., Мотенкова Л. Г. 1969. Экспериментальное изучение питания молоди толстолобиков.— Вопросы ихтиол., т. 9, вып. 1 (54).
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М., Изд-во АН СССР.
- Русина О. К. 1956. Усвоение отмерших водорослей и дафний личинками *Chironomus dorsalis* Meig.— Вопросы ихтиол., вып. 6.
- Савина Р. А. 1965а. Фильтрационное питание белого толстолобика.— Вопросы ихтиол., т. 5, вып. 1 (34).
- Савина Р. А. 1965б. Питание и рост белого толстолобика в прудах.— Труды Всес. и.-н. ин-та прудов. рыбы. хоз-ва (ВНИИПРХ), т. 13.
- Савина Р. А. 1966а. Питание белого толстолобика.— Сб. «Рыбовод. освоение растительноядных рыб». М., «Наука».
- Савина Р. А. 1966б. Питание личинок белого толстолобика.— Труды Всес. и.-н. ин-та прудов. рыбы. хоз-ва (ВНИИПРХ), т. 14.
- Савина Р. А. 1967. Некоторые особенности питания и роста личинок белого толстолобика.— Труды и.-н. ин-та прудов. рыбы. хоз-ва (ВНИИПРХ), т. 15.
- Савина Р. А. 1968а. Питание белого толстолобика в условиях прудовых хозяйств РСФСР.— Сб. «Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб». М., «Наука».
- Савина Р. А. 1968б. Питание белого толстолобика *Hyporhthalmichthys molitrix* Val. в прудах. Автореф. канд. дисс. М.
- Саксен Н. Н. 1966. О питании годовика обыкновенного толстолобика в прудах рыбхоза Колган — Чирчак.— Узб. биол. журн., т. 2.

- Соин С. Г. 1959. Производственный опыт получения зрелой икры толстолобика и белого амура с помощью гипофизарных инъекций в Китае.— Рыбн. хоз-во, № 8.
- Соин С. Г. 1963. Морфоэкологические особенности развития белого амура и толстолобика.— Сб. «Проблемы хозяйств. использования растительноядных рыб в водоемах СССР». Ашхабад, Изд. АН Туркм. ССР.
- Стрелова А. И. 1971. Особенности питания личинок белого толстолобика и белого амура на разных этапах развития.— Труды Всес. п.-и. ин-та прудов. рыбн. хоз-ва, т. 18.
- Сузанова Е. Ф., Корниенко Г. С. и Стрелова А. И. 1969. Разработка биотехники подращивания личинок толстолобиков и амуров до жизнестойких стадий.— Сб. научно-техн. информ., вып. 1. Краснодар.
- Сузанова Е. Ф. и Стрелова А. И. 1970. К вопросу о питании личинок пестрого толстолобика.— Сб. «Материалы к научн. конф. по интенсиф. рыбохоз. освоению внутр. водоемов Сев. Кавказа». Краснодар.
- Суховерхов Ф. М. 1963. Результаты опытов и перспектива использования белого амура и белого и пестрого толстолобиков в прудовом хозяйстве Европейской части СССР.— Сб. «Проблемы хозяйств. использования растительноядных рыб в водоемах СССР». Ашхабад, Изд. АН Туркм. ССР.
- Суховерхов Ф. М. и Писаренкова А. С. 1961. Использование рыбой первичной продукции в прудах Саввинского рыбохоза.— Сб. «Первичная продукция морей и внутренних водоемов». Минск.
- Тютюнник С. И. и Елисеев Л. Ф. 1968. Выращивание растительноядных рыб совместно с карпом в прудах Молдавии.— Сб. «Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб». М., «Наука».
- Хазина А. Г. 1937. Фитопланктон озер нижнего течения р. Амур.— Труды Дальневост. фил. АН СССР (ДВОФАН), т. 2.
- Хазина А. Г. 1948. Микрофлора озера Боловь в связи с вопросами питания толстолобика.— Изв. Тихоок. п.-и. ин-та рыбы, хоз-ва и океаногр. (ТИНРО), т. 27.
- Фесенко Е. и Сиротина Р. 1965. Растительноядные рыбы в прудах Ростовской области.— Рыбов. и рыбол., № 1.
- Чаидзе Р. И. 1963. К вопросу акклиматизации китайских рыб в водоемах Грузии.— Труды п.-и. рыбохоз. ст. Грузии, т. 8. Тбилиси.
- Шашенко С., Кунаев Н. и Рыжиков А. 1969. Где были бесплодные земли.— Рыбов. и рыбол., № 5.
- Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат.
- Яковчук М. П. 1968. Опыт совместного выращивании двухлетков белого толстолобика и карпа в условиях Краснодарского края.— Сб. «Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб». М., «Наука».
- Ashworth C. T., Mason M. T. 1946. Observation on the pathological changes produced by a toxic substance in the blue-green algæ (*Microcystis aeruginosa*).— Amer. Journ. Pathol., v. 22.
- Boulenger G. 1901. On the presence of a superbranchial organ in *Hypophthalmichthys*.— Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 7, v. 8.

О ЗАТРАТАХ ЭНЕРГИИ НА ПРОЦЕСС ДЫХАНИЯ И СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ПОГЛОЩЕНИЯ КИСЛОРОДА У РЫБ

Г. Д. Поляков

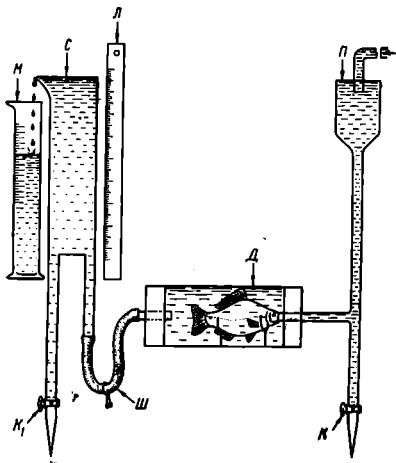
(Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР)

Количественное изучение дыхания рыб и других водных животных представляет большой и разносторонний интерес. Так, например, хорошо известно, что по интенсивности поглощения кислорода рыбой можно ориентировочно судить об ее общем энергетическом балансе, а это, в свою очередь, позволяет оценивать пищевые потребности организма (Винберг, 1956). Данные об интенсивности дыхания широко использовались для определения пищевых потребностей водных животных Н. С. Гаевской и ее учениками (Гаевская, 1955; Поляков, 1957; Березина, 1959; Кудринская, 1955; Цихон-Лукашина, 1958, и др.).

Наряду с изучением общего энергетического баланса рыб, важное теоретическое и практическое значение имеют исследования, направленные на то, чтобы вскрыть взаимосвязь с условиями жизни распределения общих энергетических затрат на разные стороны обмена веществ. В частности, представляется необходимым установить долю энергетических затрат рыб, определяемых по поглощению ими кислорода, на сам процесс дыхания, на его, так сказать, «механическую сторону».

Давно установлено, что при снижении парциального давления растворенного кислорода «работа дыхания» рыб заметно увеличивается за счет возрастания частоты дыхательных движений и объема воды, пропускаемой через жабры. Казалось бы, что такое увеличение расхода энергии на процесс дыхания должно сопровождаться соответствующим увеличением общих энергетических затрат, а следовательно, и потреблении кислорода рыбой. Однако хорошо известно, что на самом деле при снижении парциального давления кислорода до весьма низкого уровня, близкого к критическому, интенсивность дыхания рыб не увеличивается, а остается постоянной или даже постепенно уменьшается.

Для выяснения причины такого несоответствия наблюдаемых фактов и теоретических соображений мной был сконструирован простой прибор, с помощью которого удалось измерить затраты энергии на сам процесс дыхания рыбы. В этом приборе, изображенном на рис. 1, рыба выполняла роль «живого насоса». В качестве подопытных объектов использовались сеголетки карпа. Рыба помещалась в дыхательный сосуд (Д), где фиксировалась



Р и с. 1. Схема прибора для определения затрат энергии на процесс дыхания у рыб
 Д — дыхательный сосуд; П — сосуд для поддержания постоянного уровня притекающей воды; Ш — резиновый шланг; С — сосуд для накопления и поддержания постоянного уровня пропускаемой через жабры воды; Л — линейка для определения верхнего уровня вытекающей воды, т. е. верхнего края сосуда (С); К и К₁ — трубки для взятия проб воды; Т — трубка для подачи воды в полость рта рыбы; М — мерный цилиндр

с помощью специальных зажимов. Воронкообразный сосуд (П), в который непрерывно подавался избыток воды, служил для того, чтобы высота, а значит и давление столба жидкости, поступающей в дыхательный сосуд, оставались строго постоянными. Из дыхательного сосуда вода по стеклянным трубкам и мягкому резиновому шлангу (Ш) попадала в сосуд (С), откуда по вытянутому носику стекала в мерный цилиндр (М). Сосуд (С) в случае необходимости передвигался вверх или вниз; его положение (верхний уровень воды в нем) можно было определять с помощью укрепленной рядом мерной линейки (Л). Трубки (К) и (К₁), снабженные кранами, служили для отбора проб воды на содержание растворенного кислорода.

В дыхательный сосуд вода втекала через толстостенную стек-

ляную трубку (Т) с немного оттянутым и плавно закругленным кончиком. Эту трубку можно было плотно прижимать ко рту карпа, чтобы вода попадала в дыхательный сосуд лишь через жаберную полость рыбы. Строение рта у карпа (как и у ряда других рыб) позволяет добиться этого без особого труда. Однако в начале опыта трубка (Т) оттягивалась к внутреннему краю широкой каучуковой пробки, закрывающей дыхательный сосуд спереди. В таком положении кончик трубки уже не касался рта рыбы, и вода поступала непосредственно в дыхательный сосуд. Опустив сосуд (С), чтобы установить в приборе необходимую проточность, можно было использовать этот прибор как обычный аппарат Крюга для измерения «нормальной» интенсивности дыхания рыбы в проточной воде. После отбора проб воды сосуд (С) снова поднимался и закреплялся на таком уровне, чтобы вода перестала вытекать из него, но начинала бы вытекать снова при самом незначительном перемещении сосуда вниз. Необходимо заметить, что после регулирования уровень воды в сосуде (С) не обязательно точно совпадал с уровнем в сосуде (П), так как силы поверхностного натяжения в правой и левой частях прибора были неодинаковыми.

После закрепления сосуда (С) на надлежащем уровне трубка (Т) вдвигалась в глубь дыхательного сосуда и плотно прижималась к внутренней поверхности губ открытого рта карпа. Работая жабрами, рыба создавала дополнительное давление, и вода вновь начинала стекать по носнику сосуда (С). Вся стекающая от туда вода собиралась для измерения ее объема при взвешивании.

Через определенный промежуток времени (например, через полчаса) на каучуковый шланг (Ш) надевался зажим; трубка (Т) оттягивалась назад и вынималась из рта рыбы; снова отбирались пробы воды, вытекающей в дыхательный сосуд и пропускаемой через жабры рыбы. После этого зажим со шланга (Ш) снимался и сосуд (С) опускался до уровня, при котором вода вытекала из него с той же скоростью, с какой она прогонялась сквозь прибор жабрами рыбы, когда сосуд (С) был приподнят, а трубка (Т) была плотно прижата ко рту карпа. Разница между прежним и новым уровнем, выраженная в метрах водяного столба, принималась за давление, которое создавала рыба, прогоняя воду через жаберную полость.

Перемножив давление (в м) на количество воды, пропущенной через жабры рыбы за время опыта (в кг), можно было определить «работу дыхания», выраженную в килограммо-метрах: умножение последней величины на коэффициент 2,34 (количество тепла в *кал*, эквивалентное 1 кг. м) позволяло выразить «работу дыхания» в единицах тепла (грамм-калориях).

Общие энергетические затраты рыбы (также в единицах тепла) можно было выразить с точностью, вполне достаточной для целей данного исследования, умножив потребление кислорода рыбой (в 1 мл за 1 час) на оксикалорийный коэффициент, который

был принят равным 4,6 *гкал* на 1 *мл.* Это среднее количество тепла, выделяемого при окислении 1 *мл* кислорода жира (4,7) и белка (4,5 *гкал*).

Результаты двух типичных опытов приведены ниже.

Вес рыбы, г	Давление, развиваемое рыбой (мл вод. ст.)	Вес пропущенной через жабры воды, кг	Работа дыхания		Поглощение O_2 , (мл час)	Общие энерг. затраты, <i>гкал</i>	°C
			кгч	<i>гкал</i>			
15,7	0,011	0,165	0,0018	0,0042	0,76	3,53	12,0
16,0	0,004	0,395	0,0016	0,0037	0,91	4,19	15,0

В пересчете на 1 *кг* веса рыбы поглощение кислорода составило в первом опыте 48,5, а во втором — 56,8 *мл/час*, а количество пропущенной через жабры воды было равным соответственно 10,5 и 24,7 *л/час*. Уменьшение концентрации кислорода в воде, пропущенной через жабры рыбы, достигало 70% от исходной концентрации; содержание кислорода при этом снижалось с 6,6 до 2,0 *мл/л*. Таким образом, рыба оказалась способной в случае необходимости очень полно утилизировать растворенный в воде кислород. Частота дыхательных движений колебалась в границах от 60 до 65 в 1 *мин.*

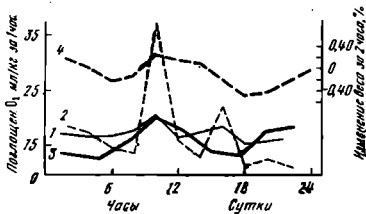
Как видно, затраты энергии на процесс дыхания рыбы оказались незначительными, составив в первом опыте 0,12%, а во втором — всего 0,09% общего расхода энергии на все жизненные функции организма. Даже при десятикратном увеличении этих затрат в связи с резким ухудшением кислородного режима уровень обмена рыб повысился бы только на 1%, т. е. на величину, которая лежит в границах ошибки метода определения и во много раз меньше случайных колебаний обмена, наблюдаемых при повторных измерениях. Сама процедура измерения затрат энергии на дыхание почти не влияла на уровень основного обмена рыбы, что подтверждается отсутствием сколько-нибудь существенных расхождений в потреблении рыбой кислорода во время предварительного определения (когда прибор служил в качестве обычного аппарата Крюга) и во время основного опыта. Конечно, это еще не является достаточным основанием для механического распространения выявленных в лабораторном эксперименте закономерностей на естественные условия. Однако можно не сомневаться в том, что рыба, которая свободно плавает в водоеме, будет затрачивать на дыхание меньше или уж во всяком случае не больше энергии, чем ей приходилось затрачивать во время эксперимента, когда она развивала дополнительные усилия, чтобы преодолеть давление столба воды, прогоняя воду через жаберную полость.

В высшей степени «экономный» способ дыхания, обеспечивая широкую независимость уровня основного обмена и скорости поглощения кислорода от его парциального давления, несомненно является важным приспособительным свойством карпа и многих других рыб (особенно пресноводных), которые часто обитают в остомах с очень неустойчивым, а временами и крайне напряженным газовым режимом.

Изучение суточной ритмичности обмена веществ животных, важное само по себе, имеет большое значение и для разработки ряда других биологических проблем. Так, выявление суточных ритмов поглощения кислорода водными животными, в частности рыбами, необходимо тогда, когда респирационный метод используется в трофологических исследованиях, например для определения общих энергетических затрат, а по ним пищевых потребностей организма, для установления некоторых физиологических и экологических особенностей питания разных групп животных и т. п. Исследования для этих целей суточных ритмов поглощения кислорода водными животными широко практиковались Н. С. Гаевской и рядом ее сотрудников и учеников (Гаевская, 1954, 1958; Гаевская и др., 1965; Поляков, 1937, 1940; Луферов, 1957; Куренков, 1958, и др.).

Особый интерес представляет исследование суточных ритмов дыхания голодающих рыб, которые содержатся при постоянной температуре воды и без изменений светового режима (например, в полной темноте). Соответствующие данные помогут, в частности, ответить на вопрос о том, в какой степени суточные ритмы обмена веществ, выработанные в ответ на периодические изменения определенных природных факторов, закреплены физиологически и как долго они могут сохраняться при выравненных условиях жизни. Кроме того, эти данные могут иметь и непосредственное практическое значение, например, для установления оптимального кислородного режима зимующей в искусственных водоемах рыбы, для правильного регулирования аэрирующих воду устройств живорыбного транспорта и т. д.

Учитывая сказанное, автор предпринял исследование суточных ритмов дыхания сеголетков карпа весом от 10 до 20 г, зимовавших в садках, которые были установлены в зимовальных прудах Загорской опытной базы Всесоюзного научно-исследовательского института прудового рыбного хозяйства. За 12—18 час до начала опытов рыба извлекалась из садков и помещалась в бетонный бассейн, устроенный в темном, прохладном помещении. Этот бассейн постоянно был закрыт светонепроницаемой крышкой; температура воды в нем поддерживалась на уровне 0,2—0,3°, т. е. примерно на том же, на котором держится зимняя температура воды в прудах. Затем сеголетки помещались в литровые склянки с притертыми пробками. В каждую склянку сажались 2—3 рыбы. Склянки заполнялись водой с температурой 0,2—0,3°, насыщенной кислородом; исходное содержание кислорода, так же



Р и с. 2. Суточные ритмы поглощения кислорода и изменений веса сеголетков карпа. Поглощение кислорода (в мл) на 1 кг за 1 час в ноябре (1), декабре (2) и феврале (3). Вес рыбы в %, к весу, определенному на 2 часа раньше (4)

как и его концентрация в конце опыта, определялось по Винклеру. Сляпки закрывались пробками так, чтобы под ними не оставалось пузырьков воздуха, и помещались в тот же бетонный бассейн, в котором до этого содержались подопытные сеголетки. Один раз в каждые 2—3 часа сляпки осторожно открывались и из них с помощью сифона отбирались пробы воды для определения содержания растворенного кислорода, после чего вода в слянках полностью сменялась, они снова закрывались пробками и помещались в бассейн с водой на следующие 2—3 часа. Опыт продолжался от одних до двух суток. Всего с разными рыбами было проведено семь серий опытов в ноябре, одна серия — в декабре, шесть серий — в январе и пять серий — в начале второй декады февраля. Кроме того, несколько серий опытов были поставлены в конце февраля и марте. Средние результаты ноябрьской, декабрьской и февральской серий опытов представлены ниже и изображены графически на рис. 2 (1, 2 и 3). Январские опыты дали результаты, во всем сходные с февральскими, а опыты, поставленные в конце февраля и марте, уже не обнаружили каких-либо закономерных изменений интенсивности дыхания рыб в течение суток.

Ознакомление с данными убеждает в том, что в интенсивности поглощения кислорода голодающими сеголетками карпа наблюдается определенная суточная ритмичность, которая сохраняется и при выравненных условиях жизни, т. е. при постоянной температуре воды и полной темноте. В конце осени (ноябрь) и начале зимы (декабрь) обнаруживаются два четко выраженных максимума интенсивности дыхания: утренний (в 10 час) и вечерний (в 16 час); кроме того, прослеживается небольшой почасовой максимум (в 0—2 часа). В период утреннего максимума поглощение кислорода увеличивается в отдельных сериях опыта в 1,5—3 раза, а в период вечернего — в 1,3—2 раза. В январе —

21-22.XI		23.XII		11-12.II	
часы суток	O ₂ мл/кг за 1 час	часы суток	O ₂ мл/кг за 1 час	часы суток	O ₂ мл/кг за 1 час
0-2,5	17,2	1-3	18,3	0-3	13,2
2,5-5	16,6	3-5	17,5		
5-7	16,6	5-7	14,5	3-7	12,6
7-9	17,5	7-9	13,7	7-9	16,6
9-11	20,6	9-11	37,3	9-11	20,4
11-13	16,2	11-13	16,0	11-14	17,8
13-15	17,2	13-15	12,9		
15-17	18,6	15-17	22,1	14-17	14,0
17-19	15,1	17-19	11,4	17-19	13,2
		19-21	12,2	19-22	17,5
19-24	16,2	21-23,5	11,6	22-24	18,6

феврале утренний максимум «размывается», а в некоторых сериях опытов оказывается слабо выраженным; вечерний максимум исчезает совсем, но зато делается хорошо заметным ночной максимум (около 24 час), который, впрочем, также бывает очень «размытым». Как было сказано выше, опыты, поставленные в конце февраля и марте, уже не обнаружили закономерных суточных ритмов дыхания рыбы. К этому сроку сеголетки карпа оказались сильно истощенными и многие из них погибли.

Часы суток	Уменьшение (-) или увеличение (+) веса в % к предыдущему периоду*	Часы суток	Уменьшение (-) или увеличение (+) веса в % к предыдущему периоду*
1-3	+0,14	13-15	+0,06
3-5	-0,01	15-17	-0,22
5-7	-0,17	17-19	-0,52
7-9	-0,03	19-21	-0,48
9-11	+0,23	21-23	-0,25
11-13	+0,11	23-1	-0,06

* Средние данные для 14 серий опытов продолжительностью от 1 до 3 суток каждая.

Обнаруженная суточная ритмичность, несомненно, затрагивает не только сам процесс дыхания, но и другие стороны обмена веществ рыбы. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что определенной суточной ритмичности подчинен и ход изменения веса (темпа исхудания) вымучиваемой рыбы, представленный ниже. Как показали многократные круглосуточные взвешивания многих групп голодающих сеголеток карпа (по 3-4 особи в группе), проанализированные в ливаре — феврале, эта ритмичность хорошо согласуется с описанной выше суточной ритмичностью дыхания рыбы в тот же период вымочки (см. рис. 2, 4). Оказалось,

что дважды в сутки, а именно: утром — днем (в 8—14 час.), а также ночью (в 0—4 часа) — уменьшение веса сеголетков карпа сменяется небольшим увеличением. При этом периоды временного увеличения веса примерно совпадают с периодами максимальной интенсивности поглощения кислорода. Очевидно, подобное явление может быть объяснено лишь тем, что повышение интенсивности обмена веществ голодающей рыбы в периоды максимальной интенсивности дыхания сопровождается относительным оподнением ткани. В наступающий после этого более «спокойный» период организм рыбы начинает освобождаться от избытка воды. Следовательно, об истинном ходе зимнего исхудания, связанного с расходом основных резервных (а отчасти и структурных) составных частей тела рыбы, можно судить лишь по выравненной кривой, на которую не накладывается кривая, отражающая суточную ритмичность водного обмена организма.

Таким образом, интенсивность обмена веществ сеголетков карпа в период зимнего голодания, характеризуемая скоростью поглощения ими кислорода, а также связанными с водным обменом особенностями дневной веса (темпа исхудания), обнаруживает определенную суточную ритмичность, которая проявляется и при выравненных условиях содержания рыбы. Осенью и в начале зимы суточный ритм поглощения кислорода характеризуется двумя четкими максимумами: утренним и вечерним, — которые, по-видимому, отражают соответствующую суточную ритмичность питания рыбы в предшествующий зимовке период паузы. К середине зимы характер суточной ритмичности меняется: сохраняющийся утренний и возникший ночной максимумы становятся сильно «размытыми», а нередко слабо выраженными. Ближе к весне, когда рыба оказывается сильно истощенной и начинает погнать, суточная ритмичность дыхания вообще утрачивается.

Как нам кажется, выявленные особенности обмена веществ рыбы необходимо учитывать в исследованиях и практической деятельности, связанных с выращиванием и проведением зимовки молоди карпа в прудовых рыбоводных хозяйствах.

ЛИТЕРАТУРА

- Березина Н. А.* 1959. Энергетический баланс личинок стрекот.— Труды Моск. техн. ин-та рыб. промысл. и хоз-ва, т. 10.
- Винберг Г. Г.* 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб.— Научн. труды Белорусск. ун-та. Минск.
- Гаевская Н. С.* 1954. Питание и пищевые взаимоотношения животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение I. Питание брюхоногого моллюска *Rissoia splendida*.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 8.
- Гаевская Н. С.* 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства.— Труды Совещ. по методам изучения кормовой базы и питания рыб АН СССР.
- Гаевская Н. С.* 1958. Сообщение IV. Питание *Idothea baltica*.— Зоол. журн., т. 37, вып. 11.

- Гаевская Н. С., Поляков Г. Д., Смирнов Н. Н., Цизон-Луканина Е. А.* 1965. О мапометрическом методе определения интенсивности газообмена у водных животных. — Зоол. журн., т. XIV, вып. 2.
- Кудримская О. И.* 1955. Питание *Argyropeta* и некоторые черты их биологии. — Труды Моск. техн. ин-та рыбы, промысл. и хоз-ва, т. 7.
- Куренков И. И.* 1958. Некоторые данные по экологии пресноводных дальневосточных креветок в связи с возможностью их акклиматизаций. — Труды Моск. техн. ин-та рыбы, промысл. и хоз-ва, т. IX.
- Луферов В. П.* 1957. Суточный ритм дыхания и питания молоди рыб. — Сб. работ Студ. научн. об-ва Моск. техн. ин-та рыбы, промысл. и хоз-ва.
- Поляков Г. Д.* 1937. Суточный ритм поглощения кислорода жуками *Dytiscus marginalis*. — Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 46, 5.
- Поляков Г. Д.* 1940. Суточный ритм поглощения кислорода мальками лягуш. — Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 49, № 1.
- Поляков Г. Д.* 1957. Сравнение эффективности использования корма прудовыми рыбами и сельскохозяйственными животными. — Труды Совещ. по рыбоводству. М.
- Цизон-Луканина Е. А.* 1958. Питание некоторых пресноводных *Gastropoda*. — Труды Моск. техн. ин-та рыбы, промысл. и хоз-ва, вып. 9.

НОВЫЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАЦИОНОВ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Е. А. Цихон-Луканина, Г. Г. Николаева

(Институт онеалогии АН СССР)

Исследованиями последних лет установлено, что между количеством потребленной пищи, или рационом (R), и весом животных (w) существует зависимость типа $R = aw^b$ (Суцения, Кларо, 1966; Суцения, Хмелева, 1967; Цихон-Луканина, 1967; Аболмасова, 1969, 1970; Солдатова, 1970; Бубнова, 1971). Определение параметров этой зависимости позволяет рассчитывать R в широком диапазоне изменения w . Однако такого рода сведения получены лишь для животных, находящихся в лабораторных условиях, которые могут отличаться от природных (Винберг, 1956). Поэтому представляет особый интерес получить количественные данные по питанию животных в природных условиях.

Анализируя литературные и собственные результаты измерений R и количества непереваренной пищи, или фекалий (H), у представителей различных видов беспозвоночных в лабораторных условиях (Ивлев, 1937, 1938; Суцения, 1967; Киселева, 1970; Аболмасова, 1971; Цихон-Луканина, Симкина, 1971; Lasker, 1966; Moshigi a. Joldman, 1969), мы обнаружили, что R и H имеют тесную положительную связь: коэффициенты корреляции находятся в пределах 0,92—0,98. Было сделано предположение о наличии степенной зависимости между H и W . Обработав имеющиеся данные методом наименьших квадратов, мы определили эти параметры для некоторых видов беспозвоночных (таблица). В тех случаях, когда W был выражен в иных единицах, нежели R и H , производился перерасчет. Степенные коэффициенты b и β имеют близкие значения, а у некоторых видов (*Tubifex tubifex* Euphausia pacifica) фактически одинаковы. Сравнивая различия b и β (в тех случаях, когда они имеют) по критерию F Фишера, обнаруживаем, что они всегда недостоверны. Что касается параметров a и α , то рассчитанные по ним величины усвояемости пищи совпадают со средними ее значениями, определенными обычным способом (Цихон-Луканина, Солдатова, Николаева, 1968).

Таким образом, знание параметров зависимости H от W освобождает исследователя от трудоемких определений R в лабораторных условиях. Кроме того, по количеству фекалий, выделенных животным, только что отловленным из водоема, можно судить о величине R в природных условиях. Рассмотрим оба случая.

Параметры зависимости количества потребленной и количества неусвоенной пищи от веса тела

Таксон	Предельные значения веса тела	Единица измерения	a	b	β	Пища	Автор
<i>Gastropoda</i>							
<i>Planaxis sulcatus</i> *	60—970	мг*	0,30	0,50	0,43	Детрит	Дехон-Лунашия, Симкина 1971
<i>Limnaea ovata</i>	12,5—370,8	мг	2,91	0,73	0,70	Водоросли	Цылев, 1938
<i>Oligochaeta</i>							
<i>Tubifex tubifex</i>	1,8—25,0	мг	0,47	0,69	0,70	Детрит	Валева, 1937
<i>Polychaeta</i>							
<i>Platynereis dumerilii</i> *	0,57—7,8	мг*	0,98	0,56	0,61	Сфагнум	Киселева, 1970
<i>Crustacea</i>							
<i>Balanus improvisus</i> *	3,0—119,0	мг*	0,04	0,73	0,78	Кладофора	Кузнецова П. А. **
<i>Orchestia bottae</i>	9,2—77,9	мг	0,89	0,42	0,76	Цистозира	Сущевя, 1967
<i>Euphausia pacifica</i>	0,54—4,0	мг (по С)	0,027	0,90	0,90	Науплии арктический	Lasker, 1966
<i>Pachigrapsus marmoratus</i>	1630—9340	мг	1,59	0,52	0,58	Гонимидий	Абделмасова, 1971
<i>Xantho hydrophilus</i>	1360—15530	мг	0,15	0,004	0,74	То же	
<i>Pacifastacus leniusculus</i> **	0,78—20,79	г*	0,11	0,05	0,34	Птичье мясо (сухое)	Mohtiri v. Joldizap, 1939
То же**	0,91—10,39	г*	0,16	0,08	0,30	Водные растения (сухие)	То же

* Измерены в сухом виде. ** Неопубликованные данные, любезно предоставленные нам автором.

В настоящее время имеется уже достаточно данных по усвояемости различных видов пищи водными беспозвоночными. Представители самых различных таксонов усваивают детрит в среднем на 65%, а растительную и животную пищу соответственно на 66 и 90%. Известно, что

$$U^{-1} = \frac{R - H}{R},$$

где U^{-1} — усвояемость пищи. Отсюда

$$R = \frac{H}{1 - U^{-1}}.$$

Завешивания пищи до и после опыта можно, таким образом, не производить. Это чрезвычайно облегчает определение R (особенно у молодежи) в лабораторных условиях.

Теперь рассмотрим метод определения R в природе. Введем следующие обозначения: H_1 — количество выделенных животным фекалий после отлова из водоема, α_1 и β_1 — параметры зависимости H_1 от W ; H_2 — количество выделенных животным фекалий после опыта; α_2 и β_2 — параметры зависимости H_2 от W ; H_3 — общее количество фекалий, выделенных животным во время опыта и после него; α_3 и β_3 — параметры зависимости H_3 от W ; H_4 — количество фекалий, выделяемых животным в естественных условиях; α_4 и β_4 — параметры зависимости H_4 от W ; R_1 — рацион в лабораторных условиях; a_1 и b_1 — параметры зависимости R_1 от W ; R_2 — рацион в естественных условиях; a_2 и b_2 — параметры зависимости R_2 от W .

Чтобы найти параметры зависимости R_2 от W , необходимо проверить, действительно ли зависимости H_1 от W и H_2 от W имеют параболический характер, как мы предполагаем, и если это так, найти параметры зависимости H_4 от W . Выяснением этих двух вопросов мы и занялись на примере массового вида краба Японского моря *Homigrapsus penicillatus*.

Работа проводилась в августе — сентябре 1970 г. в бухте Алексеева зал. Петра Великого (Японское море). Температура воды в этот период в лаборатории и море колебалась в пределах 18—22°. Животных отлавливали около уреза воды в самой бухте и при выходе из нее. После отлова, не больше чем через час, животных распределяли по размерным группам и на сутки оставляли в чистой морской воде в высоких стеклянных цилиндрах для очистки кишечника от пищи. В каждом опыте участвовало 1—5 животных. Как правило, за период времени от сбора крабов до размещения их в сосудах животные не успевали выделить фекалии или они были в таком незначительном количестве, что ими можно было пренебречь. Через сутки все выделенные фекалии собирали, промывали пресной водой, высушивали при 60° и взвешивали¹. При вскрытии крабов, взятых из моря, было обнаружено,

¹ В дальнейшем высушивание производили только при этой температуре.

что эти животные потребляют в основном растительную пищу. В качестве таковой в лаборатории использовалась *Zostera* sp. из выбросов. После очистки кишечника крабам предлагали пищу в избытке. Для определения сухого вещества в пище брали определенное ее количество и взвешивали в сухом и сыром виде. После опытов, продолжительность которых составляла один сутки, фекалии собирали, высушивали и взвешивали, а животных переносили в чистую воду для очистки кишечника. Затем фекалии, выделенные уже крабами после опыта, собирали и взвешивали. Всего было поставлено 60 опытов, в которых участвовало 250 животных. Величины R и H выражали в энергетических единицах (калориях). Калорийность сухого вещества определяли методом мокрого сжигания в присутствии йодата калия. Полученные величины калорийности (см. ниже) увеличивали на 10% (Остапеня, Сергеев, 1963).

Объект	Число авали- зав	Сухое вещество	
		%	г/кг
<i>Neomigrapsus poncillatus</i>	10	25 ± 1,8	3200 ± 200
<i>Zostera</i> sp.	18	20 ± 2,0	2500 ± 102
Непереваренная <i>Zostera</i> sp. (лаборатория)	32	—	1900 ± 80
Непереваренная пища крабов (море)	28	—	2000 ± 100

В опытах использовали крабов сырым весом от 300 до 7500 мг. Была определена зависимость между длиной карапакса крабов и их сырым весом (100 измерений). Как известно, зависимость между весом и линейными размерами тела животных описывается следующим уравнением:

$$W = gl^m,$$

где W — сырой вес (в мг); g — константа, характерная для данного вида; l — длина карапакса (в мм) и m — константа, показывающая, в какой мере рост рассматриваемого объекта отличается от роста с сохранением геометрического подобия. В нашем случае $g = 0,92 \pm 0,06$ и $m = 2,9 \pm 0,09$. После опытов животных измеряли и по установленной зависимости определяли их вес.

Эмпирические величины H_1 , H_2 , H_3 находятся в тесной зависимости с W и между собой: коэффициенты корреляции составляют 0,90 — 0,98. Параметры уравнений регрессии $\lg R_1 = \lg a_1 + b_1 \lg W$; $\lg H_1 = \lg \alpha_1 + \beta_1 \lg W$; $\lg H_2 = \lg \alpha_2 + b_2 \lg W$; $\lg H_3 = \lg \alpha_3 + \beta_3 \lg W$, определяемые методом наименьших квадратов, приведены ниже.

Параметры эмпирических зависимостей

Функция	Параметры		Функция	Параметры	
	a (α)	b (β)		a (α)	b (β)
R_1	0,48 ± 0,023	0,50 ± 0,028	H_2	0,012 ± 0,001	0,52 ± 0,025
H_1	0,12 ± 0,006	0,50 ± 0,020	H_3	0,11 ± 0,008	0,55 ± 0,023

Таким образом, было установлено, что зависимости R_1 , H_1 , H_2 , H_3 от W описываются степенными уравнениями. Поэтому нет оснований полагать, что зависимости R_2 и H_4 от W будут иметь какой-либо иной характер. Что касается коэффициентов пропорциональности, то обнаруживаем, что α_2 приблизительно в 9 раз меньше α_1 . Следовательно, животное наполняет свой кишечник 9 раз в сутки. Для α имеем: $\alpha_1 \cdot 9 = 0,12 \cdot 9 = 1,10$. Привив в зависимости $H_1 = \alpha_1 W^\beta$, степенной коэффициент равным 0,50, получим: $H_1 = 1,10 W^{0,50}$.

По данным

$$U_{\max}^{-1} = \frac{\alpha_1 - \alpha_2}{\alpha_1} \cdot 100 = \frac{0,48 - 0,11}{0,48} \cdot 100 = 77\%.$$

Расчитанные же по эмпирическим данным величины усвояемости пищи крабами составляют 65—69, в среднем 67%. Количество потребляемой и количество непереваренной пищи у крабов в лабораторных условиях: b_1 и β_1 , а именно β_1 на 10% больше b_1 . Какие же различия в величинах указанных коэффициентов наблюдаются у других беспозвоночных? Из таблицы видим, что в большинстве случаев (73%) β больше b (в среднем на 8%). Это подтверждается эмпирическими данными по изменению величины усвояемости пищи с увеличением W (Солдатова и др., 1969; Цихон-Лукашина, Лукашева, 1970; Phillipson, 1960a, b). По данным этих авторов, самая большая величина усвояемости наблюдается в начале постэмбрионального развития животных; затем она снижается, незначительно колеблясь в продолжение остального периода жизни.

W , ккал	R_1 , ккал	H_1 , ккал	U^{-1} %	W , ккал	R_1 , ккал	H_1 , ккал	U^{-1} %
500	10,7	3,3	69	3000	26,3	8,9	66
1000	15,2	4,9	68	6000	37,2	13,2	65
2000	21,4	7,2	67				

Во всех расчетах мы принимаем усвояемость пищи в природе равной усвояемости в лаборатории. Это сделано на том основании, что усвояемость пищи, в первую очередь, определяется особенностями пищеварительной системы и составом пищеварительных ферментов. Устойчивость же ферментных систем к изменению факторов среды очень высока (Уголев, 1961). Кроме того, на примере изоподы *Idothea baltica* нами было показано, что усвояемость пищи в лаборатории и море имеет одинаковые значения (Солдатова и др., 1969).

Основываясь на изложенном величину b_2 целесообразно уменьшить на 10% и соответственно принять $\beta = 0,45$.

По данным α_2 : $(1 - U^{-1}) = \alpha_2$. Следовательно, $\alpha_2 = \alpha_1 \cdot (1 - U^{-1}) = 1,10 \cdot 0,23 = 0,25$. Таким образом, получаем: $R_2 = 0,25 W^{0,5}$.

Ниже приведены данные по количеству потребляемой (R_2) и количеству непереваренной (H_2) пищи у крабов различного веса

в природных условиях:

W, ккал	R _в , ккал	H _в , ккал	U ⁻¹ , %	W, ккал	R _в , ккал	H _в , ккал	U ⁻¹ , %
500	78,2	24,6	69	3000	175,1	60,2	66
1000	107,5	34,8	68	6000	239,3	85,1	65
2000	147,7	49,1	67				

Как видим, у *N. penicillatus* рапшопы в море в 6—7 раз выше, чем в лабораторных условиях. Этот результат не является неожиданным, так как уже давно в литературе обсуждается вопрос, насколько приложимы результаты эколого-физиологических исследований к естественным условиям. Правда, высказывавшиеся по этому поводу суждения носят в основном умозрительный характер. Так, часто требуют максимального приближения условий эксперимента к природе; указывают на необходимость работать с животными, только что выловленными из водоема. С другой стороны, есть приверженцы противоположной точки зрения; они считают искусственность условий не недостатком, а достоинством эксперимента. Как бы то ни было, но количественная оценка различий интенсивности питания в природе и в лаборатории — большая редкость. Можно лишь сослаться на Г. Г. Винберга (1956), считавшего возможным двухкратное превышение интенсивности питания в природе, по сравнению с лабораторией.

В заключение необходимо сделать следующее замечание. При изучении питания водных животных было обнаружено, что при отсутствии пищи животное задерживает процесс дефекации. Поэтому при проведении подобного рода работ необходимо выдерживать животных без пищи довольно длительное и одинаковое время после отлова из моря и после лабораторных опытов. Чтобы ускорить процесс последних, можно подобрать такой корм, переработанные остатки которого хорошо отличаются от фекалий животных из моря. Установив таким образом скорость переваривания пищи, рассчитываем α , умножив α на скорость прохождения пищи через кишечник, а затем определяем величину α , разделив полученное произведение на $(1 - U^{-1})$; степе́нной коэффициент (β) принимаем равным β , уменьшенному на 10%.

Определение количества потребляемой пищи животными в природных условиях при знании их обилия и размерного состава позволяет рассчитать поток энергии в природной популяции. Так, по нашим наблюдениям, в прибрежной части бухты Алексева обитает в среднем 20 крабов с энергетической ценностью 48,0 ккал на 1 м². Количество пищи, поедаемое этими животными в сутки, составляет 4,4, а ассимилированной — 2,9 ккал. Как было установлено ранее для самых различных видов водных беспозвоночных (пресноводных и морских), 1/3 энергии ассимилированной пищи затрачивается на образование продукции, а остальное 2/3 — на энергетический обмен (Цихол-Лукашина, 1965; Суцены, 1969; Аболмасова, 1971). Приняв эти значения для данной попу-

ляции краба, получим суточную продукцию их на 1 м³ равной приблизительно 1 ккал.

Итак, на примере краба *Menippea penicillatus* было установлено, что зависимость количества непереваренной пищи, выделяемой животными после отлова из водосема и после лабораторных опытов от веса тела, описываются степенными уравнениями; степенные коэффициенты в зависимостях количества потребленной и переваренной пищи от веса тела имеют близкие значения. На основе этих фактов был предложен метод расчета количества потребленной и переваренной пищи у животных в природных условиях. Рассчитан поток энергии в популяции краба.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболмасова Г. И. 1969. О зависимости величины рациона от веса тела у высших ракообразных.— Сб. «Вопросы морской биологии». Киев, «Наукова думка».
- Аболмасова Г. И. 1970. Питание и анализ некоторых элементов баланса у черноморских крабов.— Гидробиол. журн., т. 6, № 6.
- Аболмасова Г. И. 1971. Биология и баланс энергии некоторых видов крабов Черного моря. Автореф. канд. дисс. Севастополь.
- Бубнова Н. П. 1971. Рацион и усвояемость пищи дестройдным двустворчатым моллюском *Portlandia arctica* (GRAY).— Океанология, т. II, вып. 2.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд-во Белорусск. гос. ун-та.
- Ивлева В. С. 1937. Превращение энергии водными животными.— Бюлл. эксп. биол. и мед., т. 3, вып. 2.
- Ивлева В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 47.
- Киселева М. И. 1970. Питание полихеты *Platynereis dumerilii* (And. et M. Edw.) в Черном море.— Сб. «Эколого-морфологические исследования донных организмов». Киев, «Наукова думка».
- Остапеня А. П., Сергеев А. И. 1963. Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных.— Вопросы ихтиол., т. 3 (26).
- Солдатова И. И. 1970. Энергетический баланс бокоплава *Pontogammarus maoticus* (Sow.).— Океанология, т. 9, № 6.
- Солдатова И. И., Цихон-Луканина Е. А., Николаева Г. Г., Лукашева Т. А., 1969. О трансформации энергии пищи морскими ракообразными.— Океанология, т. 9, № 6.
- Суцень Л. М. 1967. Элементы энергетического баланса амфибионтного бокоплава *Orchestia bottae* M. Edw. (Amphipoda — Tullitroidea).— В сб. «Физиологические основы экологии водных животных». Киев.
- Суцень Л. М. 1969. Количественные закономерности метаболизма и трансформации вещества и энергии ракообразными. Автореф. докт. дисс. Севастополь.
- Суцень Л. М., Кларо Р. 1966. Количественные закономерности питания и их связь с балансом энергии у промышленного краба *Menippea mercenaria* (Say).— В сб. «Исследования Центр. Американских морей». Киев, «Наукова думка».
- Суцень Л. М., Хмелева Н. Н. 1967. Потребление пищи как функция веса у ракообразных.— Докл. АН СССР, т. 176, № 6.
- Уголев А. М. 1961. Пищеварение и его приспособительная эволюция. М., «Высшая школа».
- Цихон-Луканина Е. А. 1965. Питание и рост пресноводных брюхоногих моллюсков.— В сб. «Биологические процессы во внутренних водосемах». М., «Наука».

- Цихон-Луканина Е. А.* 1967. Зависимость потребления растительной пищи от веса тела *Idothea baltica* (Pallas) (Isopoda).— Труды Ин-та океанол. АН СССР, т. 85.
- Цихон-Луканина Е. А.* 1970. Зависимость скорости питания от веса тела у брюхоногих моллюсков.— В сб. «Биологические процессы в морских и континентальных водоемах». Кишинев.
- Цихон-Луканина Е. А., Лукашева Т. А.* 1970. О трансформации энергии пищи молодью некоторых морских изопод.— Океанология, т. 10, № 4.
- Цихон-Луканина Е. А., Симкина Р. Г.* 1971. Интенсивность питания и усвояемость пищи тропическими брюхоногими моллюсками *Planaxis sulcatus* и *Sasozeliana granaria*.— В сб. «Моллюски, пути, методы и итоги их изучения». Л., «Наука».
- Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. Н.* Усвояемость пищи водными беспозвоночными. Наст. сб.
- Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. Н., Николаева Г. Г.* 1968. Об усвояемости пищи донными ракообразными Азовского моря и методах ее определения.— Океанология, т. 8, № 3.
- Lasker R.* 1966. Feeding growth, respiration and carbon utilization of a Euphausiid crustacea.— J. Fish. Res. Board Canada, v. 23, N 9.
- Moshiri G. A. and Joldman Ch.* 1969. Estimation of assimilation efficiency in the crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana) (Crustacea: Decapoda).— Arch. Hydrobiol., v. 68, N 3.
- Phillipson J.* 1960a. A contribution the feeding biology of *Mitopus morio* (F.) (Phalangidae).— J. Animal. Ecol., v. 29, 1.
- Phillipson J.* 1960b. The food consumption of different instans of *Mitopus morio* (F.) (Phalangidae) unter natural conditions.— J. Animal. Ecol., v. 29, 2.

НОВЫЕ МЕТОДЫ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ CLADOCERA

И. Б. Богатова

(Всесоюзный н.-и. ин-т прудового рыбного хозяйства)

Интенсивное развитие рыбоводства, расширение масштабов работ по искусственному воспроизводству ценных промысловых рыб, внедрение заводского метода получения икры в практику прудового хозяйства и резкое увеличение количества выращиваемой в прудах молодежи рыб неизбежно связано с расширением исследований по массовому культивированию живых кормов для рыб. Попытки ряда авторов заменить в рационе молодежи рыб естественные корма искусственными имели ограниченный успех только для некоторых пород рыб. Многочисленные наблюдения и практика рыбоводства убедительно показывают, что естественные корма необходимы молодежи, особенно на ранних этапах развития, и их нельзя заменить искусственными кормами даже самой сложной рецептуры.

В связи с этим проблема массового культивирования живых кормов в течение ряда лет остается одной из центральных проблем рыбоводства, решение которой возможно только на основе глубоких знаний биологии культивируемых животных.

Среди водных беспозвоночных наиболее перспективной группой для целей культивирования являются Cladocera, и не случайно большинство опытов массового культивирования проведено с представителями именно этого отряда. Для многих Cladocera характерна высокая продуктивность, связанная с партеногенетическим размножением, быстрым созреванием и высокой интенсивностью роста, а также способность жить в широком диапазоне факторов внешней среды.

Первые опыты массового культивирования Cladocera были проведены в конце XIX в. Наиболее разработанным в то время был, так называемый «русский метод» Н. А. Денца (1889), который разводил дафний в небольших деревянных чанах объемом около 7 м³. Воду в чанах удобряли птичьим пометом и свежим коровьим навозом или смесью того и другого. В этой работе приводятся нормы внесения удобрений и сроки созревания культуры (2—3 недели). Автор указывал, что для разведения дафний «одинаково годятся ямы, мелкие пруды и всякая деревянная посуда».

Работами Н. Д. Денца и других авторов были заложены основы так называемого «метода удобрений», который заключается

в том, что *Cladocera* культивируют в непроточной среде, кормом для них служат бактерии и водоросли, которые развиваются на вносимых в культуру удобрениях, а также дотрит. Факторами, стимулирующими развитие *Cladocera* в такого рода системе, являются корм и в первое время благоприятные условия среды, к числу факторов, угнетающих популяцию рачков, следует отнести метаболиты культивируемых животных и кормовых организмов, а также уменьшение содержания кислорода в воде и ухудшение других условий в процессе культивирования под влиянием жизнедеятельности обитающих в культуре организмов.

Эволюция этого метода после Н. Д. Денпа шла, в основном, по линии усовершенствования агрегатов для культивирования и использования новых видов удобрения. Большое развитие получили работы по культивированию *Cladocera* в бетонных бассейнах (Державин, 1938, 1947; Заринская, 1939; Шпет, 1949, 1950; Богатова, 1951, 1963; Брискина, 1954, 1956, 1960; Богатова, Аскеров, 1958; Гордиенко, 1954; Мешкова, 1957; Митяева, 1958, и др.). Некоторые авторы при культивировании *Cladocera* использовали полиэтиленовую пленку, которой выстилали деревянные желоба (Степанова, 1965) или углубления в земле (Gadially, 1958). В последние годы используются также садки из полиэтиленовой пленки, которые устанавливаются в водоеме (Богатова, 1970; Богатова, Лениз, 1969; Тагирова 1969, 1970). Г. М. Жуковский и А. В. Лавров (1954) предложили метод соленцевания дафниевых земляных бассейнов, что уменьшает их фильтрацию.

Л. П. Максимова (1958, 1969) рекомендует использовать для культивирования планктонных животных дюралюминиевые застекленные бассейны. Ею разработана конструкция бассейнов для культивирования живых кормов в закрытом помещении, очень перспективная для районов с холодным летом и для круглогодичного культивирования. Вода в этих бассейнах, расположенных в два яруса, обогревается уложенными на дно трубами парового отопления. Все перечисленные конструкции бассейнов, а также некоторые другие, рассчитаны на культивирование *Cladocera* методом удобрений.

В качестве удобрений многие авторы применяли конский навоз (Державин, 1938, 1947; Шпет, 1949, 1950, и др.), сеной пастой (Мешкова, 1957), минеральные удобрения (Гордиенко, 1954; Богатова, Аскеров, 1958), пекарские дрожжи (Степанова, 1956; Bond, 1934, и др.), кормовую рыбную муку (Богатова, 1951) и пр.

Из всех видов удобрений, использованных при культивировании *Cladocera*, наиболее перспективными, на наш взгляд, являются кормовые дрожжи, впервые предложенные для этой цели М. М. Брискиной (1956) и испытанные сначала М. М. Брискиной и Л. Г. Журавлевой (1958), М. М. Брискиной, Л. Г. Журавлевой и Т. В. Дратенко (1956), а затем и другими авторами. Большим преимуществом кормовых и гидролизных дрожжей по сравнению с другими удобрениями является то, что при правильно выбран-

ной дозировке (10—20 г/м³) они не оказывают существенного отрицательного влияния на режим среды. При удобрении кормовыми дрожжами уменьшается степень отрицательного воздействия на культуру *Cladocera* кормовых микроорганизмов и понижения содержания в воде кислорода под влиянием жизнедеятельности последних. Основными факторами, лимитирующими развитие культуры при удобрении кормовыми и гидролизными дрожжами, остаются выделение продуктов обмена самими культивируемыми животными и уменьшение количества кислорода в результате их жизнедеятельности.

Культивирование *Cladocera* методом удобрений в его современной модификации, т. е. с использованием бетонных бассейнов в качестве агрегатов и кормовых дрожжей в качестве удобрений, начиная с пятидесятых годов вышло в нашей стране за рамки эксперимента и широко применяется на рыбоводных заводах по воспроизводству ценных проходных рыб (осетровые, лососевые и др.). Так, по данным Л. Л. Козловой (1970), ежегодный сбор дафний по всем рыбоводным заводам Главрыбвода составляет 8—9 т. По данным И. Б. Кязимова (1970), рыбоводные заводы Азербайджана за четыре года (1967—1970) сняли и скормили молоди рыб 34 т дафний. Таким образом, величина валовой продукции дафний (главным образом *Daphnia magna*) даже при применении метода удобрений достаточно высока.

При всех своих недостатках метод удобрений сыграл положительную роль в процессе перехода от лабораторных к производственным масштабам культивирования *Cladocera*. Впервые в истории рыбководства культивирование планктонного живого корма в нашей стране приобрело производственный характер и осуществляется не учеными экспериментаторами, а работниками производства. Полученные результаты вполне приемлемы для осетровых и лососевых рыбоводных заводов, но для карпового хозяйства эффективность культивирования оказывается слишком низкой. Высокая величина валового съема продукции дафний достигается в этом случае главным образом за счет больших площадей и объемов дафниевых бассейнов, а не за счет высокой интенсивности культивирования.

В сравнительно недавней работе И. В. Ивлевой (1969) приведена сводка результатов, полученных при полупроизводственном и производственном культивировании *Cladocera* методом удобрений. Приведенная в этой сводке величина суточной продукции с 1 м³ в опытах разных авторов колебалась от 5 до 40 г. Сходные показатели получены при производственном культивировании дафний на рыбоводных заводах. Так, по данным Л. Л. Козловой (1970), съем продукции дафний с 1 м³ в год составляет в среднем около 2,4 кг, по данным И. Б. Кязимова (1970), — 0,3—3,0 кг, в среднем 1,35 кг. Если пересчитать эту продукцию на сутки получается 6,6 и 3,7 г/м³. Стоимость 1 кг дафний (Кязимов, 1970) колеблется от 30 к. до 3 р. 80 к., составляя в среднем 1 р. 34 к.

Если сравнить 1967 и 1970 гг., можно отметить тенденцию к снижению себестоимости дафний (от 1 р. 46 к. до 80 к. за 1 кг), что особенно четко выражено на Усть-Журинском осетровом рыбноводном заводе. По расчетам Г. И. Шпета, О. Л. Гордиенко и Ю. И. Зайдивера (1967), сделанным на основе данных Рогожкпнского рыбноводного завода, 1 кг дафний при культивировании в бетонных бассейнах методом удобрений в лучшем случае стоит 1 р. 07 к., в худшем — 12 р. 30 к.

Получаемая в производстве величина суточной продукции дафний далеко не соответствует производственным возможностям этих, чрезвычайно продуктивных форм. Сравнительно высокая себестоимость получаемой продукции *Cladocera* ограничивает применение метода удобрений только областью выращивания особо ценных пород рыб. Не случайно поэтому D. Barthelmes (1969) в результате анализа достигнутых результатов с позиции карпового хозяйства приходит к выводу об ограниченности применения этого метода при заводском выращивании сеголетков карпа. Нужно, однако, оговориться, что приведенные этим автором расчеты предусматривают выращивание сеголетков на одном естественном корме, при этом не учитывается общепринятая технология выращивания сеголетков карпа с применением искусственных кормов.

Н. С. Гаевская (1940) уже 30 лет назад на основе результатов глубокого изучения биологии культивируемых животных и, прежде всего, характера их питания, подвергла решительной критике метод удобрений. Ей принадлежит и само название этого метода. Н. С. Гаевская отмечала, что при культивировании этим методом животные постоянно «находятся между опасностью голодания и опасностью отравления». Она и ее ученики провели тщательные исследования биологии ряда *Cladocera*, представлявших интерес для культивирования (Гаевская, 1945, 1949; Васильева, 1959). Большое внимание было обращено на фитопланктон (протококковые водоросли).

Проведены исследования по разработке методов их культивирования (Гаевская, 1952, 1953; Гавлена, 1955).

Проведенные Н. С. Гаевской и ее учениками исследования легли в основу разработанного ею метода раздельного культивирования дафний и кормовых водорослей. Этот метод предусматривал раздельное культивирование дафний и протококковых водорослей и внесение водорослей в бассейн с дафниями в количестве, необходимом для удовлетворения пищевых потребностей последних. С учетом количественных показателей питания рачков площадь водорослевых бассейнов должна была составлять 25% площади дафниевых бассейнов.

В отличие от метода удобрений, все основные нормативы которого были получены эмпирически, метод Н. С. Гаевской основан на данных по биологии культивируемых животных и имеет глубокую научную основу. К сожалению, этот метод не нашел долж-

ного применения в производстве из-за отсутствия необходимой бассейновой базы.

Работы Н. С. Гаевской по культивированию *Cladocera* и протокочковых водорослей явились важным этапом в разработке заводских методов культивирования, показали необходимость научного подхода к решению этой проблемы и глубокого знания биологии основных объектов культивирования.

Совершенно очевидно, что из большого количества видов отряда *Cladocera* наиболее перспективными для культивирования являются несколько видов. К их числу относятся такие давние и испытанные объекты культивирования, как *Daphnia magna* и *D. pulex*, *Moina brachiata*¹ и *M. macrocera*, а также новые мелкие объекты — *Chydorus sphaericus* (Константинова, 1957; Богатова, 1963) и *Ceriodaphnia reticulata* (Тагирова, 1969, 1970).

Химический анализ этих *Cladocera* (Богатова, Щербина, Овчинникова, Тагирова, 1971; Богатова и др., 1971) показал, что в нормальных условиях существования в садках и прудах *D. magna* содержит в сухом веществе 47–66% сырого протеина, 2,5–14% сырого жира и 9,9–23% золы. В неблагоприятных условиях питания содержание сырого протеина опускалось до 29,4–34,6%, жира — до 1,6–2,1%, содержание золы увеличивалось до 32,1–38,1%. Наиболее низкое содержание сырого протеина и жира было в том случае, когда популяция *D. magna* в течение 20–30 дней развивалась в прудах при крайне низком уровне численности и биомассы фитопланктона (преобладали диатомовые водоросли при биомассе 0,11–1,84 мг/л). Наиболее высокое содержание сырого протеина наблюдалось в пруду при большом количестве детрита из синезеленых водорослей *Aphanizomenon flos-aquae*, который, как известно из работ М. А. Есиповой (1969а, 1969б, 1969в, 1971а, 1971б), обладает высокой пищевой цепкостью для *Cladocera*. На химический состав *D. magna* оказывает влияние также возраст культивируемых животных.

Из табл. 1, в которую сведены данные по химическому составу *Cladocera* по материалу, приведенному в упомянутых выше работах, видно, что в нормальных условиях культивирования химический состав *Moina macrocera*, *Moina rectirostris*, *Daphnia magna* и *Ceriodaphnia reticulata* очень сходен по содержанию сырого протеина и жира. У *Chydorus sphaericus* отмечено относительно более высокое содержание сырого протеина (68,7%). Мелкие формы содержат в сухом веществе меньше золы, чем *D. magna*, обитавшие в сходных условиях. В среднем, по данным всех анализов, у *D. magna* содержалось 21,7% золы, у этих же рачков из благоприятных условий 16,9%. У *M. rectirostris*, *M. macrocera*, *C. reticulata* и *Ch. sphaericus* из благоприятных условий содержалось соответственно 11,3; 11,2; 12,3; 8,4% золы. Соответственно изменению химического состава тела в разных условиях питания менялась и кало-

¹ Syn. «*M. rectirostris* Leydig».

Таблица 1

Химический состав некоторых ветвистоусых при разных условиях питания

Вид	Условия содержания	Влага, %	% на сухое вещество				Калорийность, ккал/г	
			сырой протеин	сырой жир	углеводы по разности	зола	сухого вещества	сухого органического вещества
<i>D. magna</i>	Острый недостаток корма, пруды	92,3	31,6	1,8	30,6	36,0	3,22	5,08
<i>D. magna</i>	Обильный корм, преобладали протококковые водоросли, культура	90,2	55,5	6,5	22,4	15,6	4,72	5,50
<i>D. magna</i>	Обильный корм, преобладали <i>Arh. Pos-aquae</i> , пруды	91,9	47,3	3,7	23,7	25,3	4,09	5,47
<i>D. magna</i>	Обильный корм, преобладал детрит из <i>Arh. Pos-aquae</i>	89,4	66,2	14,0	9,9	9,9	5,48	6,08
<i>M. macroscora</i>	Обильный корм, культура	95,1	57,5	4,1	27,2	11,2	4,81	5,42
<i>M. rectirostris</i>	То же	93,0	57,4	6,3	25,0	11,3	4,85	5,48
<i>C. reticulata</i>	" "	92,5	57,3	6,9	23,5	12,3	4,88	5,56
То же	Старая культура	91,9	53,1	0,6	26,0	20,3	4,17	5,23
<i>Ch. sphaericus</i>	Обильный корм, культура	87,6	68,7	7,5	15,4	8,4	5,21	5,70

рийность *Cladocera*. Наиболее высокая калорийность была у *D. magna*, питавшейся детритом из *Arhanizomenon Pos-aquae*.

Эти данные очень хорошо согласуются с упомянутыми выше данными М. Е. Есиповой, установившей, что массовые виды *Cladocera* в прудах лучше растут и более интенсивно размножаются на детрите из фитопланктона, чем на живых планктонных водорослях.

Разница калорийности *D. magna*, питавшихся полноценным кормом, и этого же вида, выращенного в плохих условиях, составляла 1 ккал на 1 г сухого органического вещества и 2,26 ккал на 1 г сухого вещества.

После *D. magna* наиболее полноценный химический состав и наиболее высокая калорийность наблюдались у *Ch. sphaericus*, в питании которого детрит также имеет большое значение. В нормальных условиях культивирования калорийность *D. magna*, *M. macroscora*, *M. rectirostris*, *C. reticulata* колебалась в пределах 5,4—5,6 ккал на 1 г сухого органического вещества и 4,1—4,9 ккал на 1 г сухого вещества.

Приведенный материал свидетельствует о том, что при оценке продуктивности отдельных видов, или биоценозов, необходимо

учитывать сложившиеся в водоеме кормовые условия. Эти данные еще раз подчеркивают важность трофологического направления гидробиологических исследований, развитого Н. С. Гаевской (1947, 1948 и др.).

Изменение химического состава тела *Cladocera* в разных условиях питания необходимо иметь в виду при кормлении молоди рыб этим кормом и организации процесса культивирования. Важным и пока еще неиспользуемым резервом повышения продуктивности культивируемых животных, по видимому, может быть кормление *Cladocera* в культуре детритом из планктонных водорослей.

По данным Е. М. Маликовой (1956), дафнии полиценны по аминокислотному составу, они содержат в два раза больше аргинина, метионина и триптофана, чем энхитреиды. По содержанию витаминов А, В и В₂ дафнии превосходит не только энхитреид, но и личинок хирономид. Сведения по аминокислотному составу дафний и других *Cladocera*, представляющие интерес для культивирования, а также по содержанию в них витаминов, крайне ограничены, и этот вопрос еще требует дальнейшей, более глубокой разработки.

По химическому составу пицевая ценность культивируемых *Cladocera* обуславливается степенью их доступности для молоди рыб. Известно, что первые дни активного питания личинки нуждаются в самом мелком корме. Так, например, молодь карпа начинает питаться дафниями только по достижении длины 1—1,4 см. *Ch. kraeusselii*, *C. reticulata* доступны личинкам карпа с самых первых дней активного питания. Поэтому на разработку методов культивирования мелких *Cladocera*, несмотря на то что они уступают в продуктивности *D. magna*, в последние годы обращено большое внимание. Разработке методики культивирования мочи посвящены работы М. К. Аскерова (1954, 1959), Л. П. Максимовой (1968, 1969), Р. Н. Степановой (1965) и других авторов. Н. С. Константинова (1957) пришла к выводу о возможности использования *Ch. kraeusselii* в качестве объекта культивирования. Опыт полупромышленного культивирования этого рачка был проведен нами (Богатова, 1963) в бетонных бассейнах на Выгском рыболовном заводе. Используя отмеченную еще З. С. Прохштейн (1922) способность *Ch. kraeusselii* питаться фекалиями дафний, мы провели опыт совместного культивирования *D. magna* и *Ch. kraeusselii*. В 1970 г. на Центральной экспериментальной базе ВНИИРХ было проведено культивирование *Ch. kraeusselii* в садках. *C. reticulata* предложена для целей массового культивирования Н. А. Тагировой (1969, 1970), которая начиная с 1968 г. провела обстоятельные исследования по изучению биологии этого рачка и опыты по его массовому культивированию.

Продукционные возможности животных наилучшим образом могут быть выявлены в оптимальных для них условиях существования. Температурный оптимум *D. magna*, *C. reticulata*, *Ch. kraeusselii* лежит между 18 и 24°. Эти животные могут не только

обитать, но и давать партеногенетическое потомство в широком температурном диапазоне. Известны опыты культивирования *D. magna* при низких температурах (Аскеров, 1958, 1958а; Брискина, Журавлева, 1958). Наши опыты культивирования *D. magna* в садках на водоемо-охладителе ГРЭС им. Кавсона, проведенных в декабре 1970 г. при температуре воды от 4,2 до 0,2° (средняя температура 0,4°), также показали возможность зимнего культивирования этого рачка, причем были получены количественные показатели культивирования (табл. 2). Зимние условия в водоемо-охладителях хорошо переносят также *C. reticulata* и *Ch.*

Таблица 2

Результаты культивирования *D. magna* (зарида 20 декабря 1969 г.) в водоемо-охладителе ГРЭС им. Кавсона (4,2—0,2°) (объем осадка 0,3 м³)

№ садка	Январь 1970 г.	Длительность культивирования, дни	Выловлено, г	
			в садке за все время	с 1 м ³ в сутки
1	20	31	30	4,8
2	14	10	80	21,4
3	20	31	20	3,2
4	14	10	100	26,3
5	20	31	50	8,1
6	20	31	30	4,8
7	14	10	70	18,5
8	14	10	150	39,5
9	14	10	110	28,0
10	20	31	45	7,2
			Всего 685	Среднее 16,2

krhoecleus. Приведенные данные свидетельствуют о том, что нижний порог культивирования лежит далеко за пределами температур, которые были приняты раньше за нижние границы (12—13°). *M. macrocera* и *M. rectirostris* более теплолюбивы, чем указанные выше виды. Нижняя граница культивирования для этих мотил, по данным Н. В. Ильяевой (1969), Л. П. Максимовой (1969), лежит около 14—15°. Л. П. Максимова указывает, что температура ниже 15° неблагоприятна для размножения мотил. Н. В. Ильяева отмечает, что *M. rectirostris* и *M. macrocera* преобладают в теплой воде (не ниже 14°). С этими данными несколько не согласуются данные М. К. Аскерова (1960), который пишет, что *M. macrocera* легко переносит колебание температуры от 5 до 30°. Температурный оптимум этих видов выше, чем у рассмотренных ранее, — 24—28° (Ильяева, 1963). По данным М. К. Аскерова, температурный оптимум *M. macrocera* лежит между 24 и 26°, *M. rectirostris* — в интервале 24—28°.

Температурный оптимум и температурные границы существования *Cladosega* изменяются в зависимости от физиологического состояния животных и условий среды. В табл. 3 приведены данные по верхним летальным температурным границам культивируемых животных, определенные в воде, взятой из интенсивно

Таблица 3

Верхняя летальная температурная граница (в °С) культивируемых *Cladosega*

Вид	«Цветущая» вода			
	прекращается движение		гибель	
	частичное	полное	частичная	полная
<i>D. magna</i>	32,0—33,0	33,0—33,5	33,5—34,0	35,3—35,6
<i>C. reticulata</i>	33,5—34,0	34,0—34,5	34,5—35,0	35,5—36,0
<i>M. rectirostris</i>	—	—	—	—
<i>M. macrocopa</i>	—	—	—	—
<i>Ch. sphaericus</i>	—	—	—	—

Таблица 3 (окончание)

Вид	Водопроводная вода			
	прекращается движение		гибель	
	частичное	полное	частичная	полная
<i>D. magna</i>	37,0—38,5	39,0—38,5	38,5—39,0	39,0—40,0
<i>C. reticulata</i>	37,0—38,0	37,5—38,5	39,0—39,0	39,0—40,0
<i>M. rectirostris</i>	37,0—37,5	37,5—38,5	38,5—39,0	39,0—40,0
<i>M. macrocopa</i>	37,0—38,0	37,5—38,5	39,0	41,0—43,0
<i>Ch. sphaericus</i>	28,0—35,0	35,5	36,0—37,5	38,0

цветущего водоема и период начавшегося отмирания водорослей и в чистой водопроводной воде. Данные по летальным границам *Ch. sphaericus* взяты из опубликованной ранее статьи (Богатова, 1962), в которой дано описание методики постановки опытов. Водопроводная вода в опытах с *Ch. sphaericus* отличалась меньшим содержанием солей, чем водопроводная вода в опытах с другими *Cladosega*. Кроме того, *Ch. sphaericus* до опыта содержались в условиях более низких температур, в то время как остальные виды до опытов культивировались в теплых водах водоема-охладителя.

Из таблицы видно, что *Cladosega* в «цветущей» воде из водоема-охладителя, содержащей, по-видимому, большое количество

метаболитов водорослей, были менее жизнестойкими, чем *Cladocera*, содержащиеся в чистой водопроводной воде. Летальные границы в водопроводной воде были на 4—5° выше, чем в воде с питательными «цветением» водорослей. Если припять за летальную границу температуру, при которой прекращается движение конечностей у части животных в чистой водопроводной воде, то у *D. magna*, *C. reticulata*, *M. macrocera* и *M. rectirostris*, выращенных на теплых водах, он лежит в пределах 37—38°, у *Ch. sphaericus*, выращенного в условиях более низких температур, — 28—35°. Температурный порог культивирования рассмотренных *Cladocera*, которое обычно проводится в среде, богатой органикой, очевидно, лежит при 32—34°. Из данных, приведенных в таблице, видно, что *M. macrocera* проявила большую выносливость к повышенным температурам, чем другие виды. Полная гибель всех особей этого вида наступала при температуре 41—43°.

На основании литературных данных и собственного опыта, мы считаем возможным осуществлять культивирование *D. magna*, *C. reticulata* и *Ch. sphaericus* в интервале температур 5—30°; для животных, адаптированных к высоким температурам, верхняя граница может быть на 1—2° выше. В неблагоприятных условиях среды верхняя граница может быть ниже. По нашим наблюдениям, *D. magna* переносит резкую смену температуры. При проведении опытов по культивированию этого рачка в зарыбленных выростных прудах мы вносили животных без предварительного выравнивания температуры из полиэтиленовых пакетов с температурой воды 23° в пруды, где температура воды в это время была 10°. Животные хорошо переносили такой резкий перепад температуры, сохранили партеногенетические яйца и продолжали интенсивно размножаться.

Способность большинства культивируемых *Cladocera* переносить резкие колебания температуры, расти и размножаться в широком температурном диапазоне связана с особенностями их обитания в природных условиях. Известно, что эти виды являются эврибионтами и обитают нередко в небольших, временных водоемах, подверженных резким суточным колебаниям температуры, особенно весной и осенью.

Этим же объясняется и отмеченная многими авторами способность *D. magna* и других рассмотренных выше *Cladocera* переносить значительное уменьшение содержания в воде кислорода (Herbert, 1954; Богатова, 1963, и др.), увеличение количества CO_2 , повышение окисляемости и содержания солей в воде (Wargel, 1900; Харин, Дахисва, Стрекозова, 1951; Ельцина, 1939; Брагинский, 1956, и др.). Наилучшими световыми условиями для культивируемых *Cladocera* является чередование света и темноты (Edlen, 1943).

Вопрос о питании *Cladocera* был глубоко разработан Н. С. Гаевской и ее учениками (Гаевская 1940, 1945; Васильева, 1959; Гавлена, 1955), а также в ряде работ отечественных и зарубежных

ных авторов. Многочисленными исследованиями установлено, что *Cladocera* питаются фитопланктоном, бактериями, детритом, отчасти растворенными органическими веществами.

Н. С. Гаевская впервые установила наличие избирательности в питании фильтрующих *Cladocera*. В результате остроумно поставленных экспериментов ей удалось показать, что животные при питании отбрасывают непитательные частицы и потребляют только частицы, имеющие пищевую ценность. Дальнейшее развитие исследования этого направления получили в работах Л. М. Суцеди (1959), Н. Б. Богатовой (1965), С. W. Burns (1969) и других авторов. Было установлено, что у *Cladocera* существует избирательность в отношении размеров пищевых частиц. По данным С. W. Burns (1969), дафнии заглатывают крупные частицы более интенсивно, чем мелкие. По нашим данным, *Cladocera* избирают при питании крупные пищевые частицы в рамках, доступных для каждого вида размеров. Так, у *D. longispina* индексы избирания мелких протококковых водорослей были неизменно отрицательными, а более крупных — положительными. *D. magna* способна поедать более крупные пищевые частицы, чем *D. pulex*, а *D. longispina* питается еще более мелким кормом. Было показано, что при совместном обитании различные *Cladocera* в силу расхождения их спектров питания конкурируют за пищу в весьма слабой степени. В частности, объем пищевой конкуренции, определенный по А. А. Шорыгину (1952) у *D. longispina* и *D. pulex*, выражался крайне низкой величиной (5,0—14,6%). Слабое пищевое сходство было отмечено также для обитающих вместе *D. longispina* и *Diarphanosoma brachyurum* и других *Cladocera* (Богатова, 1969).

Слабая степень пищевого сходства у некоторых *Cladocera* и их способность питаться кормом, в слабой степени усвоенном другими видами, указывает на принципиальную возможность применения поликультуры с целью более полного использования кормовых ресурсов. Проведенный нами опыт совместного культивирования *Ch. sphaericus* и *D. magna* дал положительные результаты и показал перспективность развития работ в данном направлении.

В работах Н. С. Гаевской и ее школы было широко развито количественное направление изучения питания *Cladocera*. Г. А. Васильева (1959) установила суточные рационы для *Cladocera*, представляющих интерес как объекты культивирования. Н. С. Гаевская (1945) впервые определила в полевых условиях кормовой коэффициент *D. magna* при питании протококковыми водорослями. В ее опытах рабочий кормовой коэффициент (РКК), т. е. отношение заданного корма к приросту дафний, оказался равным 4,2, а истинный кормовой коэффициент (ИКК), определенный с учетом изменений, происходящих в контроле, 6,2. Эти данные могут быть положены в основу расчетов кормления дафний в культуре. Впоследствии нами были получены близкие к определенным Н. С. Гаевской величины кормовых коэффициентов *D. magna* (Богатова, 1971а).

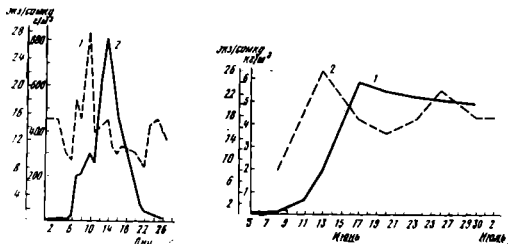
При хорошей разработке вопросов, связанных с питанием *Cladocera*, в литературе сравнительно слабо разбирается вопрос о влиянии на этих животных продуктов обмена, в том числе и метаболитов, выделяемых в окружающую среду самими рачками. Известно, что в процессе обмена *Cladocera* выделяют в окружающую среду большое количество неусвоенной пищи и продуктов обмена.

Совершенно очевидно, что в замкнутом сосуде при высокой биомассе культивируемых животных в культуральной среде накапливается большое количество продуктов обмена, которые действуют угнетающе на популяцию *Cladocera*, приводят к снижению плодовитости и интенсивности роста. В результате кривая развития популяции (численности и биомасса) после подъема идет резко на убыль (рис. 1). Плодовитость животных в этих условиях по мере развития популяции неуклонно понижается, что также видно из рис. 1. Таким образом, продуктивность культур зависит не только от обеспеченности животных пищей, которая вносится в достаточном количестве, но и от своевременного удаления из культуры метаболитов. В связи с этим, последние годы ознаменовались поисками методов, дающих возможность обеспечить нормальные условия в культуре не только путем рационального кормления, но и путем удаления из культуры продуктов обмена. Разработка такой методики применительно к бассейнам представляет известные трудности, поскольку смесь воды в бассейнах неизбежно связана с удалением внесенного в культуральную среду корма.

С этих позиций, на наш взгляд, более перспективной является разработка методов культивирования *Cladocera* в сетчатых садках, устанавливаемых в водоемах с достаточным развитием в последних корма для *Cladocera*.

Первые сетчатые садки были применены В. А. Копец (1961) и О. Д. Ромашевой (1963) для усиления развития в прудах популяции *D. magna*. В опытах этих авторов были использованы садки из металлической (латунной) сетки с ячейей 1 мм, рекомендуемые ими размеры садков — 100 × 60 × 60 см³. Ячейя сетки садка подбиралась с таким расчетом, чтобы молодь дафний могла свободно выходить из садка в пруд, а более крупные партеногенетические самки («маточное стадо») задерживались внутри садка. Таким образом, взрослые дафнии (производители) охранялись от выедания рыбами. Постоянное удаление молоди создавало благоприятные условия для интенсивного размножения рачков. Из садков постоянно удалялись продукты обмена и в них поступали из водоема фитопланктон и бактерии. Авторы не ставили целью получение чистой культуры *D. magna* в садках, в статьях отсутствуют данные по продукции культивируемых животных, которую невозможно было учесть из-за непрерывного удаления части популяции в водоем.

1968 г. была начата разработка методики культивирования *Cladocera* в садках из капронового сита, устанавливаемых в водо-



Р и с. 1. Биомасса и плодовитость *Daphnia magna* при культивировании в бетонных бассейнах (Богатова, 1951)

1 — плодовитость, 2 — биомасса

Р и с. 2. Биомасса и плодовитость *Daphnia magna* при культивировании в капроновых садках на теплых водах

еме. В отличие от садков, примененных В. А. Копец и О. Д. Ромашычевой, капроновые садки полностью задерживают культивируемых животных, разрядка культуры и учет продукции производится при облове. Через ячейку сита в садки свободно проникает из водоема корм для дафний и удаляются в водоем продукты обмена. Подробное описание конструкции этих садков и биотехники культивирования в них *Cladocera* дауи в ряде работ (Богатова, 1970а, 1971; Богатова, Лензо, 1969).

Основной конструктивной особенностью этих садков, по сравнению с садками, использованными в опытах упомянутых выше авторов, является то, что они построены по типу планктонной сетки, имеют внизу горловину, которую при установке садков в воду завязывают, в конце культивирования, когда садки выплывают из воды, развязывают и споласкивают полученных в процессе культивирования животных в ведро или другой приемный сосуд. В зависимости от размеров культивируемых животных при оборудовании садков используют капроновое сито различной плотности: для *D. magna* — 16—20, для мелких рачков используется более частое сито.

Наблюдения показали, что в капроновых садках не происходит накопления аммонийного азота, которое наблюдается при культивировании в полиэтиленовых садках, изолированных от окружающей среды. Капроновые и полиэтиленовые садки различались и по кормовым условиям. В опытах, проведенных в водоеме-охладителе ГРЭС им. Классона, при средней биомассе фитопланктона в водоеме 10—12 мг/л средняя биомасса фитопланктона в капро-

новых садках была 5,0, в полиэтиленовых — 0,4 мг/л. Разница условий оказала влияние на плодовитость и весовой прирост *D. magna* в садках. Средняя плодовитость этого рачка, начиная с 3-го дня культивирования в капроновых садках, была равна 15,2 шт. яиц на одну самку, средняя плодовитость в полиэтиленовых садках в это же время была равна 4,2 шт. яиц на одну самку. Средняя биомасса *D. magna* в садках из капронового сита была равна 306, г в полиэтиленовых садках — 101 г/м³. В садках из капронового сита удалось избежать резкого падения биомассы и плодовитости культивируемых животных, которое было отмечено нами ранее (рис. 1). На рис. 2 показана динамика биомассы и плодовитости *D. magna* в садках из капронового сита на протяжении 27 дней культивирования. Как видно из графика, биомасса культивируемых животных в этом опыте на протяжении двух недель культивирования держалась на уровне 5—6 кг/м³, плодовитость рачков в течение 19 дней не опускалась ниже 15 шт. яиц на одну самку, составив в конце наблюдений 18 шт. яиц. Индивидуальная плодовитость животных в ряде случаев существенно превышала эти средние показатели. Таким образом, кривая динамики и плодовитости здесь носит совершенно иной характер, чем при культивировании в замкнутом агрегате без удаления продуктов обмена животных.

Улучшение условий и физиологического состояния культивируемых животных в капроновых садках дало возможность существенно увеличить продуктивность культуры. Суточная продукция *D. magna* при культивировании в капроновых садках во много раз превышает суточную продукцию этого рачка при культивировании в бетонных бассейнах методом удобрений (табл. 4). Величина максимальной биомассы, полученной при культивировании *D. magna* в капроновых садках (10—11 кг/м³), свидетельствует о том, что достигнутая в опытах полезная (снятая) продукция не является предельной, и при дальнейшем усовершенствовании этого метода она может быть увеличена.

Таблица 4

Полезная продукция *D. magna* при культивировании методом удобрений и в капроновых садках

Метод, агрегат	Полезная суточная продукция, г/м ³		Автор
	макс.	средний	
Метод удобрений, бетонные бассейны	—	25,5	Ивлев (1969), по данным ряда авторов
Метод полупроницаемости, капроновые садки	577	236	Наши данные за 1969 г. (Богатов, 1971)
То же	667	340	Наши данные за 1970 г.

Увеличение продуктивности культур и удешевление самого процесса культивирования радикальным образом меняют себестоимость живых кормов при заводском культивировании. По нашим расчетам (Богатова, 1970), себестоимость одного килограмма *D. magna* при культивировании в капроновых садках выражается 10—20 коп.

В работе Бартельмес (Barthelmes, 1969) дается сравнение продукции *D. magna* в прудах, при заводском культивировании и в сточных водах. Едва ли можно считать правомерным такое сравнение, так как эти методы резко различаются между собой по биотехнике, условиям и пр. Кроме того, при оперировании этими понятиями необходимо различать полезную продукцию, т. е. ту часть продукции культивируемых животных, которая выловлена из культуры и использована для кормления рыб, и общую продукцию, т. е. весь прирост биомассы *D. magna*. При культивировании *D. magna* заводским методом обычно учитывают полезную продукцию. Величина общей продукции достигала в наших опытах 1—2 кг, что сходно с данными Ульманна (Uhlmann, 1967) и примерно превышает величины, полученные Менцель (Menzel, 1963), приведенными в статье D. Barthelmes (1969).

Капроновые садки были использованы также и для культивирования мелких *Cladocera* (Тагирова, 1969, 1970; Богатова, Лещо, 1969). В 1970 г. было проведено культивирование *Ch. sphaericus* в капроновых садках, установленных в прудах с обычным температурным режимом. Опыты были начаты 13 мая и закончены 19 июня. Среднесуточная продукция *Ch. sphaericus* в этих опытах была равна 27,5 г/м³. В опытах Н. А. Тагировой (1970) средняя суточная продукция *C. reticulata* в капроновых садках была равна 45, максимальная — 408 г/м³. Из приведенных данных видно, что капроновые садки дают возможность получать сравнительно высокую продукцию самых мелких *Cladocera*.

Приведенные материалы свидетельствуют о перспективности метода культивирования *Cladocera* в капроновых садках. При использовании этого метода следует однако иметь в виду, что режим культуры в садках в большой степени зависит от режима водоема, в котором установлены садки. В водоемах с низким уровнем развития фитопланктона в культуру необходимо добавлять кормовые дрожжи или другие органические удобрения.

От заводских методов культивирования *Cladocera* резко отличаются методы культивирования в прудах и озерах. Если при заводском культивировании мы имеем дело со сравнительно легко управляемой системой, в которой культивируемые животные изолированы от хищников и конкурентов, а также от выедания рыбой, то в двух последних случаях возможности управления процессом культивирования ограничены, поскольку экосистема прудов и озер включает в себя животных, принадлежащих к разным трофическим уровням. Разработка методов культивирования *Cladocera* в этих условиях должна базироваться не только на глубоком

знании их биологии, но и на понимании всех сложных взаимоотношений между культивируемыми животными и остальными обитателями водоемов. Для правильной оценки этих взаимоотношений большое значение имеют основные принципы трофологии, установленные Н. С. Гаевской, и исследования, проведенные в этом направлении исследователями ее школы.

Культивирование *Cladocera* (главным образом *D. magna*) в зарыбленных прудах успешно проводилось многими авторами (Вельтицева и Солдатова, 1956; Патяк, 1967; Menzel, 1963, и др.). При большом количестве бактериального корма или фитопланктона и детрита *D. magna* обычно заглушает развитие других планктонных животных, уступающих этому виду в продуктивности.

Значительно большие трудности возникают при разработке методов культивирования *Cladocera* в зарыбленных прудах, так как здесь, помимо выедания хищными беспозвоночными и конкуренции со стороны мирных беспозвоночных, развитие популяции культивируемых животных сдерживается выеданием их рыбами. При решении этого вопроса одни авторы (Копец, 1961; Романьчева, 1963) идут по пути пространственной изоляции культивируемых животных от рыб с использованием описанной выше методики полуизоляции маточного стада дафний в металлических садках. Описанный в 1961 г. этот метод еще не нашел применения в производстве, главным образом из-за сложности оборудования металлических садков в тех пропорциях к площади прудов, которые указаны авторами. Помимо этого предложенный метод был испытан только в прудах, где *D. magna* развивалась естественным путем. При переходе к другим условиям, по-видимому, возможно проникновение планктонных хищников и конкурентов в садки и подавление культуры *D. magna*. Разработанный в последние годы метод культивирования *Cladocera* в зарыбленных выростных прудах основан не на пространственном, а на экологическом разделении животных в одном и том же пруду и на создании условий, помогающих культивируемой форме подавить конкурентов и хищников и занять в пруду доминирующее положение. При культивировании этим методом в выростных прудах *D. magna* первые две недели дафнии недоступны личинкам карпа и могут беспрепятственно развиваться. Зарядка культивируемых животных вносится в пруды при их заливке, когда другие планктонные животные еще не получили интенсивного развития, вместе с зарядкой в пруды вносят корм (в наших опытах кормовые дрожжи). Изнесенной таким образом зарядки *D. magna* (100—200 г/га) развивается популяция, которая примерно через 20 дней достигает максимальной численности и биомассы порядка 100—200 г/м² в среднем по пруду и нескольких килограммов на 1 м² в местах концентрации рачков. При этом происходит увеличение биомассы культивируемых животных в 10—20 тыс. раз.

Первые опыты культивирования *D. magna* этим методом были проведены в 1967—1968 гг. на прудах сравнительно небольшой

площади — 0,05 — 0,8 га (Богатова, 1969, 1970, 1971а; Богатова, Кузьмичева, Шарт, 1970; Богатова, Овчинникова, Орлова, 1970). В этих опытах была получена устойчивая вспышка развития популяции этого рачка в конце июля — начале июля, биомасса зоопланктона в опытных прудах в это время превышала биомассу зоопланктона в контроле в десятки раз. В среднем за сезон биомасса зоопланктона в опыте превышала в несколько раз биомассу зоопланктона в контроле. Рыбопродуктивность опытных прудов по сравнению с контрольными была увеличена на 3—6 ц/га. В 1969—1970 гг. культивирование *D. magna* этим методом было проведено на производственных прудах площадью 4—11 га (Богатова, 1970). Во всех прудах было получено интенсивное развитие *D. magna*, которая раньше в составе зоопланктона этих прудов не встречалась. Максимум биомассы в среднем по разным прудам составил 67 г/м³. Нужно, однако, иметь в виду, что в прудах большой площади из-за неравномерного распределения дафний и концентрации их главным образом в прибрежной части прудов возможен недоучет биомассы. В целом по рыбопитомнику «Ропша» биомасса зоопланктона при культивировании *D. magna* была увеличена по сравнению с предыдущими годами в 4—5 раз, а продукция зоопланктона — в 9—10 раз. При культивировании дафний за счет увеличения роста сеголетков рыбопродуктивность прудов рыбопитомника «Ропша» общей площадью 106 га была увеличена на 2 ц/га. Сходный результат был получен и при культивировании *D. magna* в этом рыбопитомнике в 1971 г.

Проведенные исследования и внедрение метода культивирования *D. magna* в зарыбленных выращенных прудах площадью до 11 га дают основание для перехода к еще большим площадям. Совершенно очевидно, что культивирование *Cladocera* в прудах должно непременно сопровождаться удобрением прудов. При проведении наших опытов по интродукции *D. magna* в зарыбленные пруды были использованы принятые в производстве методы удобрения, которые на наш взгляд, достаточно эффективны.

Проведенный обзор новых работ по культивированию *Cladocera*, главным образом по результатам отечественных исследований, позволяет говорить о высокой ценности и большой хозяйственной значимости этой группы. Последние результаты исследовательских работ в этой области, основанные на опыте большого круга ученых, дают основание для перехода к широкому производственному освоению разработанных методов и дальнейшего расширения исследований в этом направлении.

ЛИТЕРАТУРА

- Аскеров М. К. 1954. Разведение *Moina rectirostris* Leydig (*Cladocera*) в качестве живого корма молоди осетровых. Бюл. Канд. дисс.
Аскеров М. К. 1958а. Культивирование дафний в течение круглого года.— Уч. зап. Азерб. гос. ун-та, № 5

- Аскеров М. К. 1958б. Разведение дафний с применением минеральных удобрений и кормовых дрожжей.— Сб. «Биотехника разведения дафний на рыболовных заводах». М., ВНИРО.
- Аскеров М. К. 1958. Перспективы массового разведения мотыля *Moina macrocarpa* Straus как корма для молоди осетровых и лососевых рыб.— Уч. зап. Азерб. гос. ун-та, № 3.
- Аскеров М. К. 1960. Биотехника разведения живых кормов на Курицком экспериментальном осетровом рыболовном заводе.— Сб. «Материалов совещания по вопросам рыбоводства». М.
- Богатова И. Б. 1951. Опыт разведения планктонного корма для молоди осетровых.— Труды Саратовск. отд. Касп. фил. ВНИРО, т. 1.
- Богатова И. Б. 1962. Летальные границы содержания кислорода, температуры и pH для некоторых представителей семейства Chydoridae.— Зоол. журн., т. 40, вып. 1.
- Богатова И. Б. 1963. Культивирование дафний и *Chydorus sphaericus* на Выгском рыболовном заводе.— Труды Всес. на-та прудов. рыбы. хоз-ва, т. XII.
- Богатова И. Б. 1965. Питание дафний и диапомусов в прудах.— Труды ВНИИПРХ, т. 13.
- Богатова И. Б. 1969а. Культивирование дафний в выращенных прудах.— Сборник по прудовому рыбоводству. М.
- Богатова И. Б. 1969б. Питание и пищевые отношения *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller), *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) в прудах.— Сб. в.-н. работ ВНИИПРХ, № 2.
- Богатова И. Б. 1970а. Культивирование ветвистоусых ракообразных в садках на теплых водах. М.
- Богатова И. Б. 1970б. Способ создания естественной кормовой базы в рыболовных прудах. Автор. свид. СССР, № 250598.
- Богатова И. Б. 1970в. Экологический метод увеличения естественной кормовой базы прудовых рыб.— Сб. «Материалы Всесоюзного совещания по культивированию живых кормов». М.
- Богатова И. Б. 1971а. *Daphnia magna* Straus, как объект массового культивирования.— Труды ВНИИПРХ, т. XX.
- Богатова И. Б. 1971б. Питание и пищевые взаимоотношения массовых форм прудового зоопланктона.— Труды ВНИИПРХ, т. XVII.
- Богатова И. Б., Аскеров М. К. 1958. Опыты промышленного культивирования дафний.— Рыбн. хоз-во, № 12.
- Богатова И. Б., Лемзо А. П. 1969. Культивирование *Daphnia magna* Straus в садках на теплых водах.— Сб. «Рыбоводство в теплых водах СССР и за рубежом». М.
- Богатова И. Б., Кузьмичева В. И., Шарт Л. А. 1970. Культивирование *Daphnia magna* Straus в выращенных прудах рыбхоза «Якоть».— Сб. в.-н. работ по прудовому рыбоводству, № 3. М.
- Богатова И. Б., Овинникова В. В., Орлова Э. И. 1970. Культивирование *Daphnia magna* Straus в выращенных прудах Латвии.— Сб. в.-н. работ по прудовому рыбоводству, № 3. М.
- Богатова И. Б., Филатов В. И., Садыгов Д. Р. 1971. Химический состав некоторых представителей пресноводного зоопланктона.— Сб. ВНИИ прудового рыбного хозяйства, вып. 6. Вопросы прудового рыбоводства. М.
- Богатова И. Б., Шербина М. А., Овинникова В. В., Тагирова Н. А. 1971. Химический состав некоторых планктонных животных при разных условиях выращивания.— Гидробиол. журн., т. VII, № 5.
- Брагинский Л. П. 1958. Чувствительность донных планктонных Entomostraca к дефициту кислорода.— Докл. АН УССР, № 5.
- Брискина М. М. 1954. Краткая предварительная инструкция по разведению дафний на Чайкендском рыболовном заводе. М.
- Брискина М. М. 1956. Методика разведения вышних ракообразных и гаммарид на Чайкендском рыболовном заводе. Аннотация к работам, выпол-

- венным Всес. п.-п. ин-том морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) в 1955 г., сб. 1.
- Брискина М. М.* 1958. Биотехника промышленного разведения дафний на Чайкендском рыбноводном лососевом заводе с применением в качестве удобрений кормовых дрожжей. Аннотации к работам, выполненным Всес. п.-п. ин-том морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) в 1956 г., сб. 3.
- Брискина М. М.* 1960. Способы обеспечения живыми кормами молоди рыб.— Сб. «Материалы Совещания по вопросам рыбоводства в 1959 г.» М.
- Брискина М. М., Журавлева Л. Г.* 1958. Биотехника промышленного разведения дафний с применением в качестве удобрений кормовых дрожжей. ВНИРО, обмен передовым техническим опытом, М.
- Брискина М. М., Журавлева Л. Г., Дратенко Т. В.* 1956. Опыт разведения дафний на Чайкендском лососевом рыбноводном заводе.— Рыбн. хоз-во, № 5.
- Бронштейн Э. С.* 1922. К вопросу о культурах высших ракообразных.— Русский гидробиол. журн., т. 1, ч. 2.
- Васильева Г. А.* 1959. Исследования по экологии ветвистоусых в связи с выращиванием их как живого корма для рыб.— Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промысл. и хоз-ва им. А. Н. Миконина, вып. X.
- Вельтищева И. Ф., Солдатов Е. В.* 1956. Разведение дафний в земляных прудах на рыбноводных заводах.— Рыбн. хоз-во, № 6.
- Гавлена Ф.* 1955. Выращивание водорослевых и дафниевых кормов для пужд рыбного хозяйства. Автореф. канд. дисс. М.
- Гаевская Н. С.* 1940. О методах выращивания живого корма для рыб.— Труды Мосрыбвтуза, вып. 3.
- Гаевская Н. С.* 1945. Опыт установления кормового коэффициента для *Daphnia magna* в полевых условиях.— Зоол. журн., т. 24, вып. 2.
- Гаевская Н. С.* 1947. Некоторые задачи гидробиологии в области рыбного хозяйства.— Рыбн. хоз-во, № 10.
- Гаевская Н. С.* 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи.— «Сб. памяти акад. С. А. Зернова». М., Изд-во АН СССР.
- Гаевская Н. С.* 1949. О пищевой адекватности у животных — фильтраторов.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 1.
- Гаевская Н. С.* 1952. Опыт применения газосветных ламп для культивирования протококковых водорослей.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 57, вып. 4.
- Гаевская Н. С.* 1953. Выращивание массовых культур протококковых водорослей для рыбного хозяйства.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. V.
- Гордиенко О. Л.* 1954. Опыт применения минеральных удобрений при разведении дафний.— Рыбн. хоз-во, № 8.
- Депп Н. Д.* 1889. Способ размножения дафний для корма рыбных мальков.— Вестник рыбопромысла, № 2.
- Державин А. Н.* 1938. Опыт по методике интенсивного разведения осетровых рыб на Куринском экспериментальном заводе в 1936—1938 гг.— Рыбн. хоз-во, № 2.
- Державин А. Н.* 1947. Воспроизводство запасов осетровых рыб. Баку.
- Ельцина Н. В.* 1939. Влияние морской соли на развитие пресноводных дафний и адаптация их к условиям повышенной солености.— Вопросы экологии и биоценологии, № 4.
- Есипова М. А.* 1969а. Рост и размножение *Daphnia magna* (Straus) и *D. longirepis* (O. F. Müller) при питании детритом.— Гидробиол. журн. № 5.
- Есипова М. А.* 1969б. О возможности использования детрита в качестве корма при культивировании *Simoscephalus vetulus* (O. F. Müller). Рыбоводство в теплых водах СССР и за рубежом. М.
- Есипова М. А.* 1969в. Рост и размножение *Moina rectirostris* (Leydig) и *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller) при питании детритом. Сб. по прудовому рыбоводству. М.

- Есипова М. А.* 1971а. Роль детрита в питании некоторых Cludocera.— Автореф. канд. дисс. М.
- Есипова М. А.* 1971б. Рост и развитие популяции *Daphnia magna*, *D. pulex* и *D. longispiria* при питании детритом.— Труды ВНИИПРХ, т. XX.
- Заринская Е. А.* 1939. Выращивание молоди осетровых и разведение корма для них.— Труды ВНИРО, т. VIII.
- Жуковский Г. М.* и *Лавров А. В.* 1954. Проектирование земляных бассейнов для разведения дафний.— Рыбн. хоз-во, № 11.
- Ивлева И. В.* 1969. Биологические основы и методы массового культивирования кормовых беспозвоночных. М., «Наука».
- Козлова Л. Л.* 1970. О разведении живых кормов на рыбоводных заводах Главрыбвода.— Сб. «Материалы Всес. совещ. по культивированию живых кормов». М.
- Константинова Н. С.* 1957. Перспективы разведения *Chydorus sphaericus* O. Müller для целей рыбоводства. Аннотации к работам, выполненным ВНИРО в 1955 г., сб. 5.
- Конец В. А.* 1961. Культивирование *Daphnia magna* Straus в сетчатых садках.— Труды Азовск. п.-и. ин-та рыбн. хоз-ва (АзНИИПРХ), вып. 4.
- Кязимов И. Б.* 1970. Культивирование водных беспозвоночных на рыбоводных заводах Азербайджана.— Сб. «Материалы Всес. совещ. по культивированию живых кормов». М.
- Максимова Л. И.* 1968. Биология мопи и коловраток и их разведение в качестве живых кормов для личинок сиговых рыб.— Изв. ГосНИОРХ, т. 87.
- Максимова Л. П.* 1969. Методические указания по разведению планктонного рачка *Moira macroscopa* Straus. Л.
- Маликова Е. М.* 1956. Пищевая ценность некоторых беспозвоночных как корма для рыб.— Биохимия, т. 21, вып. 2.
- Мешкова Г. М.* 1957. Опыт массового разведения дафний (*Daphnia magna*).— Труды Севастопольского гидробиол. ст. АН Арм. ССР, т. XV.
- Митяева Ю. П.* 1958. Опыты применения минеральных удобрений при разведении дафний на Чайкендском лососевом рыбноводном заводе. Аннотации к работам, выполненным Всесоюзным п.-и. ин-том морск. рыбы, хоз-ва и океанографии в 1956 г., сб. 3.
- Патяк Т. Э.* 1967. Способ разведения кормов для мальков и молоди рыб и система прудов для его осуществления. Автор свид. СССР № 106998.— Сб. «Изобретения в рыбной промышленности за 1967 г.»
- Романьчева О. Д.* 1963. О разведении дафний при помощи сетчатых садков.— Рыбн. хоз-во, № 3.
- Степанова Р. Н.* 1965. Живой корм для личинок сиговых рыб.— Рыбн. хоз-во, № 6.
- Суциса Л. М.* 1959. Исследование пищевой избирательности у планктонных ракообразных.— Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 4.
- Тагирова Н. А.* 1969. Опыт культивирования *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine) — на теплых водах ГРЭС.— Сб. «Рыбоводство в теплых водах СССР и за рубежом». М., ВНИРО.
- Тагирова Н. А.* 1970. *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine) — новый объект массового культивирования.— Сб. «Материалы Всесоюзного совещания по культивированию живых кормов». М.
- Харин Н. Н., Дахнова Л. С., Стрекозова И. И.* 1951. Влияние замещения соли-ности на *D. magna*.— Докл. АН СССР, № 78.
- Шорыгин А. А.* 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат.
- Шпет Г. И.* 1949. Указания по разведению живого корма в рыбных хозяйствах (для рыбоводов). Киев, Изд. ин-та рыбн. хоз-ва.
- Шпет Г. И.* 1950. Разведение дафний, как живого корма в рыбоводстве.— Труды п.-и. ин-та пруд. и озерно-речн. рыбн. хоз-ва, № 7.
- Шпет Г. И., Гордиенко О. Л., Зайдинер Ю. И.* 1967. Технический процесс и эффективность разведения живого корма (дафний) на рыбноводных предприятиях.— Рыбн. хоз-во, вып. 4. Киев, МРХ СССР.

- Barthelmes R. M.** 1969. Möglichkeiten einer industriemässigen Naturnahrungsproduktion in Kombination mit der industriemässigen Karpfenproduktion.— Z. Fischerei NF, Bd. 17, 1—4.
- Bond R. M.** 1934. A culture method for *Daphnia*.— Science, v. 79.
- Burns C. W.** 1969. Particle size and sedimentation in the feeding behavior of two species of *Daphnia*.— Limnol. and Oceanogr., v. 14, N 3.
- Edlen A.** 1943. Wachstum und Milieu bei *Daphnia magna*. Acad. von Akc Edlen, Lund.
- Gadially N.** 1958. Successful method of keeping *Daphnia*.— Fishkeep. and Water Life, v. 13, N 9.
- Herbert M. H.** 1954. The tolerance of oxygen deficiency in the water by certain Cladocera.— Mem. Ist. Ital. Idrobiol., v. 8.
- Menzel H. U.** 1963. Ein Beitrag zur Bewirtschaftung von Karpfenteichen im ersten Zuchtjahr.— Dtsch. Fischerei Ztg, Bd. 10.
- Uhlmann D.** 1967. Beitrag zur Limnologie saprothropher Flachgewässer.— Arch. Hydrobiol., Bd. 63.
- Warren E.** 1900. On the reaction of *Daphnia magna* to certain changes of environment.— Quat. Journ. micr. soc., v. 43.

ТРОФОЛОГИЯ И БИОФИЛЬТРЫ ВОДОЕМОВ

К. А. Воскресенский

(Московский государственный университет)

Представление о биофильтрах водоемов в своем возникновении и последующем развитии неразрывно связано с изучением трофических отношений беспозвоночных к среде обитания. В оформлении трофологии очень велико значение сильной и яркой личности Н. С. Гаевской. Поэтому своевременно рассмотреть соотношение ее исследований и высказываниями некоторых понятий, основных для изучения биофильтров водоемов. Не станем при этом давать обзор литературы, весьма разросшейся к настоящему времени как в части фильтрационной и седиментационной функции животных, так и по природным биофильтрам, в которые они могут группироваться. В литературных ссылках этой статьи упор намеренно сделан на высказываниях и данных отечественных авторов. Разработка ими вопроса шла в духе и традициях широких обобщений, преимущественно обозначенных именами Докучаева, Вернадского, Вильямса, Суначева и славной плеядой советских гидробиологов, в строю которых находится имя Н. С. Гаевской. Зарубежные, часто очень тщательно выполненные исследования, в большинстве не обладали такой же разносторонностью и стремлением к теоретическим обобщениям. Кроме того, собственно по фильтрационной функции беспозвоночных опубликованы сводки (например, Jørgensen, 1966). Биофильтры явление прежде всего биогидрологическое.

Углубление и развитие отечественных традиций естествознания в области познания роли жизни в водоемах побудило С. Д. Муравейского, ученика создателя первого советского курса лекций и руководства по гидробиологии академика С. А. Зернова, выделить как самостоятельную научную дисциплину биогидрологию. Она тесно связана с породившей ее биологической наукой, но принадлежит к кругу наук географо-гидрологических, опираясь в большой мере на гидробиологические основы, как на фундамент. В то же время у биогидрологии свои проблемы, свои методы при широком использовании методов и обобщений разных областей знания.

С. Д. Муравейский (1960) писал: «Основываясь на новом представлении процесса стока, мы еще в 1933 г. предложили отрасль гидрологии, изучающую процесс стока с биологических позиций,

называть биогидрологией. Впоследствии нами же сделана попытка обосновать процесс стока как один из ведущих географических фактов. К. А. Воскресенский, исходя из открытых им новых явлений и фактов, а также своих весьма оригинальных представлений о биологических массах водоемов, определяет биогидрологию как «науку о функциях биологических масс в динамических системах мирового стока и Мирового океана». У меня нет оснований не соглашаться с К. А. Воскресенским, хотя и имеются у нас некоторые различные оттенки в понимании «Мирового стока». В отношении океана Воскресенский трактует «Мировой сток» скорее как «береговой сток» океанологов, я же в понимании «процесса Мирового стока» включаю и океан, и все водоемы суши» (стр. 76).

Напомню определение, данное мной в 1948 г.: «...биогидрология — это наука о функциях биологических масс в динамических системах Мирового стока и Мирового океана». Разделяя эти два автономных, но тесно связанных планетарных явления, в которых на базе механического перемещения водных масс разворачиваются многообразные вышние формы движения материи, я полагал и считаю необходимым одновременно с указанием на Мировой сток как процесс, объединяющий океан и все воды поверхности суши в одно целое, подчеркнуть для единого по своему существу Океана самостоятельность и мощь его собственной динамики, при отступающем на второй план значении для нее поступления воды с материков.

В духе идей и в обоснование молодой науки мной была начата еще перед войной 1941—1945 гг., прервавшей полевые исследования, изучение взаимодействий населенного дна и водных масс как в качественных, так и в количественных показателях. Материалом для конкретной разработки был избран прибрежный, обильно заселенный склон дна Белого моря, особенно пояс поселений мидий. Преимущественное внимание было уделено механическому оседанию и активному извлечению, переработке и осаждению двустворчатыми моллюсками различных твердых частиц — как неживых, так и организмов.

В результате анатомических, морфофункциональных, экспериментальных и полевых исследований оформились представления о биофильтрах как функционирующих частях водоемов и о биогидрологической структуре последних. Предложенное мной понятие биофильтра моря нашло признание. Оно способствовало проведению рядом авторов работ в намечившемся направлении. Прежде всего появилась во многом независимая, очень обстоятельная статья Г. Н. Миронова (1948). Им была дана характеристика биофильтрационных явлений в Черном море, где митриды образуют особенно мощные пояса. Л. А. Зенкевич в капитальном труде «Фауна и биологическая продуктивность моря» воспринял представление о биофильтре моря, ссылаясь на наши публикации в обоих томах своей книги (1947, 1951).

Биогидрологический подход к изучению водоемов имеет истоки в повышенном интересе отечественного естествознания к средообразующей деятельности живого покрова Земли. Особенно велико влияние учения В. И. Вернадского о биосфере и планетарной функции живого вещества. Вместе с этим нужно указать на два направления гидробиологических исследований, оказавших особенное воздействие на оформление представлений о природных биофильтрах водоемов.

Гидробиология много сделала в изучении состава пищи беспозвоночных, способов ее добывания и переваривания. Даже схематический обзор ведущих работ был бы слишком велик и не соответствует цели статьи — лишь охарактеризовать некоторые понятия. С. А. Зернов (1934) уже в первой советской сводке-учебнике «Общей гидробиологии» привел классификацию организмов по способам захвата ими пищевых частиц. В ее создании надо особо отметить роль исследований Нолга и других англо-американских зоологов, группировавшихся преимущественно вокруг Плимутской и Вудхолской биологических станций и связанных с ними периодических изданий и журналов. Н. С. Гасевская, преемница С. А. Зернова на кафедре гидробиологии, подняла экспериментальное изучение питания беспозвоночных на новый уровень и особое внимание направила на его количественную характеристику. Исследования в области питания беспозвоночных подкрепляло также изучение питания рыб, продвигавшееся особенно быстро в СССР.

Второй предпосылкой были утвердившиеся в гидробиологии количественные методы. Применение дпочерпателей и, несколько раньше, инструментария для точного учета концентрации планктона сделали биологические массы водоемов признанным объектом изучения. Пионером, применившим у нас перед первой мировой войной новые приборы для учета бентоса, был Н. Л. Чугунов (1923). После Октябрьской социалистической революции московская школа морских биологов, сложившаяся в Московском университете и Плавморинституте — ГОИНе, поставила изучение биологических масс на ведущее место. Апатологично значение Косинской и Глубокоозерной лимнологических станций.

На изучение биологических масс океана были направлены широкие исследования Л. А. Зенкевича и его школы. Первые десятилетия внимание ее было сосредоточено на описании количественного распределения бентоса, его зависимости от факторов гидрологического режима и изменений биомассы во времени. Это изучение масс организмов моря проходило под сильным влиянием идей В. И. Вернадского и его стремления дать количественную оценку живому веществу в океане в общих сопоставимых показателях.

Изучение биологических масс имело своей методической базой количественный учет организмов в водоемах. Данные сборов перечисляли на единицы площади дна или зеркала водоема, на единицу объема, на столб воды определенной высоты, но с сечением тоже в единицу измерения площади. Это давало основу для

сопоставления скопцентрированности организмов. При этом в качестве широко применимых характеристик служил сырой или сухой вес, калорийность, содержание углерода, азота, фосфора или иных биогенных элементов, жиров, белков, углеводов, витаминов и других соединений. Универсальность этих показателей, интеграция в них самых разнообразных по систематическому положению и биологии организмов, своего рода обезличенность обеспечивала для масс организмов возможность сравнения статического состояния или изменений во времени.

Понятие интенсивность реакции населенного дна с водными массами (Воскресенский, 1946) выражало стремление качественно и количественно в сравнимых показателях охарактеризовать двустороннюю связь между живым компонентом дна — множеством населяющих его организмов — и омывающей водной массой. Ставился вопрос, в какой мере заселенность определяет свойства дна и состав воды. Это диктовала назревшая необходимость от констатаций распределения масс организмов и поисков их зависимости от физико-химических условий среды углубиться в изучение взаимообусловленных живых и косных компонентов в единой системе гидрологического объекта.

Интенсивность биогеологического взаимодействия дна с водными массами, как, пожалуй, предпочтительней обозначить, была нами измерена путем сочетания количественного учета мидий с определением скорости протекания воды сквозь мантийные полости животных равных размеров. На имеющихся разнообразных методиках, предложенных многими исследователями, останавливаться нет возможности. Отметим два направления решений задачи: измерить объем воды, пропускаемой организмом-фильтратором сквозь свои органы, ради извлечения им из окружающего пространства каких-то ресурсов или пиформаций и в то же время, напротив, выделения в среду каких-то ненужных или необходимых для существования вида продуктов жизнедеятельности.

Первое направление — прямой замер потока воды, второе — количественное суждение о нем по тому или иному следствию процесса. Мы, не отрицая некоторых достоинств первого, предпочли второй, ведь именно изменение среды и было в центре внимания. Оба методических решения задачи встречаются и у указанных в списке литературы авторов. Как на преимущество избранного методического направления отметим его тенденцию к некоторому завышению, а не к преувеличению получаемых показателей скорости фильтрации. Значительность явления биофильтра требует трезвости при оценке его масштабов.

Интенсивность фильтрации населенного дна под одним квадратным метром зеркала водосема в качестве широкого показателя обеспечивает сравнимость биофильтров и показывает, в известной мере, объем биогеологического взаимодействия с водными массами, если, конечно, выявлено на-

чество реакций, сопутствующих фильтрации. Показатель этот лучше не относить к площади дна. Если оно неровно, загромождено камнями или корягами, при крутом склоне на единицу площади водоема приходится намного превышающая ее площадь заселенного субстрата, и сравнение биофильтров водоемов теряет в точности.

Интенсивность пропускания мидиями воды может в случае их густых поселений на неровном круто уходящем вниз субстрате достигать, по нашим определениям, величин в 130, 140, 150 и в одном месте беломорской литорали даже 280 кубических метров за время затопления приливом в продолжение суток. Наибольшая интенсивность фильтрации мидиями за час была нами определена в 15 400 л для поселений среди валунных россыпей о-ва Лодейного в Кандалакшском заливе.

Отметим меньшую, чем у мидий, по нашим данным, интенсивность фильтрации поселений унioniid, хотя плотность поселений последних, выраженная в весе, значительна, и порядок величин близок к свойственным банкам мидий. У дрейссен количество пропускаемой воды, приходящейся на единицу веса тела, много больше, нежели у унioniid (Воскресенский, 1957, 1959; Кондратьев, 1963, 1969, 1970; Львова-Качанова, 1971; Михеев, 1966). Кроме того, дрейссены образуют при наличии субстрата густые поселения со средней плотностью в сотни грамм на квадратный метр. Например, среднегодовая плотность в зоне обитания Учинского водохранилища достигала в 1957 г. 544 г/м² (Львова-Качанова, 1971). Это показывает несомненные видовые различия фильтрационной способности, соответствующие приспособленности особи и популяции к поддержанию своего существования на основе фильтрации.

Кроме понятия скорость фильтрации существует часто, как синоним, осветляемый объем. Лучше вкладывать в них разное содержание. Осветляемый объем зависит не только от интенсивности и совершенства отцеживания или седиментации частиц соответствующими органами. На осветление в некоторых случаях воздействуют выделяемые организмами вещества типа коагулянтов, а если речь идет о воздействиях на живой планктон, то ингибиторах его жизнедеятельности. Так, мы наблюдали большее воздействие мелких шаровок на концентрацию в сосуде планктонных водорослей в состоянии взвешенности, нежели воздействие крупных двустворок этого же вида при большей плавке и, что особенно важно, значительно превосходящей вододвигательной силой жаберного аппарата. Осветляемый объем отражает, разумеется, интенсивность биогидрологического воздействия.

Отфильтрование и седиментация организмом взвешенных в воде частиц представляются проявлением стороны жизнедеятельности, обозначенной В. Н. Беклемишевным и англо-американскими авторами термином вододвигательная функция организма. Она шире трофической и газообменной, выражая непре-

менность для жизнедеятельности гидробионта обмена масс воды относительно тела индивидуума или объединения особей.

Активное обновление воды не всегда легко обособить от пассивного с использованием динамичности окружающей воды, имеющей решающее значение для реофилов, живущих на течении реки или на путях токов воды и прибрежье морей и озер, где они перехватывают транзитные ресурсы. Например, все в том же классе двустворчатых, у речной жемчужницы прохождение воды по мантийной полости обеспечивает не только мерцательный эпителий, но и расположение вводного сифона навстречу речной струе. Подставили навстречу поток тенета, добывают нищу многие личинки ручейников, неера антенн — личинки мошек; можно привести длинный ряд поясняющих примеров.

Гидробионт существует благодаря обновлению водных масс относительно тела. Обмен водных масс — условное существование и популяций гидробионтов. Этот обмен водных масс, нужный жизни, обеспечивают фильтрация и седиментация, динамичность водных масс водоема и, наконец, продвижение организмов в нем.

Даже в пределах класса двустворчатых моллюсков, на которых было разработано представление о донных биофильтрах, водообменная функция может быть с разной степенью полноты обособлена от захвата пищи.

Так, *Protobranchia* собирают свой корм — шиклок по поверхности дна длинными губными щупальцами подвижными, покрытыми ресничным эпителием и секретирующими слизь. Ряд форм, в их числе *Macoma*, то фильтруют, то нипетируют. *Septibranchia* — водостерегающие мелкую добычу хищники, и ее захват происходит как короткий акт втягивания жертвы, тогда как газообмен протекает гораздо более равномерно.

Знания интенсивности биофильтрационного взаимодействия дна и водных масс самого по себе еще недостаточно для оценки последствий процесса. Центральное понятие биофильтра имеет обоснование в соизмеримости биогеологического взаимодействия с гидрологическими процессами в естественной, географически определенной части водоема. В пояснение воспроизведены графики, продемонстрировавшие (Воскресенский, 1948) соизмеримость деятельности биофильтров с явлениями, изучаемыми классической гидрологией (рис. 1). В одном масштабе над замеренным и пропеллированным перпендикулярно берегу склоном литорали изобразжены внизу объем воды при уровне наивысшего прилива, над ним — гистограммами — объемы воды, фильтруемые мидиями в течение суток за те часы, когда поселения оказываются погруженными. Измерения сделаны для каждого метра склона дна. В некоторых участках разреза через литораль интенсивность фильтрации так велика, что вместо вертикального столбика гистограммы ее верхняя часть вычерчена в форме равного по площади прямоугольника, напоминающего бородку ключа. Ясно видно

превышение объема воды, подвергаемого изменением биофильтрации над объемом воды, статически характеризующим литонезные берега приливом.

Другой рисунок типированной работы изображает литонидии литорали о-ва Лоденшова в Канадском заливе Белого моря. Литонидиальные склоны охватываются мощным биофильтром мшист. Он и другие поща филтраторов воздушной зоны и биофильтров сублиторали, постоянно пребывающих под водой, осуществляют разорудное биоидрологическое функционирование склонов под влиянием подвижности. С этими явлениями биофильтра бионидиальности реагируют охватывающие остров динамичные водные массы моря (рис. 2).

Биофильтр — это одна из исторически развивающихся форм организации населенного дна, обусловленная подвижностью населенных водных масс относительно населенных поверхностей. Биофильтр осуществляет реакции дна с водной толщей и биологически характеризуется размерами, составом и количеством образующих организмов, спецификой и интенсивностью биоидрологических функций, положительным и взаимно действующим с соседними частями водоема.

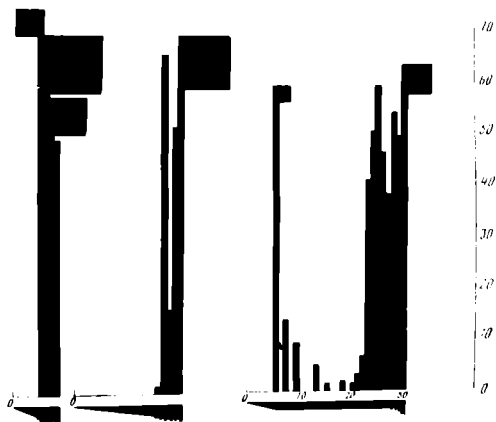


Рис. 1. Соотношение объемов воды, пропускающихся и приливом и приливом прошедшей через биофильтр литонидии о-ва Лоденшова в Белом море.

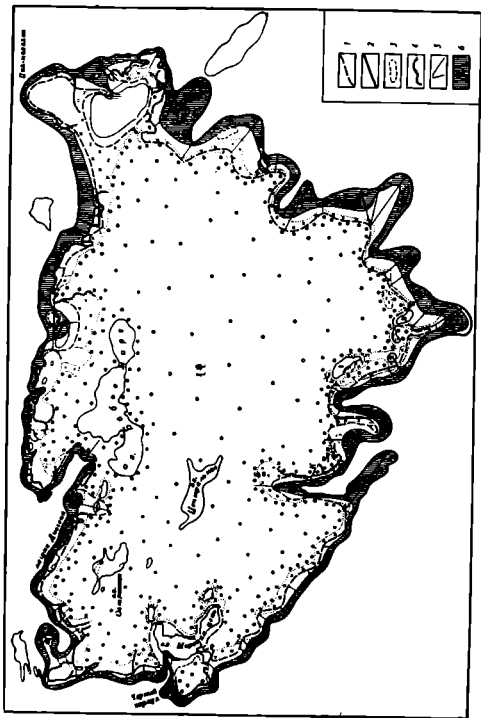


Рис. 2. Биологич. мидий осуш. зоны о-ва Лудейный в Карадагском море. 1 — верхняя граница заливаемой воды; 2 — нижняя граница заливаемой воды; 3 — лагуны; 4 — скалы; 5 — профили; 6 — учет фауны и флоры литорали; 6 — моллюк *Mulinus edulis* L.

Так, в почти неизменном виде с 1948 г. можно повторить определение биофильтра дна, данное в начале изучения. Поправками только несколько усилено внимание к качественной специфике биофильтров. Ее изучение соответствует тому вниманию к экологизации и этологизации трофологических обобщений, на котором дальновидно настаивала Н. С. Гаевская и которое стало особенно актуальным в настоящее время, хотя и в первых наших работах их значение было показано.

Напомню экспериментальное исследование, выполненное мной совместно с Г. Б. Гойхер (Зевинш). Нами был задан вопрос — если контактирующие со склоном водные массы попадают под контроль практически сплошного биофильтра мидий, как согласовать это с их расселением на стадии личинок? Не будут ли эти планктонные вейлеры и диссокопхи повреждены при сплошном отфильтровании и затем переварены? Есть ли специальные адаптации к биогеологической структуре водоема? Опыты показали — диссокопхи остаются живыми при отфильтровании, могут даже пройти живыми по пищеварительному тракту, продолжают свое развитие, переходя от пелагического к бентического существования после оседения. Более того, основные хищники — потребители мидий — морские звезды на стадии плавающей личинки извлекаются втягивающим поду биофильтром мидий. Эти бишварии, более крупные и подвижные, чем диссокопхи мидий, способны избежать заглатывания, выбраться из мантийной полости моллюсков и, таким образом, сразу оказаться на изобильном кормовом поле. Хищник адаптирован к биогеологической структуре, в которой существует многовидовая популяция.

Нашло объяснение отмеченное ранее отсутствие свободных протеаз в просвете пищеварительного тракта некоторых двусторчатых моллюсков. Белковое переваривание происходит у них путем внутриклеточного пищеварения в diverticulaх печени. Биогеологический уровень исследования поставил для разрешения этологическую задачу. Затем нашел объяснение физиологический факт и одновременно возник ряд новых вопросов для физиологических исследований. Биофильтр, рассмотренный как популяция, оказывается обеспечивает свое массовое пополнение молодью. Он осаждает ее в благоприятном биотопе, уже апробированном и освоенном предыдущими поколениями. Становятся понятными некоторые межвидовые отношения в биоценозе. Биогеологическая постановка исследований способствует продвижению на уровнях других дисциплин.

Нами не было сделано расчетов фильтрации для целого водоема. О. Г. Миронов дал первую прикидку суммарной фильтрации мидий всего Черного моря. Г. П. Кондратьев для Волгоградского водохранилища, в котором особенно мощно фильтруют поселения дрейссены, попытался вычислить объем воды, отфильтрованной двусторчатками за теплый период года, и приводит величину в 840 км^3 . Если мы сопоставим эту величину с годовым стоком Волги до за-

регулирования (позже он стал меньше) в 270 км^3 , получим превышение в три раза. Не вдаваясь в критический разбор интересных и ценных экспериментов Г. И. Кондратьева, отметим важность возможности сопоставлений на основе определенного им порядка исходных величин. В Учинском водохранилище, по определением А. А. Львовой-Качановой, дрейссены за период активной фильтрации с мая по октябрь отфильтровывают $302\,000\,000 \text{ м}^3$ воды, в два раза больше объема водохранилища.

Были количественно определены последствия жизнедеятельности биофильтров двустворок.

В Волгоградском водохранилище, по данным Г. И. Кондратьева (1970), моллюски извлекают $36\,000\,000 \text{ т}$ взвешенного вещества, из которых 26 млн. т осаждают, а 7 млн. т , по его мнению, используется в пищу. При этом минерализуется 811 тыс. т беззольного органического вещества, эквивалентного $4,5 \cdot 10^{12} \text{ ккал}$.

Переход к подсчетам подобного рода — заметное продвижение в изучении биофильтров водоемов. Фильтрующие и седиментирующие организмы, в случае если их суммарная водообменная функция сопоставима с водной массой водоема или экспериментального сосу-

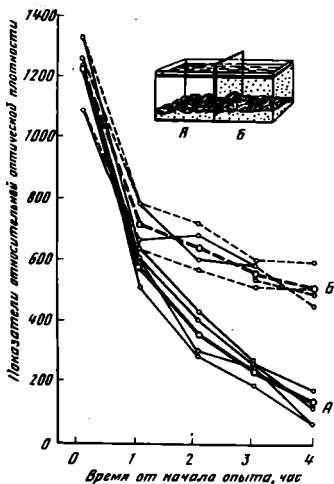


Рис. 3. Осветление воды над речным грунтом с перловицами и без них

Даны результаты четырех опытов и средняя величина (пунктирная линия) в половине аквариума с моллюсками (А) и в другой половине без них (Б)

да (аквариум, подобно луже или скоплению воды в пазухе листа зонтичного растения, — тот же водоем), создают характерный уровень биогидрологической освещенности воды. Он отражает тот или иной уровень биогидрологической дисперсии веществ в полидисперсной системе водоема — еще одно существовавшее понятие.

Полидисперсную природную систему, как подчеркнул С. Н. Скадовский (1955), полезно видеть во всяком водоеме. Это сближает экспериментальные подходы и приемы математической интерпретации явлений физической химии, с одной стороны, и гидробиологии, а также биогидрологии — с другой. При этом внимание должно быть обращено не на одни твердые взвешенные частицы, но на весь комплекс ингредиентов, в совокупности с преобладающим — H_2O образующих разнообразные природные воды. На рис. 3 показано становление такого уровня дисперсии над речным грунтом с различным населением. В большой длинный аквариум был положен песчаный грунт из Москвы-реки и залит речной водой. Угненид помещали в соответствии с их плотностью в негустых естественных поселениях. Сосуд разгораживал пополам, оставляя моллюсков лишь с одной стороны перегородки, и затем проводили ряд последовательных нефелометрических определений оптической плотности, в половинках с разным населением. Изменения оптической плотности изображают кривые графика. В других, более продолжительных экспериментах показатель оптической плотности в половинке с червонцами через пять суток достиг 77, а над грунтом без двустворок снизился лишь до 137.

На Белом море, по нашим опытам, вода над отравленным грунтом, в отличие от биологически активного, никогда не достигала свойственной морю прозрачности (Воскресенский, 1948). Она быстро устанавливалась над грунтом населенным. Разумеется, уровень биогидрологической дисперсии — незастывшая, но колеблющаяся величина. Оперируя большими отрезками времени, можно уловить тенденции к изменениям, отражающие, в частности, сукцессионные сдвиги в гидробиоценозах.

Уровень биогидрологической дисперсии — понятие, близкое к трофологическому представлению о критической концентрации пищи. К настоящему времени большим числом исследований, особенно на кладоцера, с которыми много экспериментировала Н. С. Гаевская и ее последователи, показаны минимальные концентрации водорослей и бактерий. С понижением их содержания до такого уровня в своей среде популяции ракообразных начинают испытывать недоедание, снижают плодовитость и обнаруживают другие признаки угнетения, вплоть до вымирания. Изъятию частиц в воде противостоит обогащение ими. Оно тоже может быть биогидрологическим. Поэтому как на явление, противоположное биогидрологическому осветлению и иной потере содержащихся в природной воде взвешенных компонентов, следует указать на противостоящее биогидрологическое диспергп-

р о в а н и е. Оно выражается в обогащении водных масс взвешенными частицами вследствие жизнедеятельности поселоний гидробионтов. Так, например, вода взмучивается над илистыми грунтами, где рожется мизиды. Течения относят обогащенную этой взвесью воду. Можно сделать внушительный список донных животных диспергаторов. В той или иной степени всякий биофильтр может проглатывать себя как биодиспергатор водоема, образуя взвешиваемой размерности и плотности или же становясь источником потока наносов, как поселения мидий.

Биогидрологическое диспергирование доводится наблюдать при экспериментальном измерении скорости фильтрации по осветлению воды. Полученная при расчетах интенсивность фильтрации с отрицательным знаком оказывается не расчетным поиском, но реальностью, выражающей противоречивость, присущую биогидрологическому взаимодействию дна и водных масс.

Кроме потоков взвешенных наносов, массовые поселения биодиспергаторов питают потоки биогенных влекомых наносов в форме фекалий и псевдофекалий. Их перехватывают биофильтры специально адаптированных организмов. Так, псевдофекалии, созданные поясом мидий, становятся пищей для ряда полихет и питающих наплот двустворчатых моллюсков. Давно описанное зональное расселение организмов на склоно или вдоль по течению, с точки зрения представления о биофильтрах, трактуется как биогидрологическая система из последовательно функционально дополняющих друг друга биофильтров. В биофильтре мидий с самого начала мы видели лишь один из элементов биогидрологической структуры моря, также расценивали и пресноводные биофильтры уловид. В этом отношении трактовка близка к изложенной Е. С. Незвестновой-Жадиной и В. И. Жадиным в их фундаментальных исследованиях рек.

Изучение фильтрационной функции у планктонных животных было начато задолго до формирования представлений о биофильтрах дна водоемов. Анализ огромных накопленных планктологией материалов, развитие методических подходов и обобщающих идей раскрыло сейчас грандиозное значение биофильтров водной толщи морских и континентальных водоемов, о которых в итоге первых работ по биофильтрам дна мы только еще задавали вопрос, — каковы следствия биогидрологической деятельности живых покровов, колеблющихся при своих вертикальных миграциях, ловящих, переносящих, преобразующих свой улов, порожденных золотым дождем солида в слое фотосинтеза.

Явление биофильтра как биогидрологическое присуще водной толще так же, как и области ее контакта с дном. Ныне это общепризнанно, и, что особенно важно, биоэкологией выявлен огромный круг фактов, показывающей передачу вещества и энергии от горизонта к горизонту и особенности специфичных адаптаций к ее реализации, связанных со способом питания и подвижностью обитателей водной толщи.

Градиенты вдоль потока, протекающего по взаимодействию с биофильтром дна, должны вытесняться не только в составе или численности частиц, так и растворенных веществ водных масс, но и в составе донного населения, количественном и качественном. При необходимости оценивать и сопоставлять биофильтры в различных показателях не менее важно выявить их специфичность. Благодаря ему они дополняют друг друга в системе биогеографического функционирования водоема.

Для пресных вод примером последовательного использования популяциями трофического материала могут служить описанные Э. И. Изюминой и А. А. Львовой-Качановой биофильтры системы дна Учинского водохранилища. Оседки, создаваемые мощным пологом дрейссон, затем преобразуются биогеографически значительными поселениями хирономид. Общей составительной величиной для массовых поселений фильтраторов и седиментаторов была и остается, прежде всего, объем контролируемой биофильтрами воды, или показатель биогеографического обмена водных масс.

Важно охарактеризовать количественно поток энергии, проходящий, усваиваемой и рассеиваемой отдельным природным биофильтром или их последовательной совокупностью, биогеографическим коэффициентом. Поток энергии, выраженный в калориях, позволяет с одним притоком в общих единицах сопоставлять различные биогеографические. Интенсивность потока энергии была для популяций сферид олов недавно вычислена А. Ф. Алимовым (1970).

Биофильтры дна могут быть с пользой изучены или заселены на пути миграций атомов. Так, Кундлер охарактеризовал количественно бюджет фосфора у популяции мидии на илестях прибрежных штата Джорджия. Учет биогенных элементов дает при оценке биофильтров универсальные показатели.

При всей ценности измерения объема взаимодействующей воды, потоков энергии, миграций атомов или даже породачи и трансформации органических соединений по контуру биофильтров всего этого совершенно недостаточно для понимания биогеографического функционирования. Оно сложно и основано на специфических биогеографических позициях, занимаемых массовыми популяциями по-разному адаптированными видами. Биогеографически необходимо выявлять не только со стороны их широкой сравнимости, но и со стороны специфичности, это обязательно для выяснения биогеографической структуры и биогеографического функционирования водоема.

Такой подход важен и при решении практических задач. Дрова, сухой навоз, навоз перестали быть главными источниками энергии для человечества. От органического мира стремятся получить не калории, а в достаточном количестве вещества определяющего качества — тела животных, растений и минералы или же результаты их специфичной видовой жизнедеятельности. Специфич

ный состав и специфичная жизнедеятельность определяют практическую значимость и потребительскую ценность масс организмов. Не только калории, но даже соотношение белков, жиров, углеводов, равно как и набор аминокислот или витаминов, еще совсем недостаточны для определения ценности биологического продукта, получаемого из водоема.

Н. С. Гаевская считала очень важным отстаивать специфику гидробиологических исследований. Вводя тонкие методы физики, химии и физиологии, она не подменяла поиски гидробиологических закономерностей констатацией у водных организмов общих свойств живого или физико-химических показателей, присущих не только живым существам.

В обобщающей статье «О пищевой селективности у животных-фильтраторов» Н. С. Гаевская (1949) выразила озабоченность с позиций биолога-трофолога по поводу представлений о биофильтре моря:

«Опыты К. Воскресенского (1948) показали, что кишечнокишечник *Mutilus edulis* может оставаться незаполненным даже в тех случаях, когда мидия осаждаёт из воды на своих улавливающих аппаратах огромные количества взвеси. В объяснении этих и других своих наблюдений К. Воскресенский присоединяется к хорошо известным данным о том, что «на губных щупальцах (мидий. — Н. Г.), особенно развиты чувствующие элементы. Они определяют заглатывание или отвергание осаждаемого материала» (стр. 66). Однако, несмотря на это, автор продолжает оставаться на позициях теории безвыборности питания, резюмируя положение таким образом: «Мидия удерживает любой взвешенный материал, независимо от его питательной ценности и не обладает аппаратами его сортировки» (стр. 70). К. Воскресенским (loc. cit.) превосходно, и при этом впервые, освещена мощная и многообразная роль, которая принадлежит поясам моллюсков — фильтраторов в биогадрологии моря. В основе этой роли лежат дыхательная и трофическая функции животного-фильтратора. По отношению к трофической функции, с нашей точки зрения, именно активное избирательное отношение фильтраторов к sestonu определяет существо, направление и скорости процессов метаморфоза фильтруемой взвеси в одной системе биофильтра и взаимодействующих с ним водных масс...» (стр. 171).

Относительно процитированных высказываний Н. С. Гаевской надо прежде всего заметить, что речь идет об отфильтровывании, а не заглатывании. Далее, нам с самого начала была очевидна обязательность, наряду с описанием биофильтров в общих показателях объема процеженной воды и весе седиментов, показать качественную специфичность и через это, как необходимость, взаимную функциональную дополняемость зонально расположенных литоральных поселений животных. Главным же на том, теперь довольно далеком этапе первого обоснования биофильтров было выявление их распространенности и сравнимости. Однако,

когда обозначился масштаб воздействий прибрежных биофильтров, был сразу поставлен вопрос о судьбе плавающих личинок. Почему биофильтр мидий не уничтожает свое потомство, сменяющее поколение? Опыты, поставленные мною и Г. Б. Гойхер (Зевинкой), обнаружили жизнеспособность отцеженных диссоковых мидий, а также личинок их хищников — морских звезд. Приобрело экологический смысл и адаптивное объяснение отсутствие протеолитических ферментов в просвете пищеварительного тракта некоторых двустворок, ранее указанное в литературе. Извлекая при фильтрации личинок, биофильтр пополняет себя молодыми особями и селит их на испытании благоприятном субстрате. В своих провлениях биофильтр выражает адаптивные особенности, специфичные для вида или приспособленных к ним хищников и паразитов.

Точно так же адаптивный характер носит и извлечение из воды взвешенных частиц того или иного размера или разной пищевой ценности. Н. С. Гаевская показала значительную лабильность поведения в этом отношении дафнид. Она подразделила их отношения к частицам на последовательные периоды приспособительного изменения трофической реакции. Для дафнид, с ведущим значением в их фильтрационной функции извлечения корма, изменение скорости фильтрации в короткий срок очень важная адаптивная черта поведения. Она описана даже для парамедии. В то же время эволюционная отработанность изменений темпа и качества фильтрации как по скорости, так и по степени зависит от частоты ситуации, в которых животному при нормальных экологических условиях приходится испытывать необходимость разрешать задачи подобного рода. Если они редки, то и адаптация не была отретенирована и запрограммирована в эволюционном развитии. Так, вероятно, и происходит в чистых водах моря. Кроме того, на переход в иной режим фильтрации, помимо пищевой ценности частиц, влияет и осуществление вододвигательным аппаратом при пропуске воды других функций, кроме извлечения корма. Их обозначилось, как было показано, уже несколько, кроме трофической.

В пользу широкого понимания темпа фильтрации воды особью говорит диапазон объема воды, проходящей сквозь мантийную полость двустворчатых моллюсков. На единицу веса морских батинальных бивальвий приходится очень большой объем, прибрежных — поменьше. У обитателей обогащенных питательным материалом внутренних пресных вод, улитки, на единицу веса приходится много меньше пропускаемой воды, чем у пришедших из полусоленых морей и авандельт дрейссен. И интенсивность фильтрации, и ее изменчивость могут быть поняты на основе изучения становления конкретного таксона — вида, рода, семейства в их истории.

И причина, и неостоятельность фильтрации, конечно, требуют дальнейшего изучения.

Фильтратор может фильтровать или не фильтровать, если неодобная завесь угнетает его жизнедеятельность или если у него выработаны адаптации в форме соответствующего изменения поведения. Прекращение фильтрации или изменение ее скорости уже содержат черты избирательности. Как правило, сверх этого получение нужной пищи нужного качества обеспечивают морфофункциональные адаптации к среде обитания, характерной для вида. Насущно важно знать относительную степень всегда неполной выборности питания, равно парамеции, дафнии, мидии и кита.

«Избирательное, а не пассивное отношение к пищевым качествам фильтруемого материала в той или иной степени присуще всем фильтраторам», как точно определила Н. С. Гаевская в 1949 г.

Со всей сдержанной силой своего темперамента Надежда Станиславовна Гаевская боролась за биологичность и за многогранность трофологических исследований. Значение ее личности и устремлений особенно ощутимо теперь, при возрастающем внимании к сложности качественно различных гидробиологических и биогеографических явлений, какими следует видеть и исследовать популяции фильтраторов в широком понимании и биофильтры водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. 1988. Некоторые особенности фильтрации у двустворчатых моллюсков.— Сб. «Моллюски и их роль в экосистемах». Л., «Наука».
- Воскресенский К. А. 1945. Биофильтры диторали и соображения к построению биогеографии прибрежья.— Гос. океаногр. ин-т. Доклады, № 58.
- Воскресенский К. А. 1946. Об иттенсивности реакции населенного дна с водными массами.— Вестник Моск. ун-та, № 1.
- Воскресенский К. А. 1946. О влиянии организмов на циркуляцию вод.— Гос. Океаногр. ин-т. Доклады, № 105.
- Воскресенский К. А. 1948. Пояс фильтраторов, как биогеографическая система моря.— Труды Гос. океаногр. ин-та, вып. 6 (18). Гидрометеорол. изд.
- Воскресенский К. А. 1957. Иттенсивность водообмена у дрейфесены. Тез. Докл. Совещ. по биол. проблемам новых водоемов. Горький.
- Воскресенский К. А. 1959. Осветление воды над грунтом, заселенным устрицами, и данные об иттенсивности их водообмена.— Труды V научн. конф. по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Мянси. Изд. Бол. гос. ун-та.
- Гаевская Н. С. 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи.— «Сб. памяти акад. С. А. Зорнова». М., Изд-во АН СССР.
- Гаевская Н. С. 1949. Пищевая активность у животных фильтраторов.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, т. 1.
- Гаевская Н. С. 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства.— Труды Совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. М.
- Зенкевич Л. А. 1930. Количественный учет донной фауны Печорского района.— Труды Морск. научн. ин-та, т. II, вып. 4.
- Зенкевич Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. II, 1951, т. I; М., «Сов. Наука».

- Зернов С. А.* 1934. Общая гидробиология. М.— Л.
- Кондрагьев Г. П.* 1963. О некоторых особенностях фильтрации у пресноводных моллюсков.— Научн. докл. высш. школы, биол. науки, № 1.
- Кондрагьев Г. П.* 1969. Величина фильтрационной работы некоторых двустворок Волгоградского водохранилища.— Сб. «Влияние хозяйственной деятельности на животный мир Саратовского Поволжья». Изд. Саратов. гос. ун-та.
- Кондрагьев Г. П.* 1970. О масштабах фильтрационной и минерализационной работы некоторых двустворок в Волгоградском водохранилище.— Сб. «Вопросы физиологической и популяционной экологии». Изд. Саратов. гос. ун-та.
- Львова-Качанова А. А.* 1971. О роли дрейссены *Dreissena polymorpha* Pallас в процессах самоочищения воды Учинского водохранилища.— Сб. «Комплексные исследования водохранилища», вып. 1. МГУ.
- Миронов Г. Н.* 1948. Фильтрационная работа и питание мидий Черного моря.— Труды Севаст. биол. ст., т. VI. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Михеев В. П.* 1966. О скорости фильтрации воды дрейссеной.— Труды Ин-та биол. внутр. вод, вып. 12 (15).
- Муравейский С. Д.* 1946. Процесс стока как географический фактор.— Изв. АН СССР, серия геогр. и геофиз., т. X, № 3.
- Муравейский С. Д.* 1960. Реки и озера. Гидрология. Сток. О некоторых важных положениях биогеографии. М., Гос. Изд. геогр. лит.
- Сладковский С. Н.* 1955. Экологическая физиология водных организмов. М., «Сов. Наука».
- Чузунов Н. Л.* 1923. Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в Северном Каспии и типичных водоемах дельты Волги.— Труды Астрах. нхтбол. лабор., т. V, 1.
- Yonge C. M.* 1928. Feeding mechanisms in the invertebrates.— Biol. rev., v. 3.
- Jorgensen C. B.* 1960. Biology of suspensions feeding. N. Y., Pergamon Press.
- Petersen C. G., Boysen-Jensen P.* 1911. Valuation of the sea. I. Animal life of the sea — bottom, its food and quantity (quantitative studies).— Rep. Dan. biol. st., v. XX.

СОДЕРЖАНИЕ

Основные принципы трофологического направления в гидробиологии	5
Профессор Н. С. Гаевская как ученый и педагог. П. Л. Пирожников	10
Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства Н. С. Гаевская	18
О некоторых задачах трофологии водных организмов в связи с ком- плексным использованием водных ресурсов. Г. В. Никольский	38
Очерк истории изучения питания водных животных. Н. Н. Смирнов	53
О гидробиологии как науке и месте в ней трофологических исследо- ваний. П. Л. Пирожников	75
Трофология и поведение гидробионтов. Б. П. Мантейфель	85
Значение трофологических исследований при изучении биологической продуктивности водоемов. В. Я. Леванидов, Н. П. Куренков	95
Усвоение пищи водными беспозвоночными. Е. А. Цихон-Лукашина, И. Н. Солдатова	108
Интенсивность дыхания и биологическая продуктивность водных жи- вотных. А. С. Константинов	122
О возможностях оценки роли гидробионтов в трансформации энергии по величине потребления кислорода. Е. В. Каширская, А. С. Констан- тинков	149
Морфофункциональные типы питания ветвистоусых ракообразных (Cladocera, Crustacea). Н. Н. Смирнов	164
О питании свободноживущих пресноводных веслоногих (Copepoda, Crustacea). А. В. Монаков	171
Питание амфипод Черного моря. И. И. Грезе	183
Роль некоторых представителей Odonata, Hemiptera и Coleoptera в тро- фике пресных водоемов. Н. А. Березина	206
Питание морских переднежаберных моллюсков. Е. А. Цихон-Лукашина	212
Эффективность использования первичной продукции в трофических цепях морских бассейнов. А. Ф. Карпевич	226
Особенности нагула рыб и некоторые проблемы рационального ис- пользования природных ресурсов водоемов. М. В. Желтенкова	276
Питание белого <i>Hyporhamphichthys molitrix</i> (Val.) и пестрого <i>Aristichthys nobilis</i> (Val.) толстолобиков в естественных водоемах и прудах СССР. Е. В. Боруцкий	299
О затратах энергии на процесс дыхания и суточные ритмы поглоще- ния кислорода у рыб. Г. Д. Полянов	323
Новый метод определения рационов у беспозвоночных в природных условиях. Е. А. Цихон-Лукашина, Г. Г. Николаева	332
Новые методы культивирования Cladocera. И. Б. Богатова	340
Трофология и биофильтры водоемов. К. А. Восиресенский	361

УДК 591.53(577.472)

Основные принципы трофологического направления в гидробиологии. Борухин Е. В., Воскресенский К. А., Карзинкин Г. С., Коштанкин А. С., Мантейфель В. П., Никольский Г. В., Пирожников П. Л., Полянов Г. Д., Смирнов Н. Н. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 5—17.

Гидробиология как наука развивалась в связи с развитием проблем народного хозяйства. Трофологическое направление признает, что биологические, в том числе биопродукционные процессы представляют собой форму движения высшего порядка со своей специфической закономерностью. Необходимо учитывать видовую специфику морфологических, физиологических, биохимических, поведенческих и других адаптаций. Интенсивное развитие энергетического направления сопровождалось в ряде случаев излишним увлечением предполагаемой универсальностью термодинамических концепций и абсолютичностью. Нужна коренная биологизация энергетического направления.

УДК (092)

Профессор Н. С. Гаевская как ученый и педагог. Пирожников П. Л. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 18—37.

Основные этапы научной деятельности Н. С. Гаевской — экспериментальные изучение изменчивости беспозвоночных под воздействием различных факторов, протистологические исследования, изучение фауны пресейных Байкала, изучение питания водных беспозвоночных, разработка методов изучения питания, включая методы получения стерильных беспозвоночных и их кормовых объектов, разработка методов массового культивирования беспозвоночных и водорослей. Педагогическая деятельность, включая подготовку специалистов с высшим образованием и научных кадров.

УДК 591.53(577.472)

Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главной проблемы биологических основ рыбного хозяйства. Гаевская Н. С. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 18—37.

Воспроизводится доклад, впервые опубликованный в 1955 г., о задачах и методологии трофологических исследований. Вскрыты противоречия в пищевых отношениях как основа решения проблем биологической продуктивности. Указана необходимость дифференцированного учета пищевого значения отдельных групп растительной продукции, адаптаций различных групп организмов.

Библиогр. 40 назв.

УДК 591.53(577.472)

О некоторых задачах трофологии водных организмов гидробиологических исследований в связи с комплексным использованием водных ресурсов. Пирожников П. Л. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 38—52.

Разработка научных основ комплексного использования водных ресурсов в условиях изменяемой человеком среды. Вода, используемая в любой отрасли, должна работать и на производство рыбной продукции. Очевидное значение трофологических предпосылок в решении рыбохозяйственных вопросов. Кооперация между рыбным хозяйством и сельским хозяйством, коммунальным хозяйством, энергетикой, промышленностью. Значение трофологических исследований в разрешении проблемы чистой воды. О применимости математической интерпретации пищевых отношений. Рассматривается эффективность использования растительной продукции. Крупная роль гидробиологов и ихтиологов в решении рыбохозяйственных проблем и проблем водоснабжения.

Библиогр. 34 назв.

УДК 591.53(577.472)

Очерк истории изучения питания водных животных. Смирнов Н. Н. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 53—74.

На основе оригинальных публикаций рассматриваются накопление фактов и развитие идей в области трофологии водных животных, начиная от древнейших представлений. Прослежено возникновение экспериментального метода исследования. Сделана оценка влияния разработки методов массового выращивания водных беспозвоночных на развитие исследований о питании. Принята во внимание русская литература XVIII в.

Библиогр. 140 назв.

УДК 591.53(577.472)

О гидробиологии как науке и месте в ней трофологических исследований. Парожников П. Л. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 75—84.

Факторы возникновения и формирования гидробиологии. Стабильность водных биоценозов и причины сукцессии. Развитие понятия гидробиологии и ее определенная в трудах русских гидробиологов. Формулирование трофодинамического и трофологического направлений Н. С. Гаврилина. Основное значение пищевых взаимоотношений для появления биопродукционных процессов. Схемы трофических отношений в водоемах, предлагающиеся различными авторами. Иллюстрированное формирование высокопродуктивных биоценозов. Библиогр. 38 назв.

УДК 591.53(591.51)

Трофология и поведение гидробионтов. Мантейфель Е. П. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 85—94.

Вопрос о пищевых взаимоотношениях и особенностях питания водных организмов — один из коренных. Без изучения доступности кормовых объектов нельзя полноценно изучать энергетику пищевых цепей. Большое значение имеет изучение оборотительно-пищевой комплекса поведения в системе трофофа. Поведенческие особенности животного рассматриваются как мощная адаптационная система. Обычно, чем выше развит поведенческий комплекс, тем ниже популяционная плодовитость. Унаследованы основные оборотительные особенности поведения. О поведенческих особенностях водных беспозвоночных известно мало, в отношении рыб сведения несколько полнее. Рис. 1. Табл. 1. Библиогр. 29 назв.

УДК 591.53(577.472)

Значение трофологических исследований при изучении биологической продуктивности водоемов. Лезанов В. Я., Куреннов И. И. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 95—107.

Питание гетеротрофных организмов составляет единственный механизм, с помощью которого осуществляется переход энергии на всех трофических уровнях. От реальных сведений о питании зависит истинность наших представлений о динамике вещества и энергии в экосистеме. Представление о трофических уровнях обладает существенными недостатками, поскольку части популяций и даже одна особь могут находиться одновременно на нескольких трофических уровнях. Пределом экологической делимости является особь, в универсальное выражение всех процессов в экосистеме и энергетических единиц не во всех отношениях удовлетворительно. Рассматриваются измерители и коэффициенты, применяемые в трофологии и случаи их неверного употребления. Отмечается динамичность таких измерителей. Анализируются предпосылки избыточного питания. Библиогр. 49 назв.

УДК 591.53(577.11)

Усвоение пищи водными беспозвоночными. Цихоп-Лукашина Е. А., Солодатов И. Н. Сб. «Трофология водных животных, итоги, задачи». М., «Наука», 1973, 108—121.

Анализ данных по усвояемости пищи у 41 видов донных беспозвоночных показал, что средняя усвояемость детрита и растительной пищи имеет средние значения — 65%, тогда как усвояемость животной пищи значительно выше — 90%. Абсолютные факторы среды (температура, соленость) не оказывают значительного влияния на усвояемость пищи. Усвояемость претерпевает изменения с возрастом животных. Максимальная величина наблюдается в начале жизни. Табл. 5. Библиогр. 60 назв.

УДК 591.12(577.472)

Интенсивность дыхания и биологическая продуктивность водных животных. Костяев И. А. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 122—148.

Дается оценка категориям в области интенсивности дыхания и биологической продуктивности. Анализируются основные типы дыхания и обмена, допустимость апроксимации и осреднения, различия дыхания от возраста, стадии и физиологического состояния, различия респираторной активности отдельных тканей. Взаимосвязь биологической продуктивности смешивают иное явление — образование органического вещества живыми существами. Необходимость учета потери органического вещества в результате агрессии паразитов, пока недоучитываемой. Анализируются балансовые уравнения. Границы применимости энергетического подхода. Библиогр. 77 назв.

УДК 591.12(577.472)

О значимости оценки роли гидробионтов в трансформации энергии по величине потребления кислорода. Каширская Е. В., Константинова А. С. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 149—163.

На материале оригинальных данных сравниваются энерготраты личинок хирономид, рассчитываемые по величине газообмена и редукиции веса. Убыль веса определялась в опытах с животными, голодавшими 24 и 72 часа. Выявлены видовые различия. Оценивается точность выражения энерготрат по величине потребления кислорода. Энергия веществ, утрачиваемых одной популяцией, может утилизироваться другой, вследствие чего оценка энергопотерь на популяционном (экосистемном) уровне приобретает другой смысл.

Рис. 1. Табл. 5. Библиогр. 15 назв.

УДК 591.53(595.324)

Морфофункциональные типы питания ветвистоусых ракообразных (Сидорова, Сидорова). Смирнов Н. Н. Сб. «Трофология водных животных, итоги и проблемы». М., «Наука», 1973, 164—170.

На основании имеющегося фантастического материала могут быть выделены: 1) фильтраторы первичные — с насосной камерой, действующей по типу всасывающего насоса и не-тапу поршневого насоса; 2) фильтраторы вторичные, сооткрывающие пасть с субстратов и лишь затем фильтрующие ее; 3) формы, утратившие фильтрационный способ добывания пищи; 4) плотоядные и хищники.

Рис. 2. Библиогр. 17 назв.

УДК 591.53(595.34)

О питании свободноплавающих пресноводных веслоногих (Сорова, Сидорова). Монаков А. В. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 171—182.

Рассматриваются типы питания — личное, фильтрация и активный сбор пищевых объектов с поверхности субстратов, а также смешанное питание, пищевой спектр, избирательность, пластичность питания, зависимость питания от факторов среды, индекс усвоения, влияние пищи на жизненные циклы и плодовитость.

Рис. 3. Табл. 2. Библиогр. 68 назв.

УДК 591.53(595.371)

Питание амфигод Черного моря. Гриве Н. Н. Сб.: «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 183—205.

Статья посвящена выяснению пищевых спектров 31 вида амфигод Черного моря и основным количественным закономерностям питания некоторых из них. По составу пищи исследованные виды амфигод можно отнести к четырем трофическим группам: а) растительноядным, б) детритоядным собирающим и частично фильтрующим, в) растительно-детритоядным, г) детритоядным-факультативным хищникам. Исследованы избирательность питания, время прокондиции пищи через кишечник рачков, суточные ритмы и суточные районы у нескольких массовых видов амфигод на биоценозах цистоэври. Установлено, что избирательность по отношению к растительной пище у амфигод слабая, некоторые предпочтения можно отметить по отношению к микрообъекту цистоэври в целом (диатомовые водоросли); суточные ритмы питания хорошо выражены у большинства растительноядных видов, интенсивность питания которых повышается в темное время суток; величина суточных районов растительноядных амфигод сильно колеблется в зависимости от температуры воды, вида пищи, размеров (длины, веса) и физиологического состояния особей и может достигать до 286% от веса тела рачков. Рассчитано, что популяциями *Deutropea spinosa*, *Amphithoe vailanti*, *Artegua bipinosa*, *Gammarus carinatus*, *Gammarus inaequalis* в течение года потребляется около 4 кг органического вещества с 1 м² дна, занятого биоценозом цистоэври.

Рис. 6. Табл. 9. Библиогр. 31 назв.

УДК 591.53(595.7)

Роль некоторых представителей Odonata, Meshipera и Coleoptera в трофике пресных водоемов. Березина Н. А. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., Изд. «Наука», 1973, 200—211.

На основе изучения биологии питания, различая величины радиусов, возрастные изменения питания, избирательность, делаются выводы, что у личинок насекомых пищевой спектр широк; выражена пищевая пластичность и избирательность; величина суточного относительного радиуса обычно превышает 100% и могут превышать 1000%; многие личинки насекомых могут захватывать очень крупную добычу и способны к длительному голоданию.

Табл. 1. Библиогр. 27 назв.

УДК 581.53(584.32).

Питание морских переднежаберных моллюсков. Цехон-Лукина Е. А. Сб. «Трофология водных животных, итоги, задачи». М., «Наука», 1973, 212—225.

Дана сводка по качественному составу пищи и интенсивности питания у морских переднежаберных моллюсков. Качественный состав пищи изучен у 175 видов из 33 семейства морских прообразных, а интенсивность питания — у 17 видов.

Среди исследованных животных имеются детритофаги, фитофаги и хищники.

Табл. 2. Библиогр. 70 назв.

УДК 581.53(577.472)

Эффективность использования первичной продукции в трофических цепях морских бассейнов. Карпечич А. Ф. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 226—275.

В океане, Черном море, глубоководной части Каспийского моря основная масса продукции направляется в пелагическую пищевую цепь (п. д.). В Аральском море, Северном Каспии — в доиную. Азовское море носит промежуточный характер. В бассейнах океанического типа не менее 70% первичной продукции снова пелагической п. д. Около 2% продукции консументов является трофическими тупиками (т. т.) и может быть использовано человеком без нарушения п. д. Основная масса продукции т. т. является «промысловыми тупиками», в результате в сбалансированных экосистемах на долю человека остаются крохи. Экосистемы внутренних морей были менее сбалансированы, т. т. — более мощными и выход товарной продукции более высоким. В последние годы наблюдается перемещение использования первичной продукции в первых трофических уровнях консументов с доинной в пелагическую п. д. В результате наблюдается повышение использования зоопланктона рыбами-планктофагами, недоиспользование фитопланктона, фито- и зообентоса и огромное развитие массовых короткоциклового рыб. Эти сдвиги приводят к углублению несбалансированности трофических уровней и сжимают качество и количество промысловой продукции. Улучшение промысловой продукции возможно путем воздействия на трофические уровни консументов (урегулирование кормовой базы рыб, улучшение видовой состава планктофагов, разведение наиболее ценных абригенов и акклиматизацию, их охрана и регулирование промысла).

Рис. 8. Табл. 3. Библиогр. 63 назв.

УДК 581.53(577.472)

Особенности нагула рыб в некоторые проблемы рационального использования природных ресурсов водоемов. Желтемирова М. В. Сб. «Трофология водных животных», итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 276—298.

Автор приходит к следующим выводам для рыб внутренних и океанических вод. С ростом рыб меняется их пища и области нагула. Численность популяции влияет на протяженность миграционного пути и величину области нагула. Во многих случаях фактором, определяющим условия нагула, является межвидовая конкуренция из-за пищи. Вылов ценных промысловых рыб ведет к замене их малоценными или сорными рыбами. При установлении минимального промыслового размера и величины интенсивности промысла следует учитывать особенности использования рыбами нормовых ресурсов водоема. Недочет эти особенностей ведет к превращению ценных природных кормов в трофические тупики, т. е. и выключению их из участия в формировании ценной рыбной продукции.

Рис. 5. Библиогр. 68 назв.

УДК 581.53(587)

Питание белого Нурорфталмичтисы mollirix (Val.) и пестрого *Aristichthys nobilis* (Val.) толстолобиков в естественных водоемах и прудах СССР. Вурдиш Е. В. Сб. «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 298—322.

Рассматривается питание толстолобиков в естественных водоемах и прудах в различных возрастах, и в различных зонах, в разные сезоны. Суммарованы данные по питанию гибридов белого и пестрого толстолобиков. Состав пищи видоизменяется, причем переменны в питании не столько быстроты роста. Хорошо потребляются синезеленые. Ограничивать антимитотицином белого толстолобика может не видовой состав фитопланктона, а инвизивная конкуренция фитопланктона и детрита.

Библиогр. 91 назв.

УДК 591.12(597)

О затратах энергии на процесс дыхания и суточные ритмы поглощения кислорода у рыб. Поляков Г. Д. Сб.: «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 323—331.

Описан прибор для измерения затраты энергии на процесс дыхания рыб в результате его применения. У сеголетков карпа на процесс дыхания расходуется 0,08—0,12% общего расхода энергии на все жизненные функции. Малая величина затрат обеспечивает широкую независимость уровня освоенного обмена в скорости поглощения кислорода от его парциального давления и является важным приспособительным свойством.

В конце осени и начале зимы обнаружены два максимума интенсивности дыхания — в 10 и 16 час. В январе — феврале утренний максимум снижается, вечерний исчезает, появляется ночной — около 24 час. В конце февраля — марте ритмичности дыхания не обнаруживается, к этому сроку сеголетки карпа сильно истощены. Во время наблюдавшихся максимумов дыхания (обмена) уменьшение веса сменялось небольшим увеличением, очевидно вследствие оводнения тканей.

Рис. 2. Табл. 2. Библиогр. 13 назв.

УДК 591.53(577.472)

Новый метод определения рационов у беспозвоночных в природных условиях. Цихоин-Лукачина Е. А., Никольева Г. Г. Сб.: «Трофология водных животных, итоги, задачи». М., «Наука», М., 1973, 332—338.

На примере краба *Hemigrapsus penicillatus* было установлено, что зависимости количества непереваренной пищи, выделяемой животными после отлова из водоема и после лабораторных опытов от веса тела описываются степенными уравнениями; степенные коэффициенты в зависимости количества потребленной пищи от веса тела имеют близкие значения. Основываясь на этих фактах, авторы предложили метод расчета количества потребленной и непереваренной пищи у животных в природных условиях.

Табл. 1. Библиогр. 27 назв.

УДК 595.324

Новые методы культивирования *Scladosega* Богатова И. Б. Сб.: «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 340—360.

Дается краткий исторический обзор и анализ современного состояния разработки методов массового культивирования *Scladosega*. Пищевая ценность *Scladosega* меняется в зависимости от условий окружающей среды. Принципиальным отличием методов полуавтоматизации *Scladosega* в сетчатых садках от разработанных ранее является непрерывное удаление из культуры продуктов обмена и поступление естественного корма на водоема. При культивировании *D. magna* этим методом удается поддерживать длительное время биомассу на уровне 5—6 г/м² и получать в среднем продукцию 200—300 г/м² в сутки. При культивировании *Scladosega* получаема продукция 30—40 г/м²/сутки. Экологический метод культивирования *Scladosega* в зарыбленных выростных прудах позволяет повысить продукцию зоопланктона за сезон в 8—10 раз и увеличить рыбопродуктивность прудов.

Рис. 1. Табл. 4. Библиогр. 82 назв.

УДК 591.53 (577.472)

Трофология и биофильтры водоемов. Воскресенский К. А. Сб.: «Трофология водных животных, итоги и задачи». М., «Наука», 1973, 361—377.

Биогидрология в своем возникновении и последующем развитии тесно связана с трофологией. Анализ понятий интенсивности биогидрологического взаимодействия населенного дна с водными массами, интенсивности фильтрации населенного дна, объема осветляемой воды, биофильтров водоемов, биогидрологического уровня диверсии и взаимодействия биофильтров в биогидрологической системе моря показывают особую важность на данном этапе выявлять биологическую специфичность взаимодействий масс организмов со своей средой обитания, как это особенно подчеркивала И. С. Гельман.

Рис. 3. Библиогр. 28 назв.

Трофология водных животных

**Утверждено к печати
Научным советом
по проблемам гидробиологии, ихтиологии
и использования биологических ресурсов водоемов
Академии наук СССР**

**Редактор Н. Н. Смирнов
Редактор издательства А. М. Гадалевич
Художник В. Ф. Соболев
Художественный редактор Н. Н. Власки
Технический редактор В. А. Григорьева**

**Слано в набор 2/Х 1972 г.
Подписано к печати 29/ХII 1972 г.
Формат 60×90^{1/4}. Бумага № 1. Усл. печ. л. 24.
Уч.-изд. л. 27,7. Тираж 1000. Тип. зак. 1250. Т-20144.
Цена 3 руб.**

**Издательство «Наука»
103717 ГСП, Москва, К-62, Подосенский пер., 21
2-я типография издательства «Наука».
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10**