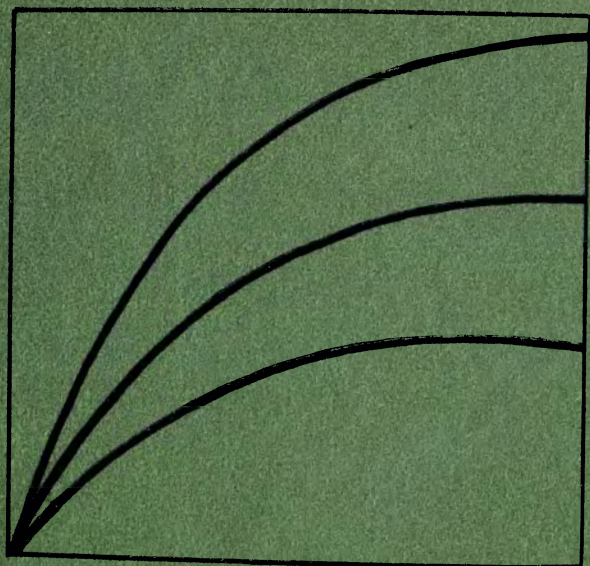


Л.М.Суценья

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ
ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ПИТАНИЯ
РАКООБРАЗНЫХ



**АКАДЕМИЯ НАУК БССР
ОТДЕЛ ЗООЛОГИИ И ПАРАЗИТОЛОГИИ**

Л. М. СУЩЕНЯ

**КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ
ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ПИТАНИЯ
РАКООБРАЗНЫХ**

**ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА И ТЕХНИКА“
МИНСК 1975**

**Су щ е н я Л. М. Количественные закономерности пита-
ния ракообразных.** Минск, «Наука и техника», 1975, с. 208.

Монография является первой в мировой литературе сводкой, посвященной количественным аспектам питания ракообразных, различающихся по своим экологическим особенностям. В ней обобщены результаты многолетних экспериментальных исследований автора и литературные данные по основным закономерностям фильтрационного питания, величинам суточного рациона как функции веса тела животных и усвояемости пищи. Уделено внимание пищевым связям ракообразных и их избирательному питанию. Рассчитаны пищевые потребности животных по интенсивности дыхания и роста, дано сопоставление расчетных величин с экспериментально наблюдаемым потреблением пищи и пищевой обеспеченностью животных в естественных водоемах.

Монография представляет интерес для экологов широкого профиля, зоологов, гидробиологов, специалистов рыбного хозяйства, преподавателей и студентов биологических факультетов университетов.

Таблиц 36. Иллюстраций 26. Библиография — 442 названия.

Р е ц е н з е н т ы:

доктор биол. наук В. Е. ЗАЙКА,
доктор биол. наук С. В. КОХНЕНКО.

21009—027
С ————— 90—75
МЗ16—75

© Издательство «Наука и техника», 1975.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование количественных закономерностей питания животных стало одной из важнейших задач современной экологии. Это привело к выделению трофологии в качестве самостоятельной науки, которая получила значительное развитие прежде всего благодаря изучению питания водных животных. Общие основы трофологии («учения о пище») были детально рассмотрены З. А. Зерновым в первом издании его книги «Общая гидробиология» (1934). Несмотря на то что само название «трофология» не получило достаточно широкого распространения в специальной литературе, концентрация усилий в этом направлении привела к значительным научным успехам и крупным экологическим обобщениям.

С удовлетворением следует отметить, что на всех этапах развития методологии и теории трофологии водных животных по большинству принципиальных вопросов приоритет принадлежит советским ученым. Это обусловлено небывалым размахом продукционнобиологических исследований в нашей стране, тесно связанных с задачами рационального использования естественных ресурсов водоемов.

Важность и необходимость познания количественных сторон питания водных животных определяется многими обстоятельствами. Особенности потребления пищи и дальнейшего ее усвоения представляют не только чисто физиологический, но и большой экологический интерес. С продукционной точки зрения важнейший аспект этого вопроса — оценка степени утилизации образующегося в водоемах первичного органического вещества и эффективности его дальнейшей трансформации на различных трофических уровнях. Количественная характеристика

питания является также важнейшим элементом при изучении баланса энергии на уровне организма или популяции данного вида. Размеры рациона, зависящие от особенностей самих животных и факторов окружающей среды, влияют на такой важный показатель, как экологическая эффективность популяций, определяемый отношением между потребленной энергией и энергией, поступающей на следующий трофический уровень. Последнее имеет исключительное значение как в целом для количественных представлений о процессах биологического продуцирования, так и в ряде частных случаев, когда первостепенный интерес приобретает оценка продуктивности популяций промысловых или других хозяйственно ценных животных.

Анализ процессов питания важен еще и потому, что они непосредственно связаны с динамикой и превращением органических и неорганических веществ в водоемах. Без учета трофических взаимоотношений нельзя, например, серьезно рассматривать самоочистительную функцию водоемов, перенос радионуклидов в водоемах и их накопление, в ряде случаев осадкообразование и др. Класс ракообразных, представители которого занимают одно из первых мест по численности и биомассе в различных зонах водоемов, имеет в этом отношении особое значение.

Подходы к изучению питания ракообразных отличаются большим разнообразием, зависящим от особенностей самих животных и специфики их местообитания. Значительные усилия прилагаются к исследованию качественной стороны процесса питания, установлению пищевого спектра и пищевых связей животных. Важность этих вопросов неоспорима, поэтому определенное внимание уделено им и в настоящей работе. При этом преследуется цель наметить «магистральные каналы» трофических связей ракообразных с другими компонентами водных экосистем и в доступных пределах оценить их значение. Главное же внимание обращено нами на определение количественных закономерностей питания, которые могут быть непосредственно использованы при оценке функциональной роли ракообразных в превращении вещества и энергии в водоемах. С этой стороны ракообразные изучены далеко недостаточно, поэтому изложенные в работе вопросы могли быть обсуждены лишь на

примере отдельных представителей рассматриваемого класса. Тем не менее новые научные данные, появляющиеся в процессе исследования, говорят о том, что эти закономерности являются в известной степени общими для животных, значительно отличающихся как в систематическом, так и экологическом отношениях.

Вполне естественно, что многие из поднятых здесь вопросов требуют дальнейших исследований. Некоторые из эмпирически установленных количественных соотношений могут быть приняты в настоящее время лишь как предварительные модели для более полного экспериментального изучения. Возможно, что часть из них не выдержит дальнейшей тщательной проверки. Несмотря на это, совершенно очевидно, что без попыток серьезного количественного анализа важнейших особенностей питания животных, учитывающих по возможности экологическую, физиологическую и морфологическую специфику последних, дальнейшее успешное развитие этой области экологии невозможно.

Настоящая монография является результатом исследования количественных аспектов питания ракообразных, проведенных автором в 1954—1959 гг. на кафедре зоологии беспозвоночных Белорусского государственного университета имени В. И. Ленина под руководством проф. Г. Г. Винберга и в 1960—1968 гг. в отделе физиологии водных животных Института биологии южных морей АН УССР под руководством проф. В. С. Ивлева. Кроме собственных материалов, в ней обобщены доступные нам литературные данные. Ряд вопросов, имеющих вспомогательное значение, сознательно изложен нами в сравнительно краткой форме. Основное же внимание было направлено на анализ количественных связей, что позволило прийти к определенным обобщениям накопленных к настоящему времени эмпирических данных.

ВАЖНЕЙШИЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ПИТАНИЮ РАКООБРАЗНЫХ

Сравнительно четкие представления о пищевых связях водных животных начали складываться лишь к концу XIX в. В отношении зоопланктона этому в значительной мере способствовали работы Гензена, который заложил основы планктонологии, впервые применил количественные методы учета планктонных организмов и получил ряд важных сведений по питанию водных животных, в том числе ракообразных.

Длительное время накопление данных по питанию ракообразных носило отрывочный характер. Определенный интерес к этому вопросу был вызван исследованиями Пюттера, в частности его монографией «Питание водных животных и круговорот веществ в водоемах» (Pütter, 1909). Однако Пюттер акцентировал внимание преимущественно на значении растворенного органического вещества в питании водных животных, чем затормозил на определенное время выяснение истинной картины трофических связей в водоемах.

Исправлению этого положения способствовала переоценка работ Пюттера в исследованиях Крога (Krogh, 1934). Систематизировав полученные к тому времени данные, Круг пришел к четким выводам о важнейшем значении оформленной пищи (фитопланктона и детрита) в трофических цепях водоемов.

К началу 30-х годов уже сформировалась вполне определенная система знаний, которая позволила С. А. Зернову, использовавшему термин «трофология» из широко известных работ Вундша, создать общие основы учения о питании водных животных. Им дана четкая

классификация типов и способов питания, выделены основные трофические уровни, детально рассмотрена роль растворенного вещества, растительной, животной пищи и детрита, в общей форме обсуждены некоторые количественные аспекты питания. В книге С. А. Зернова (1934) наряду с другими животными намечены важнейшие пищевые связи ракообразных. Практически основные положения С. А. Зернова не потеряли своего значения до сих пор.

Несмотря на отмеченные успехи, каких-либо количественных представлений о питании ракообразных в этот период не было. Начальным этапом их формирования следует, очевидно, считать работы по фильтрационному питанию. Обзор ранних исследований по этому вопросу сделан Ионгом (Yonge, 1928). Питание листоногих описано Кэнноном (Cannon, 1928 а, 1933 б), Лоундесом и Эриксоном (Lowndes, 1933; Eriksson, 1934); остракод и веслоногих — Кэнноном (1928 б, 1933 а) и Лоундесом (1935); усонюгих — Нильсон-Кентелем (Nilsson-Cantell, 1921); мизид и некоторых других раков — Кэнноном и Ментоном (Cannon, Manton, 1927, 1928).

Важное значение для дальнейшего развития трофологии ракообразных имели работы Н. С. Гаевской, начатые в 1934 г. по разработке методов получения стерильных культур животных (Гаевская, 1938). В тесной связи с ними стоят экспериментальные исследования А. Г. Родиной (1940) по бактериальному питанию ветвистоусых. В результате в отечественной литературе была окончательно пересмотрена точка зрения Пюттера, признававшего важную роль растворенных органических веществ в питании водных животных (Зернов, 1949).

Первые данные по количественной характеристике питания получены для *Calanus finmarchicus* (Harvey, 1937; Fuller, 1937). Затем последовала серия работ, выполненных на дафниях (Скадовский, 1941; Кастальская-Карзинкина, 1942; Pennington, 1941).

Значительным стимулом для расширения трофологических исследований было развитие общей трофодинамики водоемов, начало которому положено советскими гидробиологами (Винберг, 1934, 1936; Ивлев, 1937; Россолимо, 1934), рассматривавшими общий баланс органических веществ в водоеме в связи с их превращением в процессе жизнедеятельности водных организмов. Опре-

деленной конкретизацией этих вопросов применительно к взаимосвязи трофических уровней была известная работа Р. Л. Линдемана (1943), посвященная трофодинамическому аспекту в экологии. Для обоснования своей концепции Линдeman использовал в значительной степени результаты исследований В. С. Ивлева (1938, 1939) по энергетическому балансу беспозвоночных и рыб и Джеди (Juday, 1940) по годовому энергетическому балансу оз. Мендота. Эти работы являются по существу началом применения энергетического принципа к анализу продукционных процессов в водоемах, который определил в дальнейшем все успехи в области количественного изучения питания водных животных. Стала очевидной необходимость детальной количественной характеристики роли живых организмов в превращении органических и минеральных веществ в водоемах, их значения в общем потоке энергии, проходящем через сложные экологические системы.

Расцвет количественных исследований питания ракообразных относится к началу 50-х годов, когда объектом экспериментального изучения стали многие виды пресноводных и морских планктонных животных. Этому в значительной степени способствовала разработка методов лабораторного содержания и культивирования массовых форм, в том числе и фитопланктона как объекта питания.

Как с теоретической стороны, так и в отношении экспериментальных подходов к анализу количественных закономерностей питания водных животных принципиальное значение имели работы В. С. Ивлева, обобщенные в монографии «Экспериментальная экология питания рыб» (1955). Многие его положения определили развитие этой области экологии на много лет вперед и завоевали всемирное признание.

Благодаря этим исследованиям наметилась четкая тенденция к переходу от оценки относительных величин потребления пищи (по «индексам наполнения» и т. п.) к выявлению абсолютных размеров рациона в зависимости от вида, концентрации пищи и других факторов среды.

Первые относительно достоверные опытные данные, по которым можно оценить величину рациона, были получены Лукасом (Lusac, 1936) при кормлении *Eurytemora* и *Neomysis* мелкими диатомовыми. Однако, недооце-

нивая возможного значения этого показателя, Лукас не указывает таких существенных сведений, как вес животных, температура среды и др. Большой полнотой, позволяющей делать определенные обобщения, отличаются в основном данные последних двух десятилетий.

В числе других работ этого периода необходимо особо отметить фундаментальную статью Ричмэна (Richman, 1958) по балансу энергии у дафний, которая во многом стимулировала появление аналогичных исследований по другим видам ракообразных.

Балансово-энергетические исследования, основанные на детальном изучении биологии массовых видов, структуры и динамики популяций, важнейших эколого-физиологических характеристик в их качественном выражении, привели одновременно и к быстрому накоплению данных по различным вопросам питания ракообразных. Стало возможным перейти от первоначально разрозненных фактов к их систематизации, поиску определенных количественных связей и закономерностей.

Специальные исследования по питанию ракообразных наиболее широко были развернуты в Советском Союзе. В первую очередь этому способствовали работы Н. С. Гавеской и ее учеников. В частности, в отношении количественной характеристики питания принципиальное значение имели исследования В. Я. Левандова (1949) по водяному ослику. Затем возникли другие центры трофологических исследований: по питанию морских беспозвоночных — на Севастопольской биологической станции АН СССР (Г. Н. Миронов, Т. С. Петипа, Е. В. Павлова) и в Институте океанологии АН СССР (К. В. Беклемишев), а по пресноводным ракообразным — в Белорусском государственном университете им. В. И. Ленина (Л. М. Сушения, Ю. С. Беляцкая, Э. А. Шушкина, Г. А. Печень) и некоторых рыбохозяйственных учреждениях (И. Б. Богатова и др.).

Работами указанных научных лабораторий были выяснены многие важные стороны экологии питания и некоторые количественные закономерности потребления пищи ракообразными. Следует, однако, отметить, что в основе всех этих работ лежали недостаточно точные и совершенные визуальные методы исследования питания. В связи с этим значительным шагом вперед было применение радиоизотопных методов анализа, первоначально

с помощью меченого фосфора (Родина, Трошин, 1954), а затем детально разработанного Ю. И. Сорокиным (1966) метода C^{14} . Последний был широко использован под руководством Ю. И. Сорокина в Институте биологии внутренних вод АН СССР (А. В. Монаков, Л. М. Мало-вицкая и др.) и получил дальнейшее распространение в других отечественных лабораториях.

Все это привело к коренному изменению характера трофологических исследований водных животных. Имеющиеся методы позволяют количественно характеризовать такие важные показатели, как скорость и интенсивность питания, величину рационов и ее зависимость от концентрации и вида пищи, веса тела животных, степень усвояемости потребленной пищи и др. Такого рода данные создали серьезную основу для более детальной оценки трофодинамической роли ракообразных в естественных водоемах и значительно обогатили эколого-энергетические исследования водных животных. Появилась возможность для установления количественных взаимосвязей между потреблением пищи, обменом, ростом и размножением организмов. Благодаря этому созданные ранее обобщенные схемы трофических связей и энергетических превращений на различных трофических уровнях могут быть описаны в настоящее время более конкретными и точными величинами.

В настоящее время наряду с дальнейшим накоплением указанных данных все больше внимания обращается на приближение экспериментальных исследований к естественным условиям водоемов. Успехи в этом направлении не только будут содействовать дальнейшему развитию количественной трофологии ракообразных, но и значительно уточнят многие существующие представления, основанные главным образом на данных лабораторных экспериментов.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ РАКООБРАЗНЫХ

ВИЗУАЛЬНЫЕ МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВЕЛИЧИНЫ РАЦИОНА И СКОРОСТИ ФИЛЬТРАЦИИ

Общепринятые методы изучения питания ракообразных отсутствуют. Подходы к этому вопросу разнообразны и зависят как от технических возможностей исследователей, так и от типа, способа питания, размеров тела и других особенностей изучаемых объектов. Как правило, применяемые методы чрезвычайно просты. Известную сложность представляет лишь разработанный в последнее время метод определения количества потребленной и ассимилированной пищи с помощью радиоактивного фосфора или углерода (Родина, Трошин, 1954; Родина, 1957; Сорокин, Мешков, 1959; Монаков, Сорокин, 1959, 1960, 1960а; Сорокин, 1966; Marshall, Orr, 1956; Lasker, 1960, 1966).

Основной задачей независимо от применяемой методики является определение количества потребленной пищи. На ранних этапах трофологических исследований предпринимались попытки решить этот вопрос путем анализа содержимого кишечника, оценки объема пищевого комка, скорости заполнения и освобождения кишечника. Этот способ применяется и в настоящее время, но, будучи основанным на визуальных и весьма приблизительных наблюдениях, в большинстве случаев не дает надежных сведений о количественной стороне потребления пищи и служит средством лишь для выяснения пищевого спектра животных (Рылов, 1930, 1940; Дзюбан, 1937, 1939; Бенинг, 1941; Гаевская, 1941, 1945, 1952; Миронов, 1941; Богатова, 1951; Мешкова, 1951, 1953; Стройкина, 1953; Мануйлова, 1953, 1954, 1955; Кожова, 1953, 1956; Лебедева, 1959; Петипа, 1959 а, б; Vetter, 1937; Gauld,

1953). На основе визуальных наблюдений можно получить также ориентировочное представление о перевариваемости потребленного корма (Кастальская-Карзинкина, 1942; Свиренко, 1960; Naumann, 1918, 1921, 1923; Bond, 1934).

Большинство авторов устанавливают величину рациона в экспериментальных условиях по разности между количеством предложенной животным и оставшейся после опыта пищи. Методы определения этой величины изменяются в соответствии с особенностями питания животных и типом потребляемой пищи.

Большинство количественных исследований по питанию ракообразных, включая ряд работ автора, выполнено на животных-фильтраторах, потребляющих взвесь планктонных водорослей, бактерий и детрита. Опыты с такими животными проводят в открытых или закрытых склянках разного объема (Сушения, 1958, 1958б, 1959; Беляцкая, 1959а; Павлова, 1959, 1959а; Ryther, 1954; Richman, 1958, 1964, 1966; Copover, 1962). Важным условием при этом является поддержание пищевых частиц во время опыта во взвешенном состоянии при соблюдении относительно постоянной их концентрации. Сильное изменение последней может приводить к существенному сдвигу в скорости поглощения пищи и нарушению характерной для данных условий зависимости между концентрацией пищи и ее потреблением. В связи с этим наиболее правильно было бы синхронно добавлять пищевые частицы по мере их убыли за счет выедания, но обеспечить это на практике технически сложно. Исследователи идут по более простому пути. Время опыта и количество животных относительно данной исходной концентрации пищи подбираются таким образом, чтобы выедание не приводило к чрезвычайно сильному изменению плотности пищевой взвеси. При таком подходе сознательно игнорируется возможная роль определенного снижения концентрации пищевых частиц и условно принимается, что она постоянна. Лишь при расчете скорости фильтрации это обстоятельство находит отражение в применении соответствующих формул, учитывающих экспоненциальное падение концентрации взвеси в процессе выедания.

Поддержание пищевых частиц во взвешенном состоянии можно обеспечить разными способами: периодическим перемешиванием при применении открытых сосу-

дов (Эрман, 1956), переворачиванием закрытых сосудов или с помощью магнитных микромешалок (Сущеня, 1958) и, наконец, помещая опытные склянки на медленно вращающийся барабан (Сущеня, 1962, 1964). В последнем случае удобно использовать обычный физиологический электрокимограф, оборудованный дополнительным барабаном большого диаметра со специальными пьездами для закрепления сосудов.

Способы учета потребленной пищи разнообразны и зависят от особенностей последней, но так или иначе они связаны с прямым счетом пищевых частиц или взвешиванием пищи в начале и конце опыта. Для мелких форм фитопланктона автор широко использовал счетную камеру Фукс-Розенталя. Крупные формы подсчитывали в самодельной камере, изготовленной по типу камеры Н. Д. Бородич (1950). При работе с большими объемами опытной взвеси фитопланктона, особенно с монокультурами водорослей, для оценки концентрации пищевых частиц можно использовать фотоколориметры после соответствующей их калибровки. Для учета бактериальных клеток широко применяется метод прямого счета (Родина, 1965). Наконец, очень чувствительным, хотя и наиболее сложным, является упомянутый выше метод меченых атомов. Для определения потребления макрофитов и животной пищи широко используют весовой метод. При соблюдении ряда предосторожностей и стандартном взвешивании всех проб он дает достаточно надежные результаты. Естественно, что в зависимости от абсолютного количества пищи в опытах необходимо применение весов разного класса точности. Зачастую оказываются удовлетворительными обычные микроаналитические весы. При работе с очень малыми навесками желательнее применение весов типа ВЛМ-1г (СМД-1000).

Для оценки потребления взвешенных частиц может быть рекомендован метод бихроматного окисления осадка на мембранных фильтрах, полученного в начале и конце опыта из единицы объема воды. В этом случае по разнице между количеством кислорода, пошедшим на окисление той и другой пробы, умноженной на оксикалорийный коэффициент, получают величину изъятия пищи животными непосредственно в калориях.

В процессе питания животные-фильтраторы пропускают через фильтрационный аппарат определенный

•объем воды и отцеживают содержащуюся в нем пищевую взвесь. При рассмотрении многих сторон трофических связей этих животных в водоемах необходимо знать скорость фильтрации воды. Эта величина определяется всеми исследователями не на основе прямого измерения объема воды, проходящего через фильтрационный аппарат животных, а расчетным путем по количеству пищевых частиц, уловленных фильтраторами, или, иначе говоря, по скорости питания. Эти величины тесно связаны между собой, зависят друг от друга, но они не тождественны, и закономерности их изменения могут быть различны, что требует соответствующего разграничения. В зависимости от строения фильтрационного аппарата и внешних морфологических особенностей данного вида пищи эффективность захвата (отфильтровывания) последней может быть различной. Соответственно этому получаемый расчетным путем объем фильтрации может отличаться от истинного объема пропущенной через фильтр воды. Например, если эффективность отцеживания взвеси равна 50%, т. е. захватывается лишь одна из двух частиц, попавших на фильтр, то вычисленный объем будет вдвое ниже действительного. Эти различия зависят от вида пищи (Harvey, 1937; Marshall, Orr, 1955), ее концентрации (Сущеня, 1958, 1958б, 1963; Монаков, Сорокин, 1960), размеров пищевых частиц (Harvey, 1937; Сущеня, 1959), температуры воды (Fuller, 1937; Conover, 1956), индивидуальных особенностей животных и др. Кроме того, в силу разного методического подхода к изучению данного вопроса и различных способов расчета, применяемых исследователями, получаемые результаты зачастую сильно расходятся при одном и том же исходном экспериментальном материале. Поэтому в настоящее время можно говорить лишь о приближенном значении имеющихся величин скорости фильтрации.

Следует различать понятия «скорость фильтрации» и «скорость питания». Под скоростью фильтрации, являющейся величиной условной, понимается объем воды, профильтрованный животным в единицу времени при данных условиях, а под скоростью питания — количество пищи, потребленное животным в единицу времени. Может быть принят также термин интенсивность питания, т. е. потребление пищи

в расчете на единицу веса тела животных за единицу времени.

Для расчета суточного рациона у фильтраторов (r), выраженного через количество клеток, потребленное животным за сутки (скорость питания), автором использовано следующее уравнение:

$$r = \frac{v(K_0 - K_t) 24}{n \cdot t}, \quad (1)$$

где v — объем взвеси, *мл*; K_0 — начальная концентрация пищевых частиц, *мл*; K_t — концентрация в момент t ; n — число животных в опыте; t — продолжительность опыта, *час*.

Близкое выражение было первоначально применено нами и для расчета скорости фильтрации F (Сущеня, 1958г):

$$F = \frac{v(K_0 - K_t) 24}{n \cdot t \cdot K_0}. \quad (2)$$

При таком способе расчета, как было отмечено выше, не принимается во внимание постепенное падение исходной концентрации водорослей в процессе опыта, что приводит к некоторому занижению расчетных величин. Специальными исследованиями (Сущеня, 1958г) было показано, что при вьедании пищевых частиц в случае постоянства скорости фильтрации их концентрация снижается экспоненциально и в любой данный момент может быть выражена следующим уравнением:

$$K_t = K_0 e^{-kt}, \quad (3)$$

где e — основание натуральных логарифмов, k — коэффициент. Учитывая это обстоятельство, для расчета скорости фильтрации необходимо применять другую форму уравнения. Этому вполне удовлетворяет уравнение Голда (Gauld, 1951). Оно исходит из того, что если v — объем воды, приходящийся на одно животное, то vk будет выражать объем воды, освобожденный этим животным от пищевой взвеси за единицу времени, что и является в указанном выше смысле скоростью фильтрации:

$$F = vk. \quad (4)$$

Исходя из (2), это выражение может быть заменено следующим уравнением:

$$F = \frac{v(\lg K_0 - \lg K_t)}{n \cdot t \cdot \lg e}. \quad (5)$$

Если v — общий объем воды в опытном сосуде и F рассчитывается для суток, то (5) будет иметь вид

$$F = \frac{v(\lg K_0 - \lg K_t) 24}{n \cdot t \cdot \lg e}, \quad (5a)$$

или в более простой форме

$$F = \frac{v(\ln K_0 - \ln K_t) 24}{n \cdot t}. \quad (5б)$$

Это уравнение использовано нами при ревизии полученных ранее экспериментальных данных по фильтрационному питанию ракообразных. Следует, однако, отметить, что применение уравнения (5) не внесло существенных изменений в прежние величины скорости фильтрации, рассчитанные согласно (2).

Наряду с фильтраторами большой интерес представляет исследование ракообразных, относящихся по типу питания к так называемым «мусорщикам» («scavengers») — потребителям крупных разлагающихся органических остатков. Нами, в частности, были изучены представитель амфибионтных бокоплавов *Orchestia bottae*, утилизирующий крупный растительный детрит, и американский краб *Menippe mercenaria*, предпочитающий остатки погибших животных.

При изучении питания полуназемных амфипод скорость питания определяли по скорости заполнения и освобождения кишечника, объему пищевого комка, количеству заполнений кишечника в течение суток, весу разового выделения фекалий и суммарного за сутки, калорийности пищи и фекалий и другим данным. В качестве пищи использовали естественный корм — гниющие береговые выбросы цистозеры. Животных с пустыми кишечниками помещали в кристаллизаторы с пищей и держали там до момента заполнения кишечника. После этого их сразу пересаживали в другие кристаллизаторы с влажными ватными тампонами в качестве субстрата. Здесь устанавливали время выделения пищевого комка. Разделяя таким образом акт питания и выделения непереваренных остатков, легко можно было установить

длительность обоих элементов пищевого цикла. Поскольку процесс питания у этих животных идет практически непрерывно, то приближенно по среднему времени заполнения и освобождения кишечника можно было установить общее количество заполнений в сутки (n), а по объему кишечника, допуская, что удельный вес содержимого кишечника равен 1, определить вес пищи при одном заполнении (ω). По этим данным и были определены величины суточных рационов:

$$r = n\omega. \quad (6)$$

Опыты с крабами проводили в специальных садках, обтянутых капроновым ситом, на дно которых помещали большие кристаллизаторы. В них находились сами животные, вносящая пища и концентрировались выбрасываемые фекалии. Животных содержали индивидуально. В качестве корма использовали рыбу, которую перед внесением в садки очищали от чешуи, промывали, обсушивали фильтровальной бумагой от внешней влаги и взвешивали. Кормление производили вечером. Остатки пищи выбирали утром следующего дня, обсушивали и взвешивали. По разности определяли количество потребленной пищи. Одновременно с этим осуществляли сбор фекальных пеллет для определения усвояемости пищи. Садки с подопытными животными в течение всего времени (около месяца) держали в проточных бассейнах, вынимая лишь для внесения корма, сбора остатков пищи, взвешивания и промеров животных.

После окончания опытов животных препарировали. Панцирь и все части интегумента тщательно отделяли от мягких тканей и взвешивали. Определяли относительный вес инертных элементов, сирды и сухой вес мягких тканей тела. Как и во всех других опытах, для последующих энергетических расчетов определяли калорийность пищи, экскрементов и тела самих животных. Предварительно весь указанный материал доводили до постоянного сухого веса в термостате при 105° или 65 °С. Затем его растирали в ступе, брикетировали и сжигали в калориметрической бомбе. В случае очень малых навесок для определения калорийности использовали также метод мокрого сжигания (Остапеня, Сергеев, 1963). Прямую калориметрию проводили на установке УК-2 с самоуплотняющейся бомбой СКБ-52 (Дроздов, 1962).

ИЗОТОПНЫЙ МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ

Возможность применения метода меченых атомов для изучения питания водных животных была впервые показана А. Г. Родиной (Родина, Трошин, 1954; Родина, 1957) в опытах с P^{32} . Этот изотоп использован и в ряде работ зарубежных авторов (Marshall, Orr, 1957; McMahon, Rigler, 1965 и др.). В процессе исследований, однако, выявились недостатки применения фосфора в качестве метки, которые связаны прежде всего с большой лабильностью фосфорорганических соединений в организмах, быстрым выходом меченого фосфата в среду, вызывающим не всегда учитываемые изменения удельной активности пищи и самих консументов.

Значительно более надежным для указанных целей является меченый углерод (C^{14}), входящий в углеродные соединения организмов. С его помощью обеспечиваются стабильная метка и достаточное постоянство удельной активности препаратов, требуемое условиями определения исследуемых параметров.

Наиболее детально метод C^{14} разработан Ю. И. Сорокиным (1966). В основе метода лежит мечение кормовых организмов с помощью радиоактивной глюкозы или бикарбоната. После определения удельной активности углерода в корме на основании ее обратной величины и радиоактивности животных-потребителей в конце опыта могут быть вычислены все необходимые количественные показатели питания, включая размер рациона, усвояемость и другие элементы, характеризующие потребление пищи и ее использование животными. Известными недостатками метода C^{14} являются низкая энергия β -излучения этого изотопа, приводящая к большим потерям излучения в толще препарата за счет самопоглощения, и определенные трудности, связанные с учетом потерь C^{14} на дыхание. Эти недостатки, однако, могут быть нивелированы введением соответствующих поправок и не исключают основного достоинства метода — его точности и большой чувствительности.

Основными величинами, необходимыми для характеристики питания с помощью C^{14} , являются:

1. Обратная удельная активность углерода корма (C_r), выраженная в $\gamma C \cdot \text{имп}^{-1}$ и определяемая как $C_r = \frac{w}{r}$, где

ω — содержание органического углерода в единице корма или самих животных, r — радиоактивность С в той же пробе при стандартных условиях счета.

2. Радиоактивность углерода, заключенного в теле животных-потребителей (R , $\text{имп} \cdot \text{экз}^{-1}$), определяемая непосредственно в пробах высушенных животных, их гомогенатов или по активности осадков BaCO_3 , полученных при сжигании проб.

3. Среднее содержание органического углерода в животных-потребителях (ω , мг или $\gamma\text{С} \cdot \text{экз}^{-1}$), определяемое методом бихроматного окисления органического вещества или по удельной активности углекислоты, выделяющейся при сжигании навески меченых животных.

4. Радиоактивность углекислоты, выдыхаемой подопытными животными (r_c , $\text{имп} \cdot \text{экз}^{-1}$), с которой теряется часть поглощенного ими меченого углерода. Определяется отгонкой и поглощением 0,2н. раствором КОН с последующим добавлением 10%-ного BaCl_2 для осаждения или прямым осаждением CO_2 после отделения фекалий. В последнем случае может быть определена также радиоактивность фекалий (r_f , $\text{имп} \cdot \text{экз}^{-1}$).

5. Обратная удельная активность углерода выдыхаемой животными углекислоты (C_q , $\gamma\text{С} \cdot \text{имп}^{-1}$), определяемая как

$$C_q = \frac{\omega}{r_c} (\omega, r \text{ даны выше}).$$

На основании этих исходных характеристик могут быть определены необходимые количественные показатели питания, в частности количество потребляемой пищи, как по убыли меченого корма, так и по радиоактивности самих животных. В первом случае при выражении рациона (Р) числом клеток за 1 час

$$P = \frac{(r_1 - r_2) N}{t \cdot r}, \quad (7)$$

где r_1 и r_2 — исходная и конечная радиоактивность кормовых организмов в контрольном и опытном аквариумах в конце опыта; N — численность кормовых организмов в единице объема исходной взвеси; r — радиоактивность последних; t — продолжительность опыта в часах. Зная C_r , можно также выразить потребление в единицах углерода:

$$P = \frac{(r_1 - r_2) C_r}{t} (\gamma\text{С} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}). \quad (8)$$

Скорость фильтрации (F) может быть вычислена по уравнению (5), в котором концентрация водорослей заменяется пропорциональными величинами относительной радиоактивности пищи в одинаковом объеме воды в опытном (r_1) и контрольном (r_2) сосудах:

$$F = \frac{\lg r_2 - r_1}{t \lg e} \cdot v \text{ (мл} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}\text{)}, \quad (9)$$

где v — объем воды, приходящийся на одно животное.

Могут быть определены и другие показатели, способы расчета которых детально изложены в указанной выше работе Ю. И. Сорокина (1966) ¹.

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ УСВОЯЕМОСТИ ПИЩИ

Все способы определения сводятся так или иначе к определению количества усвоенной пищи или содержащегося в ней углерода в процентах от потребленной величины или в долях единицы. В ряде случаев, когда достаточно точно известны величины рациона, дыхания и прироста животных, усвояемость (I^{-1}) может быть легко найдена по балансовому энергетическому равенству

$$P - I(T + П), \quad (10)$$

где P — рацион; T — траты на обмен; $П$ — прирост в единицах энергии; I — безразмерный коэффициент, выражающий отношение рациона к усвоенной пище:

$$I = \frac{P}{T + П}. \quad (11)$$

Обратная величина I^{-1} определяет усвояемость пищи в долях от потребленного рациона, а $(1/I) \cdot 100$ — в процентах. Однако установление усвояемости путем балансовых исследований не всегда представляется целесообразным и возможным из-за трудоемкости. Поэтому чаще прибегают к прямому определению этого показателя.

Одним из широко распространенных способов является измерение усвояемости по разности между потреб-

¹ Излагая метод Ю. И. Сорокина, мы не посчитали возможным изменять употребляемые им символы в силу их широкого распространения, хотя они совпадают в ряде случаев с буквенными обозначениями других величин, принятыми в работах по питанию водных животных и используемых нами.

ленной и неусвоенной пищей. Последняя оценивается по собраным фекалиям. При этом как пища, так и фекалии могут быть выражены в сухом весе или калориях. Наиболее достоверные данные обеспечиваются при калорической оценке. Усвояемость в процентах может быть выражена по формуле

$$И^{-1} = \frac{P - H}{P} \cdot 100, \quad (12)$$

где P и H — количество потребленной и неусвоенной пищи соответственно.

Данный способ определения наиболее полно рассмотрен Е. А. Цихон-Луканиной (1970) при изучении усвояемости у морского таракана. В связи с изменяющимся соотношением органических и минеральных веществ в пище в процессе потребления и усвоения, а также ее калорийности Е. А. Цихон-Луканина вводит ряд категорий пищи: 1) корм, взятый из естественных условий, 2) несъеденная пища (остатки), 3) потребленная (поступившая в кишечник), 4) усвоенная и 5) неусвоенная (фекалии). Справедливость этой градации определяется тем, что указанные категории пищи могут различаться по своим энергетическим и биохимическим характеристикам. Это в особенности касается потребленной, усвоенной и неусвоенной части пищи, так как ассимилируются прежде всего легкоусваиваемые, как правило, наиболее энергетически ценные компоненты, что приводит к снижению энергоемкости непереваренных остатков. По-разному у различных видов идет усвоение минеральных веществ и т. д. Все эти особенности не могут быть обнаружены при определении усвояемости по разности сухого веса потребленной и неусвоенной пищи, а выявляются лишь при детальном анализе изменения ее калорийности.

Близким к этому методу является метод, предложенный Коновером (Conover, 1966а, б) и основанный на допущении, что животные усваивают лишь органическое вещество пищи и что по соотношению зольных элементов в корме и фекалиях можно рассчитать усвояемость. Этот метод был справедливо подвергнут критике (Цихон-Луканина и др., 1968) и не подтвердился при экспериментальной проверке (Павлютин, 1970). Последним автором показано, что усвояемость минеральной фрак-

ции пищи у беспозвоночных может колебаться в столь же широких пределах, как и органического вещества (9—98%). Это исключает возможность применения метода Коовера без предварительного изучения особенностей ассимиляции минеральных соединений данным видом животных.

В целом следует заметить, что два указанных способа определения усвояемости независимо от прочих недостатков или достоинств могут применяться лишь для крупных животных, имеющих оформленные фекалии, но малопригодны для изучения мелких планктонных ракообразных в связи с трудностями количественного сбора фекальных пеллет. Эти трудности в известной степени снимаются, когда усвояемость определяется по разности между энергией предложенного корма и суммарной энергией непотребленной пищи и выделенных фекалий (Остапеня и др., 1968; Mullin, Brooks, 1967). Методически это легко выполнимо при изучении питания фильтраторов путем осаждения определенного объема взвеси в начале и конце опыта на мембранные фильтры с последующим бихроматным окислением осадка.

Наиболее точным методом определения усвояемости у мелких животных, особенно тех, которые не имеют оформленных фекалий, является радиоуглеродный метод. К сожалению, во многих работах, где применялся этот метод, не были учтены расходы энергии в процессе дыхания животных, что привело к сильно заниженным величинам усвояемости.

Впервые с помощью C^{14} энергетический обмен был изучен в работе Ласкера (Lasker, 1960), что позволило определить истинную величину усвояемости органического углерода зуфаузидами. В настоящее время в методических разработках Ю. И. Сорокина дано детальное описание способов определения относительной интенсивности и абсолютной величины трат на дыхание по C^{14} . Благодаря этому имеется возможность рассчитывать усвояемость пищи по элементам балансового равенства или определять непосредственно.

Ю. И. Сорокиным (1966) предложены следующие способы определения количества усвоенной пищи (A):

1) По сумме радиоактивности вещества корма, накопленного в теле животных (R_2), и расхода определенной части усвоенного меченого корма на дыхание (r_e):

$$A = (R_2 + r_{c'}) C_r \quad (\gamma C \cdot \text{экз}^{-1}), \quad (13)$$

где C_r — обратная удельная активность углерода органического вещества корма.

2) По разности между радиоактивностью потребленного корма в расчете на одно животное (R_1) и соответствующей радиоактивностью выделенных фекалий (r_f):

$$A = (R_1 - r_f) C_r \quad (\gamma C \cdot \text{экз}^{-1}). \quad (14)$$

На основании указанных параметров легко может быть рассчитана усвояемость в процентах:

$$U^{-1} = \frac{(R_2 - r_{c'}) 100}{R_1} \quad (15)$$

или

$$U^{-1} = \frac{(R_1 - r_f) 100}{R_1}. \quad (15a)$$

ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ РАКООБРАЗНЫХ

ТИПЫ ПИТАНИЯ

По типу питания всех представителей ракообразных можно разделить на четыре основные группы: 1) фильтраторы, 2) потребители крупных разлагающихся органических остатков («scavengers» — «мусорщики»), 3) хищники и 4) паразиты. Главное внимание в настоящей работе уделяется первым двум группам.

Фильтраторы. В трофодинамике водоемов основное место, несомненно, принадлежит животным с фильтрационным типом питания. Это в особенности относится к планктонным сообществам, где основным звеном передачи вещества и энергии от первичных продуцентов на более высокие трофические уровни служат планктонные ракообразные с фильтрационным типом питания. Сюда относится большинство листоногих, ветвистоусых и веслоногих рачков. Значительную роль играют представители некоторых групп вышних раков (эуфаузииды).

Более 99% растительного органического вещества в море и пресных водоемах (в последних несколько меньше) представлено микроскопическими одноклеточными водорослями, концентрация которых зачастую не превышает нескольких десятков миллиграммов вещества в литре. Из этой дисперсной взвеси фильтраторы и добывают себе пищу, пропуская воду через фильтрационный аппарат.

Фильтрационным типом питания обладают и многие донные ракообразные, использующие частицы, оседающие из водной толщи. В ряде случаев фильтрация является не единственным способом добывания пищи у животных (Marshall, Orr, 1960; Jorgensen, 1955).

Механизм фильтрационного питания обеспечивается следующими приспособлениями: средствами для создания тока воды через фильтр и выхода профильтрованной воды; фильтрационным аппаратом, задерживающим взвешенные в воде частицы, и приспособлениями для сбора отфильтрованной пищи с фильтра и транспортировки ее к ротовому отверстию. Детально механизм фильтрации здесь не рассматривается, так как в литературе имеется ряд работ, посвященных этому вопросу. Достаточно полное обобщение их сделано в сводке Йоргенсена (Jorgensen, 1966).

Фильтрационный аппарат может быть развит на любых ротовых или туловищных конечностях рачков. В зависимости от местоположения фильтрационных придатков различают 5 типов фильтрации (Marshall, Orr, 1960) 1) с помощью придатков туловищного отдела (нижние раки, креветки), 2) видоизмененных грудных конечностей (гнатоподы амфипод и максиллиподы декапод); 3) максилл (планктонные и некоторые живущие в илу ракообразные); 4) максиллул и мандибул (ракушковые) и 5) антенны и антеннулы (много примеров среди амфипод). Представители последнего типа используют естественные движения воды. Не создавая специальных токов воды вокруг тела, они захватывают дрейфующие частицы.

Для планктонных рачков-фильтраторов характерны первый и третий типы фильтрации. К представителям первого типа относятся листоногие раки. Благодаря колебанию листовидных туловищных придатков происходит движение, дыхание и питание этих животных. Придатки колеблются в последовательном (метахрональном) ритме, при котором каждая лопасть производит взмах до соответствующего движения последующей лопасти, в результате чего образуются волны колебаний, идущие спереди назад. Они обеспечивают главный (плавательный) ток воды, направленный к заднему концу тела. Имеется также второй ток, идущий к переднему концу по вентральному углублению между основаниями конечностей. Он способствует смыву частиц с фильтрующих поверхностей и передаче их к ротовому отверстию. Это, по-видимому, не очень эффективный способ фильтрации, так как пища, осевшая на дистальных эндитах, во время опускания ее в вентральный желобок может

сбрасываться плавательным током воды. В связи с редукцией ряда туловищных конечностей данный способ фильтрации подвергся некоторому видоизменению у пелагических ветвистоусых: *Sida*, *Diaphanosoma*, *Holopedium* (Саппо, 1933б). У дафний процесс редукции зашел еще дальше и фильтрационные щетинки имеются только на 3-й и 4-й парах конечностей. Метахрональный ритм сменился у них одновременным движением фильтрационных придатков и образованием тока воды, направленного впереди, который приносит пищевой материал к ротовому отверстию. Большая густота фильтра обеспечивает при этом возможность улавливания очень мелких частиц, благодаря чему дафнии способны успешно отфильтровывать бактериальный корм и другую тонкодисперсную взвесь.

Характерным представителем третьего типа фильтрации является *Calanus finmarchicus*. Движениями антенн, мандибулярных пальп и максиллул ток воды направляется этим рачком в пространство, образуемое стенкой тела, концами плавательных ног и рядом фильтрационных щетинок, расположенных на каждой максилле. В конце взмаха всех этих конечностей длинные щетинки максиллюлярных эндитов располагаются против внешней стороны фильтрационной поверхности, и к началу нового взмаха вода просасывается через них. Пищевые частицы измельчаются и продвигаются вперед к ротовому отверстию другими щетинками, находящимися на максиллулах и базальных члениках максиллипед. Сходный тип захвата частиц при фильтрации подробно описан Т. С. Петипа (1967) у *C. helgolandicus* из Черного моря.

Изложенное свидетельствует о том, что даже наиболее общие особенности захвата пищи при фильтрации могут существенно различаться как у представителей разных отрядов ракообразных, так и у близких видов, обладающих различными экологическими приспособлениями. Благодаря этому обеспечивается сложная система трофических взаимоотношений ракообразных-фильтраторов с разнообразнейшими в видовом отношении фитопланктонными, бактериальными популяциями и детритом. В настоящее время в рассматриваемом отношении изучены лишь наиболее распространенные виды ракообразных. Для более полного представления об

эволюции формы и функции фильтрационного аппарата у этого класса необходимо дальнейшее исследование представителей различных таксономических групп. Здесь уместно упомянуть интересные исследования Н. Н. Смирнова (1969, 1971, 1973) по морфо-функциональным типам питания ветвистоусых ракообразных, которые значительно расширяют существующие представления по данному вопросу.

Потребители крупных разлагающихся органических остатков и макрофитов. К этой группе относится большое количество донных, супралиторальных и наземных форм ракообразных. Многие из них потребляют только мертвое органическое вещество, значительно ускоряя процесс минерализации. Другие в разной степени сочетают питание живыми тканями растений, животными и могут переходить на фильтрационное питание, используя мелкий детрит и планктон. Специальный анализ показал, однако, что роль тканей живых растений в питании животных относительно невелика (Кашкин, 1961; Смирнов, 1961). При потреблении такой пищи ракообразные сталкиваются с рядом трудностей: механической прочностью субстрата, необходимостью больших энергетических затрат на его потребление, слабой эффективностью пищеварения и низкой усвояемостью и др. Эти обстоятельства в большинстве случаев направляют эволюцию трофических приспособлений по другим, более эффективным, руслам (MacGinitie, MacGinitie, 1949; Dethier, 1954; Гаевская, 1956, 1958, 1966). Питание живыми тканями макрофитов преобладает лишь у ряда изопод, некоторых амфипод и крабов. Большинство других видов играет огромную роль в переработке отмерших растений и трупов животных. Поскольку эти виды сосредоточены главным образом на мелководьях и супралиторали, то их значение велико прежде всего для прибрежной зоны водоемов, где они выступают как компоненты первого гетеротрофного уровня в продукционном процессе.

Для представителей этого типа питания характерно наличие грызущего ротового аппарата, органов захвата, удержания и транспортировки пищи к ротовому отверстию. Многие виды, особенно использующие органическое вещество животного происхождения, обладают способностью к разовому потреблению значительных ко-

личеств пищи и большим перерывам между очередными актами питания.

Хищники. Хищный тип питания присущ многим крупным ракообразным (креветки, крабы, лагусты), но он широко встречается и у низших форм: из листоногих — *Lepidurus apus*; встистоусых — *Leptodora*, *Polyphemus*, *Corniger*, *Bythotrephes*; веслоногих — циклопы, а из морских — *Temora*, *Centropages* и др. К хищникам относится ряд усонюгих. Нередко хищное питание сочетается с потреблением мертвого органического вещества (многие крабы) и даже с фильтрацией мелкого детрита (*Lopholithodes foraminatus* из *Reptantia* — MacGinitie, 1937). Общей особенностью хищных ракообразных являются сильно развитые передние конечности хватательного типа.

Паразиты. Среди ракообразных можно установить постепенный ряд форм пищевых связей с другими животными — от комменсализма до истинного паразитизма. Широко известны виды, паразитирующие на многих рыбах и беспозвоночных, в частности на других ракообразных. Во многих случаях паразитическое существование характерно для всего жизненного цикла вида, в других — только для личиночной или только для взрослой стадии. Несмотря на бесспорное значение паразитических ракообразных, наносящих зачастую большой вред промысловым животным, их питание изучено слабо. Имеющиеся материалы позволяют судить лишь о способах питания, но не дают представления о количественной стороне потребления и использования энергетических запасов организма хозяина. Такое положение в значительной степени объясняется спецификой паразитов, способ питания которых и особенности локализации в организме хозяина представляют большие трудности для соответствующих исследований. Вместе с тем проблема пищевых отношений паразит — хозяин с энергетической точки зрения представляет большой теоретический и практический интерес. Она связана не только с выяснением специфических закономерностей питания и утилизации пищи паразитическими животными, но и с установлением тех изменений, которые претерпевает обмен веществ в организме хозяина под влиянием паразита.

ОБЩАЯ СХЕМА ТРОФИЧЕСКИХ И МЕТАБОЛИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ

На рис. 1 приведена схема, отражающая положение ракообразных в общей системе трофических и метаболических связей в водоеме. Она не претендует на количественную характеристику передачи вещества и энергии от одного звена к другому, а лишь указывает на существующие связи и подчеркивает преимущественное поступление энергии, заключенной в оформленном или раство-

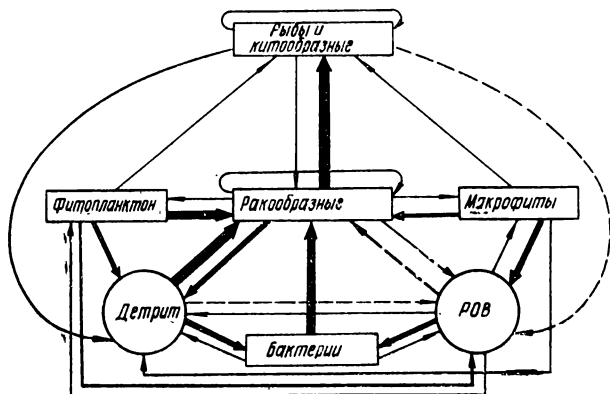


Рис. 1. Схема трофических и метаболических связей ракообразных

ренном органическом веществе, по указанным каналам. Следует сразу оговориться, что для упрощения этой схемы в нее сознательно не включены другие беспозвоночные животные, хотя совершенно очевидно, что многие из них связаны с этой системой почти по всем каналам, в том числе с самими ракообразными, в отношении которых они являются жертвами или хищниками.

При анализе представленной схемы необходимо акцентировать внимание на двух моментах: а) возможных источниках энергии для роста и развития ракообразных как одной из наиболее важных в продукционном отношении групп животных и б) эффективности передачи первичного органического вещества, синтезируемого в водоеме, к более высоким звеньям трофической цепи.

Существующие данные показывают, что основными источниками пищи для ракообразных являются расти-

тельные организмы (преимущественно фитопланктон, в меньшей степени макрофиты), бактерии и детрит (Edmondson, 1957, 1961, 1962; Conover, 1964). В целом пока трудно оценить относительное значение каждого из этих источников. Роль фитопланктона бесспорна, хотя, по-видимому, его не всегда достаточно для удовлетворения пищевых потребностей растительноядных животных. Интересно также отметить, что проведенные нами исследования и ряд других работ указывают на то, что по сравнению с общими запасами взвешенного органического вещества в водоемах роль фитопланктона в нем очень мала. В открытых морских водах разного уровня продуктивности последний составляет до 10 или немногим более процентов от общей массы сестона (Сущенко, 1961а, б, в; Сущенко, Финенко, 1966; Финенко, 1965; Sushchenya, 1963; Odum, Cruz, 1963; Jorgensen, 1966). Такими же и даже меньшими величинами оценивается удельный вес зоопланктона и бактерий в сестоне (Сущенко, Михалкович, 1961). Следовательно, основную часть последнего составляет мертвое взвешенное органическое вещество (детрит). В связи с этим напрашивается вывод о значительной роли детрита в питании многих фильтраторов, включая ракообразных. К такому же заключению пришел Йоргенсен (Jorgensen, 1962), оценивая запасы пищи в толще океанических и прибрежных вод и сравнивая их с пищевыми потребностями животных-фильтраторов. Он считает, что собственно фитопланктон вместе с бактериями в редких случаях могут удовлетворить эти потребности.

Значительная роль детрита в питании морских и пресноводных планктонных ракообразных подтверждена А. Г. Родиной (1966), Е. В. Павловой (Сущенко, 1968а), А. И. Павлютиным и А. П. Остапеней (Остапеня и др., 1968). Вместе с тем нельзя, по-видимому, переоценивать пищевое значение детрита. Тот факт, что количество детрита в водоемах сохраняется на довольно постоянном уровне, указывает, очевидно, на сравнительно низкую скорость его оборачиваемости, или, иначе говоря, на значительный удельный вес в нем стабильного, медленно разлагающегося вещества. С трофической точки зрения как раз наиболее важной является легкоусваиваемая часть детрита, которая может быть сравнительно мала. Вполне очевидно, что в виде детрита накаплива-

ется прежде всего то органическое вещество, которое труднее всего поддается воздействию энзимов. Весьма вероятно поэтому, что большее пищевое значение имеют бактерии, населяющие детрит. Подтверждением этого могут быть опыты по питанию фильтраторов, которые показывают, что в целом чисто бактериальная пища дает лучшие результаты, чем детрит (Родина, 1946, 1948б, 1949, 1951, 1958, 1966). Пищевое значение детрита может прежде всего зависеть от размеров бактериальной фракции в нем (Сущеня, 1968а). Следует, однако, заметить, что по некоторым последним данным удельный вес бактерий в детрите различного происхождения очень невелик. Он не превышает 1%, от общего веса детритных частиц (Fenchel, 1970; Tsernoglou, Anthony, 1971; Hargrave, 1972). При этом существенное значение могут иметь инфузории и водоросли, обитающие на детрите. Этот факт вызывает ряд дополнительных вопросов относительно трофической роли детрита.

Потенциальное значение детрита как источника пищи может, очевидно, в известной степени повышаться за счет потребления «молодого» детрита, недавно возникшего из отмерших растительных и животных организмов (Сущеня, 1968а). Кроме того, в последнее время показано, что растворенные в воде органические вещества (РОВ) могут активно утилизироваться бактериями, населяющими детрит (Хайлов, Финенко, 1968; Junnasch, 1967), или при определенных условиях непосредственно превращаться во взвешенные частицы и увеличивать запасы детрита (Baylog и др., 1962; Sutcliffe и др., 1963; Riley, 1963). Экспериментально установлено, что эти частицы пригодны для питания рачков-фильтраторов (Baylog, Sutcliffe, 1963). Само растворенное органическое вещество может в значительной степени восполняться за счет внешних метаболитов водных растений и животных (Хайлов, 1964а, б; Lucas, 1947; Johannes, Satomi, 1967). В последнее время снова изучается вопрос о прямой утилизации РОВ водными животными, в том числе и ракообразными. В частности, показано, что дафнии используют для питания растворенные органические вещества, поглощая их через стенки кишечника, хотя питание исключительно РОВ недостаточно для нормального развития этих животных (Родина, 1948а). Более детально вопрос о потреблении растворенных органи-

ческих веществ беспозвоночными рассмотрен недавно В. Е. Ерохиным (1971).

Учитывая все изложенное, можно в общих чертах представить себе следующие пути поступления вещества и энергии к ракообразным: 1) от фитопланктона, 2) макрофитов, 3) бактерий, 4) детрита (с учетом разных источников его образования: первичные продуценты, бактерии, животные, терригенный детрит, РОВ), 5) рыб и беспозвоночных (прямое потребление) и 6) непосредственно за счет усвоения растворенного органического вещества.

Сами ракообразные выступают как источник вещества и энергии при потреблении другим животными, а через продукты обмена — для первичных продуцентов и пополнения РОВ и как источник детрита при дефекации, линьке и гибели (Суцения, 1958, 1967, 1967а, 1968а; Зелезинская, 1968; Steel, 1960; Ketchum, 1961, 1962; Satomi, Romero, 1965; Conover, Corner, 1968).

Вторым важным вопросом является эффективность трансформации первичного органического вещества по трофической цепи и роль ракообразных в этом процессе. Известно, что первичная продукция редко превращается непосредственно в хозяйственно ценный продукт. Исключением являются случаи, когда растения непосредственно изымаются человеком для хозяйственных нужд (добыча макрофитов) или служат пищей для промысловых животных. Как правило, первичное органическое вещество проходит более длительный путь трансформации через ряд промежуточных звеньев пищевой цепи. Наиболее коротким является путь фитопланктон или макрофиты — рыба, однако пока трудно говорить о большой роли его в использовании первичной продукции в водоемах. Значительно более важным (и, видимо, основным) является второй путь трансформации первичного органического вещества к рыбе — через растительноядных животных, в частности через зоопланктон, в котором большая роль принадлежит ракообразным. Благодаря наличию одного промежуточного звена потеря энергии в этом случае оказывается сравнительно небольшой. Соответственно коэффициент хозяйственно полезной утилизации первичной продукции должен быть высоким. Третий возможный путь: отмершие растительные организмы — детрит — бактерии — кормовые беспозвоноч-

ные — рыба. Он значительно длиннее и включает в себя несколько передаточных звеньев, в связи с чем промежуточная потеря энергии, аккумулированной в первичном органическом веществе, здесь значительно больше. Четвертый путь: передача вещества, заключенного в водорослях, через донных растительноядных животных. При слабом развитии бентоса или преобладании в водоемах планктоноядных рыб этот путь также является малоэффективным. И наконец, существует пятый путь, когда определенная часть фитопланктона при оседании на дно и отмершие макрофиты включаются в состав более или менее инертных донных отложений. В этом случае возврат вещества в биотический круговорот может быть очень медленным. Таким образом, в зависимости от количества промежуточных звеньев, влияющих между первичной продукцией и высшими звеньями трофической цепи, степень рассеяния, а в связи с этим и эффективность хозяйственно полезной утилизации первичного органического вещества будет различной. Массовое развитие растительноядных животных, особенно планктонных ракообразных, создает в этом отношении более благоприятную ситуацию (Сушеня, 1961г).

СОСТАВ ПИЩИ

Детальное исследование пищевых связей ракообразных является основой как для оценки принадлежности данной группы к тому или иному трофическому уровню в водоеме, так и для правильного подхода к количественной характеристике питания этих животных и определению возможной их роли в биотическом балансе вещества и энергии. Этот вопрос тесно связан с динамикой популяций животных, так как цепи питания являются одним из главных факторов, определяющих величину и плотность популяций (Элтон, 1960). Данная проблема имеет и более широкий экологический аспект, затрагивающий динамику целых сообществ, поскольку в любой паре хищник — жертва мы можем наблюдать регулирующее влияние одного из них на численность другого. В большинстве случаев приходится встречаться со значительной подвижностью цепей питания, их неустойчивостью, что заставляет анализировать всю гамму экологи-

ческих приспособлений животных, позволяющую им сохранять свое существование при смене источников питания. Известно, что устойчивость популяции хищника (потребителя) значительно возрастает при наличии относительно большего числа видов, доступных для него в качестве жертв (MacArthur, 1955; Slobodkin, 1961). В этой связи следует также вспомнить примененное Линдеманом (Lindeman, 1942) понятие эффективности цепей питания, которое определяет отношение количества пищи, поставляемой более высокому трофическому уровню, к количеству пищи, которым располагают организмы данного трофического уровня (Макфедьен, 1965; Slobodkin, 1960). При анализе всех этих вопросов прежде всего необходимо знать пищевые связи животных, запасы пищи и закономерности потребления последней. При этом следует учитывать экологические различия видов, которые определяют особенности избирательного питания и соответственно возможность совместного существования разных популяций в пределах данной экосистемы. С этой точки зрения первостепенный интерес представляет определение пищевых связей тех ракообразных, которые являются непосредственным звеном между первичной продукцией и более высокими трофическими уровнями. К ним следует в первую очередь отнести пресноводных и морских планктонных ракообразных, изопод, амфипод, эуфаузиид и ряд промысловых десятиногих (креветки, речные раки, крабы, langусты). Для выяснения пищевых спектров и некоторых других аспектов питания нами проведены экспериментальные исследования по определению видового состава кормовых организмов, потребляемых различными ракообразными, и обобщены соответствующие литературные данные. Наиболее детально этот вопрос изучен на примере пресноводных планктонных ракообразных и некоторых представителей морских амфипод и других высших ракообразных (Сушня, 1958г, 1959а, 1964, 1968; Сушня, Кларо, 1966; Sushchenia, Claro Madriga, 1967).

Состав пищи у пресноводных планктонных ракообразных. С точки зрения трофодинамики водоемов важнейшее значение имеют исследования, посвященные роли основных групп планктонных водорослей в питании ракообразных. В большинстве случаев опыты, проводи-

мые с отдельными видами водорослей, не дают полного представления о спектре питания животных-альгофагов. В связи с этим мы обратили внимание на выяснение способности планктонных рачков потреблять разные виды фитопланктона из смешанных популяций. При проведении опытов использовали сгущенный озерный фитопланктон со всеми его компонентами или искусственно приготовленную смесь протококковых водорослей (*Scenedesmus*, *Chlorococcum*, *Chlorella*). Величину выедания каждого вида водорослей определяли по разнице начального и конечного количества клеток в опытных сосудах.

В наиболее крупных из исследованных озер Нарочанской группы БССР (Нарочь, Мястро, Баторин) доминирующими формами фитопланктона были *Anabaena*, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Dinobryon* и *Ceratium*. Все указанные виды были предложены в качестве пищи массовым представителям зоопланктона этих озер при совместной их посадке: *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, *Diaptomus gracilis*, *D. graciloides*, *Diaphanosoma brachyurum*. В опытах использованы также мелкие протококковые (50—70 мкм) из естественного комплекса озерного фитопланктона и лабораторные культуры *Scenedesmus quadricauda* и *Chlorella pyrenoidosa*. Усредненные результаты опытов приведены в табл. 1, из которой видно, что изменение численности крупных форм водорослей в результате выедания выражено очень малыми величинами (0,17—12%). Наиболее потребляемыми из этой группы оказались динобрион и цератиум. Однако просмотр подопытных животных под микроскопом показал, что лишь в кишечниках дафний были единичные клетки динобриона и цератиума. У остальных зоопланктеров эти водоросли не обнаружены.

Во всех опытах наблюдалось значительное снижение концентрации протококковых. Средний процент выедания этих водорослей из естественной смеси равен 46,2, монокультур сценедесмуса и хлореллы — соответственно 54,6 и 60.

Таким образом, даже при очень высоких концентрациях крупные формы диатомовых и сине-зеленых не потреблялись планктонными ракообразными. Следует отметить, что значительное скопление непотребляемого фитопланктона не действовало угнетающе на подопытных

Данные о выедании водорослей планктонными ракообразными
(продолжительность опытов 8 час, t 20 — 22 °С)

Вид водорослей	Количество опытов с данным видом	Концентрация водорослей, тыс. клеток · мл ⁻¹		Выедание водорослей, в среднем за время опыта, %	Видовой состав животных в опытах со всеми перечисленными водорослями
		до опыта	в конце опыта		
<i>Asterionella formosa</i>	6	2,91	2,89	0,56	<i>Daphnia magna</i> , <i>Diaphanosoma brachyurum</i> , <i>Bosmina longirostris</i> ; <i>Diatomus gracilis</i> , <i>D. graciloides</i>
<i>Fragilaria crotonensis</i>	6	1,93	1,92	0,17	
<i>Dinobryon divergens</i>	6	0,50	0,45	11,00	
<i>Ceratium hirundinella</i>	6	0,32	0,25	12,20	
<i>Anabaena flos-aquae</i>	6	4,58	4,69	0	
Протококковые из озерного планктона	4	6,24	3,36	46,20	
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	4	50,94	23,05	54,60	
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	3	100,82	36,00	64,00	

животных, так как в этих условиях рачки активно выедали более мелкие формы водорослей.

Указанные виды диатомовых и сине-зеленых относятся к наиболее массовым представителям фитопланктона изученных озер и составляют в них до 90% общей биомассы водорослей (Акимова, 1954). То, что они не потребляются доминирующими видами ракообразных, представляет интерес с точки зрения дальнейшей судьбы первичного органического вещества, образующегося в толще воды. При отсутствии рыб-альгофагов и других крупных растительноядных животных в пелагиали эта масса первичного органического вещества может утилизоваться следующим трофическим уровнем только после деструкции или оседания на дно. В этом отношении заслуживает внимания работа Шебештьен (Sebestyen, 1960), в которой на примере *Ceratium hirundinella* показано, что в связи с малым пищевым значением этого вида для планктонных животных основная часть создаваемой им первичной продукции в оз. Балатон

вступает в дальнейший круговорот лишь после отмирания, оседания на дно и разложения, в то время как ряд других форм фитопланктона утилизируется непосредственно в толще воды.

По собственным и литературным данным нами проанализирован видовой состав водорослей, потребляемых или отвергаемых 33 видами пресноводных планктонных ракообразных (20 видов ветвистоусых и 13 веслоногих). Интересно проследить два момента: систематическую принадлежность потребляемых и отвергаемых водорослей и их размеры. В числе используемых водорослей насчитывается 42 вида. На долю протококковых приходится 16, причем последние потребляются в массовых количествах. Второе место по количеству потребляемых форм занимает порядок вольвоксовых — 8 видов. Затем идут диатомовые и сине-зеленые — 6 и 4 вида соответственно. Остальные представлены одиночными видами перидиниевых, криптозоид, хлорозоид и хризозоид. У некоторых животных найдены обрывки нитчатки *Tribonema deauperatum*. Из всех перечисленных групп в более или менее массовом количестве потреблялась лишь эудорина из вольвоксовых (во многих случаях), и в одном случае при питании *Acantodiaptomus denticornis* отмечено массовое выедание цератиума из панцирных жгутиков (Мешкова, 1953). В кишечниках рачков часто встречаются также различные виды хламидомонад. Почти все потребляемые водоросли являются, как правило, сравнительно мелкими экземплярами данного вида или данной группы. Так, например, диатомовые представлены навикулой, циклотеллой, стефанодискусом и другими мелкими и округлыми или близкими к округлой формами.

На потребление сине-зеленых указывают многие авторы. Г. А. Васильева (1953) обнаружила в кишечниках *Daphnia longispina* одиночные клетки анабены. У того же вида дафний из оз. Севан найдены в значительном количестве мелкие формы сине-зеленых *Gleocapsa limnetica* и *Aphanothece clatrata*. Ю. И. Сорокиным и А. В. Монаковым показано, что *D. longispina*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Sida* и *Simosephalus* хорошо усваивают *Nitzschia* из диатомовых, *Coelosphaerium* — из сине-зеленых и в меньшей степени — *Aphanisomenon*, *Anabaena* и *Microcystis* (Сорокин, 1966). На пищевое

значение этих видов сине-зеленых для ряда видов дафний, мотыльков и диаптомусов указывает И. Б. Богатова (1965, 1966, 1967).

Следует отметить, что вопрос о пищевом значении сине-зеленых до сих пор является спорным. Н. С. Гаевская (1948) считает, что они являются «трофическим тупиком». С такой точкой зрения вряд ли можно согласиться, так как некоторые мелкие сине-зеленые в виде отдельных клеток, спор или колоний на ранней стадии вегетации могут потребляться планктонными животными, а ряд видов может быть использован в пищу донными животными. С другой стороны, категорическое заключение Ю. И. Сорокина (1966), что «сине-зеленые и диатомовые водоросли усваиваются рачками не хуже, а иногда даже лучше, чем зеленые», может привести к представлению о большом пищевом значении сине-зеленых, что вряд ли имеет место в действительности. Говоря об этой группе водорослей, следует прежде всего иметь в виду те формы, которые отличаются массовым развитием в природе и вызывают широко известное явление «цветения» водоемов (*Microcystis*, *Aphanisomenon*, *Anabaena*). Из опытов Ю. И. Сорокина видно, что усвоение этих форм планктонными рачками в большинстве случаев очень низкое. По-видимому, даже столь незначительное использование этих водорослей возможно только при их гомогенном распределении в водоеме, когда они не достигают значительных количеств. При большом развитии на поздних стадиях вегетации, когда начинаются образование и распад «пятен цветения», возникают условия, отрицательно влияющие на планктонных животных. При детальном анализе подобной ситуации в последнее время показано (Брагинский и др., 1968), что зоопланктон избегает скоплений сине-зеленых водорослей. Авторы данной работы приходят к выводу, что «пятна цветения» практически лишены зоологической жизни и представляют собой водорослево-бактериальную ассоциацию». В этом отношении интересны опыты К. К. Аудулева (1968), который установил, что основной агент «цветения» водоемов — сине-зеленая водоросль микроцистис — на клеточной стадии вегетации может активно потребляться многими инфузориями, но систематическое использование микроцистиса в пищу возможно только при смешанном рационе, в противном случае

численность вида-потребителя начинает прогрессивно снижаться. Пищевая неполноценность микроцистиса и других сине-зеленых связывается с отсутствием в их белках ряда незаменимых аминокислот, прежде всего гистидина. Вместе с тем имеются исследования, показывающие, что в некоторых экологических ситуациях (мелководные слабо осолоненные прибрежные эстуарии) массовые виды сине-зеленых (*Anabaena*, *Microcystis*) служат не только непосредственным источником пищи для водных животных, но и в значительной мере после отмирания пополняют запасы детрита, играющего первостепенную трофическую роль в этих водоемах (Dagnell, 1961).

Имеющиеся данные показывают, что размеры потребляемых водорослей, за исключением 3—4 форм, не превышают 160—200 мкм в длину или диаметре. Большинство из них гораздо меньше — в пределах от нескольких десятков до сотни микронов. С этими чисто ориентировочными размерами интересно сопоставить более точные данные, полученные нами и имеющиеся в литературе. По данным Г. А. Васильевой (1953), размеры водорослей, потребляемых планктонными ветвистоусыми, лежат в пределах 20—150 мкм. В редких случаях встречены нитчатки длиной до 300 мкм. Большинство водорослей, найденных в кишечниках, имело размеры от 20 до 100 мкм. По данным В. М. Рылова (1930), *Diaptomus coeruleus* интенсивно потребляет частицы в 10—15 мкм, *Cyclops leuckarti* — до 80 мкм. Самый мелкий из изученных диаптомусов (*Arctodiaptomus spinosus* var. *fadeevi*) потреблял *Gloeococcus Schroeteri*, *Cyclotecla* sp., *Gloeocapsa limnetica*, *Aphanothece clatrata* (Мешкова, 1953). Судя по этому списку, он способен отфильтровывать частицы от 5 до 50 мкм. Размеры водорослей, найденных нами в кишечниках планктонных ракообразных, были в пределах 5—150 мкм.

Из 25 видов водорослей, которые отвергались животными в опытах разных авторов, 7 относится к диатомовым, 6 — к сине-зеленым, по 4 вида — к вольвоксовым и хризомонадовым. В опытах, проведенных нами с двумя видами диаптомусов (*D. gracilis*, *D. graciloides*), отвергались крупные формы протококковых — *Pediasstrum* и *Selenastrum*. В опытах с диафанозомой избегался *Cosmarium* из конъюгат (Комарова, 1966). Из диатомо-

вых не потреблялись в пищу такие крупные массовые формы, как *Tabellaria*, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Melosira*; из синне-зеленых — *Anabaena*, *Microcystis* и *Oscillatoria*.

Приведенные данные показывают, что пресноводные планктонные ракообразные потребляют те водоросли, размеры которых не превышают определенных величин. Лучше всего выедаются водоросли без значительных выростов, округлой или овальной формы, размерами до 50—100 мкм. Крупные ветвистоусые заглатывают иногда и более крупные частицы, но последние встречаются в кишечниках крайне редко и не могут рассматриваться как существенный источник пищи. Веслоногие потребляют еще более мелкую взвесь. Так, например, для *D. coeruleus* верхним пределом являются пищевые частицы величиной 50 мкм (Рылов, 1930).

Приведенные выше наблюдения дают определенное представление о характере потребления зоопланктоном разных видов фитопланктона, но не позволяют количественно характеризовать отношения между планктонными ракообразными и водорослями. С этой точки зрения представляет интерес изучение избирательного питания планктонных рачков, содержащихся на смеси разных видов фитопланктона, чему в данной работе посвящен специальный раздел.

Указанные особенности питания планктонных ракообразных и разный состав фитопланктона в озерах и прудах определяют различную картину использования первичной продукции в этих водоемах. Если в озерах большинство массовых видов фитопланктона, которое представлено преимущественно крупными формами водорослей, не используется или почти не используется рачковым планктоном, то в прудах, наоборот, ряд массовых видов (в основном мелкие формы) служит главным компонентом пищи планктонных животных. Следовательно, во втором случае имеет место более быстрая трансформация первичного органического вещества к высшим трофическим звеньям пищевой цепи.

Наряду с водорослями в питании планктонных ракообразных серьезное значение имеют различные виды бактерий. Это убедительно показано в цитированных выше работах А. Г. Родиной (1958), Е. Ф. Мануйловой (1958), М. А. Салманова (1960) и других авторов. Ин-

тересные данные по потреблению бактерий при естественной концентрации их в озерах разного типа получены Ю. С. Беляцкой (1959а). Ею показано, что 6 видов наиболее массовых ветвистоусых интенсивно выедают как палочковидные, так и кокковидные формы бактерий. По приближенным расчетам за счет бактериальной продукции могут быть удовлетворены пищевые потребности 10—30% всех ветвистоусых ракообразных в изученных озерах. Значительная трофическая роль микрофлоры показана также на примере водохранилищ, где даже в условиях интенсифицированного развития бактерий над скошенной растительностью в зоне литорали зоопланктон может выесть до 37% суточной продукции последних (Кузнецов, 1960). Способность дафний и мшн усваивать органическое вещество метановых и водородных автотрофных бактерий установлена в работе Ю. И. Сорокина (1959).

В последние годы значительное внимание привлекают планктонные рачки-фильтраторы как агенты самоочищения загрязненных вод в связи с активным потреблением ими кишечной палочки и дизентерийных бактерий (Тамикава, 1962; Левина и др., 1966; Крючкова, 1968). Вместе с тем опытами Тамикава показано, что снижение численности бактерий при постановке опытов по питанию планктонных рачков не следует полностью относить за счет выедания, так как при этом до 50 и более процентов от общей убыли клеток патогенных и непатогенных бактерий в воде прилипает к поверхности тела животных. Данное обстоятельство практически не учитывается при изучении бактериального питания зоопланктона, что бесспорно приводит к завышению величин пищевого потребления бактерий.

В кишечниках многих планктонных рачков, особенно таких, как *Chydorus sphaericus*, *Daphnia cucullata*, *D. hyalina*, *Bosmina longirostris*, *B. obtusirostris*, *Diaphanosoma brachyurum* и др., нами неоднократно отмечено значительное количество мелкого органического детрита. Большинство детритных частиц не превышало по размерам 20—30 мкм. Эти наблюдения хорошо согласуются с данными А. Г. Родиной (1966) о серьезном кормовом значении детрита для водных животных. Исследования, проведенные А. П. Остапеней и А. И. Павлютиным в лаборатории экспериментальной гидробиологии Белгос-

университета, показали возможность эффективной утилизации дафниями детрита зоопланктонного происхождения. Этими авторами был искусственно приготовлен «молодой» детрит из планктонных рачков, на котором затем содержали дафний. Интенсивность роста животных и основные энергетические показатели у них были при этом близки к контрольным, когда рачков выращивали на заведомо подходящем водорослевом корме (Остапеня и др., 1968). Эти опыты имеют принципиальное значение, так как они указывают на один из важных путей использования планктонных животных после их гибели. Вполне очевидно, что с точки зрения трофодинамики не меньшее значение имеют вопросы утилизации фитогенного детрита, образующегося после отмирания фитопланктона и макрофитов. Это особенно актуально для прибрежных зон морей и других мелководных водосмов. Так, например, установлено, что органический детрит играет исключительно важную роль в питании всех групп животных эстуарных сообществ (Darnell, 1961). При этом фитопланктон непосредственно слабо используется в пищевых цепях. Его значение здесь состоит прежде всего в пополнении общего фонда детрита после массового отмирания. Интересно, что в этом процессе одно из основных мест занимают сине-зеленые *Anabaena* и *Microcystis*. Образовавшийся за счет них детрит служит затем существенным источником пищи для ряда планктонных и донных детритоедов, включая ракообразных.

Вторым важным вопросом, связанным с кормовым значением детрита, является возможное повторное заглатывание фильтраторами частично переваренных водорослей, прошедших уже через кишечник растительного зоопланктона. Известно, что при обилии растительной пищи в период цветения фитопланктона планктонные животные могут пропускать через свой кишечник частично ассимилированные клетки, увеличивая таким образом запасы растительного детрита, пригодного для дальнейшей утилизации (Harvey и др., 1935; Ketchum, 1961; Cushing, 1962). Копрофагия играет, по-видимому, в целом большую роль в пищевых цепях водоемов (Marshall, Orr, 1955; Zenkevich, Birstein, 1956; Cushing, 1959; Jorgensen, 1962; Beklemishev, 1962). Следует, очевидно, ожидать, что под воздействием бактериальной флоры и грибов такой детрит приобретает дополнительную пище-

вую ценность и становится более легко усваиваемым при повторном заглатывании планктонными фильтраторами (Edmondson, 1957; Conover, 1962; Johannes, Satomi, 1966).

Состав пищи у морских планктонных ракообразных.

Видовой состав пищи у ряда массовых видов морских планктонных ракообразных изучен достаточно хорошо. При анализе имеющихся данных нами прежде всего обращено внимание на выедание фитопланктона. В качестве потребителей рассмотрены главным образом представители веслоногих, поскольку они играют первостепенную роль в морских планктонных сообществах. При этом принимали во внимание только те компоненты фитопланктона, использование которых доказано экспериментально или подтверждено при анализе содержимого кишечника у соответствующих видов рачков. В целом список потребляемых водорослей, приводимых разными авторами, содержит более ста видов фитопланктона. Как правило, среди них первое место занимают диатомовые, затем идут лапидарные жгутиковые и представители зеленых водорослей. Принципиальное значение имеют размеры потребляемых форм фитопланктона. К сожалению, большинство исследователей не приводит соответствующих данных. В таких случаях размеры указанных видов взяты нами из определителей, что дает ориентировочное представление о величине потребляемых частиц. Максимальная длина клеток во многих случаях оказалась значительно выше, чем в случае пресноводных ракообразных. Ряд видов рачков (*Calanidae*, *Eucalanidae*, *Paracalanidae*, *Pontellidae*) способен захватывать клетки размером до 500 мкм. Сюда могут быть отнесены также *Euchirella rostrata* и *Acartia clausi*, способные потреблять довольно крупные формы фитопланктона (Петипа, 1958; 1959 а; Куделина, Журавлева, 1963; Conover, 1960). В пище *Calanus hyperboreus* преобладают водоросли размером 40—500 мкм (Conover, 1960, 1962, 1964, 1966; Mullin, 1963). В одном ряду с ним находятся *C. helgolandicus* и *C. glacialis* (Петипа, 1960, 1965; Gauld, 1959; Conner, 1961, 1967; Mullin, 1963). Выедание очень крупных водорослей (до 1 мм) установлено у *Rhincalanus nasutus* (Conover, 1960). Этот рачок потреблял практически все предложенные ему виды фитопланктона, в том числе такую крупную форму, как *Rhizosolenia setigera*.

Таким образом, размерный диапазон частиц, которые служат пищей морским планктонным ракообразным, достаточно велик: от нескольких микронов до 1 мм. На первый взгляд создается впечатление, что морские рачки-фильтраторы способны отфильтровывать значительно более крупные клетки фитопланктона, чем пресноводные, однако изучение этого вопроса указывает на изменение способа захвата у морских веслоногих при переходе на более крупную пищу. Ряд таких видов может захватывать пищевые частицы двумя способами: с одной стороны, осуществлять истинную фильтрацию (прогон воды через фильтрационную камеру и осаждение пищевых частиц на максиллярных щетинках) и, с другой, захватывать отдельные частицы загребаящими или зачерпывающими движениями ротовых конечностей. При этом с помощью максиллул и мандибул пища измельчается и затем заглатывается. Первый способ характерен при питании мелкой взвесью, второй — при потреблении крупной (Петипа, 1967). Таким образом, при истинной фильтрации морские фильтраторы также захватывают лишь относительно мелкие частицы. С большой степенью вероятности можно считать, что максимальные размеры последних в большинстве случаев не превышают 200 мкм. К такому заключению можно прийти, например, на основании работы Коновера (Conover, 1967), в которой показано, что один из наиболее крупных калянусов — *C. hyperboreus* — уже при размере водорослей 330—355 × 100—150 мкм (*Coscinodiscus* sp.) переходит к индивидуальному захвату отдельных клеток и высасыванию их содержимого после предварительного разламывания створок, т. е. осуществляет второй из указанных выше способов потребления пищи. Надо полагать, что у более мелких ракообразных верхняя размерная граница потребляемых частиц при истинной фильтрации будет еще ниже. Как показывают имеющиеся в литературе данные, для ряда видов веслоногих она не превышает 100—200 мкм, а у более тонких фильтраторов, к которым относятся, например, *Penilia* и *Pseudocalanus elongatus*, размер улавливаемых частиц не более 10—20 мкм (Павлова, 1959, 1967 а; Уггу, 1965). Из этого следует, что при истинном фильтрационном питании величина частиц, используемых пресноводными и морскими планктонными ракообразными, различается не очень сильно.

Существенным моментом является лишь то, что в море потребителями относительно крупных клеток становятся веслоногие, в то время как в пресных водах это место скорее занимают ветвистоусые. Кроме того, возникновение способности захватывать отдельные крупные частицы наряду с фильтрацией в целом значительно увеличило роль этих ракообразных в потреблении фитопланктона. Отсюда совершенно очевидно, что применительно к морю имеется гораздо меньше оснований говорить о незначительном пищевом использовании крупных форм фитопланктона растительноядными животными.

Многие виды веслоногих сочетают преимущественное потребление растительных организмов с хищным питанием. Так, в питании *Calanus hyperboreus*, *C. finmarchicus*, *C. helgolandicus*, *Acartia clausi*, *A. latisetosa*, *Temora*, *Centropages* заметную роль играют яйца, науплиусы и взрослые особи ряда ракообразных и других планктонных животных, в частности тинтинниды из малоресничных инфузорий и ночесветки. Сюда следует отнести также представителей ветвистоусых *Evadne spinifera* и *E. tergestina*. У некоторых видов хищное питание преобладает (*Euchirella*). К настоящим хищникам могут быть причислены *Bathycalanus* и *Paraeuchaeta* (Lowndes, 1935; Conover, 1960). Хищные виды играют особенно заметную роль среди глубоководных веслоногих (Бродский, 1950; Чиндонова, 1959). Примером сугубо растительноядных видов могут быть *Calanus glacialis* и *Rhincalanus nasutus* (Conover, 1960; Mullin, 1963).

Как показывают исследования Е. В. Павловой (1959, 1959 а, 1967), Т. С. Петипа (1958, 1959) и Г. Я. Яновской (1956), для отдельных представителей рачкового планктона, особенно ветвистоусых и науплиальных стадий веслоногих (*Penilia*, *Podon*, науплиусы *Paracalanus*, *Acartia*, *Centropages* и др.), характерно потребление детрита. Небольшое количество детрита обнаружено в кишечниках глубоководных копепоид *Pseudocalanus robustus*, *Gaetanus paracurvicornis*, *Metridia ornata* и остракод *Conchoecia ametica*, *C. alata* и др. Основной пищей глубоководных копепоид являются другие виды веслоногих ракообразных, остатки медуз и радиолярии (Чиндонова, 1959).

Прямое отношение к детритному питанию ракообразных как в верхних, так и в более глубоких слоях воды

имеет потребление трупов планктонных животных или их фрагментов. К сожалению, каких-либо данных в этом отношении в литературе нет. О том, насколько важно дальнейшее изучение этого вопроса, говорят исследования Л. М. Зелезинской (1968), которая, применяя различные модели осадкомеров, показала, что в прибрежных зонах моря, особенно на стыке гидрофронтов, наблюдается массовая гибель многих планктонных ракообразных, в результате чего возникает своеобразный «дождь» трупов. Масштабы этого процесса исключительно велики. В отдельные периоды за сутки на 1 м² площади дна выпадает более 27 тыс. погибших веслоногих и ветвистых рачков общим сырым весом более 0,5 г. К этому следует прибавить огромное количество фекалий планктоноядных рыб (>2 г/м²) и личинок шкурок ракообразных. Показано, что в среднем число оседающих погибших животных составляет 17—30% общего количества живых особей ряда массовых форм планктонных ракообразных. Естественно, что в процессе оседания на дно часть заключенного в них органического вещества может потребляться планктонными организмами и служить для них серьезным источником пищи. Эти данные в сочетании с результатами указанных выше физиологических опытов А. П. Остапенко и А. И. Павлютина ставят перед исследователями серьезную проблему по изучению трансформации органического детрита животного происхождения как в толще воды, так и в донных отложениях после выпадения «дождя» трупов и другого зоогенного материала.

Аналогичная проблема для прибрежных зон моря и мелководных водоемов существует и в отношении детрита фитогенного происхождения. Исследованиями Стефенса и др. (Stephens и др., 1967) показано, что отмерший фитопланктон в больших количествах оседает на дно прибрежных мелководий. Максимальное осаждение фитогенного детрита наблюдалось примерно через 2 месяца после весеннего цветения фитопланктона. Общее количество осевшего органического вещества составляло около 50% годовой первичной продукции фитопланктона.

Попутно следует заметить, что в накопленных к настоящему времени данных очень слабо освещена роль простейших в питании ракообразных, впрочем как и вообще роль простейших в трансформации вещества и

энергии в водоемах, хотя на основании широкого распространения и большой скорости размножения этих организмов следует ожидать, что их значение может быть очень велико.

Состав пищи у высших ракообразных. Качественный состав пищи у высших раков отличается большим разнообразием. Основными источниками ее являются водоросли, высшие водные и прибрежные растения, животные и детрит. Так, в питании мизид (*Neomysis vulgaris*) из Рижского залива важную роль играют коловратки (*Keratella quadrata* и *K. cochlearis*), яйца многих зоопланктеров, в том числе веслоногих и ветвистоусых ракообразных, малоресничные инфузории, ряд мелких диатомовых (*Diatoma*, *Coscinodiscus*, *Navicula*, *Synedra*) и детрит (Санина, 1961). В состав пищи черноморских мизид (*Leptomysis lingta*, *Pseudoparamysis pontica* и *Siriella faltensis*) в значительном количестве входят бентопланктические диатомовые, мелкие жгутиковые и детрит. Основную часть рациона составляет диатомовая водоросль рабдонема. Животная пища занимает около 10% всего рациона (Бенько, 1962).

Довольно подробно описано питание у водяного ослика — *Asellus aquaticus* (Willer, 1917; Леванидов, 1946, 1949). В стоячих водоемах эти рачки потребляют любую водную растительность, но в их рационе преобладают высшие растения и мягкие ткани гниющих древесных листьев, попавших в водоем. В текущих водах, где, как правило, нет значительных очагов аккумуляции неразложившегося органического вещества, основной пищей водяных осликов являются крупные растительные организмы перифитона (главным образом диатомовые), нитчатые зеленые водоросли и высшая водная растительность.

Из морских изопод наиболее изучен *Idotea baltica*. При обитании в некоторых ассоциациях цистозирры морские тараканы потребляют живые ткани этих водорослей, находящиеся на них эпифитные организмы (диатомовые) и частично используют животную пищу (Бокова, 1952; Гаевская, 1958). В Баренцевом море *I. baltica* потребляет два вида бурых водорослей с достаточно нежными талломами (*Pyllaiella litoralis*, *Dyctyosiphon*) и один вид зеленых — *Monostroma* (Кузнецов, 1964). Показано, что в пищевой спектр черноморской популяции этого вида

входят водоросли ульва и энтероморфа, растительный и животный детрит и личинные шкурки самих изопод (Хмелева, 1973). Другой вид морских равноногих — *I. emerginata* — является активным потребителем талассины (Naylor, 1955). Ряд видов макрофитов, в частности *Fucus vesiculosus*, используется в пищу равноногим рачком *Ligia oceanica* (Nicholls, 1931). Живыми и отмершими растениями питаются многие наземные и полуназемные изоподы. Так, прибрежный вид *Naesa bidentata*, обитающий на нижнем горизонте приливо-отливной зоны у Плимута, развивается в больших количествах, поедая живые ткани *Fucus serratus*. Второй вид (*Campecepea hirsuta*), занимающий среднюю часть зоны отлива, приурочен к зарослям лишайника *Lichina pygmaea* — основной пищи этого рачка (Wieser, 1962, 1963).

Таким образом, как в пресных, так и в морских водоемах представители равноногих ракообразных являются в основном растительноядными животными.

В отношении состава пищи к слабо изученным ракообразным относятся эуфаузиновые. Судя по морфологическим особенностям ротовых придатков, представители этого отряда, живущие на мелководьях или в верхних слоях воды, способны к фильтрационному питанию и захвату планктонных водорослей и детрита. В работе Ю. Г. Чиндоновой (1959) при анализе содержимого желудков у двух глубоководных форм (*Thysanopoda curta* и *Bentheuphausia amblyops*) обнаружены остатки различных животных (копепод, медуз, щетинкочелюстных). У второго вида в некоторых случаях отмечено большое количество диатомовых и тинтинид, что указывает на миграцию его в верхние слои воды и способность к фильтрации.

Значительное распространение растительноядности характерно для отряда *Amphipoda*. Из пресноводных амфипод ярким представителем в этом отношении является *Gammarus pulex*, потребляющий живые ткани низших и высших водных растений и скелетирующий древесные листья (Боровицкая, 1956; Гаевская, 1966; Willeger, 1922; Расайд, 1945). Вместе с тем этот вид поедает и корм животного происхождения: мясо моллюсков, личинки тендипедид, поденок и трупы разных животных. Для него характерен каннибализм. Однако при питании только животной пищей наблюдается высокая смерт-

ность рачков. Наиболее пригодной оказывается смешанная пища или опавшие древесные листья (Боровицкая, 1956). Питание опавшими гниющими листьями, поселяющимися на них бактериями и грибами характерно и для других видов бокоплавов: *G. pulex fossarum* (Bick, 1959; Micherdzinski, 1959), *G. balcanicus* и *G. kischineffensis* (Ялынская, 1968).

Чрезвычайно разнообразен пищевой спектр у широко распространенного в пресных водах *G. lacustris*. По данным В. Г. Стройкиной (1957), в оз. Севан этот рачок потребляет многие виды одноклеточных и нитчатых водорослей, хару, мох и другие макрофиты. Кроме того, в его кишечниках часто встречаются остатки ряда планктонных и бентосных животных. Основной пищей, однако, является мох *Hygroamblystegium irriguum*, который составляет иногда до 100% пищевого комка. В кишечниках этого вида бокоплавов из озер Щучье и Камышинского Омской области обнаружено 56 форм водорослей, среди которых первое место занимают протококковые (23 вида) и диатомовые (22 вида). Реже встречаются десмидиевые и сине-зеленые (Ермолаева, 1962). Наряду с ними отмечены простейшие и остатки других животных, детрит и фрагменты высших водных растений. В Прибайкалье *G. lacustris* является в основном детритоядным видом (Бекман, 1954; Боровицкая, 1956), но наряду с растительным детритом в его кишечниках неоднократно обнаружены нитчатые водоросли, а в экспериментальных условиях доказана возможность поедания собственной молодежи (Бекман, 1954). Склонность к хищничеству особенно заметно возрастает при нахождении рачков в неблагоприятных условиях среды. Пелагическая форма *G. lacustris* из высокогорных водоемов в значительных количествах потребляет дафний (Ueno, 1934).

К растительноядным относятся и другие виды пресноводных амфипод. *Pontogammarus robustoides* обладает смешанным типом питания. В значительных количествах поедает гниющие листья рдеста (скелетирование) и другой растительный слабо разложившийся детрит. В экспериментальных условиях установлено потребление живых личинок тендипедид, но поскольку зарывшихся в грунт личинок бокоплав не берет, то этот вид пищи нельзя считать доступным для него в естественных условиях. Показано также, что после соответствующей пищевой адап-

тации понтогаммарус может в значительных количествах поедать хару и нитчатые водоросли (Касымов, 1960, 1962). Смешанным типом питания при преимущественном потреблении тканей высших водных растений, нитчатых водорослей и сине-зеленых обладают массовые виды американских пресноводных амфипод — *G. fasciatus*, *G. limneus*, *Eucrangonyx gracialis* и *Hyaella knickerbockeri* (Embrey, 1911; Clemens, 1950).

Представляют интерес данные о составе пищи у крупного байкальского бокоплава — *Acanthogammarus (Brachyuropsus) grewingki* (Базикалова, 1954). Главную роль в питании этого вида играют другие ракообразные (копеподы, клadoцеры и амфиподы). В качестве примеси отмечены коловратки, олигохеты, ручейники, диатомовые, а для мелких особей — детрит. Сходный спектр питания с преимущественным потреблением детрита установлен у американского вида амфипод — *Gammarus minus* (Minshall, 1967).

Растительность широко распространена и среди морских амфипод. Так, например, *G. locusta* и *G. marinus* на Восточном Мурмане активно потребляют бурые водоросли с относительно мягкими талломами (Кузнецов, 1964). В кишечниках черноморского бокоплава *Dexamine spinosa* обнаружено более 34 компонентов пищи, состоящих преимущественно из эпифитных диатомовых. Кроме диатомовых, в пищевой спектр этого вида часто входят *Cladophora*, *Sphacelaria* и макрофиты — цистозира, зостера и руппия. В экспериментальных условиях установлено потребление энтероморфы, ульвы и некоторых других водорослей. Животная пища (ракообразные из группы гарпактицид, полихеты и др.) составляет не более 5% (Грезе, 1963). Преимущественно растительным является и другой черноморский бокоплав — *Gammarus locusta* (Брискина, 1950). Характерно массовое развитие многих видов амфибионтных амфипод на прибрежных выбросах макрофитов, в частности цистозире. Так, например, *Orchestia bottae* питается почти исключительно гниющими береговыми выбросами цистозире, потребляя наиболее мягкие части талломов, развивающиеся на них бактерии и гифы грибов (Сушня, 1967, 1967 а, 1968), т. е. относится к типичным детритоядам. Хотя в естественных условиях основной пищей этих рачков является растительный детрит, они с

одинаковым успехом поедают органические остатки самого разного происхождения, в том числе и трупы мелких животных.

Изложенное со всей очевидностью говорит о том, что большинство видов амфипод, несмотря на их всеядность и даже хищничество, следует отнести к преимущественно растительноядным животным, играющим значительную роль в трансформации первичного органического вещества.

В состав пищи креветок входят в основном различные водные животные. Так, *Leander adspersus* может интенсивно поедать тендипедид (Карпевич, Богорад, 1940). В нашей лаборатории этот же вид успешно содержался на мясе мидий. *L. modestus* потребляет низших ракообразных *Heterocypris* и *Daphnia magna*, но основной пищей данного вида и других пресноводных креветок в естественных условиях являются отмершие водные растения и детрит (Куренков, 1950, 1958). При массовом культивировании японской креветки *Panaeus japonicus* в качестве пищи широко используются мясо рыб и моллюсков (Egusa, 1961). В пищевом комке ряда глубоководных креветок обнаружены главным образом остатки копепод и остракод. Кроме того, значительный процент составляют медузы и щетинкочелюстные. Реже встречаются радиолярии, амфиподы, полихеты и детрит (Чиндонова, 1959). Наличие водорослей в кишечнике этих креветок связано с поеданием растительноядных животных. Все эти данные указывают на то, что креветки являются облигатными хищниками и лишь в редких случаях могут использовать растительную пищу или детрит. Отыскание пищи обеспечивается у них с помощью хеморецепции (Borradaile, 1916; Marshall, Orr, 1960).

У высших десятиногих состав пищи более разнообразен. В их питании большую роль играет детрит различного происхождения, бактерии, растительные и животные организмы. По данным И. И. Куренкова (1951), основное значение в питании ряда видов речных раков имеет растительная или смешанная пища, прежде всего высшие водные растения — рдесты, роголистник и др. Животная пища (моллюски, водные насекомые) в большинстве случаев имеет сугубо подчиненное значение и лишь в отдельные периоды жизни вида (спаривание, восстановление запасов после голодания) может играть су-

щественную роль (Бродский, 1957). Обзор ряда других работ по питанию речных раков подтверждает заключение о преимущественной растительности этих животных (Гасвская, 1966).

Потребление тканей живых и мертвых растений установлено у широко распространенного в Центральной Америке краба *Xanthodius sternbergii* (Crape, 1947). Некоторые виды крабов являются типичными детритофагами. Так, *Eupagurus bernhardus* может соскребывать обрастающая и осевший на камнях детрит, избирательно потребляя содержащиеся в них частицы (Orton, 1927). Преимущественно к детритофагам (наряду с потреблением ими животной пищи) следует отнести некоторых пресноводных раков, например *Cambarus tenebrosus* и *Orconectes rusticus* из восточной части США (Minshall, 1967). Сходным типом питания обладают малящие крабы, которые поедают отмершую высшую прибрежную растительность, в частности морскую траву *Spartina*, или захватывают ил и прибрежный песок, сортируют содержащиеся в них частицы и заглатывают съедобные компоненты. При этом значительную роль могут играть бактерии (Teal, 1958). Те же особенности питания присущи ряду кумовых раков (Dixon, 1944). Нами при изучении количественных закономерностей питания у канкроидного краба Америки *Menippe mercenaria* установлено активное потребление душой и мертвой рыбы, мяса моллюсков, ряда ракообразных и в отдельных случаях мелкодисперсного детрита (Сущеня, Кларо, 1966; Sushchenia, Clago Madruga, 1967). При этом животные могут нападать на живых ракообразных и моллюсков, разламывая их панцирь или створки своими мощными клешнями. У этого вида неоднократно отмечен также каннибализм. Чаще всего жертвами особей своего вида становятся недавно вылинявшие крабы, обладающие тонким панцирем и не способные к самозащите. Это явление широко распространено и у других крабов, в том числе у ряда черноморских видов — мраморного, травяного, каменного. Многие крабы, langусты и омары убивают и поедают мелких рыб, моллюсков, ракообразных, иглокожих и полихет. Так, рацион камчатского краба на 80—100% состоит из моллюсков. Нередко в его состав входит значительное количество иглокожих — 40—70 или ракообразных — 30—60% (Takeuchi, 1967).

Таким образом, изложенные выше данные показывают, что ракообразные играют исключительно большую роль в потреблении живого и мертвого органического вещества на различных трофических уровнях. Особенно велика их роль в использовании первичной продукции. Поскольку ракообразные являются прямым звеном в передаче вещества и энергии от первичных продуцентов к высшим трофическим уровням, то это обстоятельство приобретает исключительно важное значение. Не меньше, очевидно, роль ракообразных в утилизации растительного, животного детрита и бактерий, что также способствует трансформации вещества по наиболее эффективным каналам (Dagnell, 1961). Наконец, крупные ракообразные, имеющие большое промысловое значение, являются зачастую потребителями малоценных животных, что повышает полезное с точки зрения человека использование образующейся в водоемах биомассы.

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ ПИЩИ ПЛАНКТОННЫМИ РАКООБРАЗНЫМИ

Приведенные данные о составе пищи со всей очевидностью показывают, что, несмотря на чрезвычайно разнообразный пищевой спектр, не все компоненты пищи выедаются одинаково хорошо. В связи с этим возникает проблема избирательного потребления пищи животными, которая является одним из наиболее важных моментов в проблеме трофических отношений организмов вообще.

Количественная оценка избирательного питания помогает выяснить не только наиболее существенные пищевые связи массовых видов животных, но и способствует целенаправленному поиску в определении пищевых ресурсов, которые могут быть доступны данному трофическому звену в водоеме. Имеется и практический аспект данной проблемы, поскольку выявление полноценной и интенсивно потребляемой пищи для ряда видов животных облегчает затем разработку биотехники массового культивирования их в хозяйственных целях.

Избирательность, или элективность, зависит как от особенностей самой пищи (формы, размеров пищевых частиц или организмов, их подвижности, доступности и др.), так и особенностей животных-потребителей. «...Явление элективности,— пишет В. С. Ивлев (1955),— следует

рассматривать как функцию одновременно действующих факторов: комплекса особенностей, присущих хищнику, и комплекса признаков, характеризующих жертву». Исходя из этих позиций, были проведены экспериментальные исследования избирательного потребления пищи у 11 видов пресноводного рачкового планктона (8 видов ветвистоусых и 3 вида веслоногих) при температуре 22—25 °С (Сущенко, 1959). В качестве пищи взята смесь водорослей: хлореллы, хлорококка, одиночных клеток и цепочек сценедесмуса. Таким образом, имелась определенная градация формы и размеров пищевых частиц. На этом фоне интересно было проследить избирательную способность планктонных фильтраторов, так как все предложенные виды водорослей, несмотря на их различия, интенсивно потребляются многими рачками. В указанную смесь сознательно включены водоросли без чрезвычайно резких морфологических различий, чтобы в случае предпочтительности некоторых из них показать наличие тонкой дифференциации пищевых элементов питающимся зоопланктоном.

При количественной оценке избирательного потребления пищи в каждом опыте устанавливали соотношение отдельных ингредиентов как в предлагаемом комплексе водорослей, так и в потребленной рачками пище. Это соотношение в обоих случаях выражали в процентах от общего количества пищевых частиц в среде. При обработке полученных результатов впервые для ракообразных был применен показатель избирательности (индекс элективности), предложенный ранее для рыб (Ивлев, 1955). Использование его применительно к данной группе животных оказалось плодотворным и привело к ряду интересных заключений.

Показатель элективности В. С. Ивлева (E) представляет собой отношение разности относительных значений любого ингредиента в рационе и пищевом комплексе в процентах ($r_i - p_i$) к сумме тех же величин ($r_i + p_i$):

$$E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}. \quad (16)$$

Значения показателя находятся в пределах плюс 1 и минус 1. При этом избирание данного вида пищи выражается значениями от 0 до плюс 1, отсутствие избирания — нулевым значением показателя и отрицательная

элективность (избегание) — от 0 до минус 1. Искомые величины показателя могут быть определены по формуле или графически с помощью номограммы, приводимой в книге В. С. Ивлева.

При изучении избирательного питания ряда других животных, в частности рыб, наряду с понятием элективности различают также предпочитаемость и доступность пищи. Последняя относится прежде всего к условиям питания дошными организмами, которые в разной степени используют убежища и оказываются неодинаково доступными потребителям. При питании зоопланктона фитопланктоном в этом смысле доступности не существует. Доступность фитопланктона определяется прежде всего его морфо-анатомической пригодностью для отфильтровывания и заглатывания планктонными животными. В рассматриваемом случае, когда известно, что все предлагаемые водоросли хорошо поедаются рачками-фильтраторами, фактор доступности как таковой может быть исключен. При этом условии избираемость данного элемента пищи указывает на степень его предпочитаемости. Действительно, если элективность (E) равна сумме показателей предпочитаемости (E_p) и доступности (A), как это следует из работы Ивлева ($E = E_p + A$), то вполне понятно, что при исключении A элективность становится показателем предпочитаемости.

Остановимся лишь на наиболее общих результатах проведенных опытов, так как подробно они были изложены ранее (Сушня, 1958 в). Как видно из табл. 2, индексы избирания водорослей у всех подопытных животных характеризуются большим сходством. Как правило, почти все показатели потребления хлореллы выражены положительными величинами. Остальные водоросли, за немногим исключением, представлены отрицательными индексами избирания, т. е. каждая из них в той или иной степени избегалась при потреблении рачками. Так, клетки хлорококка имеют положительный индекс лишь у 4 видов животных, одиночные клетки сценедесмуса — у 2 видов и, наконец, потребление ценобиев сценедесмуса определяется исключительно отрицательными величинами. Характерно, что относительно высокие положительные значения индекса избирания хлореллы присущи не только мелким видам рачков (босмина и хидорус), но и более крупным (сида и симоцефалус). Аналогичное

Таблица 2

Показатели активности водорослей у озерных форм
планктонных ракообразных

Вид водорослей	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Daphnia cucullata</i>	<i>Ceriodaphnia</i> sp.	<i>Daphninosoma brachyurum</i>	<i>Bosmina longirostris</i>	<i>Chydorus sphaericus</i>	<i>Sida crystalina</i>	<i>Stomochilus velus</i>	<i>Daphnia graecoides</i>	<i>Daphnia amblyodon</i>	<i>Daphnia</i> sp.	Средний индекс
<i>Chlorella</i>	+0,21	-0,01	+0,10	+0,11	+0,12	+0,16	+0,16	+0,20	+0,04	+0,08	+0,14	+0,12
<i>Chlorococcum</i>	-0,06	+0,03	+0,03	-0,03	-0,05	-0,06	-0,07	-0,10	-0,02	-0,01	+0,10	-0,02
Одиночные клетки <i>Scenedesmus</i>	-0,20	+0,01	-0,04	-0,04	-0,01	-0,01	-0,03	-0,06	-0,02	+0,01	-0,24	-0,06
Ценобии <i>Scenedesmus</i>	-0,20	-0,09	-0,37	-0,18	-0,15	-0,27	-0,14	-0,24	-0,40	-0,36	-1,00	-0,31
Количество опытов	5	2	1	5	5	5	5	5	3	1	1	

сходство имеет место и в отношении отрицательных индексов, характеризующих потребление сравнительно крупных водорослей (ценобии сценедесмуса).

Общая картина, наблюдаемая в опытах с каждым видом животных в отдельности, хорошо подтверждается также и средними индексами избираемости пищи. Из всех четырех форм водорослей положительным средним показателем элективности ($E = +0,12$) характеризуется только потребление хлореллы. Средние значения остальных выражены отрицательными величинами. Правда, для хлорококка и одиночных клеток сценедесмуса в большинстве случаев индексы близки к нулю и скорее говорят об отсутствии элективности в отношении этих форм водорослей. Лишь потребление ценобиев сценедесмуса характеризуется четко выраженным избеганием ($E = -0,31$). Минимальная отрицательная величина $E (-0,09)$ при потреблении ценобиев отмечена у *Daphnia cucullata*, но у этого вида и выедание всех остальных форм водорослей характеризуется индексами, близкими к нулю, что указывает на безвыборное питание в пределах данного набора пищевых частиц.

Для 6 видов ракообразных, с которыми было проведено наибольшее количество опытов, составлен график зависимости величины индекса избирания от размеров потребляемых водорослей (рис. 2). Он показывает, что предпочитаемость водорослей особенно резко падает с увеличением их размеров от 3,5 до 15—20 мкм. Уже при 15 мкм индекс становится отрицательным и предпочитаемость водорослей сменяется некоторым избеганием. Дальнейшее возрастание размеров водорослей приводит к увеличению избегания их рачками.

Таким образом, на примере небольшого ряда форм фитопланктона с возрастающими размерами клеток и усложняющейся формой у 11 видов пресноводных рачков-фильтраторов выявлена очень тонкая дифференциация морфологических особенностей пищевых частиц. Хотя все предложенные водоросли потреблялись в значительных количествах, но испытанные виды животных без исключения предпочитали хлореллу — наиболее мелкого представителя протококковых с шаровидными клетками (3,5 мкм в диаметре).

Второе место по избираемости занимают одиночные клетки сценедесмуса (~15 мкм) и третье — хлорококк

(~20—25 мкм). Хотя по объему одиночные клетки сценедесмуса были значительно меньше хлорококка, однако продолговатая форма сильно уменьшила их избирательность и они потреблялись только с очень небольшим предпочтением по сравнению с хлорококком.

Четырехклеточные ценобии сценедесмуса размером около 70 мкм с шипами по углам были наименее потребляемой пищей. При переходе от хлорококка к ценобиям сценедесмуса пропорциональность увеличения размеров

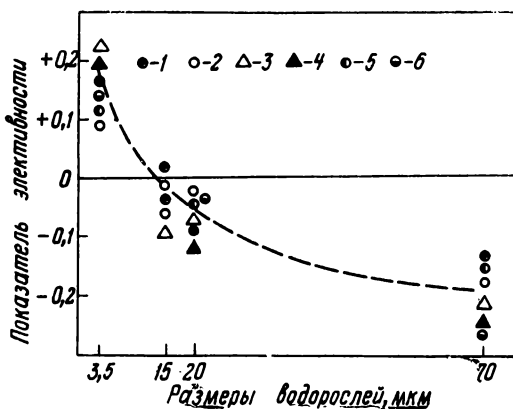


Рис. 2. Зависимость средних величин показателя элективности у планктонных ракообразных от размеров водорослей: 1—*Sida crystallina*; 2—*Diaphanosoma brachyurum*; 3—*Daphnia longispina*; 4—*Simocephalus vetulus*; 5—*Bosmina longirostris*; 6—*Chydorus sphaericus*

лишь незначительно больше, чем при переходе от одиночных клеток последнего к хлорококку, но падение избирательности здесь значительно сильнее, так как форма ценобий сценедесмуса оказывается гораздо менее предпочитаемой, чем форма хлорококка.

Следует еще раз подчеркнуть, что указанная способность животных к тонкой дифференциации выявлена при незначительном изменении размеров и форм пищевых частиц, далеко не предельных с точки зрения возможности потребления их изученными фильтраторами. Это указывает на способность этих животных к еще более четкой дифференциации, когда в состав пищевой взвеси

входят более «контрастные» по форме или размерам компоненты.

В дополнение к описанным выше экспериментам с лабораторными культурами протококковых была проведена серия опытов по избирательному потреблению прудового фитопланктона тотальным зоопланктоном, а также отдельными представителями веслоногих (*Diaptomus graciloides*) и ветвистоусых (*Simocephalus vetulus*). В состав фитопланктона входило 7 форм водорослей: 6 видов зеленых и 1 вид голых жгутиковых (табл. 3). Результаты этих опытов подтвердили заключение о предпочтительности мелких протококковых, имеющих круглую форму тела. Даже сравнительно крупный вид вольвоксовых *Eudorina elegans*, имеющий шаровидную форму, потреблялся больше, чем ценобии *Scenedesmus* и *Selenastrum* или одиночные клетки сравнительно мелкой, но подвижной формы *Trachelomonas*. Следовательно, не только объем, как это считает Райтер (Ryther, 1954), но и форма клеток играет значительную роль в определении потребляемости данного вида фитопланктона рачками-фильтраторами, причем последняя имеет, очевидно, преобладающее значение.

С помощью метода меченых атомов показана четкая способность дафний к избирательному потреблению бактериального корма, что еще раз подтверждает высокую дифференцировочную способность фильтрационного ап-

Таблица 3

Показатели элективности водорослей
для прудового зоопланктона

Вид водорослей	Размеры, мкм	Индекс избирания			Общий индекс избирания
		тотальным прудовым зоопланк- тоном	<i>Diaptomus graciloides</i>	<i>Simoce- phalus vetulus</i>	
<i>Chlorella vulgaris</i>	3—5	+0,65	+0,36	+0,55	+0,48
<i>Chlorococcum</i> sp.	20—25	+0,51	+0,37	+0,51	+0,37
<i>Oocystis</i> sp.	25—30	+0,17	+0,29	+0,28	+0,35
<i>Eudorina elegans</i>	100—150	+0,20	+0,07	+0,26	+0,20
<i>Scenedesmus</i> (ценобии)	50—70	-0,07	-0,23	+0,26	-0,03
<i>Selenastrum bibrainum</i>	40—50	+0,40	-1,00	-0,15	-0,07
<i>Trachelomonas</i> sp.	32	-0,65	-0,38	-0,63	-0,40

парата этих животных по отношению к форме и размерам пищевых частиц (Родина, 1957).

Количественные данные об избирательном потреблении пищи морским рачковым планктоном немногочисленны. До сих пор вопрос о наличии избирательной способности в питании морских веслоногих остается спорным. Большинство авторов склоняется к тому, что морские фильтраторы предпочитают крупные клетки водорослей, так как в силу слабой улавливающей способности их фильтрационного аппарата захват мелких частиц оказывается малоэффективным (Fuller, Clarke, 1936; Fuller, 1937; Harvey, 1937; Raymond, Gross, 1942; Marshall, Orr, 1952, 1955; Беклемишев, 1953, 1954, 1955). Как правило, этот вывод основывается на том, что большинству морских копепод скорее свойствен хватательный тип питания, чем истинная фильтрация. В этом отношении заслуживают внимания работы Т. С. Петипа (1959а, б; 1965) по избирательному питанию *Acartia clausi* и *Calanus helgolandicus*, в которых сделана строгая количественная оценка избирательного потребления ряда видов водорослей разной формы и размеров. Этим автором убедительно показано, что акарция предпочитает крупные, но округлые одиночные клетки водорослей и в значительно меньшей степени избирает мелкие жгутиковые и крупные одиночные или колониальные водоросли, имеющие сложную форму и различного рода внешние выросты. Согласно результатам анализа питания в естественных и лабораторных условиях, калянус потребляет большинство массовых форм фитопланктона, но предпочитает крупные одиночные и колониальные водоросли с размером клеток около 100—150 мкм, у которых отсутствуют грубые выросты. Наиболее высокие положительные индексы избирательности получены для таких форм, как *Melosira moniliformis*, *Coscinodiscus janischii*, *Cerataulina bergonii*, *Distephanus speculum*, *Nitzschia seriata*. Наиболее типичными избегаемыми формами были различные виды *Ceratium*. В целом размеры захватываемых пищевых объектов находятся в пределах от нескольких микронов до 1—3 мм. Характерно, что избирательность зависит от возрастной стадии калянуса. Младшие возрастные группы предпочитают округлые формы клеток относительно небольших размеров. При активном питании рачки этого вида отличаются

сравнительно слабой избирательностью и потребляют наиболее массовые формы водорослей. Таким образом, у морских веслоногих наблюдается та же тенденция, что и у пресноводных фильтраторов, но абсолютные размеры потребляемых клеток фитопланктона в этом случае значительно больше. В связи с этим в море возрастает число потребляемых форм фитопланктона и, как указывает Т. С. Петипа (1959 б), степень выедания последних зависит, по-видимому, не столько от приспособленности рачков к данному виду пищи, сколько от массовости развития последнего в водоеме, т. е. в пределах определенного набора потребляемых форм выедаются прежде всего наиболее часто встречающиеся.

Маллин (Mullin, 1966) исследовал избирательное питание у 19 видов каляноида из Индийского океана. В качестве пищи использована смесь из 3 видов диатомовых (*Coscinodiscus perforatus*, *Thalassiosira fluviatilis*, *Cyclotella nana*) и науплиусов артемий. По его данным, диатомовые используются очень слабо. Даже явно растительноядные виды предпочитали животную пищу — наиболее крупные из всех предложенных кормовых объектов.

Коновером (Conover, 1966) получены данные, имеющие, на наш взгляд, большое значение для дальнейшего изучения избирательного питания планктонных фильтраторов. В опытах с *Calanus hyperboreus* показано, что наряду с потреблением крупных организмов (яйца копепод 200 мкм в диаметре, диатомея *Coscinodiscus* sp. около 330—355 мкм в диаметре и науплиусы артемий 100—150 мкм длины) калянус обладает четко выраженной способностью к пищевой адаптации при питании мелкими диатомовыми. При переносе в смешанную культуру водорослей после недельного питания мелкими клетками *Thalassiosira* эти рачки явно отвергали более крупные клетки косцинодискуса. Аналогичный факт был отмечен еще Харвеем (Harvey, 1937), который установил, что *C. finmarchicus* предпочитает те виды пищи, на которых он содержался ранее, и в новых условиях при попадании в иную смесь фитопланктона проявляет следы пищевой адаптации к прежним видам фитопланктона.

Данные этих авторов и приведенные выше экспериментальные исследования Т. С. Петипа бесспорно говорят о наличии избирательного потребления пищи мор-

скими планктонными ракообразными. Выборность пищи, очевидно, имеет место не только при захвате частиц, столь широко распространенном у морских копепод, но и при истинной фильтрации. Вполне очевидно, однако, что механизм избирания в последнем случае состоит не в активном избегании или отфильтровывании тех или иных частиц, т. е. не носит характер активного выбора, а определяется улавливающими способностями их фильтрационного аппарата. Вместе с тем при длительном питании определенным видом корма возникает известная пищевая адаптация. Поскольку многие морские веслоногие одинаково успешно питаются и относительно мелкими, и более крупными организмами, то, очевидно, следует допустить одинаковую вероятность пищевой адаптации как к той, так и к другой пище. Отсюда возникает вопрос о существовании некоторой инерции при переходе от фильтрации к захвату отдельных частиц или, иначе говоря, от мелкой к крупной пище и наоборот. Степень этой инерционности очень важна, так как в случае большой устойчивости пищевых адаптаций предшествующая история питания животных может накладывать сильный отпечаток на результаты экспериментального изучения избирательного потребления пищи у них и приводить к неправильным выводам относительно возможных пищевых связей исследуемого объекта по данным кратковременных опытов.

ПИЩА КАК ИСТОЧНИК ЭНЕРГИИ. КАЛОРИЙНОСТЬ РАКООБРАЗНЫХ

Решение ряда экологических и физиологических вопросов, связанных с изучением метаболизма и биоэнергетики организмов и их популяций, требует энергетической оценки самих животных, их пищи и продуктов обмена, выделяемых в окружающую среду. В наиболее общем виде задача состоит в определении теплоты сгорания пищи, поступающей в организм, количества выделяемого из организма тепла и производимой работы. Эти данные необходимы не только для количественной оценки метаболизма на уровне организма, но являются также основой для применения принципов термодинамики и теории информации при изучении потока энергии, проходящего через любую экосистему (Паттен, 1966; Patten,

1959, 1961; Slobodkin, 1960; Scott, 1965). В связи с этим в последнее время биоэнергетическая единица — $\text{kcal} \cdot \text{g}^{-1}$ органического вещества — приобретает все большее экологическое и физиологическое значение (Long, 1934; Slobodkin, Richman, 1961; Slobodkin, 1962; Górecki, 1965).

При физиологических исследованиях прежде всего возникает необходимость количественной оценки энергии, поступившей с пищей в организм, степени ее утилизации и дальнейшего распределения усвоенной энергии на энергетический обмен животных, их рост и другие физиологические процессы. С точки зрения трофодинамики важно установление возможных путей передачи энергии между видами или группами видов в водоеме, т. е. в этом случае на первый план выступает концепция цепей питания (Lindeman, 1942), или пищевых сетей (MacFadyen, 1948; Макфедьен, 1965). Отсюда вполне очевидна теснейшая связь между макроскопической термодинамикой биологических систем и рассмотренными выше данными о пищевых спектрах животных. Зная пищевые связи данной группы организмов, можно сознательно подходить к количественному определению их роли в трансформации энергии. Для тех и других целей необходимо располагать сведениями о калорической ценности как кормовых организмов, так и их потребителей.

Непосредственные данные о калорийности кормовых организмов, потребляемых ракообразными, немногочисленны и очень разрозненны. Это в первую очередь относится к фитопланктону. Значительные возможности, однако, представляют материалы разных авторов о химическом составе водорослей и других растительных организмов, позволяющие рассчитать калорийность последних. В отношении ракообразных имеющиеся данные вполне достаточны для довольно полного представления о возможных колебаниях калорийности тела этих животных.

Сведения о калорийности основных компонентов пищи ракообразных и самих животных обобщены в табл. 4. В большинстве случаев они рассчитаны нами по содержанию белков, жиров и углеводов. Как показано А. П. Остапеней (1968), для большинства водных организмов физиологическая калорийность практически совпадает с физической. В связи с этим для определения

Калорийность ракообразных и потребляемых ими организмов

Вид ракообразных или их пищи	Содержание органического вещества, % сухого веса	Калорийность, рассчитанная по уравнению А. П. Остапены (1968), ккал·г ⁻¹ сухого вещества	Калорийность, рассчитанная по содержанию белков, жиров и углеводов или опре- деленная непосредственно		Автор исходных данных
			ккал·г ⁻¹ сухого вещества	ккал·г ⁻¹ беззольного органического вещества	
Планктонные водоросли Мелкие жгутиковые в культурах	77,2—81,3	—	3,55—3,75	4,60—4,62	Ланская, Пшенина, 1961
Различные <i>Dinoflagel- lata</i>	68,1—74,5	3,81—4,17	—	—	Brandt, Raben, 1919; Moberg, 1928; Harris, Riley, 1956
<i>Euxiella cordata</i>	68,6—89,4	3,84—5,00	3,30—4,84	4,77—5,20	Ланская, Пшенина, 1961; Сопов, 1966
<i>Gymnodinium wulffii</i>	70,7—75,5	3,96—4,23	3,32—3,51	4,65—4,91	Ланская, Пшенина, 1961
<i>Ceratium</i> sp.	84,7	4,74	—	—	Крей, 1958
Средняя для динофла- геллят	74,2	4,15	3,44	4,85	—
Различные виды зеленых	85,7—90,4	4,92—5,05	4,07—5,34	5,54—6,15	Остапена и др., 1968; Крючкова, 1967; Richman, 1958; Smirnov, 1964
<i>Dunaliella</i> sp.	92,4	5,20	—	—	Сопов, 1966

<i>Chlorella vulgaris</i>	87,6—92,6	4,90—5,13	3,42—5,20	4,95—5,91	Крючкова, 1967; Остапеня и др., 1968; Ketchum и др., 1949; Geoghegan, 1953; Richman, 1958
<i>Ch. pyrenoidosa</i>	86,0—96,5	4,81—5,40	4,92—5,83	5,25—6,20	Gummert и др., 1953; Richman, 1958; Spoehr, Milner, 1949; Milner, 1953; Bjorkman и др. 1955
Различные виды <i>Scenedesmus</i>	82,0—87,0	4,60—4,87	4,77—5,51	5,64—6,37	Ketchum, Redfield, 1949; Richman 1958; Błażka, 1966
<i>Ankistrodesmus braunii</i>	98,0	5,49	5,30	5,42	Хмелева, Санс, 1966
Средняя для зеленых	88,6	5,10	5,36	6,00	—
Различные виды диатомовых	42,2—53,7	2,36—3,00	2,14—2,88	5,02—6,82	Виноградова, 1935; Серенков и др., 1954, 1955, 1959; Креу, 1958
<i>Ceratulina, Leptocylindricus, Chaetoceros, Actinocyclus</i> в культурах	37,3—48,8	2,08—2,73	2,21—2,74	5,52—5,95	Ланская, Пшенина, 1961
<i>Scletonema costatum</i>	40,0—55,7	2,24—3,12	2,00—2,75	5,00—6,51	Хмелева, Санс, 1966; Brandt, Raben, 1919; Sopper, 1966
<i>Rhizolenia setigera</i>	26,7—58,0	1,49—3,24	1,25—3,06	4,68—5,27	Виноградова, 1960; Sopper, 1966
<i>Chaetoceros curviseus</i>	34,9	1,95	1,96	5,62	Виноградова, 1960
<i>Nitzschia closterium</i>	73,0	4,08	3,23	4,50	Johannes, Satomi, 1968
Средняя для диатомовых	46,3	2,58	2,50	5,75	—

Вид ракообразных или их части	Содержание органического вещества, % сухого веса	Калорийность, рассчитанная по уравнению А. П. Остапеню (1968), ккал·г ⁻¹ сухого вещества	Калорийность, рассчитанная по содержанию белков, жиров и углеводов или определен- ная непосредственно		Автор исходных данных
			ккал·г ⁻¹ сухого вещества	ккал·г ⁻¹ безоляного органического вещества	
Сине-зеленые (<i>Microcystis aeruginosa</i>)	55,8	3,12	3,08	5,52	Виноградова, 1960
Тотальный морской фитопланктон	68,4	—	2,88	4,22	Кизеветтер, 1954
Макрофиты	—	—	3,85 3,43	—	Данные автора
Высшие водные и бо- лотные растения	—	—	4,00	—	Golley, 1961
Тотальный планктон	52,7—88,5	2,95—4,96	2,84—4,53	5,00—6,05	Винберг, 1954; Винберг и др., 1935, 1958; Остапеня, 1966, 1968; Оста- пеня и др., 1967
Средняя для тоталь- ного планктона	78,1	4,30	4,00	5,33	—
Планктонные ракообраз- ные	64,6	3,62	3,59—4,93	5,55—6,74	Виноградова, 1958; Хмелева, 1967; Comita, Schindler, 1963; Slobodkin; Richman, 1961; Paffenhofer, 1967
Листоногие					

Ветвистоусые	83,3—93,2	4,65—5,15	4,04—5,60	5,60—6,64	Маликова, 1953; Крючкова, 1967; Остася, 1966; Остася и др., 1968; Павлова, 1967; Richman, 1958; Birge, Juday, 1922; Ivlev, 1935; Slobodkin, Richman, 1961
Веслоногие	82,9—95,7	4,64—5,35	5,33—5,81	5,40—6,55	Петренко, 1951; Виноградова, 1960; Петипа, 1966; Comita, Schindler, 1963; Slobodkin, Richman, 1961
Гипериды	74,0—80,3	4,14—4,49	4,03—4,58	5,45—5,80	Кизеветтер, 1954
Средняя для планктонных ракообразных без северных форм	90,0	5,05	5,05	5,92	—
Северные формы веслоногих	79,4—88,6	4,44—4,96	4,58—6,89	5,47—7,75	Кизеветтер, 1954; Comita и др., 1966
Северные формы гиперид	89,1	4,99	6,52	7,32	Кизеветтер, 1954
Средняя для северных форм зоопланктона	85,5	4,75	5,81	6,85	—
Тотальный морской зоопланктон	74,0—90,3	4,14—5,05	3,91—6,07	5,30—7,16	Кизеветтер, 1954; Виноградова, 1960; Остася и др., 1967
Средняя для морского зоопланктона	82,3	4,61	5,03	6,09	—
Пелагические ракообразные	79,0—88,2	4,42—4,94	4,28—5,97	5,15—6,77	Кизеветтер, 1954; Лагунов, Рехина, 1967; Small, 1967

Продолжение табл. 4

Вид ракообразных или их яйца	Содержание органического вещества, % сухого веса	Калорийность, расчитанная по уравнению А. П. Остапеня (1968), ккал·г ⁻¹ сухого вещества	Калорийность, расчитанная по содержанию белков, жиров и углеводов или определен- ная непосредственно		Автор исходных данных
			ккал·г ⁻¹ сухого вещества	ккал·г ⁻¹ беззольного органического вещества	
Мизиды	73,0—93,3	4,09—5,10	4,06—5,43	5,56—6,91	Бокова, 1946; Биргер, 1958; Вино- градова, 1960 а
Креветки	80,1—92,5	4,49—5,17	3,96—5,68	5,13—5,99	Палениченко, 1943; Бокова, 1946; Биргер, 1958; Виноградова, 1949, 1958; Лагунов, Рехина, 1967; Sita- gamaiah, 1967; Johannes, Satomi, 1968
Средняя для пелаги- ческих ракообразных	85,4	4,76	4,76	5,80	—
Донные ракообразные Равноногие	60,2—77,1	3,36—4,31	3,60—4,05	5,40—5,60	Маликова, 1958; Хмелева, 1973

Бокорлавы	60,3—84,0	3,38—4,70	2,91—4,70	4,95—6,47	Бокова, 1946; Биргер, 1958; Виноградова, 1949; Маликова, 1953, 1958; Сущенко, Аболмасова, 1968; Delff, 1912; Meyer, 1914
Крабы	50,0—94,6	2,79—5,29	2,67—5,35	4,37—5,99	Бокова, 1946; Виноградова, 1949; Сущенко, Кларо, 1966; Лагунов, Рехина, 1967; Аболмасова, 1971
Средняя для донных ракообразных	80,0	4,38	4,00	5,25	—
Хитин ракообразных	—	—	—	4,20	Расчетные данные автора по элементарному химическому составу хитина
Фекалии ракообразных	60,3—79,2	3,37	2,35—2,96	3,17—3,84	Сущенко, Кларо, 1966; Hubbelle и др., 1965; Sопover, 1966; Johannes, Satomi, 1966
Детрит и бактерии	73,8—91,0	—	3,59—4,62	5,10	Павлова, 1967; Остапеня и др., 1968

калорийности организмов или другого органического материала были использованы энергетические эквиваленты, соответствующие физической калорийности: для белков — 5,65, жиров — 9,45 и углеводов — 4,10 $\text{kcal} \cdot \text{г}^{-1}$. Если состав органического вещества выражен в процентах, то для расчета калорийности (К) может быть использована следующая простая формула (Остапеня, 1968 а): $K = 5,65 B + 9,45 Ж + 4,10 У$, $\text{kcal} \cdot \text{г}^{-1}$ беззольного вещества, где Б, Ж и У — процентное содержание белков, жиров и углеводов.

В целом собраны или рассчитаны данные по калорийности 40 видов водорослей и более 50 видов ракообразных, не считая величин калорийности чистого тотального фито- и зоопланктона и их смеси.

Калорийность, выраженная на грамм сухого веса организма, колеблется в широких пределах и зависит прежде всего от величины зольности или содержания органического вещества в их теле. Так, при среднем содержании органического вещества в клетках планктонных водорослей, равном 46,3% сухого веса у диатомовых, 74,2% у динофлагеллат и 88,6% у зеленых, калорийность 1 г сухого вещества у них составляет соответственно 2,50, 3,44 и 5,36 kcal . Тотальный фитопланктон из северной части Тихого океана (Кизеветтер, 1954) при содержании органического вещества 68,4% имеет калорийность 2,88 $\text{kcal} \cdot \text{г}^{-1}$ сухого вещества. Зоопланктон, состоящий преимущественно из северных форм и включающий в среднем 82,3% органического вещества, достигает калорийности 5, а смешанный планктон разных районов океана и пресных вод при содержании органического вещества 78,1% имеет калорийность 4 $\text{kcal} \cdot \text{г}^{-1}$ сухого веса. Такой же калорийностью обладают в среднем донные ракообразные. Калорийность рачкового планктона значительно выше. У видов умеренных широт она достигает 5, у северных форм — 5,8 $\text{kcal} \cdot \text{г}^{-1}$ сухого веса.

Калорийность в расчете на грамм беззольного органического вещества колеблется в несколько меньших пределах: в среднем от 4,6 у мелких жгутиковых до 6,85 kcal у северных форм рачкового планктона. В этом случае имеющиеся колебания обусловлены прежде всего изменением химического состава органического вещества в организмах, главным образом удельным весом липидов. У ряда видов водорослей и ракообразных может быть

прослежена зависимость калорийности органического вещества от условий обитания, физиологического состояния и других факторов, влияющих на процессы накопления в организмах тех или иных органических соединений. Известно, например, значительное изменение химического состава протококковых водорослей в зависимости от химического режима среды (Смирнов, 1959). Чрезвычайно показательны в этом отношении опыты Спура и Милнера (Spoehr, Milner, 1949; Milner, 1953), в которых выявлена возможность накопления хлореллой сильно отличающихся количеств липидов в различных условиях выращивания — от 5,2 до 85,6% общего количества беззольного органического вещества. Содержание белков находится в обратном соотношении и равно соответственно 88,2—8,7%. В зависимости от этого изменяется и калорийность хлореллы. При 88,2% белка и 5,2% липидов она составляет 5,73, а при 8,7% белка и 85,6% жира — 8,81 ккал·г⁻¹ органического вещества. Широко известно высокое содержание жира, а следовательно, и высокая калорийность у северных форм копепоид по сравнению с более умеренными. Вместе с тем встречаются также случаи высокой калорийности у представителей тропического планктона. Так, при калорической оценке планктона Мексиканского залива было показано, что представители рода *Lucifer* имели калорийность 6 ккал·г⁻¹ органического вещества при зольности 6,6—7,7% (Остапеня, 1966).

Исследование ряда видов ракообразных указывает на то, что калорийность зависит от размеров тела животных. В большинстве случаев величина калорийности у молоди оказывается ниже, чем у более взрослых форм, что подтверждается данными, полученными на *Daphnia pulex* (Richman, 1958), *Calanus finmarchicus* (Comita и др., 1966) и амфибионтном бокоплаве *Orchestia bottae* (Сушня, Аболмасова, 1968). Это может быть связано с более высокой зольностью молодых особей (при расчете калорийности на единицу сухого веса) и большей жирностью старших возрастных групп (при расчете на единицу беззольного вещества). Имеется и ряд других факторов, которые накладывают отпечаток на величину калорийности: сезонные изменения химического состава животных, физиологическое состояние в период размножения, половые различия и т. п. Таким образом, кало-

рийность данного вида, как правило, не является величиной стабильной. Имеющиеся сведения позволяют лишь приблизительно наметить пределы ее изменения у отдельных групп организмов. Отсюда со всей очевидностью вытекает вывод о том, что любые табличные данные по калорийности разных видов, являющиеся результатом определений на отдельных размерных группах и в отдельные сезоны года, не являются достаточными для точной характеристики таких процессов, как годовой поток энергии в популяции, поскольку рост на уровне популяции, выраженный в калориях, является функцией ее размерной структуры. Этой задаче удовлетворяют лишь полные данные по динамике калорийности у всех размерных групп изучаемых животных в течение года. Использование средних величин калорийности для таких целей делает соответствующие расчеты менее точными, хотя из-за отсутствия необходимых данных к ним зачастую приходится прибегать.

Накопленные к настоящему времени материалы по калорийности различных организмов достаточны для статистической обработки и приближенного определения количественных связей между калорийностью и некоторыми другими показателями. В качестве примера можно привести зависимость между калорийностью сухого вещества организмов и содержанием органического вещества в нем. Для большого числа видов морских и пресноводных организмов умеренных широт было показано, что эта зависимость подчинена следующему уравнению (Остапеня, Сергеев, 1963; Остапеня, 1968):

$$Y = 0,0559 X, \quad \sigma_{y/x} = 0,28 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}, \quad (17)$$

где Y — калорийность сухого вещества, $\text{ккал} \cdot \text{г}^{-1}$; X — процент органического вещества в пробе.

На основании этого уравнения и данных о содержании органического вещества в различных организмах, в том числе ракообразных, нами были рассчитаны соответствующие величины калорийности (табл. 4). Во многих случаях, особенно для умеренных форм, они хорошо совпадают с величинами, полученными на основании химического состава организмов. Водоросли, как правило, не являются исключением. Вместе с тем имеется и ряд расхождений, которые особенно велики для северных форм зоопланктона и связаны с высоким относительным

содержанием жира в органическом веществе. Там, где липиды составляют умеренный процент, формула Остепени дает хорошие результаты. Она значительно облегчает расчет калорийности, так как последняя может быть получена на основании такого легко определяемого показателя, как зольность организмов.

На основании величин, приведенных в табл. 4, сделана попытка рассчитать уравнения регрессии, определя-

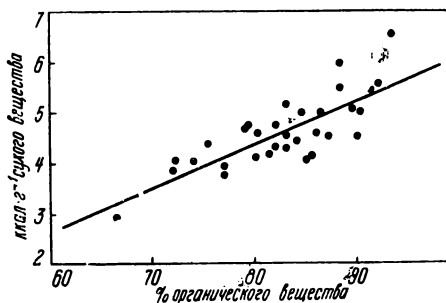


Рис. 3. Зависимость калорийности ракообразных от содержания органического вещества в их теле

ющие зависимость между содержанием органического вещества и калорийностью водорослей и ракообразных. Из расчетов были исключены лишь северные формы ракообразных, которые сильно отклоняются от остальных видов. Все использованные величины нанесены на графики (рис. 3 и 4). Из рис. 3 видно, что у ракообразных, несмотря на значительное рассеяние точек, рассматриваемая зависимость является прямолинейной и подчинена уравнению

$$Y = 0,0857 X - 2,4844, \quad (17a)$$

где Y — калорийность сухого вещества, $\text{kкал} \cdot \text{г}^{-1}$; X — содержание органического вещества в организмах, %. Численные значения коэффициентов в этом уравнении указывают на то, что зависимость калорийности ракообразных умеренных широт от содержания органического вещества в их теле близка к указанной выше для других групп водных организмов.

Для водорослей оказалось невозможным провести единую линию регрессии (рис. 4). Расположение точек указывает на четкий излом при содержании органического вещества, равном примерно 70%. При меньшем проценте органического вещества прямая идет более полого,

указывая на относительно меньшее возрастание калорийности с увеличением органической фракции в клетках водорослей. При содержании органического вещества 70% и более калорийность возрастает значительно резче. Соответственно этому проведены две линии регрессии (рис. 4, 1, 2) и для каждой из них рассчитано уравнение. Для первой прямой оно имеет вид

$$Y = 0,0319 X + 0,8715, \quad (176)$$

для второй

$$Y = 0,0821 X - 2,2497. \quad (17в)$$

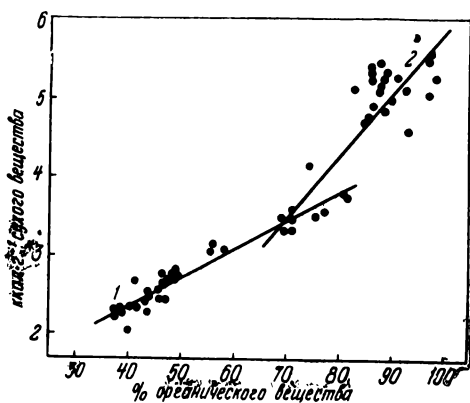


Рис. 4. Зависимость калорийности водорослей от содержания в них органического вещества

В связи с этими различиями была проверена гипотеза о более интенсивном жиронакоплении у водорослей, имеющих значительный процент органического вещества. Анализ данных показал, что при сопоставлении с органическим веществом в клетках количество липидов располагается на графике в виде U-образной кривой, правая часть которой значительно выше левой, что говорит о большем содержании липидов в водорослях при 80% и более органического вещества. Средние величины жирности оказались следующими: при 35—50% органического вещества — 13,2%, при 50—80% — 4,2%, при 80—96% — 25,5% липидов. Таким образом, указанная выше гипотеза в известной мере подтвердилась.

Полученные эмпирические уравнения следует считать сугубо ориентировочными. Они лишь в приближенной форме передают соотношение между процентом органического вещества и калорийностью в пределах собранных здесь данных и не могут претендовать в целом на описание рассматриваемой зависимости. Так, теоретически в подобных случаях должно быть получено уравнение типа $Y=AX$, при котором линия регрессии проходит через нулевую точку координат (при $X=0$, $Y=0$). Наличие свободного члена в приведенных уравнениях противоречит этому. Кроме того, в случае водорослей полученный излом, вполне возможно, указывает на наличие криволинейной регрессии между рассматриваемыми величинами.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЛЬТРАЦИОННОГО ПИТАНИЯ РАКООБРАЗНЫХ

СКОРОСТЬ ФИЛЬТРАЦИИ ВОДЫ

В продукционном процессе в водоемах важная роль принадлежит планктонным ракообразным с фильтрационным типом питания. Основная масса первичного органического вещества, образующаяся в толще воды, потребляется этими животными, трансформируется в их теле и передается на более высокие трофические уровни. Очевидна важность получения количественных показателей, характеризующих питание и трансформацию энергии у планктонных фильтраторов. В настоящее время в гидробиологии накоплены достаточно обширные данные по этому вопросу, не всегда, однако, хорошо согласующиеся между собой. Ниже рассмотрены основные результаты этих работ, включая экспериментальные исследования автора.

Значительный интерес в этом отношении представляет листоногий рак *Artemia salina*, который в связи с большими размерами и простой структурой фильтрационного аппарата может рассматриваться как своего рода модельный объект для исследования фильтрационного питания у ракообразных. Артемия широко распространена в лиманах и соленых озерах обоих полушарий и зачастую достигает большого количества. Артемия хорошо развивается и в лабораторных условиях, что указывает на возможность массового культивирования этого рачка в качестве живого корма для рыб. Этому может содействовать также сравнительная легкость добывания инкубационного материала артемий, яйца которых после выброса из яйцевых сумок находятся у поверхности воды и в больших количествах сносятся ветровыми течениями

на береговые отмели водоемов, где сбор их не представляет особого труда.

В литературе имеется ряд работ, посвященных росту, дыханию и некоторым другим физиологическим и генетическим особенностям артемий. Количественных данных о питании значительно меньше (Сущеня, 1962, 1964; Reeve, 1963 а, б, в; Хмелева, 1967, 1967 а; Сущеня, Хмелева, 1967).

В нашем распоряжении была культура артемий, выведенная из яиц, собранных в черноморских лиманах Болгарии. Опыты проводили при солености около 35‰. В этих условиях артемии болгарской популяции достигали длины 10—12 мм. Кормление животных производили взвесью дрожжей и мелких жгутиковых водорослей.

Питание рачков изучали в лабораторных условиях при температуре 20—25 °С, являющейся оптимальной. В опытах использованы артемии среднего возраста и взрослые животные. В целом проведено около 100 опытов по определению скорости питания и фильтрации. Продолжительность опытов составляла 4 час. В сосуды объемом 20—50 мл помещали по 5 взрослых животных или 15—20 экземпляров молоди. Для поддержания пищевых частиц во взвешенном состоянии опытные сосуды закрепляли на барабане, скорость вращения которого была равна 1,5 об/мин. В качестве пищи использовали отмытую от питательной среды смесь дрожжевых клеток. Вода, служившая для приготовления опытной взвеси дрожжей, освобождалась от посторонней микрофлоры с помощью фильтрации через мембранный фильтр № 5. Для исключения развития бактерий во время опыта в воду вносили кристаллическую натриевую соль пенициллина из расчета $50 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. В физиологических опытах с ракообразными показано, что добавление пенициллина не сказывается отрицательно на активности питания подопытных животных и на достаточно продолжительное время исключает размножение бактерий (Marshall, Ogg, 1958). Для расчета суточного рациона определяли сухой вес дрожжевых клеток, который оказался равным в среднем $2,75 \cdot 10^{-8} \text{ мг}$, и их калорийность. Последнюю определяли с помощью метода бихроматного окисления с соответствующим пересчетом кислорода, использованного на окисление дрожжей, в калории. Оксикалорийный коэффициент брали равным 3,4 (Винберг, 1954).

Метод бихроматного окисления дает также достаточно удовлетворительные результаты при определении сухого веса организмов (Сушня, Ветрова, 1957). Концентрация дрожжей в опытах была в пределах 0,1—3,5 млн. клеток·мл⁻¹. Большинство опытов проведено при температуре около 20 °С. В случае отклонения опытной температуры от этого значения полученные величины скорости фильтрации приводили к 20 °С с помощью температурных коэффициентов.

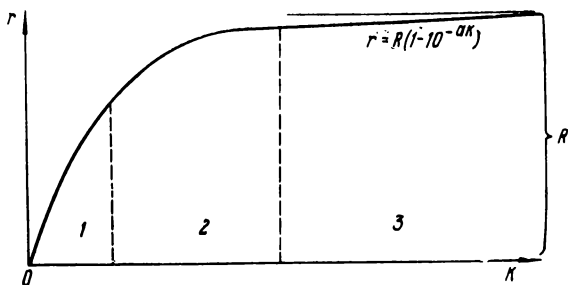


Рис. 5. Зависимость величины суточного рациона раков-фильтраторов (r) от концентрации пищи в среде (K)

На основании выявленных закономерностей можно представить в общем виде схему соотношений между величиной рациона, скоростью фильтрации и концентрацией пищи у артемий (рис. 5). При низких концентрациях пищевых частиц (1-й участок кривой), для которых характерна предельно высокая активность работы фильтрационного аппарата животных, пищевой рацион в наибольшей степени зависит от концентрации пищи в среде. Применительно к этому интервалу можно практически говорить о прямолинейной зависимости между величиной рациона и концентрацией пищи. В дальнейшем (2-й участок кривой) возрастающие концентрации пищевой взвеси вызывают снижение скорости фильтрации, в результате чего потребление пищи происходит несколько медленнее, чем увеличение ее концентрации в среде. При самых высоких концентрациях пищи (3-й участок кривой), когда животные получают максимально возможный рацион, ограниченный их фильтрационными и пищеварительными возможностями, реальный рацион (r)

асимптотически приближается к максимальному рациону (R). Таким образом, скорость фильтрации находится в обратной зависимости от концентрации пищевых частиц. Такие же закономерности потребления пищи и фильтрации воды, как это будет показано ниже, свойственны и другим планктонным ракообразным.

К сходным выводам пришел Рив (Reeve, 1963 а, б, в), изучая фильтрационное питание артемий на водорослевом корме. Этот автор считает, что артемии способны регулировать скорость питания таким образом, что при первоначальном увеличении концентрации пищевых частиц скорость фильтрации остается некоторое время на постоянном максимальном уровне, в результате чего количество заглатываемых частиц возрастает пропорционально росту их концентрации. После достижения определенного уровня концентрации частиц устанавливается максимальная скорость потребления (в нашем случае R). В результате дальнейший рост плотности пищевой взвеси приводит к снижению скорости фильтрации. Из работы Рива следует, что падение скорости фильтрации начинается несколько раньше, чем достигнут максимальный рацион, что хорошо согласуется с нашими данными. Так, в опытах Рива при кормлении артемий хлореллой падение скорости фильтрации происходит уже при концентрации 30 тыс., а максимальный рацион устанавливается примерно при 500 тыс. *клеток·мл⁻¹*. В нашем случае у взрослых артемий падение скорости фильтрации начинается при 0,5—0,8 млн. *клеток·мл⁻¹*, а уровень R достигается при концентрации 1,2 млн. *клеток*. Аналогичная картина установлена Ривом и при питании артемий клетками дуналиеллы и феодактилум. Таким образом, совершенно очевидно, что рачки обладают способностью к снижению интенсивности фильтрации воды до наступления условий, приводящих к максимально возможному поглощению пищи, что противоречит точке зрения некоторых авторов о механическом отфильтровывании ракообразными имеющегося в воде количества пищи вплоть до очень высоких концентраций.

Рив установил, что максимальная скорость фильтрации не зависит от размера пищевых частиц, в то время как количество потребляемых клеток находится в обратной зависимости от этого показателя. В результате общий объем пищи, потребляемый животными, оказывает

Объем потребленной пищи при разном размере частиц

Вид пищи	Объем одной клетки, $\mu\text{м}^3$	Максимальное количество потребленных клеток, $\text{экз} \cdot 10^3$	Общий объем потребленных клеток, $\mu\text{м}^3 \cdot 10^6$
<i>Chlorella</i>	31	1500	465
<i>Phaeodactylum</i>	113	400	452
<i>Dunaliella</i>	345	150	518

ся практически одинаковым независимо от размера заглатываемых частиц (табл. 5).

По данным Рива, максимальная скорость фильтрации воды взрослыми артемиями (240—360 *мл* в сутки) значительно превышает полученные нами величины, что может быть связано с незначительными концентрациями водорослей, использованными этим автором. Вместе с тем наблюдения, проведенные в нашей лаборатории Н. Н. Хмелевой при изучении водорослевого питания артемий, не подтвердили столь высоких значений скорости фильтрации. Минимальная скорость фильтрации в опытах Рива при высоких концентрациях пищи у взрослых артемий была около 5 *мл* в сутки, что совпадает с другими нашими данными.

Некоторые из указанных выше закономерностей фильтрационного питания были установлены нами ранее на пресноводных ветвистоусых: *Bosmina longirostris*, *Simocephalus vetulus*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Daphnia magna* (Сушня, 1958 в, г). Результаты опытов (рис. 6) показывают, что для этих животных характерна та же зависимость скорости фильтрации от концентрации водорослей, что и у артемий. Максимальная скорость фильтрации отмечена при наиболее низких концентрациях пищевых частиц. С повышением плотности пищевой взвеси скорость фильтрации падает. Так, у диафанозомы при концентрации хлореллы 12 тыс. *клеток \cdot мл^{-1}*, скорость фильтрации составляла 10—12 *мл* в сутки; при повышении плотности пищевой взвеси до 1,2 млн. *клеток \cdot мл^{-1}* она снижалась до 0,07 *мл*. Максимальная суточная величина фильтрации у названных видов выражена следующими значениями: диафанозома — 12,5 *мл*, симоцефалюс — 100, босмина — 4 и дафния — 11,5 *мл*.

В работе А. В. Монакова и Ю. И. Сорокина (1961) при кормлении этих рачков хлорококком скорость фильтрации была в пределах 3—64 мл в сутки и находилась в обратной зависимости от концентрации водорослей. Полученные величины близки к данным других авторов для пресноводных ветвистоусых. Так, у взрослых *Daphnia pulex* установлена скорость фильтрации, равная 5—6 мл

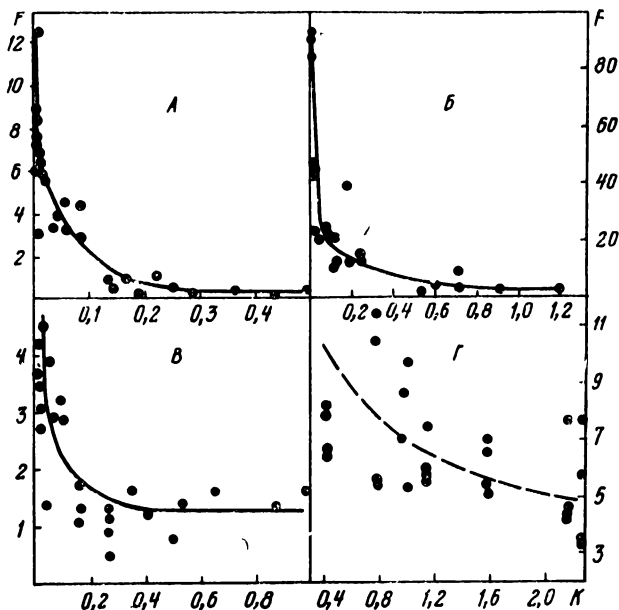


Рис. 6. Зависимость скорости фильтрации (F , мл·экз⁻¹·сутки⁻¹) у планктонных ракообразных от концентрации хлореллы в среде (K , млн. клеток·мл⁻¹): А — *Diaphanosoma brachyurum*; Б — *Simocephalus vetulus*; В — *Bosmina longirostris*; Г — *Daphnia magna*

в сутки (Richman, 1958). Аналогичная зависимость установлена этими авторами для *D. longispina* при абсолютных значениях скорости фильтрации 3—14 мл в сутки. В опытах с *D. magna* при кормлении клетками хлореллы получена скорость фильтрации 72 мл, навикулы — 24 и сценедесмуса — 15,6 мл в сутки (Ryther, 1954). К величинам того же порядка для этого вида дафний можно прийти на основании работы С. Н. Скадовского (1941). В этом случае, по нашим расчетам, скорость фильтрации

равна 10,6 мл в сутки при концентрации хлореллы 750 тыс. клеток·мл⁻¹. У ветвистоусого рачка *Moina rectirostris* при оптимальной температуре 22 °С максимальная скорость фильтрации, рассчитанная по потреблению хлореллы, равна 8,58 мл в сутки, у *Simoccephalus vetulus* при 24 °С — 19,1 и у *D. pulex* при той же температуре — 22,4 мл в сутки (Крючкова, Кондратюк, 1966). Для последнего вида установлены также величины скорости фильтрации, равные 23,9 и 35,2 мл в сутки (Левина и др., 1966). Таким образом, получаемые скорости фильтрации вполне сравнимы, хотя данные разных авторов в известной степени отличаются друг от друга.

Результаты наших опытов по изучению скорости фильтрации у ветвистоусых, как и в случае артемий, не согласуются с представлениями ряда авторов (Fuller, 1937; Fleming, 1939; Gauld, 1951; Richman, 1958; Беклемишев, 1953, 1954, 1955), которые считают, что животные-фильтраторы облавливают за единицу времени постоянный объем воды независимо от плотности содержащейся в ней пищевой взвеси. Голд, в частности, указывает, что скорость фильтрации, или скорость, с которой вода прогоняется через фильтрационный аппарат животных, не зависит от концентрации потребляемых частиц. Она, по мнению Голда, подобно другим биологическим процессам, подвержена лишь влиянию физических и химических условий среды. Этот автор признает также, что на скорость фильтрации влияет активность животных, но при этом не учитывает, что изменение активности рачков может быть реакцией на данную концентрацию пищи (Скадовский, 1941) и, следовательно, скорость фильтрации может зависеть в конечном счете от количества пищевых частиц в данном объеме воды.

Выводы Ричмэна (1958) совпадают с представлениями Голда, хотя его экспериментальные данные по питанию дафний скорее приводят к закономерности, установленной нашими исследованиями. При дальнейшем изучении этого вопроса на веслоногом рачке *Diaptomus oregonensis* Ричмэн (Richman, 1966) изменил свою прежнюю точку зрения и пришел к четким выводам об обратной зависимости скорости фильтрации от концентрации пищевых частиц при содержании водорослей выше 25 тыс. клеток·мл⁻¹. Ниже этой концентрации скорость фильтрации была в его опытах постоянной, что отмечено

и нами. Аналогичное соотношение между концентрацией пищи и скоростью фильтрации установлено также в работе Макмагона и Риглера для *Daphnia magna* (McMahon, Rigler, 1965). При длине животных 2,8—3,3 мм абсолютная величина скорости фильтрации составляла $81,6 \text{ мл} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$.

Важным подтверждением обратно пропорциональной зависимости скорости фильтрации от концентрации водорослей является работа А. В. Монакова и Ю. И. Сорокина (1961), в которой тщательно проведенными опытами с помощью радиоуглеродной методики показано, что с повышением концентрации водорослей скорость фильтрации у *D. pulex* и *D. longispina* закономерно снижается.

Сейчас уже в значительном количестве работ достоверно установлена обратная зависимость скорости фильтрации от концентрации пищевой взвеси. Это подтверждено при исследовании трофических взаимоотношений тотального морского фито- и зоопланктона (Martin, 1970), на популяции *Diaptomus gracilis* в водохранилищах нижнего течения Темзы (Kibby, 1971), при экспериментальном изучении выедания диатомовых калянусом (Согнег и др., 1972) и в ряде других работ (Tezuka, Yasuhiko, 1971; Jai, 1972).

На основе всех опубликованных данных выявляются два частных случая общей закономерности. В одном из них при первоначальном увеличении плотности пищевой взвеси в пределах относительно низких концентраций скорость фильтрации колеблется вокруг некоторой постоянной величины. Затем после достижения определенной плотности взвеси изменение скорости фильтрации находится в обратной пропорциональности относительно дальнейшего нарастания концентрации пищи (Reeve, 1963 а, 1963 б). Второй случай отличается лишь тем, что при низких концентрациях вместо постоянства наблюдается значительное увеличение скорости фильтрации, которая после достижения максимума подчиняется той же обратно пропорциональной зависимости (Сущеня, 1964; Согнег и др., 1972). Следует, однако, отметить, что такое стартовое увеличение скорости фильтрации происходит, вероятно, в довольно узких границах разреженных концентраций пищи и поэтому его не всегда удается установить. В условиях экспериментального сгущения пищевых взвесей, практикуемого исследователями, как пра-

вило, фиксируется вторая часть кривой — после точки перегиба, когда скорость фильтрации закономерно снижается.

В связи с обратно пропорциональной зависимостью между скоростью фильтрации и концентрацией выявляется еще одна закономерность, имеющая определенный трофодинамический интерес. Она заключается в прямой линейной связи между временем осветления единицы объема воды и концентрацией пищевой взвеси. Чем выше последняя, тем больше время осветления (Сушения, 1958 г). Минимальное время осветления определенного объема воды, наблюдаемое при низких концентрациях пищевых частиц, зависит от видовых особенностей потребителей и их «жертв», в частности от структуры фильтрационного аппарата животных, характера возникающих токов воды, размеров и морфологических особенностей внешнего строения потребляемых частиц, их подвижности и т. д. Несомненный интерес представляет определение времени осветления и его зависимости от концентрации взвеси для смешанных планктонных сообществ, однако специальные исследования по этому вопросу отсутствуют.

ЗАВИСИМОСТЬ СКОРОСТИ ФИЛЬТРАЦИИ ОТ РАЗМЕРОВ ЖИВОТНЫХ И ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

В большинстве случаев опыты по изучению фильтрационного питания проводились различными авторами на животных дефинитивных размеров. Длительное время зависимость скорости фильтрации от веса животных и факторов внешней среды не определялась. Исключением являются изложенные выше исследования по установлению связи фильтрационного питания с концентрацией пищевых частиц. Между тем, по нашим данным и работам других авторов, можно прийти к выводам о наличии определенных количественных закономерностей, указывающих на взаимосвязь скорости фильтрации и ряда других показателей.

Например, исходя из известной зависимости скорости метаболизма от размеров тела животных, априори можно было ожидать, что и скорость фильтрации, обеспечивающая поступление пищи в организм, будет находиться

в определенной связи с весом тела животных-фильтраторов.

При обобщении материалов по этому вопросу (Сущенко, 1969) для сопоставления были взяты данные, полученные на четырех видах пресноводных ветвистоусых, различающихся по своим размерам (табл. 6). В таблицу включены максимальные величины интенсивности фильтрации, отмеченные при относительно низких концентрациях водорослей, чаще всего встречающихся в естественных условиях. Как и следовало ожидать, интенсивность фильтрации оказалась в обратной зависимости от веса тела животных. Математический анализ полученных экспериментальных данных указывает на то, что связь между скоростью фильтрации и весом животных может быть удовлетворительно описана степенным уравнением, аналогичным уравнению обмена:

$$F = aW^b, \quad (18)$$

где F — скорость фильтрации, $мл \cdot экз^{-1} \cdot сутки^{-1}$; W — вес тела животных, $мг$; a — коэффициент, указывающий на величину скорости фильтрации при $W=1$; b — угловой коэффициент, определяющий изменение скорости фильтрации при увеличении веса животных.

Соответствующее уравнение для выражения интенсивности фильтрации (в расчете на единицу веса тела) имеет вид

$$F = aW^{b-1}. \quad (18a)$$

Согласно данным табл. 6, где W — $мг$ сухого веса, коэффициенты уравнения (18) a и b , определенные графическим методом, соответственно равны 500 и 0,885.

Таблица 6

Зависимость максимальной интенсивности фильтрации от веса рачков

Вид животных	Размеры, мм	Сухой вес, мг	Интенсивность фильтрации, $мл \cdot сутки^{-1} \cdot мг^{-1}$ сухого веса
<i>Bosmina longirostris</i>	0,60	0,0016	3130
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,90	0,0042	3000
<i>Simocephalus vetulus</i>	1,80	0,0720	1850
<i>Daphnia magna</i>	2,37	0,1040	1106

Коэффициенты уравнения (18), отражающего зависимость скорости фильтрации от веса тела у *Daphnia pulex* при различной интенсивности света (рассчитано по данным *Buikema*, 1973).
 F — мл·экз⁻¹·сутки⁻¹, W — мг сухого веса, t 22 °C

Интенсивность света, эрг·см ⁻² ·сек ⁻¹		b
100	650	0,848
400	162	0,754
800	127	0,649
1600	146	0,662

Четкая зависимость между скоростью фильтрации и размерами тела четырех видов дафний получена также в работе Барнс (*Burns*, 1969). Опыты проведены при трех температурах: 15, 20 и 25 °C. Рассчитав уравнения по длине тела рачков, Барнс получила следующие значения коэффициентов a и b соответственно при каждой температуре: 0,153 и 2,16; 0,208 и 2,80; 0,202 и 2,38. Поскольку зависимость веса от длины дафний, по данным этого автора, выражается близким степенным коэффициентом (2,67), можно заранее утверждать, что и в этом случае связь между скоростью фильтрации и весом животных подчинена уравнению (18) с коэффициентом $b < 1$. Преобразование, сделанное нами для уравнения Барнс при 15 °C, привело к выражению $F = 5,627 W^{0,809}$, которое хорошо подтверждает этот факт. Здесь F — мл·экз⁻¹·час⁻¹, W — мг сухого веса.

Аналогичные данные получены недавно на разноразмерных дафниях при акклимации к различным условиям освещенности (*Buikema*, 1973). Путем графических преобразований на основании этой работы нами определена зависимость скорости фильтрации от веса рачков и вычислены коэффициенты a и b при 4 интенсивностях света (табл. 7, рис. 7).

Приведенных данных вполне достаточно для подтверждения важной во многих отношениях закономерности, указывающей на четкую зависимость скорости фильтрации от веса тела животных-фильтраторов. Принципиальное значение имеет то обстоятельство, что степенной коэффициент при W в соответствующих уравнениях меньше 1 и по своим абсолютным значениям близок

к аналогичному коэффициенту в уравнениях обмена (Сущенко, 1972).

Нет сомнения в том, что не только вес животных, но и факторы внешней среды оказывают значительное влияние на скорость фильтрации у ракообразных. К сожалению, в этом отношении данные крайне ограничены.

Одним из наиболее важных факторов, определяющих скорость биологических процессов, является температура. Данные по влиянию температуры на скорость фильтрации немногочисленны, но достаточно хорошо согласуются между собой. Полученные значения температурного коэффициента Q_{10} для процесса

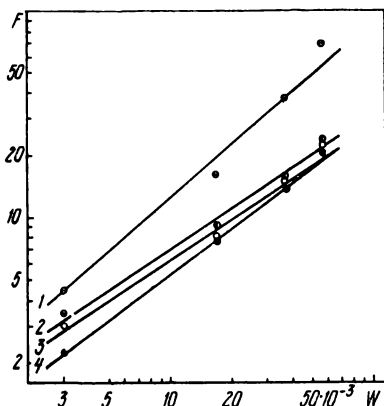


Рис. 7 Зависимость скорости фильтрации (F , мл·экз⁻¹·сут⁻¹) от сырого веса *Daphnia pulex* (W , мг) при различной освещенности: 1—3,5; 2—55; 3—110; 4—14 фут-свечей. t 22 °С (по данным Вуйкета, 1973)

фильтрации у разных видов (табл. 8) близки к соответствующим величинам, определяющим температурное ускорение обмена у ракообразных (Сущенко, 1972). Это обстоятельство позволяет проводить экстраполяцию экспериментальных данных по скорости фильтрации с одной температуры на другую. Следует, однако, указать на необходимость соблюдения осторожности при такого рода пересчетах, так как приведенные значения Q_{10} удовлетворительны лишь в некоторых границах температур, как правило, не превышающих температурный оптимум для данного вида. При более высоких значениях температуры, выходящих за пределы последнего, наблюдается резкий спад скорости фильтрации у ракообразных (McMahon, 1965; Крючкова, Кондратюк, 1966). В этом отношении показательна также работа Ф. Гавлены (1955), из которой следует, что в пределах 6—22 °С скорость фильтрации возрастает почти прямолинейно, а уже при 27,5 °С происходит резкий спад. Таким образом,

Коэффициенты Q_{10} , характеризующие ускорение процесса фильтрации у ракообразных при изменении температуры

Вид животных	Интервалы температуры, °C					Авторы
	5—15	5—25	10—20	15—20	20—25	
<i>Daphnia galeata</i>	—	2,80	—	—	—	Burns, 1969
<i>D. pulex</i>	—	—	—	—	2,85	Крючкова, Кондратюк, 1966
<i>D. magna</i>	3,52*	2,38	—	3,50*	2,32*	McMahon, 1965; Burns, 1969
<i>Simocephalus vetulus</i>	—	—	—	—	2,56*	Крючкова, Кондратюк, 1966
<i>Diaptomus leptosus</i>	2,70	—	1,90	1,60	1,60	Schindler, Comita, 1966
<i>D. siciloides</i>	—	—	2,00	—	—	Comita, 1964.

* Рассчитано по исходным данным указанных авторов.

область максимума скорости фильтрации находится в очень узком интервале температуры от 22 до 27,5 °C. На восходящем участке экспериментальной кривой ускорение процесса фильтрации характеризуется приблизительно следующими величинами коэффициента Q_{10} : в пределах 6—17° — 3,83; 17—22° — 1,70. Среднее значение для 6—22° составляет 2,64, что хорошо согласуется с другими данными (табл. 8).

Наряду с температурой на скорость фильтрации могут оказывать определенное влияние условия освещенности. Многими исследованиями показано, что ракообразные, в том числе и фильтраторы, отличаются большим разнообразием фотореакций. При этом действие света зависит от его интенсивности и спектральной характеристики (Pardi, Papi, 1961). Одной из наиболее характерных реакций на изменение световых условий у планктонных фильтраторов является понижение или повышение локомоторной активности. Учитывая, что движения конечностей у этих животных обеспечивают одновременно функции дыхания и питания, можно ожидать, что изменение двигательной активности под действием света должно оказывать влияние и на интенсивность питания.

В общем плане хорошо известно, что многие планктонные фильтраторы, совершающие суточные вертикальные миграции, тесно связанные с условиями подводной освещенности, периодически попадают в слои относительно высокой концентрации кормовых организмов. Это определяет суточную цикличность интенсивности питания, которая может коррелировать с интенсивностью света.

Экспериментально этот вопрос изучен слабо. Несомненно, внимания заслуживает цитированная выше работа Бикема по фильтрационному питанию *Daphnia pulex* при акклимации к разной интенсивности света (Birkema, 1973). Автор определял скорость фильтрации у 4 размерных групп дафний длиной 0,7—2,8 мм, или 0,003—0,056 мг сырого веса. Животных содержали при интенсивности света 1,7—110 фут-свечей (26—1600 эрг·см⁻²·сек⁻¹), в поляризованном свете (6,6 фут-свечей) и в различных участках спектра (фиолетовый, голубой, зеленый и красный). Проводили сравнение скорости фильтрации у акклимированных и неакклимированных животных по каждому варианту. В подавляющем большинстве опытов переход от полной темноты к слабому свету приводил к резкому увеличению скорости фильтрации. Затем наблюдался столь же характерный спад при 14 фут-свечей с последующим повышением скорости фильтрации при большей интенсивности света. Выше 28 фут-свечей скорость фильтрации, за исключением молодежи, стабилизировалась и слабо зависела от освещенности. У неакклимированных особей она в 2—10 раз была выше, чем у акклимированных, причем эта разница повышалась с увеличением размера рачков. Действие света различной длины волны и поляризованного света, за редким исключением, не отличалось от обычного. Характерно, что акклимация к отдельным участкам спектра приводила в целом к более высокой скорости фильтрации по сравнению с неакклимированными животными.

Малочисленность подобного рода данных не позволяет пока вывести какие-либо количественные закономерности по влиянию света на фильтрацию. Ясно одно, что при определении зависимости скорости фильтрации от других факторов необходимо учитывать условия освещенности и степень акклимации к ним подопытных животных.

Из числа других факторов имеются данные лишь по влиянию активной реакции среды на скорость фильтрации (Иванова, 1965; Ivanova, 1969). Опытами на *Simocephalus vetulus* показано, что изменение рН от 4,5 до 9,5 вызывает увеличение активного обмена и скорости фильтрации у ветвистоусых. При адаптации животных к рН 7,0 и температуре 22 °С максимальная скорость фильтрации наблюдалась в пределах рН 5,2—5,4 и 8,8—9,2, т. е. при изменении рН в сторону подкисления и подщелачивания среды от нейтральной. Аналогичным образом изменялся и активный обмен животных по сравнению с основным. Отсюда можно заключить, что рН влияет на скорость фильтрации через изменение локомоторной активности животных.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ФИЛЬТРАЦИИ ВОДЫ

В силу значительного расхождения экспериментальных данных разных авторов по скорости фильтрации у планктонных ракообразных наиболее характерные величины могут быть определены лишь весьма приближенно. Несмотря на это, мы сочли возможным обобщить имеющиеся материалы и рассчитать средние величины, которые указывают на возможную фильтрационную активность смешанного пресноводного и морского планктона. С трофодинамической точки зрения важно знать объем фильтруемой воды в расчете на единицу биомассы животных или единицу потребляемого ими кислорода, т. е. интенсивность фильтрации.

При усреднении данных приняты во внимание лишь те работы, в которых указаны вес или размеры животных (табл. 9). Поневоле пришлось пренебречь такими важными обстоятельствами, как различия в методике постановки опытов, несомненными видовыми различиями животных и потребляемой ими пищи и др. Несмотря на это, полученные результаты достаточно хорошо согласуются с данными отдельных тщательно выполненных исследований. Так, для всех видов пресноводного планктона средняя интенсивность фильтрации оказалась равной $1,25 \text{ л} \cdot \text{мг}^{-1}$ сухого веса в сутки, что укладывается в пределы, установленные нами для ряда ветвистоусых (табл. 6). Расчет по цитированным выше данным Бикема для дафний (Buikema, 1973) приводит к величинам 0,5—

1,0 л·мг⁻¹. Средняя интенсивность фильтрации у смешанного пресноводного зоопланктона, определенная Дж. Райтом (Wright, 1958), равна 1,0 л·мг⁻¹ сухого веса в сутки. Близость этих величин очевидна.

Полученная таким же образом средняя интенсивность фильтрации у смешанного морского зоопланктона равна 2,35 л·мг⁻¹ в сутки. Специальными опытами показано (Riley, Stommel, Vumrus, 1949), что для сообщества морских планктонных ракообразных суточная интенсивность фильтрации близка к 100 мл·мг⁻¹ сырого веса. Если принять, что сухой вес в этом случае равен 15,5% сырого (Beers, 1966), то получим 645 мл·мг⁻¹ сухого веса рачков. Учитывая низкую температуру, при которой проводились определения (10 °С), можно ожидать, что при 20 °С получим величину более 1 л.

Не претендуя на большую точность, обеспечить которую при таком разнообразии данных невозможно, можно ориентировочно принять, что интенсивность фильтрации порядка 1—2 л·мг⁻¹ сухого веса наиболее характерна в обычных условиях для смешанных популяций планктонных ракообразных.

В расчете на 1 мл потребленного кислорода многие беспозвоночные, в том числе ракообразные, фильтруют около 10—15 л воды в сутки (Jorgensen, 1955; Сушения, 1963).

Как уже было отмечено, ряд данных позволяет сделать вывод об обратной зависимости интенсивности фильтрации от веса или размеров тела животных. Исходя из этого, мы провели анализ всех величин, указанных в табл. 9. Результаты измерений при температурах, значительно отличающихся от 20 °С, были приведены к последней с помощью соответствующих температурных коэффициентов. Полученные точки нанесены на рис. 8. По их расположению прослеживается четкая тенденция к снижению интенсивности фильтрации с повышением веса тела животных. В связи с большим рассеянием точек намечающуюся закономерность трудно выразить математически. Можно лишь условно разбить все данные на 3 группы. В 1-ю входят животные с индивидуальным сухим весом до 0,01 мг, у которых интенсивность фильтрации является максимальной (8 л и более на 1 мг веса в сутки). Ко 2-й относятся животные весом до 0,07 мг, интенсивность фильтрации не превышает 3—4 л в сутки;

Скорость и интенсивность фильтрации воды у пресноводных
и морских планктонных ракообразных

Вид животных	Сухой вес, мг. экз. ⁻¹	Температура воды, °С	Вид пищи	Величина фильтрации		Автор исходных данных
				мл. экз. ⁻¹ . -сутки ⁻¹	мл. м ² . ⁻¹ сухого веса. -сутки ⁻¹ . t 20 °С	
Пресноводный планктон <i>Daphnia magna</i>	0, 1040	20	<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	115,0	1106	Сущенко, 1958а, г
	0, 1200	20	»	75,0	625	»
	0, 1040	20	»	7,2	70	»
	0, 0400	—	»	11,6	290	Lefevre, 1942
	0, 1200	18—20	<i>Chlorella vulgaris</i>	80,0	670	Ryther, 1954
	0, 1200	18—20	<i>Navicula</i>	48,0	400	»
	0, 1200	18—20	<i>Scenedesmus</i>	26,4	220	»
	0, 0620	—	<i>Escherichia coli</i>	81,6	1300	McMahon, Rigler, 1963
	0, 400	21	Смесь протококковых	51,2—106,5	128—266	Остапеня и др., 1968
	0, 0030	20	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	0,9	300	Richman, 1958
<i>Daphnia pulex</i>	0, 0150	20	»	3,9	260	»
	0, 0280	20	»	5,2	181	»
	0, 0300	15	<i>Chlorococcum</i> sp.	6,4	210	Монаков, Сорокин, 1960
	0, 0170	15	»	6,3	370	»
	0, 0140	21	»	11,5	820	Скадовский, 1941
	0, 0140	—	<i>Scenedesmus acuminatus</i>	3,2	230	Васильева, 1959
	0, 0140	—	<i>Diogenes rotundus</i>	0,9	67	Репингтон, 1941
	0, 0140	15—17	<i>Scenedesmus</i> sp.	0,25	18	Кастальская-Карзинкина, 1942
	0, 0300	22	Бактерии (кишечная полочка)	29,5	983	Левина и др. 1966

<i>Daphnia longispina</i>	0, 2100 0, 0420 0, 0170 0, 0018 0, 0018 0, 0066 0, 0050 0, 0130 0, 0044 0, 0076 0, 0048 0, 0100	23 20 22 — — — 21 20 — 20 — 22	Смесь протококковых Взвесь частиц глины <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> <i>Chlorococcum</i> sp. Бактерии » <i>Chlorella pyrenoidosa</i> » Бактерии » Естеств. фитопланктон <i>Chlorella vulgaris</i>	29—73,9 3—4 10—20 14,0 5,4 24,0 4,3 11,5 15,0 43,0 4,5 8,6	140—350 71—95 600—1200 7780 2780 3640 865 900 3410 5650 937 860	Остапеня и др., 1968 Иванова, 1966 Вуйкета, 1973 Монаков, Сорокин, 1960 » Мануйлова, 1958 Суцены, неопубл. данные Шушкина, Печень, 1964 Мануйлова, 1958 Беляцкая, 1959а Nauwersk, 1959 Крючкова, Кондратюк, 1966 Остапеня и др., 1968 Мануйлова, 1958 Nauwersk, 1959 Беляцкая, 1959 Суцены, 1958г Мануйлова, 1958
<i>Bosmina coregoni</i>	0, 1900 0, 0080 0, 0080 0, 0080 0, 0016 0, 0096	22 — — 20 24 —	Смесь протококковых Бактерии Естеств. фитопланктон Бактерии <i>Chlorella pyrenoidosa</i> Бактерии	102—135 10,3 1,0 40,0 3,0 29,0	538—708 1290 125 5000 624 3021	Остапеня и др., 1968 Мануйлова, 1958 Nauwersk, 1959 Беляцкая, 1959 Суцены, 1958г Мануйлова, 1958
<i>Bosmina longirostris</i> <i>Simoccephalus</i> <i>vetulus</i>	0, 0720 0, 0064 0, 0042	24 — 18	<i>Chlorella pyrenoidosa</i> <i>Haematococcus</i> sp. <i>Chlorella pyrenoidosa</i>	133,0 3,0 9,8	1850 470 570	Суцены, 1958б Marcolini, 1953 Суцены, 1958г
<i>Diaphanosoma</i> <i>brachyurum</i>	0, 0042 0, 0024 0, 0040 0, 0096 0, 0096	20 — 20 — —	» Естеств. фитопланктон Бактерии » Естеств. фитопланктон	12,6 1,2 15,6 26,4 1,0	3000 500 3800 2760 560	» Nauwersk, 1959 Беляцкая, 1959а Мануйлова, 1958 Nauwersk, 1959
<i>Sida crystallina</i> <i>Ceriodaphnia</i> <i>quadrangula</i> <i>Eurycerus lamellatus</i>	0, 1080	—	<i>Chlamydomonas</i> sp.	20,5	200	Marcolini, 1953

Вид животных	Сухой вес, мг. экз. ⁻¹	Температура воды, °С	Вид пищи	Величина фильтрации		Автор исходных данных
				мл. экз. ⁻¹ . -сутки ⁻¹	мл. мг. ⁻¹ сухого веса. -сутки ⁻¹ . t 20 °С	
<i>Diaptomus gracilis</i>	0,0110	—	<i>Chlorococcum</i> sp.	4,1	371	Маловицкая, Сорокин, 1961
	0,0100	4	<i>Chlorella</i> + <i>Ankistrodes-</i> <i>mus</i>	2,2	220	Kibby, 1971
<i>Diaptomus gracil-</i> <i>oides</i>	0,0079	14,5 20	Бактерии	14,5 35,0	1450 4430	Беляцкая, 1959
Морской планктон	0,0083	—	Естеств. фитопланктон	2,8	340	Naumewck, 1959
<i>Calanus hyperboreus</i>	1,5500	5—6	Диатомовые	151,2	100	Mullin, 1963
<i>Calanus finmarchi-</i> <i>cus</i>	3,6500 0,0650	5—6 10	Жгутиковые	224,5 4,0	62 68	Marshall, Orr, 1962
	0,0650	10	Жгутиковые	84,3	1320	»
	0,0650	10	Диатомовые	43,0	700	»
	0,0640	—	<i>Ditylium brightwellii</i>	240,0	3750	Harvey, 1937
	0,0640	—	<i>Sceletonema costatum</i>	225,0	3500	Conover, Marshall, Orr, 1959
	0,0640	13	<i>Chlamydomonas</i> sp.	64,0	1000	Gauld, 1951
	0,0640	17	»	71,0	1110	»
	0,0640	13	<i>Nitzschia closterium</i>	4,9	77	Fuller, 1937
	0,0640	—	Кармин	5,6	90	Fuller, Clarke, 1936
	0,0400	17	<i>Chlamydomonas</i> sp.	37,0	925	Gauld, 1951

к 3-й — животные весом до 0,12 мг и интенсивностью фильтрации не выше 1,5 л. Обращает, однако, на себя внимание то обстоятельство, что уровень, условно намеченный для последней группы, охватывает примерно 60% общего количества имеющихся точек, многие из которых относятся к двум предыдущим группам. Это и определяет рассчитанную выше сравнительно низкую сред-

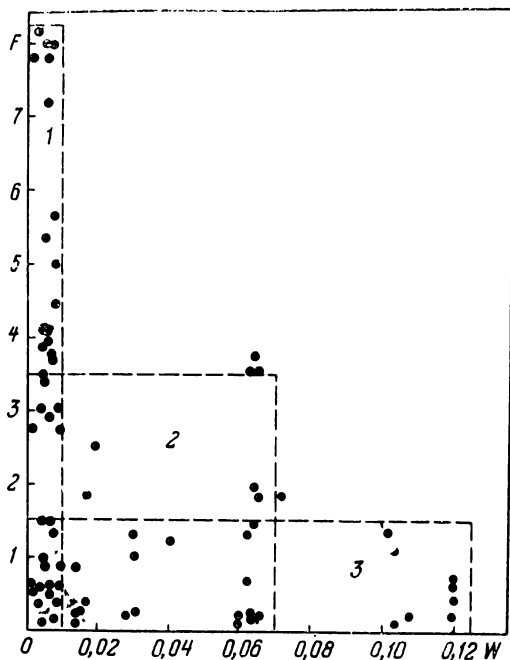


Рис. 8. Зависимость интенсивности фильтрации (F , л · мг⁻¹ · сутки⁻¹) воды от сухого веса тела животных (W , мг). 1, 2, и 3 — группы животных, различающиеся по максимальной интенсивности фильтрации

нюю интенсивность фильтрации для рачкового планктона в целом. Таким образом, даже при очень приближенном усреднении литературных данных, полученных в нестандартных условиях, прослеживается обратная зависимость интенсивности фильтрации от веса животных подтверждающая описанную выше степенную форму связи между этими параметрами.

Учитывая тесную взаимосвязь фильтрации с функцией питания и дыхания у планктонных фильтраторов, на основании описанных выше закономерностей предпринята попытка вывести соответствующие уравнения для расчета скорости фильтрации по потребности животных в пище и кислороде (Иванова, 1970; Ivanova, 1970). Приведенные М. Б. Ивановой материалы наглядно свидетельствуют о четком количественном соотношении между указанными параметрами. Кроме того, сделано важное заключение о влиянии концентрации пищи на изменение величины F/Q , отражающей удельную скорость фильтрации в расчете на единицу потребленного животными кислорода. Полученные значения F/Q близки к приводимым другими авторами и укладываются в пределы $0,5—14,3 \text{ л} \cdot \text{сутки}^{-1} \text{ мг}^{-1}$ кислорода. Следует, однако, заметить, что многие конкретные величины из работ М. Б. Ивановой потребуют в дальнейшем уточнения. Вряд ли можно безоговорочно согласиться с основной предпосылкой этих исследований о жесткой взаимосвязи скорости фильтрации как показателя объема пропускаемой через фильтр воды с величиной рациона и эффективностью утилизации кислорода. Из всех использованных автором величин объем пропускаемой через фильтр воды и процент утилизации содержащегося в ней кислорода пока не поддаются экспериментальному определению. Они рассчитываются косвенно по другим показателям. Между тем известна сложность и специфичность механизмов регуляции как самого фильтрационного питания, так и процесса утилизации кислорода. Автор сознательно исключает значение таких факторов, как избирательное потребление пищи, заведомо не 100%-ное отфильтровывание однородных пищевых частиц, которое легко наблюдать в эксперименте, и т. п. Все эти обстоятельства приводят к несомненному расхождению между действительным объемом воды, прошедшей через фильтр, и величинами, определяемыми по скорости захвата пищи. Нам кажется преждевременным считать реальными приводимые М. Б. Ивановой значения процента утилизации кислорода, которые при таком способе расчета должны быть завышенными, и категорический вывод об избыточном питании животных при концентрации водорослей выше 15 мг сухого веса в 1 л . «Зона вторичного роста рациона» весьма проблематична.

ВЕЛИЧИНА ПИЩЕВОГО РАЦИОНА У РАКООБРАЗНЫХ

ЗАВИСИМОСТЬ РАЦИОНА ФИЛЬТРАТОРОВ ОТ КОНЦЕНТРАЦИИ ПИЩИ В СРЕДЕ

Выше уже была рассмотрена общая схема соотношений между скоростью фильтрации, величиной рациона и концентрацией пищи в среде (рис. 5). Она построена по результатам экспериментального изучения питания пресноводных и морских ракообразных. В свое время на пресноводных ветвистоусых была отмечена четкая тенденция к снижению относительной величины потребления пищи при возрастании ее концентрации в среде, но специальному анализу тогда этот вопрос не подвергался (Сущеня, 1958в). В более поздних исследованиях по фильтрационному питанию артемии (Сущеня, 1963, 1964) была успешно применена система уравнений В. С. Ивлева (1955), предложенная для рыб. С помощью ее оказалось возможным выразить характер зависимости рациона рачков-фильтраторов от концентрации пищевых частиц в воде. Справедливость закономерности, описываемой уравнением В. С. Ивлева, была в дальнейшем подтверждена и другими исследованиями на планктонных ракообразных (McMahon, 1965; McMahon, Rigler, 1965; Richman, 1966; Corner и др., 1972; Jai, 1972). Оказалось, однако, что модель В. С. Ивлева описывает не все реально встречающиеся биологические ситуации. Это привело к расширению уравнения В. С. Ивлева и дополнительной интерпретации некоторых его параметров (Винберг, Анисимов, 1966; Parsons и др., 1967), которую мы рассмотрим ниже.

Вначале изложим некоторые экспериментальные данные, послужившие основой для приложения модели

Ивлева — Винберга — Анисимова к анализу фильтрационного питания ракообразных.

Результаты наших опытов по питанию молоди и взрослых артемий взвесью дрожжевых клеток приведены на рис. 9. Они показывают, что скорость потребления пищи обеими группами животных возрастает по мере увеличения концентрации частиц в среде, однако это происходит лишь до известных пределов плотности пищи, равной примерно 1,2 млн. *клеток·мл⁻¹*. При этих значе-

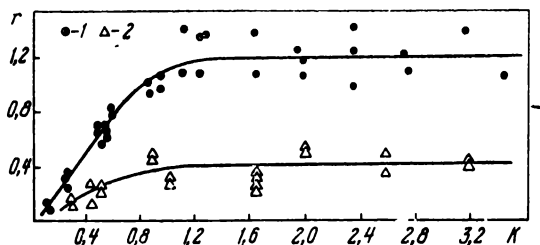


Рис. 9. Связь между величиной рациона (r , млн. *клеток·экз⁻¹·час⁻¹*) у *Artemia salina* и концентрацией дрожжевых клеток в среде (K , млн. *клеток·мл⁻¹*): 1—взрослые рачки; 2—молодь

ниях рацион достигал своего максимума. Дальнейшее увеличение плотности взвеси практически не меняло его величину. У взрослых рачков максимальный рацион составлял в среднем 1,2 млн. *клеток·экз⁻¹·час⁻¹*, или 28,6 млн. клеток в сутки, что эквивалентно 0,8 мг сухого веса дрожжей на 1 экземпляр. У молоди с увеличением концентрации дрожжей фактический рацион (r) изменялся от 0,10 до 0,42 млн. *клеток·час⁻¹*. R составлял в среднем 0,42 млн. клеток и устанавливался при тех же плотностях взвеси (1,2 млн. *клеток·мл⁻¹*), что и у взрослых животных.

Величины суточных рационов артемий приведены в табл. 10. В расчете на 1 экземпляр взрослых животных при сухом весе 0,59 мг величина r находилась в пределах 0,069—0,832 мг сухого веса дрожжей. Это составляет 11,76—141,10% веса тела животных. Суточные рационы молоди находятся в пределах 31,68—166,50% сухого веса рачков, равного 0,175 мг. Опытами Н. Н. Хмелевой показано, что при питании водорослями (*Dunaliella salina*) величина суточного рациона у молоди артемий равна

Т а б л и ц а 1

Суточные рационы *Artemia salina* при различных концентрациях пищи. *t* 20 °С

Группа животных	Концентрация пищи, тыс. клеток в 1 мл	Рацион	
		мг сухого веса · экз ⁻¹	% веса тела
Молодь 15-дневного возраста, сухой вес 0,175 мг	200	0,0554	31,68
	400	0,1318	75,30
	800	0,2539	135,00
	1200	0,2774	158,50
	1400	0,2844	162,50
	1600	0,2914	166,50
Взрослые, сухой вес 0,59 мг	100	0,0694	11,76
	200	0,1596	27,04
	400	0,3538	60,00
	800	0,6936	116,60
	1200	0,8184	138,80
	1400	0,8323	141,10

144% веса тела, а у взрослых — 48,5% (Сушня, Хмелева, 1967). Несколько меньшие значения получены Ривом (Reeve, 1963 a) при кормлении артемий водорослью *Phaeodactylum*: 10% веса тела у взрослых и 40—50% у молоди. Необходимо, однако, отметить, что результаты заключительной работы Рива (Reeve, 1963 г), посвященной эффективности роста артемий при разном режиме питания, несколько противоречат его предыдущим исследованиям. Исходя из них можно сделать вывод, что животные одинакового размера независимо от концентрации водорослей потребляют практически одинаковое количество пищи, хотя использованные концентрации были далеки от предельных, при которых мог установиться максимальный рацион. Практически здесь следовало ожидать известного возрастания рациона с увеличением плотности пищевой взвеси. В целом данные этой статьи не согласуются с результатами других авторов и теми выводами, которые можно сделать на основании ранее цитированных работ Рива. Так, например, из нее следует, что величина рациона у поворожденных особей равна всего 32% веса тела, а у взрослых животных — 170%, т. е. обратно тому, что реально может быть получено.

Кривая, отражающая зависимость потребления пищи от ее концентрации (рис. 9), может быть описана с помощью уравнения Ивлева (1955). Если величину максимального рациона принять равной R , то отношение между реальным рационом (r) и плотностью пищи (K) должно быть пропорционально разности между максимальным и реальным рационами:

$$\frac{dr}{dK} = \xi(R - r), \quad (19)$$

где ξ — коэффициент пропорциональности.

Интегрируя это уравнение, получаем

$$r = R(1 - e^{-\xi K}). \quad (19a)$$

Для расчетов удобнее переписать его в виде

$$r = R(1 - 10^{-pK}), \quad (19б)$$

заменив натуральные логарифмы десятичными и соответственно изменив коэффициент пропорциональности. Согласно уравнению (19 а), коэффициент пропорциональности при данных условиях определения будет равен

$$\xi = \frac{1}{(R - r)} \cdot \frac{dr}{dK}.$$

Вычисление коэффициента пропорциональности p в уравнении (19 б) в силу некоторого разброса экспериментальных точек может быть проведено методом наименьших квадратов по следующей формуле:

$$p = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{\lg R - \lg(R - r_i)}{K_i}$$

Для получения коэффициента ξ в уравнении (19 а) достаточно величину p умножить на 2,3026 или разделить на модуль десятичных логарифмов (0,43429).

Согласно данному уравнению, при повышении концентрации пищи в среде величина пищевого рациона возрастает с замедляющейся скоростью до некоторого максимального значения, когда $r = R$. Это указывает на постепенное снижение эффективности выедания корма животными в рассматриваемых условиях.

Как показывают наши исследования, уравнение (19), выведенное для рыб, вполне пригодно для характеристики количественной стороны питания ракообразных. На основании эмпирических данных по питанию артемий были получены следующие численные значения коэффициентов в этом уравнении:

$$\text{для молодежи } r = 0,42 (1 - 10^{-0,680}), \quad (19\text{в})$$

$$\text{для взрослых } r = 1,42 (1 - 10^{-0,550}). \quad (19\text{г})$$

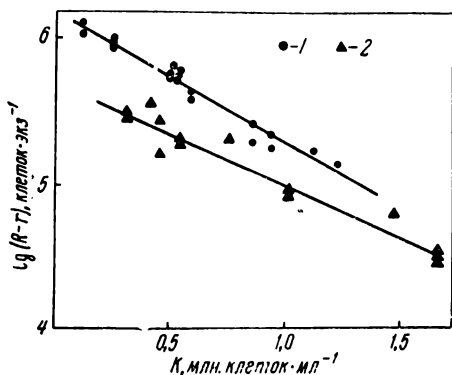


Рис. 10. Связь между величиной рациона (r) и концентрацией пищи (K) у артемий, выраженная в виде линейной зависимости $\lg(R-r)$ от K : 1 — взрослые рачки; 2 — молодежь

Рассчитанная по ним зависимость между часовой величиной рациона и плотностью пищи отражена на рис. 9.

Подтверждением того, что указанное выше отношение между размером рационов и концентрацией пищи соответствует действительности, является рис. 10, где приведена зависимость $\lg(R-r)$ от K . Как видно, все точки для обеих групп артемий хорошо укладываются на прямую, указывая на то, что отношение реального рациона к плотности пищи пропорционально разности между R и r .

Рассмотренная закономерность свидетельствующая об отсутствии прямолинейной зависимости между концентрацией пищи и ее потреблением, представляет несомненный биологический интерес. Максимальный ра-

цион животных (R) характеризует физиологическое состояние полной насыщенности, при котором потребление пищи больше не возрастает, несмотря на дальнейшее увеличение ее концентрации в среде. Эта закономерность, как было отмечено ранее, характерна и для других планктонных фильтраторов (Сущеня, 1958 г), в частности выявлена при потреблении хлореллы босминой и симоцефалюсом (рис. 11). Различается лишь уровень максимального рациона, который зависит от веса рачков

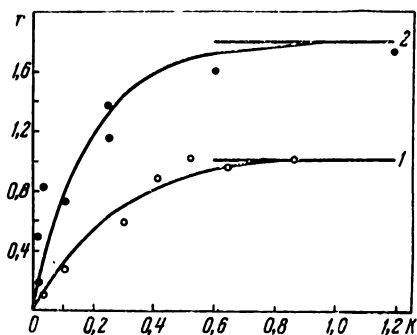


Рис. 11. Связь между величиной суточного рациона (r , млн. клеток · экз⁻¹) у пресноводных фильтраторов и концентрацией хлореллы в среде (K , млн. клеток · мл⁻¹): 1 — *Bosmina longirostris*; 2 — *Simocephalus vetulus*

и соответственно возрастает с увеличением последнего. Это находит отражение в численном значении коэффициентов уравнения (19 б):

$$\textit{Bosmina longirostris } r = 1,05 (1 - 10^{-1,60K}), \quad (19\text{ж})$$

$$\textit{Simocephalus vetulus } r = 1,80 (1 - 10^{-2,30K}). \quad (19\text{з})$$

Таким образом, при различии веса животных в 45 раз (0,02 и 0,9 мг) величина максимального рациона у симоцефалюса возрастает всего на 80% по сравнению с босминой. Хорошо видны также различия в крутизне рассчитанных кривых. Кривая 2 указывает на более быстрое возрастание величины рациона симоцефалюса при повышении концентрации пищи, чем у босмины. Соответственно этому отличаются и значения коэффициента p (1,6 и 2,3).

Аналогичная зависимость установлена нами и для диафанозомы при весовом выражении рациона и концентрации пищи (рис. 12).

Закономерность, описываемая уравнением Ивлева, присуща и представителям веслоногих ракообразных. Это убедительно доказывают данные Ричмэна, полученные на пресноводном виде *Diaptomus oregonensis* (Richman, 1966). В работе этого автора приведены результаты опытов, выраженные в виде эмпирической кри-

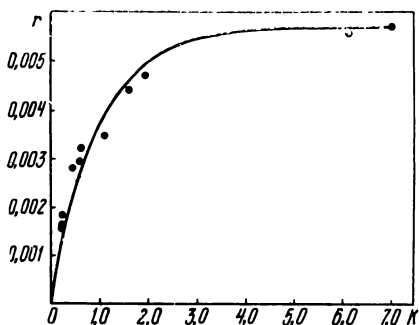


Рис. 12. Зависимость между величиной суточного рациона (r , мг·экз⁻¹) у *Diaphanosoma brachyurum* и биомассой водорослей в среде (K , мг·мл⁻¹)

вой. Обработка их по уравнению Ивлева привела к следующему выражению:

$$r = 50 (1 - 10^{-0.003K}), \quad (19и)$$

где r — тыс. клеток·экз⁻¹·сутки⁻¹; K — тыс. клеток·мл⁻¹. Построенная по нему расчетная кривая хорошо описывает эмпирические точки (рис. 13).

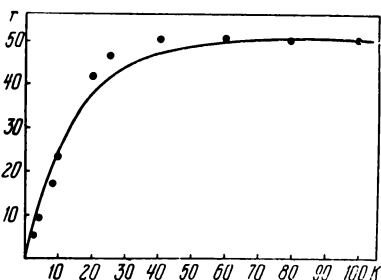
Не менее наглядные данные получены Корнером с соавторами при кормлении калянуса (*C. helgolandicus*) крупными клетками диатомовых *Biddulphia sinensis* (Corner и др., 1972). В этом случае рассчитанное нами уравнение рассматриваемой зависимости имеет следующий вид:

$$r = 11,25 (1 - 10^{-0.376K}), \quad (19к)$$

где r — тыс. клеток·экз⁻¹·сутки⁻¹, K — тыс. клеток·л⁻¹.

Интересный материал для подтверждения установленной зависимости находим в цитированных выше работах Макмагона и Риглера (McMahon, 1965; McMahon, Rigler, 1965), которые определили пищевые рационы для 7 размерных групп дафний при разной концентрации хлореллы. Исходя из них, мы рассчитали для каждой группы коэффициенты уравнения (19 б) и на построенные по ним кривые нанесли эмпирические точки, взятые из работ этих авторов (рис. 14). Получена та же кар-

Рис. 13. Зависимость между суточной величиной рациона (r , тыс. клеток·экз⁻¹) у *Diaptomus oregonensis* и концентрацией водорослей в среде (K , тыс. клеток·мл⁻¹) при питании смешанной культурой *Chlamydomonas* и *Chlorella* (по Richman, 1966)



тина, что и на рис. 9 и 11, бесспорно указывающая на описанную выше зависимость рациона от концентрации пищи, существование максимальной величины рациона при достаточно высоких плотностях пищевой взвеси и связь R с весом животных. В данном случае при увеличении индивидуального сырого веса рачков с 0,445 до 1,247 мг, т. е. в 3 раза, размер максимального суточного рациона возрос примерно в 10 раз. Пропорциональность увеличения реального рациона (r) при возрастании концентрации водорослей у всех размерных групп оказалась довольно близкой, что нашло отражение в сходных величинах коэффициента p (табл. 11).

При обработке данных установлено, что зависимость величины максимального рациона (R) от веса животных (W) может быть описана степенным уравнением типа $R=qW^n$ со степенью при W больше единицы. В логарифмической системе координат получаем прямую линию, связывающую оба рассматриваемых параметра (рис. 15). На рисунке приведены результаты обработки двух групп данных: величин максимального рациона, полученных автором и рассчитанных по другим опубликованным материалам, и отдельно — по данным Макмагона и Риглера. В обоих случаях хорошо прослеживается

указанная выше зависимость максимального рациона от веса животных. Степенное уравнение в его численной форме для обеих прямых имеет следующий вид:

по данным автора и другим опубликованным материалам: $\lg R = 1,40 \lg W - 0,2211$, (20)

по данным Макмагона и Риглера: $\lg R = 2,33 \lg W - 0,0685$. (20a)

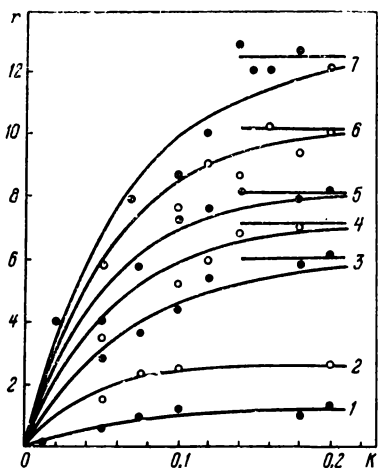


Рис. 14. Зависимость между величиной суточного рациона (r , млн. клеток·экз⁻¹) и концентрацией водорослей в среде (K , млн. клеток·мл⁻¹) у разновозрастных особей *Daphnia magna* (McMahon, Rigler, 1965). Сырой вес рачков: 1—0,445 мг; 2—0,677; 3—0,904; 4—0,960; 5—1,076; 6—1,146 и 7—1,247 мг.

Горизонтальными линиями обозначен максимальный рацион (R) при данном весе животных

При оценке установленной закономерности необходимо учитывать, что рассчитанные значения R относятся к заведомо различным условиям определения скорости питания животных. Во-первых, имеются различия в концентрации пищевых частиц в опытах разных авторов. Последняя находилась в пределах от 0,05—20 (минимально) до 0,5—1000 мг·л⁻¹ (максимально). Во-вторых, состав пищевой взвеси и, следовательно, размеры частиц были чрезвычайно разнородны. Это, несомненно, оказало существенное влияние на величину максимального рациона изученных животных. Примером могут быть опыты по питанию *Calanus pacificus* и молоди эуфаузиид (Ragsons и др., 1967), из которых следует, что при той же биомассе фитопланктона в среде, но при разном размере составляющих ее водорослей величина R существенно изменяется. Так, при среднем размере клеток 8 мкм

$R=0,180$, а при 32 мкм $R=0,087$, т. е. вдвое меньше. Указанные обстоятельства сильно искажают данную зависимость и увеличивают рассеяние экспериментальных точек. Это подтверждается соответствующими статистическими показателями достоверности соотношений между R и W , представленных уравнением (20). Как показывают пунктирные линии на рис. 15, экспериментальные точки отклоняются от величин, найденных по уравнению,

Таблица 11

Численные значения параметров в уравнении (196), рассчитанные для *Daphnia magna* по данным Макмагона и Риглера (McMahon, Rigler, 1965)

Сырой вес животных, мг	R	p
0,445	1,2	7,326
0,667	2,6	10,523
0,904	6,0	6,292
0,960	7,1	7,638
1,076	8,1	8,337
1,146	10,2	7,863
1,247	12,5	7,131

в пределах $1,5 \sigma_y$ в обе стороны, что составляет $1,5 \times \times 0,569 = 0,854$. Перейдя от $\lg y$ ($= \lg R$) к R , получаем, что отдельные значения отличаются от ожидаемых по уравнению примерно в 7 раз. Мала достоверность и коэффициента, являющегося степенью при W . Средняя квадратичная ошибка его равна 0,226, или 16%. Отдельные значения этого коэффициента могут отклоняться от ожидаемой средней на $3\sigma = \pm 0,678$, т. е. примерно на 48%.

Совершенно очевидно, что все сказанное заставляет рассматривать выявленную зависимость как первое приближение, помогающее наметить лишь общую тенденцию в соотношении между максимальным рационом и весом тела животных. Вместе с тем цитированная выше работа по питанию дафний (McMahon, 1965) показывает, что поиски в этом направлении не бесплодны. При проведении опытов в стандартных условиях и одинаковом диапазоне концентраций водорослей (0,01—0,20 млн. клеток в 1 мл) достоверность зависимости между R и W оказалась высокой.

Очевидно, что для дальнейшего изучения количественных закономерностей потребления пищи ракообразными при разной плотности пищевых взвесей важно получение данных в стандартных условиях эксперимента по соотношению между r и K , R и W , R и размером частиц, их концентрацией и рядом других факторов.

Анализ собственных и литературных данных по питанию ракообразных показал, что установленной зависи-

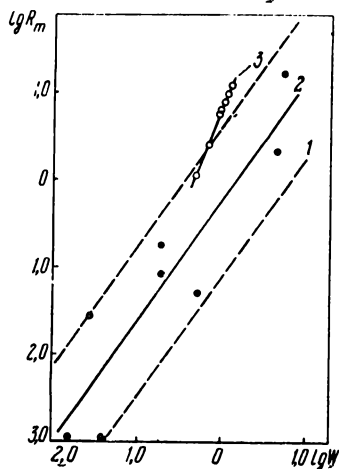


Рис. 15. Зависимость между величиной максимального рациона (R) и весом тела животных (W) в логарифмической системе координат: 1 — пределы крайних отклонений экспериментальных точек от линии регрессии, равные $\pm 1,5\sigma_{yx}$; 2 — по собственным и литературным данным для ряда видов ракообразных; 3 — по данным Макмагона и Риглера (McMahon, Rigler, 1965) для *Daphnia magna*

мости подчинено потребление пищи у всех изученных видов животных. При наличии исходных величин, необходимых для соответствующих расчетов, в большинстве случаев была показана приложимость уравнения (19).

В табл. 12 приведены численные значения параметров R и p уравнения (19) для отдельных видов ракообразных. Они разбиты на две группы по способу выражения концентрации пищи и величины максимального рациона: I — млн. клеток и II — мг сырого веса. Из таблицы видно, что как в том, так и в другом случае абсолютные величины R и коэффициента p существенно различаются в зависимости от вида животных и их размеров, вида и концентрации пищи, размеров пищевых частиц и т. д. Ограниченное количество имеющихся данных позволяет пока сделать лишь предварительные выводы о роли некоторых из перечисленных факторов. Во-первых, можно с уверенностью констатировать, что величина максималь-

ного рациона зависит от веса животных. Она закономерно повышается с возрастанием последнего как внутри вида, так и внутри класса ракообразных. Во-вторых, у одноразмерных особей данного вида она возрастает при уменьшении размеров пищевых частиц. К известным сдвигам максимального рациона может приводить также относительная величина плотности пищевой взвеси. В диапазоне высоких концентраций пищи уровень максимального рациона относительно выше. Остается неясным вопрос о взаимодействии ряда физиологических и экологических особенностей животных-потребителей с видовыми особенностями кормовых организмов, в частности не исследована роль пищевых адаптаций рачков-фильтраторов. Несомненно, требует изучения влияние температуры среды на изменение рассматриваемых показателей.

Представляет интерес величина биомассы пищевых частиц, при которой рацион фильтраторов достигает максимального значения (R). Так, по нашим данным, у диафанозомы максимальный рацион устанавливается при биомассе хлореллы 6—7, у симоцефалюса — при 10—12 и босмины — около 12 мг·л⁻¹. Для *Daphnia longispina* и *D. pulex* этим пределом является биомасса 8 и 18 мг·л⁻¹ соответственно (Монаков, Сорокин, 1960 а, 1961). Артемия потребляет максимальное количество пищи при значительно большей биомассе ее в среде: 130 мг·л⁻¹ — на взвеси дрожжей (Сушня, 1964) и около 500 мг·л⁻¹ — при питании дуналиэллой (Н. Н. Хмелева, неопубликованные данные). У представителя морских веслоногих *Acartia clausi* R , по нашим расчетам, устанавливался при 4 мг·л⁻¹ на смешанном фитопланктоне и около 25 мг·л⁻¹ при потреблении водоросли пророцентрум (Петипа, 1959 а, 1959 б). Для двух других видов (*Calanus pacificus* и *Pseudocalanus minutus*) таким пределом была биомасса смешанного фитопланктона 6—8 мг·л⁻¹ (Parsons и др., 1967). У взрослых особей *Euphausia pacifica*, по данным этих авторов, предельный рацион достигается при величине биомассы пищи 25—30 мг·л⁻¹. Из этих примеров видно, что величина рациона у истинно планктонных форм пресноводных и морских ракообразных становится максимальной при относительно низкой биомассе фитопланктона (6—12 мг·л⁻¹), характерной для водоемов умеренной продуктивности. Для более крупного рачка *Euphausia* пределом является 25—30 мг водо-

Величины максимального рациона (R) и коэффициента p
и литературным

Вид животных	Размер- ность па- раметра	Пища	
		вид	концентра- ция (K)
<i>Artemia salina</i>		Дрожжи	0,1—1,6 0,1—1,6
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	I	<i>Chlorella</i>	0,01—0,40
<i>Daphnia pulex</i>		<i>Chlorococcus</i>	0,001—0,120
<i>D. longispina</i>		»	0,01—0,10
<i>Simocephalus vetulus</i>		<i>Chlorella</i>	0,02—1,20
<i>Bosmina longirostris</i>		»	0,03—0,90
<i>Diaptomus oregonensis</i>		<i>Chlorella</i> + <i>Chlamydo- monas</i>	0,02—0,50
<i>Eurytemora hirundoides</i>		<i>Nitzschia</i>	0,25—2,00
<i>Neomysis vulgaris</i>	»	0,01—2,00	
<i>Artemia salina</i>	II	<i>Dunaliella</i>	20—1000
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>		<i>Chlorella</i>	0,25—7,0
<i>Daphnia pulex</i>		<i>Chlamydomonas</i>	0,5—11,0
<i>D. longispina</i>		Смесь различных од- ноклеточных водорос- лей	1,0—12,0
<i>Simocephalus vetulus</i>		<i>Chlorella</i>	0,02—27,0
<i>Bosmina longirostris</i>		»	1,0—20,0
<i>Acartia clausi</i>		Смесь водорослей	0,05—0,5
<i>Pseudocalanus minutus</i>		Естественный фито- планктон	1,0—10,0
<i>Calanus pacificus</i> +молодь эуфаузиид		Фитопланктон со сред- ним размером клеток 8 мкм	1,0—7,0
<i>Eurhausia pacifica</i>		То же, 32 мкм Смешанный естествен- ный фитопланктон	1,0—7,0 2,5—30,0

* Рассчитано по уравнению Parsons и др. (1967).
I: K в млн. клеток·мл⁻¹, R в млн. клеток·экз⁻¹.

рослей в 1 л. И только такая специфическая форма, как артемия, достигает предельных величин потребления при значительно более высокой биомассе пищи (130—150 мг·л⁻¹). Следует, очевидно, полагать, что указанные уровни биомассы являются достаточно условными, так как пока не изучено влияние на этот показатель целого ряда других факторов, например пищевой пригодности

в уравнении (196), рассчитанные по собственным данным

R	p	Сырой вес животных, мг	t , °C	Автор исходных данных
10,08	0,680	1,75	20	Сушня, 1962, 1964
33,60	0,550	5,90	20	»
0,24	10,830	0,053	20	Сушня, 1958г
4,00	10,000	0,362	15	Монаков, Сорокин, 1961
0,265	20,000	—	15	»
1,80	2,300	0,900	20	Сушня, 1958г
1,05	1,600	0,020	20	»
0,05	0,030	—	20	Richman, 1966
0,552	0,125	—	Лето	Lucas, 1936
57,600	0,180	—	»	»
2,15	0,0022	4,20	25	Сушня, Хмелева, 1967
0,00575	0,4534	0,053	20	Сушня, 1958г
0,0525	0,1345	0,625	20	Richman, 1958
0,0325	0,1986	0,027	20	Монаков, Сорокин, 1960а
0,0441	0,0955	0,900	20	Сушня, 1958г
0,0237	0,0721	0,020	20	»
0,0011	0,5163	0,040	20	Петипа, 1959а
0,0010	0,6015*	0,016**	Лето	Parsons и др. 1967
0,1800	0,6000*	0,189**		»
0,0870	0,5946*	0,189**	»	»
17,400	0,1170*	5,300**	»	»

** Рассчитано по содержанию углерода в теле рачков.

II: K в мг сырого веса \cdot л⁻¹, R в мг сырого веса \cdot экз⁻¹.

разных форм фитопланктона, значения индивидуального веса животных, их физиологического состояния, температуры среды и т. д.

Несмотря на широкую применимость уравнения Ивлева для описания зависимости величины рациона от концентрации пищи, оно охватывает, как было отмечено выше, не все биологические ситуации. Модель Ивлева

разработана для тех случаев, когда животные способны выедать данный вид пищи до очень низких концентраций, практически равных нулю. В связи с этим обязательным условием является прохождение расчетной кривой на графике через начало координат. Однако такая зависимость не является всеобщей. Так, при построении математической модели водной экосистемы (Винберг, Анисимов, 1966) было отмечено, что в природе не всегда происходит полное потребление одного трофического уровня другим. Иначе говоря, при некоторой предельно разреженной концентрации жертв рацион хищника может быть равен нулю. В связи с этим в модель Ивлева был введен дополнительный параметр «минимальной биомассы пищи», ниже которой потребление ее прекращается. Реальность этого была вскоре подтверждена опытами по фильтрационному питанию (Parsons и др., 1967). Парсонс с соавторами установил, что некоторые виды морских ракообразных способны выедать фитопланктон лишь до определенных концентраций, не равных нулю. Чем грубее фильтрационный аппарат животных и, следовательно, меньше его пищеулавливающая способность, тем при больших концентрациях пищи они перестают заглатывать пищевые частицы и их рацион становится равным нулю. В этой ситуации кривая на графике всегда будет проходить через какую-то точку на оси абсцисс, где отложена концентрация пищи, на определенном расстоянии от начала координат, а не через нуль, как в описанном ранее случае. Таким образом, уравнение В. С. Ивлева потребовало дополнения. Считая в порядке приоритета новое модифицированное уравнение моделью Ивлева — Винберга — Анисимова, запишем его в принятой нами форме

$$r = R(1 - e^{-pK \cdot e^{pK_0}}). \quad (21)$$

Здесь K_0 — минимальная непотребляемая концентрация пищи, при которой рацион животных достигает нулевого значения. Остальные символы остаются прежними.

Различия в пищевом поведении животных, требующие при обработке данных применения уравнения (19) или (21), показаны на рис. 16. Из вариантов А и Б видно, что при потреблении пищи смешанной популяцией *Calanus pacificus* и молоди эуфаузиид рацион равен нулю при концентрации пищи $K_0 = 1,4 \cdot 10^{-3}$ мг сырого веса в 1 мл,

а в опытах только с молодью эуфаузиид — при $K_0 = 3,5 \cdot 10^{-3} \text{ мг} \cdot \text{мл}^{-1}$. Таким образом, эуфаузииды отличаются меньшей эффективностью выедания естественного фитопланктона, чем популяция калянуса. С этой же точки зрения были оценены разные размерные группы *Daphnia magna* по материалам Макмагона и Риглера (1965). Оказалось, что потребление пищи всеми младшими возрастными группами дафний, включая животных весом 0,96 мг (вариант В), хорошо подчинено уравнению (19 а), а, начиная с группы весом 1,146 мг, уравнение Ивлева плохо аппроксимирует экспериментальные точки и значительно лучшие результаты дает модифицированное уравнение (21). Рассчитанная по нему кривая пере-

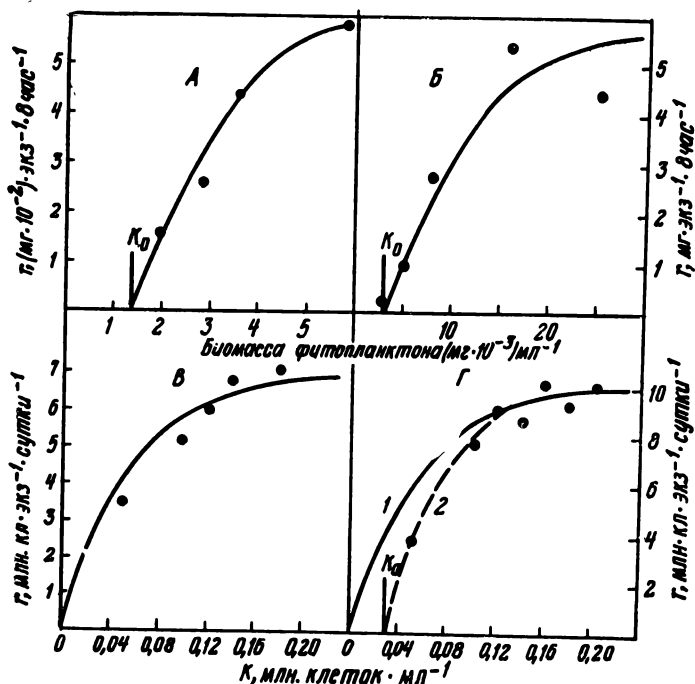


Рис. 16. Связь между величиной рациона у рачков-фильтраторов (r) и концентрацией пищи в среде (K) в зависимости от величины K_0 : А — опыты со смешанными популяциями *Calanus pacificus* и молоди эуфаузиид; Б — молодь эуфаузиид (по данным Parsons и др., 1967); В — младшие возрастные группы *Daphnia magna*; Г — старшие возрастные группы *D. magna* (по данным McMahon, Rigler, 1965)

скает ось абсцисс при концентрации $K_0 = 0,03$ млн. клеток · мл⁻¹ (вариант Г).

При анализе рассматриваемой здесь зависимости величина R определяется приближенно по выходу экспериментальных точек на плато. Точно таким же образом может быть снято с графика и значение K_0 по точке пересечения визуально проведенной кривой с осью абсцисс. Более точное значение этой величины так же, как и коэффициента пропорциональности ξ , может быть рассчитано, исходя из полученных данных, путем составления системы уравнений с двумя неизвестными. Для этого уравнение (21) записываем в следующем виде:

$$r = R - Re^{-\xi K} \cdot e^{\xi K_0}, \quad (21a)$$

где K_0 и ξ — неизвестные. Путем дальнейших преобразований получаем, что

$$\frac{R-r}{R} = e^{-\xi K} \cdot e^{\xi K_0} = e^{-\xi K + c}, \quad (21б)$$

где $c = \xi K_0$. Вводим дополнительное обозначение, согласно которому

$$\frac{R-r}{R} = y.$$

Отсюда уравнение (21 б) приобретает вид:

$$y = e^{-\xi K + c} \text{ или } \ln y = -\xi K + c, \text{ или } c - \xi K = \ln y.$$

Таким образом, система уравнений для определения неизвестных ξ и c будет иметь следующий вид:

$$\begin{cases} nc - \xi \Sigma K = \Sigma \ln y, \\ \Sigma Kc - \xi \Sigma K^2 = \Sigma K \ln y. \end{cases}$$

Зная ξ и c , по формуле $c = \xi K_0$ легко находим значение K_0 . Следует отметить, что при расчете уравнения (21) имеет значение также величина K_{\max} , т. е. та начальная концентрация пищевых частиц, при которой достигается максимальный рацион R , так называемый «начальный лимитирующий уровень» концентрации пищи (McMahon, 1965).

Величины суточных рационов изученных ветвистых в весовом выражении приведены в табл. 13 и 14. Следует здесь отметить, что опубликованные нами ранее

Таблица 13

Результаты опытов по питанию *Daphnia magna*. Корм—*Chlorella pyrenoidosa*

Средний размер рачков, мм	Сырой вес по С. Н. Уломскому (1951), мг	Концентрация водорослей в опыте, млн. клеток·мл ⁻¹	Потребление водорослей одним рачком в сутки		Рацион, % веса тела
			млн. клеток	мг сырого веса	
2,06	0,900	2,295	7,85	0,948	105,3
2,22	0,950	0,984	6,07	0,724	76,2
2,30	1,100	0,779	8,45	0,820	74,5
2,34	1,237	1,580	0,68	1,048	84,8
2,46	1,350	0,413	3,00	0,380	28,2
2,43	1,350	0,413	2,98	0,370	27,4
2,39	1,330	2,165	9,50	1,242	93,3
2,41	1,450	2,165	9,95	1,428	98,5
2,42	1,450	0,984	8,96	1,140	78,6
2,49	1,475	1,144	6,65	0,930	63,1
2,50	1,475	1,580	8,18	0,854	57,9
2,52	1,575	1,144	7,73	1,150	73,1
2,51	1,575	0,779	4,30	0,479	30,4

В среднем 68,5

данные по этому вопросу (Сушеня, 1958 б) были сильно занижены из-за ошибки, допущенной при расчете сухого веса хлореллы. В действительности размеры рациона у этих рачков оказались значительно выше. Так, из табл. 13 видно, что при разных концентрациях хлореллы величина рациона, определенная по калорийности потребленных водорослей, находится в пределах 27,4—105,3% веса тела в сутки, в среднем 68,5%. Достаточно высокие значения получены также и для других ветвистоусых (табл. 14). Средняя величина рациона у приведенных видов составляет 67,2—155,2% веса тела. Хорошо видно, что величина рациона, выраженная в процентах, находится в обратной зависимости от веса тела животных. Соответственно этому с уменьшением размеров рачков возрастает количество пищи, потребляемое в расчете на единицу веса тела (с 0,672 мг у сиды до 1,563 мг у хидоруса). Можно заметить, что у одних и тех же видов рачков при потреблении монокультуры хлореллы величина рациона меньше, чем при питании смешанной культурой водорослей. Не исключено, что в ряде случаев низкие ра-

Таблица 14
Величина суточных рационов у пресноводных ветвистоусых ракообразных* t 20 °С

Вид животных	Сырой вес, мг	Количество определенных	Потребление пищи, мг сырого веса экз. - 1 сутки - 1		Суточный рацион, % веса тела		Потребление пищи, мг. мг - 1 веса животных
			пределы колебаний	среднее	пределы колебаний	средний	
<i>Daphnia magna</i>	0,9—1,6	13	0,370—0,950	0,916	27,4—105,3	68,5	0,733
<i>Sida crystalina</i>	1,000	10	0,075—1,542	0,672	7,5—154,2	67,2	0,672
<i>Simosephalus vetulus</i>	0,900	10	0,174—1,943	0,683	19,3—216,0	75,8	0,758
<i>Daphnia longispina</i>	0,160**	10	0,028—0,310	0,184	17,4—193,3	112,4	1,150
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	0,090	2	0,012—0,220	0,103	13,7—244,5	115,0	1,143
<i>Daphnia cucullata</i>	0,082	2	0,011—0,250	0,090	13,0—304,3	110,2	1,100
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,053	10	0,012—0,137	0,064	22,5—258,5	119,8	1,208
<i>Bosmina longirostris</i>	0,022**	10	0,007—0,084	0,028	34,0—382,0	128,7	1,272
<i>Chydorus sphaericus</i>	0,016	10	0,006—0,072	0,025	37,0—451,8	155,2	1,563

* В качестве пищи использовали смесь водорослей (*Chlorella pyrenoidosa*, *Chlorococcum* sp. одиночные клетки и ценобии *Scenedesmus quadricauda*).

** Вес определен автором (Сущенко, Ветрова, 1957). Остальные веса даны по С. Н. Уломскому (1951).

ционы при питании хлореллой связаны с ингибирующим действием внешних метаболитов этой водоросли на рачков (Ryther, 1954). При смешанном составе водорослей, как это было при получении данных табл. 14, относительное значение хлореллы в рационе резко падает, и на первый план выступают более крупные виды, хотя по численности потребленных клеток они играют меньшую роль. В этом отношении показательна табл. 15, в которой приведен удельный вес 4 форм водорослей, выраженный в процентах от общего веса потребленной пищи. Из нее видно, что хлорелла, которая, как было показано выше, избирается лучше других форм, по весу не превышает 13% от рациона. Остальные три формы, включая ценобии *Scenedesmus*, составляют в среднем у 9 изученных видов животных около 23—38%. Примечательно, что, несмотря на некоторые колебания удельного веса этих водорослей в рационе отдельных видов рачков, в целом он характеризуется очень близкими величинами. Таким образом, здесь мы встречаемся с фактом, отмеченным также в работе Рива (1963 а) по питанию артемий, который состоит в том, что при наличии в пищевой взвеси нескольких видов успешно выедаемых водорослей потребленный объем каждого из них не зависит или слабо зависит от размеров клеток. В известной мере эти данные подтверждают предположение, что «пища разного рода

Таблица 15

Значение разных форм водорослей в рационе рачков, % общего веса потребляемой пищи

Вид животных	<i>Chlorella</i>	<i>Chlorococum</i>	Одиночные клетки <i>Scenedesmus</i>	Ценобии <i>Scenedesmus</i>
<i>Diaptomus amblyodon</i>	13,9	42,7	23,5	20,5
<i>Sida crystallina</i>	11,2	33,7	23,1	32,0
<i>Simocephalus vetulus</i>	11,9	33,4	22,7	32,0
<i>Daphnia longispina</i>	24,4	46,8	13,3	14,7
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	12,9	49,3	22,0	15,4
<i>Daphnia cucullata</i>	8,9	32,2	27,8	31,1
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	10,4	35,9	24,7	29,0
<i>Bosmina longirostris</i>	11,2	35,3	26,3	27,2
<i>Chydorus sphaericus</i>	12,2	37,5	27,0	23,3
В среднем	13,0	38,5	23,4	25,1

потребляется пропорционально отношению эффективных биомасс» (Винберг, Анисимов, 1966). Отсюда следует, что при оценке избирательного питания не по численности потребленных клеток, а по их биомассе могут быть получены другие соотношения между ингредиентами в пищевой взвеси и рационе. Это хорошо подтверждается данными Т. С. Петипа (1965), согласно которым индексы элективности, рассчитанные по численности и биомассе водорослей, сильно различаются.

ВЕЛИЧИНА РАЦИОНА У ПОТРЕБИТЕЛЕЙ КРУПНЫХ ОРГАНИЧЕСКИХ ОСТАТКОВ

С трофодинамической точки зрения важное значение имеет выявление связи между величиной суточного рациона и весом тела ракообразных. Выше было показано, что максимальный рацион фильтраторов и вес тела животных подчиняются определенной зависимости. С этих же позиций мы подошли и к оценке реального рациона (r) у ряда изученных видов. Результаты собственных наблюдений и обработка литературных данных показали, что между реальным рационом и весом животных имеется четкая зависимость. Она проявляется как внутри вида, так и при межвидовых сравнениях в достаточно широком диапазоне. Это позволило описать общий характер рассматриваемой зависимости для класса ракообразных (Сущеня, Хмелева, 1967).

Экспериментальное изучение вопроса проведено нами на двух видах, потребляющих крупные органические частицы: амфибионтном бокоплаве *Orchestia bottae* M.-Edw. и промысловом крабе *Menippe mercenaria* Say (Сущеня, 1968; Сущеня, Кларо, 1966; Sushchenia, Clargo, 1967). Первый питается фитогенным детритом, второй использует преимущественно животные остатки. Кроме того, эти данные дополнены исследованиями, проведенными в нашей лаборатории Н. Н. Хмелевой по зависимости рациона от веса тела у фильтратора *Artemia salina* (Хмелева, 1967) и фитофагов *Idotea baltica basteri* (Хмелева, 1973).

Orchestia bottae является активным потребителем разлагающегося растительного материала в зоне супралиторали Черного моря. Анализ содержимого кишечника и экспериментальные исследования показали, что

орхестии поедают главным образом цистозиру, энтероморфу и ульву. Выбросы зостеры используются этими животными в крайне незначительной степени. Наряду с остатками макрофитов в кишечниках рачков часто встречаются гифы низших грибов и значительное количество бактерий, населяющих разлагающиеся выбросы водорослей. В целом содержимое кишечника орхестий не отличается от состава субстрата, на котором они живут. Рачки потребляют не только сильно разложившиеся, но и наиболее мягкие части талломов свежих водорослей, недавно выброшенных на берег.

Опыты проведены при температуре 21—26 °С. Определена калорийность потребляемых водорослей, равная около $1,2 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса, и калорийность фекалий, равная $0,834 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса. Установлено, что животные в течение суток в среднем около 12 раз заполняют и освобождают свой кишечник. Время заполнения и освобождения кишечника практически одинаково и приближается в среднем к 1 час, хотя колебания достаточно велики (от 0,5 до 2 час). На основании этого можно принять, что процесс питания у данного вида идет непрерывно, но интенсивность его в известной степени колеблется в течение суток.

К первой группе относятся опыты суточной продолжительности с животными одного весового класса (83,5—90,6 мг сырого веса). Результаты, представленные в табл. 16, показывают, что суточный рацион составлял 48,4—77,3% веса тела. Количество выделенных фекалий было в пределах 38,0—69,2% веса потребленной пищи. Полученные величины выражены в калориях

Таблица 16

Результаты суточных опытов по питанию орхестий

Сырой вес животных, мг	Сырой вес пищи, потребленный за сутки, мг	Суточный рацион, % веса тела	Сырой вес фекалий, выделенных за сутки, мг	Фекалии, % веса потребленной пищи
83,5	58,20	69,8	26,35	45,2
85,6	60,12	70,2	31,20	51,9
87,5	42,36	48,4	18,10	42,7
89,6	69,36	77,3	26,30	38,0
90,6	47,52	52,5	32,90	69,2
В среднем 87,4	55,51	63,5	26,97	48,6

и по разности между калорийностью потребленной пищи и выделенных фекалий определена усвояемость. Она составила 30,4—57,7%, а в среднем для данной группы животных — 40,2%.

По суточному ходу дефекации, выявленному при проведении этих опытов, сделана попытка определить суточный ритм активности питания животных, однако, исходя из полученных данных, не удалось установить какой-либо закономерности. В ряде случаев активность питания была низкой в светлое время суток и заметно повышалась ночью. В других опытах отмечены два максимума — в утренние и вечерние часы, а снижение активности питания происходило в середине дня. Таким образом, по отношению к этому виду нельзя сделать четкий вывод о наличии хорошо выраженного суточного ритма в потреблении пищи, хотя в вечерне-ночные часы животные питаются несколько более активно, чем в утреннее и дневное время. Это вполне согласуется с наблюдениями над рядом других видов из группы талитрид, которые наиболее активны ночью.

Ко второй группе относятся сравнительно кратковременные опыты продолжительностью 3—4 час. Результаты, усредненные для близких по весу животных, приведены в табл. 17. Рассчитанные по ним величины суточных рационов оказались несколько ниже, чем в предыдущем случае. Они находились в пределах 17,5—50% веса тела, который составлял 9—78 мг. Количество выделенных фекалий достигало 64—100% веса потребленной пищи. При этом величина усвоения была равна 30,4—50,6%, а в среднем для всех подопытных животных — около 35% от энергии потребленной пищи.

Математическая обработка полученных данных показала, что величина рациона находится в степенной зависимости от веса тела орхестий, которая может быть выражена уравнением типа

$$r = r'W^m, \quad (22)$$

где r — суточный рацион, $г \cdot экз^{-1}$ сырого веса пищи; W — вес животного, $г$; r' — константа, определяющая уровень потребления пищи в единицу времени при данных условиях, когда $W=1$; m — коэффициент, указывающий на скорость изменения величины рациона при возрастании веса животных. Таким образом, здесь мы

Результаты кратковременных опытов по питанию орхестий

Сырой вес животных, мг	Суточный рацион		Фекалии		Калорийность потребленной пищи, ккал-экз-1	Калорийность фекалий ккал-экз-1	Усвоение	
	мг-экз-1	% веса животных	мг-экз-1	% рациона			ккал-экз-1	% рациона
9,2	3,12	33,9	2,00	64,2	3,75	1,67	2,08	55,5
10,5	5,26	50,0	4,45	84,6	6,32	3,71	2,61	41,3
11,4	5,40	47,4	4,39	81,2	6,48	3,66	2,82	43,5
12,4	4,56	36,8	3,61	79,0	5,47	3,01	2,46	45,0
14,1	4,94	35,0	4,19	86,6	5,92	3,50	2,42	40,8
15,2	4,66	30,7	3,94	84,6	5,60	3,29	2,31	41,2
20,0	6,21	31,0	5,34	86,0	7,45	4,45	3,00	40,3
25,4	8,85	34,8	8,00	90,5	10,60	6,67	3,39	32,0
34,4	8,43	24,5	7,63	90,5	10,10	6,36	3,74	37,0
35,7	9,58	26,8	8,89	92,7	11,50	7,41	4,09	35,6
45,0	11,60	25,8	11,00	94,8	13,90	9,16	4,74	34,1
55,0	13,30	24,3	13,30	100,0	16,00	11,12	4,88	30,5
60,0	14,50	24,2	13,70	94,5	17,40	11,44	5,96	34,3
61,7	15,80	25,6	15,50	97,4	19,00	12,90	6,10	32,1
63,0	14,75	23,4	14,10	95,5	17,70	11,75	5,95	40,4
68,0	12,00	17,5	10,00	83,2	14,30	8,36	5,94	41,6
70,7	14,40	20,4	13,30	93,0	17,30	11,15	6,15	35,1
76,6	16,00	20,9	15,75	98,5	19,20	13,14	6,06	31,6
77,9	16,50	21,2	16,50	100,0	19,80	13,78	6,02	30,4

встречаемся с той же формой уравнения, которая описывает зависимость обмена от веса тела ракообразных (Сущеня, 1972).

Для обработки эмпирических данных использована логарифмическая форма уравнения (22), при которой связь между логарифмами рациона и веса тела выража-

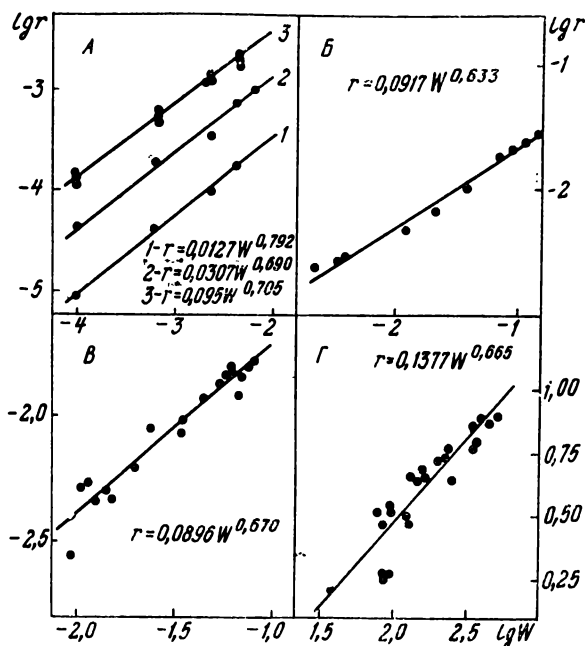


Рис. 17. Зависимость величины суточных рационов (r) от веса (W) у четырех видов ракообразных: А — *Artemia salina*: 1 — при концентрации *Dunaliella* — 5 тыс., 2 — 25 тыс., 3 — 85, 150 и 300 тыс. клеток в 1 мл; Б — *Idotea baltica*; В — *Orchestia bottae*; Г — *Menippe mercenaria*

ется на графике прямой линией ($\lg r = \lg r' + m \lg W$). Исходя из этого, методом наименьших квадратов рассчитаны численные значения коэффициентов r' и m для 4 изученных видов и в соответствии с ними проведены прямые на графике (рис. 17), которые хорошо аппроксимируют полученные экспериментальные данные, подтверждая тем самым справедливость установленной закономерности.

Степенное уравнение, отражающее зависимость величины рациона от веса тела орхестий, имеет следующий вид:

$$r = 0,090 W^{0,670} \quad (22a)$$

Согласно этому уравнению, суточный рацион у новорожденных особей орхестий весом 0,32 мг составляет 180%, у животных дефинитивного размера, достигающих 120 мг, — 18% веса тела.

В отличие от орхестий с крабом *Menippe mercenaria* проводили многосуточные опыты, поскольку в естественных условиях эти животные отличаются нерегулярным питанием и надежные величины рационов для них могут быть установлены только при длительных наблюдениях. Продолжительность опытов — от 6 до 20 суток, температура — в пределах 25 °С, вес животных составлял 38,5—

Таблица 18

Результаты опытов по питанию краба *Menippe mercenaria*

Дата	Продолжительность опыта, дни	Вес краба, г	Общее потребление пищи, г	Потребление пищи, г·экз ⁻¹ в сутки	Потребление пищи, г·г ⁻¹ веса тела в сутки
5. XII	20	38,5	32,1	1,6	0,042
20. XI	8	77,3	26,7	3,3	0,040
5. XII	20	87,0	47,9	3,0	0,028
5. XII	20	88,0	35,5	1,8	0,024
5. XII	20	91,5	38,6	1,9	0,027
5. XII	20	96,0	37,1	1,9	0,025
20. XI	12	98,7	43,5	3,6	0,037
20. XI	12	99,7	41,0	3,4	0,034
20. XI	8	123,5	25,6	3,2	0,026
10. XII	15	128,0	45,8	3,0	0,024
17. XII	12	136,7	56,7	4,7	0,034
20. XI	6	143,5	27,3	4,5	0,032
20. XI	6	158,5	29,2	4,9	0,031
5. XII	6	166,5	34,3	4,6	0,028
5. XI	20	200,0	107,9	5,4	0,025
5. XI	20	222,0	110,6	5,5	0,025
5. XI	20	236,0	120,3	6,0	0,025
20. XI	8	246,5	36,2	4,5	0,018
20. XI	8	345,8	48,0	6,0	0,017
9. XI	20	357,0	124,0	6,2	0,017
9. XI	20	357,0	174,0	7,4	0,024
20. XI	6	390,0	60,6	7,8	0,021
9. XI	20	445,0	151,7	7,6	0,017
9. XI	20	520,0	159,8	8,0	0,015

520 г. Средние результаты всех определений приведены в табл. 18. Они показывают, что абсолютные значения среднесуточного рациона постепенно возрастали с увеличением веса крабов. Из рис. 18 хорошо видно, что зависимость между этими величинами может быть описана кривой, к которой применимо уравнение (22). Уравнение, определяющее суточное потребление пищи одним животным при данном весе тела, имеет вид

$$r = 0,138 W^{0,665} . \quad (226)$$

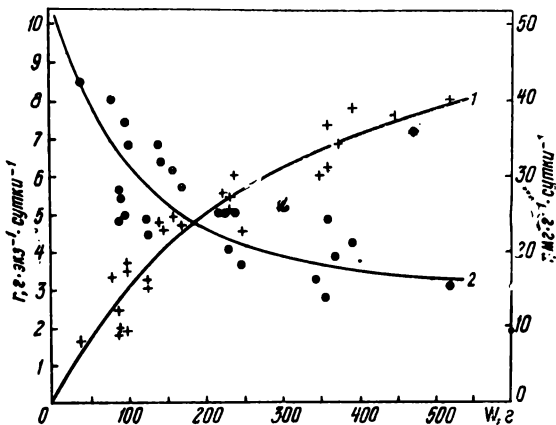


Рис. 18. Абсолютная величина рациона (1) и относительное потребление пищи в расчете на 1 г веса тела (2) в зависимости от общего веса (W) у краба *Menippe mercenaria*

Согласно этому уравнению, величина среднесуточного рациона у молодых, полностью сформированных крабов весом 0,85 мг составляет 93%, у взрослых, масса которых достигает 0,5 кг и более, — около 2% веса тела (табл. 19).

Приведенные среднесуточные рационы определены в процессе регулярного многодневного кормления крабов. Эти величины устанавливались не сразу. С момента отлова крабов в море до начала опытов обычно проходило до 2 недель. Все это время крабов не кормили. Они могли также находиться какой-то срок без пищи и в море до их отлова. После такого голодания первые, сравнительно небольшие, порции пищи крабы поедали пол-

Величины среднесуточных рационов в зависимости от веса тела
Menippe mercenaria согласно уравнению (22 б)

Вес живот- ных, г	Среднесуточный рацион		Вес живот- ных, г	Среднесуточный рацион	
	г·экз ⁻¹	% веса тела		г	% веса тела
0,00085	0,0008	93,0	150,0	3,81	2,5
0,5	0,075	15,0	200,0	4,58	2,3
1,0	0,138	13,8	250,0	5,38	2,2
5,0	0,689	13,8	300,0	5,90	2,0
10,0	0,64	6,4	350,0	6,62	1,9
25,0	1,17	4,7	400,0	7,26	1,8
50,0	1,81	3,6	450,0	7,78	1,7
100,0	2,89	2,9	500,0	8,53	1,7

ностью. При ежедневном увеличении количества предлагаемой пищи потребление ее закономерно возрастало до некоторого максимума, характерного для каждого данного веса крабов. При поддержании такого режима кормления этот максимум удерживался недолго (2—3 дня), после чего рацион падал и стабилизировался на более низком уровне, свойственном данному весу животных (рис. 19). В связи с изложенным возникает необходимость различать две величины: максимальный рацион (R) и средний рацион (r). Первый выявляется при внесении избыточного количества пищи после некоторого голодания, второй — при регулярном ежедневном кормлении.

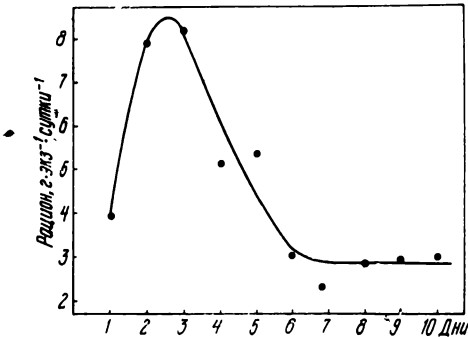


Рис. 19. Динамика суточного рациона краба *Menippe mercenaria* при ежедневном кормлении после периода голодания

Величины максимального (R) и среднего (r) рационов (в граммах) и соотношение между ними у различных размерных групп крабов

Вес крабов, г	R	r	R/r	Вес крабов, г	R	r	R/r
50	4,4	1,86	2,4	300	20,3	5,90	3,4
100	9,7	2,89	3,4	350	22,4	6,62	3,4
150	12,7	3,81	3,3	400	24,6	7,26	3,4
200	15,4	4,58	3,4	450	26,6	7,78	3,4
250	17,9	5,38	3,3	500	28,5	8,53	3,3

Величины максимальных и средних рационов даны в табл. 20. Хорошо видно, что максимальный рацион у всех размерных групп крабов превышал средний рацион примерно в 3—3,5 раза. В связи с этим при проведении опытов был изменен режим кормления животных: вместо ежедневного кормления стали вносить избыток пищи раз в три дня. При этом животные потребляли ее в количестве, близком к максимальному, что приблизительно равно сумме 3 среднесуточных рационов для каждого данного краба. Соотношение между максимальным и средним рационами отражено на рис. 20.

На рис. 21 показано увеличение рационов вплоть до максимальных у крабов различных размерных групп после периода голодания. Хорошо видно, что при по-

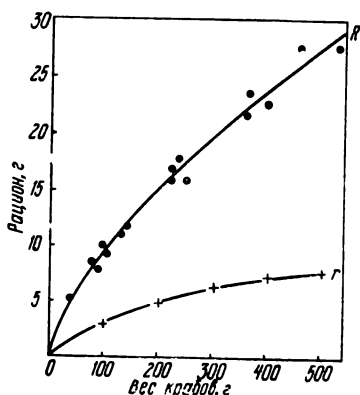


Рис. 20. Соотношение между максимальным (R) и среднесуточным рационом (r) у разных размерных групп краба *Menippe mercenaria*

степенном повышении количества предлагаемой пищи вначале все животные практически полностью потребляют вносимые порции. Затем у каждого животного устанавливается максимальный рацион, который держится на одном уровне, несмотря на дальнейшее увеличение ко-

личества пищи в садках. Кривая, отражающая данную зависимость, выходит на плато. Чем больше вес животных, тем при более значительных количествах имеющейся пищи достигается этот максимум. Так, у самого мелкого из подопытных крабов весом 78 г (кривая 1) максимальный рацион отмечен при 10 г пищи и составлял $8,35 \text{ г} \cdot \text{экз}^{-1}$; у самого крупного, весом 520 г (кривая 7), он наблюдался при количестве пищи выше 30 г и достигал в среднем $27,9 \text{ г} \cdot \text{экз}^{-1}$. Таким образом, несмотря на

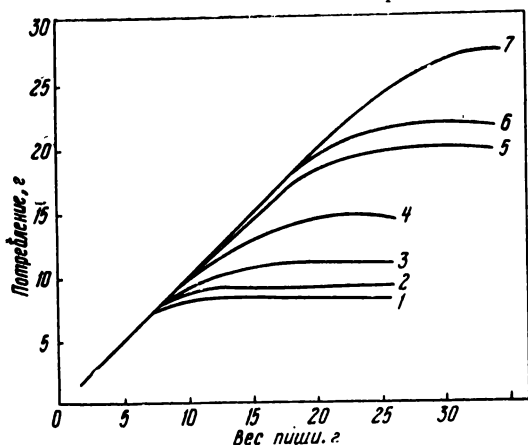


Рис. 21. Зависимость величины потребления от количества предлагаемой пищи при регулярном кормлении краба *Menippe mercenaria* после периода голодания. 1—7 — животные с различным индивидуальным весом: 1 — минимальный — 78 г; 7 — максимальный — 520 г

другой тип питания, у этих животных установлена та же закономерность, что и у ракообразных-фильтраторов (рис. 14). Связь рациона с весом животных выявлена также у *Panulirus japonicus* (Иноуэ, 1964) и подтверждена на черноморских крабах (Аболмасова, 1970, 1971).

Зависимость реального рациона от веса тела животных установлена Н. Н. Хмелевой для двух других видов ракообразных — *Artemia salina* и *Idotea baltica* (см. рис. 17, А, Б). Соответствующие степенные уравнения для этих животных в численной форме имеют вид

$$\text{для артемий при биомассе водорослей } 300 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1} \quad r = 0,063 W^{0,70}, \quad (22\text{в})$$

для изопод при избытке
растительной пищи $r = 0,061 W^{0,63}$. (22г)

По этим уравнениям величина суточного рациона у новорожденных артемий (вес 0,035 мг) равна 266% веса тела, у икотей (вес 0,14 мг) — 239%; у взрослых животных этих видов — 55 и 19% при весе тела 6 и 200 мг соответственно.

Таким образом, полученные данные со всей очевидностью показывают, что как внутри размерного диапазона каждого рассматриваемого вида, так и при межвидовом сравнении относительная величина рациона в процентах веса тела закономерно снижается с возрастом размеров животных.

ПОТРЕБЛЕНИЕ ПИЩИ КАК ФУНКЦИЯ ВЕСА ТЕЛА РАКООБРАЗНЫХ

Изложенные выше экспериментальные данные и установленные зависимости создали объективную основу для анализа и обобщения всех имеющихся материалов по питанию ракообразных. С этой целью нами собраны сравнительно немногочисленные литературные сведения по потреблению пищи в связи с весом тела животных и обработаны методом наименьших квадратов согласно выявленной количественной закономерности, описываемой уравнением (22). В целом получено 17 степенных уравнений для 11 видов ракообразных (табл. 21), хорошо подтверждающих рассматриваемую зависимость. У всех изученных видов суточный пищевой рацион возрастает пропорционально весу тела животных в некоторой степени m . Эта закономерность оказалась справедливой для ракообразных с разным типом питания: фильтраторов (Ryther, 1954; Richman, 1958; Монаков, Сорокин, 1960; Сушня, Хмелева, 1967), фитофагов с грызущим типом ротового аппарата (Хмелева, 1970), потребителей разлагающихся растительных и животных остатков — «собирателей» (Сушня, 1968; Сушня, Кларо, 1966; Sushchenia, Clago, 1967), хищников (Карпевич, Богорад, 1940; Куренков, 1958).

В рассчитанных уравнениях обращает на себя внимание величина коэффициента m , которая практически совпадает со значениями аналогичного коэффициента в

Величины коэффициентов в частных степенных уравнениях, связывающих размер рациона и вес тела исследованных ракообразных

№ прямой на рис. 22	Вид ракообразных	Пища		Коэффициент степенного уравнения		Источник исходных данных
		вид	биомасса, мг · л ⁻¹ сырого веса	p	m	
1	<i>Daphnia longispina</i>			2,0	0,095	Монаков, Сорокин, 1961
2	<i>Daphnia pulex</i>			62,0	0,032	Richman, 1958
3	«			124,0	0,064	«
4	«			186,0	0,080	«
5	«			248,0	0,092	«
6	<i>Daphnia magna</i>			4,0	0,085	Ryther, 1954
7	<i>Artemia salina</i>			300,0	0,063	Сушеня, Хмелева, 1957
8	«			75,0	0,020	«
9	«			120,0	0,117	«
10	<i>Idotea baltica</i>			избыток	0,061	«
11	<i>Orchestia bottae</i>			«	0,090	«
11a	<i>Euphausia pacifica</i>			«	0,030	Lasket, 1966
12	<i>Leander adpersus</i>			избыток	0,046	Карпевич, Богорад, 1940
13	<i>Leander adpersus</i>			«	0,071	Ивлева (неопубл. данные)
14	<i>Leander modestus</i>			—	0,037	Куренко, 1958
15	<i>Palaeomonetes sinensis</i>			—	0,044	«
16	<i>Menippe mercenaria</i>			избыток	0,138	Сушеня, Кларо, 1966
		<i>Chlorococcum</i>				
		<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>				
		«				
		«				
		<i>Chlorella</i>				
		<i>Dunaliella</i>				
		«				
		<i>Saccharomyces</i>				
		<i>Enteromorpha</i>				
		<i>Cystoseira</i>				
		Науплиусы <i>Artemia</i>				
		<i>Chironomus tummi</i>				
		<i>Enchytraeus albidus</i>				
		<i>Heterocypris, Daphnia</i>				
		«				
		<i>Opisthonema oginum</i>				

уравнениях, связывающих скорость обмена с весом тела ракообразных (Сущенко, 1972). Во всех случаях m меньше единицы и находится в пределах 0,34—0,94. Величина коэффициента p также изменяется — от 0,030 до 0,138. У животных с фильтрационным типом питания значение p зависит от концентрации пищи в среде. На рис. 17, А хорошо видно, что при повышении концентрации водорослей повышается в известной степени и уровень потребления их рачками *Artemia salina*. Это отражается на величине p , которая возрастает с 0,017 до 0,095. Однако увеличение уровня потребления пищи имеет предел, выше которого он не растет и который достигается при достаточно высоких концентрациях пищевых частиц в среде, что было уже рассмотрено при определении максимального рациона у фильтраторов. В данном случае максимальный рацион наблюдался при концентрации клеток *Dunaliella* 85 тыс. в 1 мл. Далее, вплоть до концентрации 300 тыс. клеток в 1 мл, величины рационов у всех размерных групп артемий оказались близкими к отмеченному ранее максимуму. Сходная картина получена при обработке данных по питанию *Daphnia pulex* (Richman, 1958). Максимальная величина p в этом случае равна 0,092.

Согласно уравнению (22), коэффициент p характеризует уровень потребления пищи в данных условиях определения при $W=1$. Естественно ожидать, что последний должен возрастать при увеличении концентрации пищи в среде. При справедливости этого допущения значение p должно зависеть от концентрации пищи подобно r в уравнении (19). К сожалению, для проверки этого предположения мы не располагаем необходимыми материалами. В какой-то мере может быть использована лишь упомянутая выше работа Ричмэна, выполненная на дафниях. Она указывает на закономерное возрастание коэффициента p при увеличении концентрации водорослей (табл. 21). Однако данные этого автора малочисленны и не подчинены закономерности, описываемой уравнением (19). Они скорее следуют обычной степенной зависимости (Сущенко, 1973), что приводит, однако, к несовместимости уравнений (19), (20) и (22). Таким образом, вопрос о зависимости коэффициента p от концентрации пищи остается пока открытым, и совершенно очевидна необходимость его экспериментального изучения

и установления определенной связи между этими параметрами, в том числе и для хищных ракообразных.

В то же время следует ожидать, что для видов, питающихся макрофитами или разлагающимися органическими остатками, которые находятся в избытке в окружающей среде, коэффициент p будет константой. Бесспорно также, что величина p зависит от температуры, но этот вопрос не подвергался специальному изучению.

Из табл. 21 видно, что независимо от типа питания животных при избытке пищи в среде значение p близко к 0,08—0,09. На основе частных уравнений, приведенных в этой таблице, для каждого изученного вида ракообразных рассчитаны прямые, связывающие логарифмы рациона и веса тела животных (рис. 22). По всей совокупности данных рассчитано общее уравнение, отражающее рассматриваемую зависимость в пределах всего ряда исследованных животных, и в соответствии с ними проведена общая прямая на графике. В численной форме при 20 °С это уравнение имеет следующий вид (Сущеня, Хмелева, 1967):

$$r = 0,0746 W^{0,80}, \quad (22д)$$

где r — суточный рацион, g сырого веса пищи; W — сырой вес животного, g . Коэффициент корреляции между $\lg r$ и $\lg W$ по этим данным больше 0,900.

Это основное уравнение можно выразить в единицах сухого веса пищи или калориях. Так, если принять, что сухой вес большинства потребляемых компонентов равен 20% сырого, то указанный в уравнении коэффициент p (равный 0,0746) составит 0,0149. При рационе, состоящем преимущественно из зеленых планктонных водорослей, калорийность которых можно принять равной $5 \text{ ккал} \cdot g^{-1}$ сухого веса, величина коэффициента p в калориях составит $0,0149 \times 5 = 0,0746$, т. е. получается то же значение, что и в уравнении (22 д). Отсюда следует, что при питании зелеными водорослями это уравнение без каких-либо изменений может быть использовано для расчета рациона как в единицах сырого веса пищи, так и в калориях. Естественно, что при другом составе рациона необходим соответствующий учет калорийности пищи. Так, например, для диатомового рациона со средней калорийностью водорослей $2,5 \text{ ккал} \cdot g^{-1}$ сухого веса p равен 0,0373.

Рассматриваемая зависимость позволяет ориентировочно наметить общую тенденцию к изменению величины рациона в процентах веса тела ракообразных. Она указывает на закономерное снижение относительных размеров рациона с увеличением веса тела как внутри каждого вида, так и в пределах всего класса. Это хорошо подтверждается кривой на рис. 22, а также данными

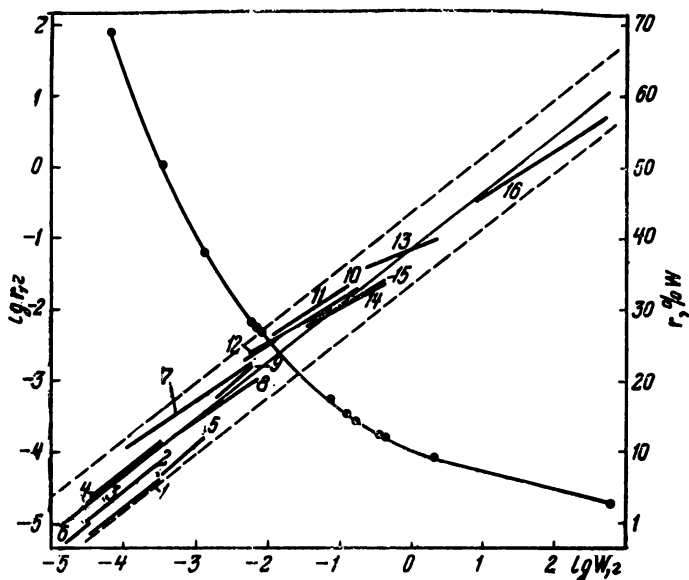


Рис. 22. Общая зависимость величины суточного рациона (r) от веса тела животных (W) в пределах класса ракообразных. Кривая — изменение относительной величины рациона (в % веса тела), рассчитанной для дефинитивных размеров особей каждого вида. Сплошная линия — общая линия регрессии $\lg r$ по $\lg W$, штриховые — крайние пределы отклонений от средней. Цифрами отмечены прямые для отдельных видов: 1—4 — *Daphnia pulex* при разной концентрации пищи (рассчитано по данным Richman, 1958); 5 — *Daphnia magna* (по Ryther, 1954); 6 — *Daphnia longispina* (по Манакову, Сорокину, 1961); 7—8 — *Artemia salina* при разной концентрации водорослей (данные Хмелевой: Сушня, Хмелева, 1967); 9 — *Artemia salina* при питании дрожжами (данные автора); 10 — *Idotea baltica* (Сушня, Хмелева, 1967); 11 — *Orchestia bottae* (данные автора); 12 — *Leander adpersus* (Карпевич, Богорад, 1940); 13 — *Leander adpersus* (данные Ивлевой: Сушня, Хмелева, 1967); 14 — *Leander modestus* (Куренков, 1958); 15 — *Palaemonetes sinensis* (Куренков, 1958); 16 — *Mysis mercenaria* (Сушня, Кларо, 1966)

Таблица 22

**Суточный рацион некоторых ракообразных
в пределах изменения их индивидуального веса
(Сущеня, Хмелева, 1967)**

Вид животных	Пределы сырого веса животных, г	Суточный рацион	
			% веса тела
<i>Artemia salina</i>	0,000035—0,006	0,000093—0,00332	266—55
<i>Idotea baltica</i>	0,00014—0,200	0,000334—0,0379	239—19
<i>Orchestia bottae</i>	0,00032—0,120	0,000516—0,0127	180—18
<i>Menippe merce- naria</i>	0,00085—550,0	0,000790—5,41	93—1

Таблица 23

**Суточный рацион ракообразных согласно
уравнению (22 д). t 20 °С**

Вес живот- ных, г	г пищи · г ⁻¹ веса тела	% веса тела	Вес животных, г	г пищи · г ⁻¹ веса тела	% веса тела
0,00001	0,746	74,6	100,0	0,0297	2,97
0,0001	0,471	47,1	200,0	0,0258	2,58
0,001	0,297	29,7	300,0	0,0238	2,38
0,01	0,187	18,7	400,0	0,0225	2,25
0,1	0,118	11,8	500,0	0,0215	2,15
1,0	0,0746	7,46	750,0	0,0198	1,98
10,0	0,0471	4,71	1000,0	0,0187	1,87

табл. 22, в которой показано изменение рационов в пределах крайних весовых групп внутри вида. В последнем случае обращает на себя внимание значительно большая относительная величина рациона у молодежи, которая затем закономерно снижается по мере увеличения абсолютного веса животных в процессе роста.

Для ориентировочной оценки получаемых в эксперименте данных и некоторых практических целей представлялось полезным рассчитать средние показатели потребления пищи, ожидаемые по уравнению (22 д), для широкого диапазона веса животных в пределах всего класса ракообразных. Результаты таких расчетов приведены в табл. 23.

Величина суточного рациона у представителей различных групп ракообразных

Вид животных	Сырой вес, мг	t, °C	Вид пищи	Концентрация, тыс. клеток · мл ⁻¹ (Ч) или мг · л ⁻¹ (Б)	Рацион, % веса тела	Автор исходных данных
Листоногие <i>Artemia salina</i>	9,10	20	<i>Chlorella</i> <i>Phaeodactylum</i> <i>Dunaliella</i> » <i>Saccharomyces</i>	Ч—500	11,3	Reeve, 1963a
	9,10	20		Ч—500	11,9	»
	9,10	20		Ч—500	13,6	»
	5,00	25		Ч—175	38,8	Хмелева, неопубл. данные
	5,90	20		Ч—1200	138,8	Сушения, 1962, 1964
Ветвистоусые <i>Sida crystallina</i>	1,00	20	Смесь протококковых	Ч—109—218	67,2	Сушения, собств. данные
	0,53	20		Ч—109—224	119,8	Сушения, собств. данные
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> <i>Daphnia magna</i>	1,50	19	<i>Chlorella vulgaris</i> <i>Chlorella pyrenoidosa</i> <i>Ch. vulgaris</i> <i>Saccharomyces</i> <i>Chlamydomonas</i> <i>Microcystis</i> Сестон	Ч—200	12,5	Ryther, 1954
	1,25	20		Ч—1260	68,5	Сушения, 1963
	0,94	20		Ч—160	37,9	McMahon, 1965
	0,81	20		Ч—200	17,5	»
	0,34	20		Ч—100	182,3	Richman, 1958
	1,58—0,96 0,45	21 17		Б—34—55 Б—80	19,3—32,4 55,8	Богатова, 1966 Кастальская-Карзинкина, 1942
<i>Daphnia pulex</i>	0,37	24	<i>Bacterium coli</i> <i>Scenedesmus</i> <i>Chlorococcum</i>	Ч—125	0,8	Левина и др., 1966
	0,17	—		Ч—2,7	6,5—315*	Васильева, 1953
	0,37	15		Ч—116	126,0*	Монаков, Сорокин, 1961

<i>Daphnia longispina</i>	—	15	Бактерии <i>Hydrogenomonas flava</i> <i>Chlorella pyrenoidosa</i>	Ч—92	197,0*	Шушкина, Печень, 1964
	—	20		Ч—79000	118,0*	
	—	20		Ч—496	132,0	
<i>Daphnia cucullata</i>	0,160	20	Смешанный фитопланктон <i>Chlorella</i> sp. <i>Scenedesmus acuminatus</i> <i>Microcystis aeruginosa</i> Бактериопланктон Смесь протококковых	Ч—150—300	112,4	Сушеня, собств. данные Монаков, Сорокин, 1960а Богатова, 1966
	0,027	20		Ч—100	120,0	
	0,19—0,25	20		Б—10,9— —38,0	19,4—213	
	0,49	19		Б—105—324	64—98,5	
	0,64 0,095 0,090	21 20 20		— Ч—850 Ч—218	1,2—38,5 50,0 115,0	
<i>Moina rectirostris</i>	0,180	20	<i>Chlorella vulgaris</i> <i>Ch. pyrenoidosa</i> <i>Stichococcus bacillaris</i> <i>Scenedesmus, Chlorella, Ankistrodesmus</i> Протококковые + + <i>Pandorina</i> Протококковые и мелкие вольвоксовые (<i>Chlamydomonas, Chlorogonium</i>) <i>Microcystis aeruginosa</i>	Б—6	96,0*	Белаякая, 1959 Сушеня, собств. данные Крючкова, 1967 Богатова, 1967
	0,425	20		Б—20	50,5*	
	0,234	20		Б—6	78,2*	
	0,025	20		Б—43,2— —87,9	66—85	
	0,16	21		Б—136,1	94,4—111,6	
	0,185	26		Б—48,2— —934,0	18—91,5	
0,07	25	Б—15,8	33,4—66,0			
0,16—0,20	17—26	Б—25,7— —224,1	7,9—154,0			

Вид животных	Сырой вес, мг	t, °C	Вид пищи	Концентрация, тыс. клеток · мл ⁻¹ (Ч) или мг · л ⁻¹ (Б)	Рацион, % веса тела	Автор исходных данных
<i>Simocerhalus vetulus</i>	0,900	17—26	Смесь протококковых	Ч—200—300	75,8	Сущина, собств. данные
<i>Bosmina longirostris</i>	0,022		»	Ч—100—200	128,7	»
<i>Bosmina coregoni</i>	0,019		Бактериопланктон	Ч—821	246,6	Беляцкая, 1959
<i>Chydorus sphaericus</i>	0,016		Смесь протококковых	Ч—109—224	155,2	Сущина (наст. работа)
<i>Leptodora kindtii</i>	1,070	15—20	<i>Polyphemus pediculus</i>	Избыток	136,0	Морлухай-Болговская, 1958, 1960
<i>Bythotrephes</i>	1,00	»	»	»	145,8	»
<i>Heterocypris incongruens</i>	0,615	15	<i>Paramecium</i>	—	21,1	Липеровская, 1948
	0,615	15	<i>Daphnia magna</i>	—	65,0	»
	0,615	15	<i>Spirogyra</i>	—	240,0	»
<i>Penilia avirostris</i>	0,050	20	Мелкий сестон, включающая бактерии	Б—2—3	73,0*	Павлова, 1964, 1967а
<i>Podon polyphemoides</i>	0,008	20	»	Б—2—3	71,0*	Павлова, 1967
<i>Evadne spinifera</i>	0,016	20		Б—2—3	120,0*	
Веслоногие						
<i>Diatomus amblyodon</i>	1,30	20	Смесь протококковых	Ч—292	131,6	Сущина, собств. данные
<i>D. gracilis</i>	0,123	—	<i>Chlorococcum</i>	Ч—198	12,5*	Маловицкая, Сорокин, 1961, 1961а
<i>D. graciloides</i>	0,066	—	Бактериопланктон	Ч—996	25,3	Беляцкая, 1959а
<i>Cyclops vireidis</i>	0,29	18—20	Инфузории	Ч—0,1—1,1	11,4	Богатова, 1951

<i>C. strenuus</i>	0,08	»	»	<i>Daphnia longispina</i>	Ч—0,1—1,1 Ч—0,1—0,4	26,8* 27,2*	» Шушкина, Печень, 1964
<i>Macrocyclus albidus</i> , <i>M. fuscus</i> , <i>Acanthocyclops viridis</i>	—	20	20		Ч—0,4	54,0	Монаков, Сорокин, 1959
<i>Macrocyclus albidus</i>	0,040	21	21	<i>Paramecium aurelia</i>	Ч—0,1	60,0*	Клековский, Шушкина, 1966
	0,016	21	21		Ч—0,1	130,0*	Klekowski, Shushkina, 1966
<i>Calanus hyperboreus</i>	25,0	2—3	2—3	<i>Thalassiosira</i> + смесь диатомовых	Ч—3,0	2—8,5	Соповег, 1962, 1966а
	30,4	5—6	5—6	Смесь диатомовых	Ч—2,0	14,6	Mullin, 1963
<i>C. finmarchicus</i>	3,00	—	—	Смешанный фитопланктон	Б—2—4	9,5—50	Беклемишев, 1954, 1955
	0,10	10	10	<i>Scletonema costatum</i>	Б—175—270 Ч—144	23,7 7,2	Сорнер и др., 1967 Marshall, Orr, 1955, 1956
	1,67	—	—	»			Gauld, 1951
	2,00	17	17	<i>Chlamydomonas</i>	—	1,5—10	Marshall, Orr, 1955;
	0,60	15	15	Смешанный фитопланктон	Б—0,5	5,0	Cushing, 1957, 1958
	2,33	5—6	5—6	Смесь диатомовых	Ч—2,0	59,3	Mullin, 1963
	1,83	—	—	Смешанный фитопланктон	Б—0,16— —0,59	2,0	Cushing, 1961
	0,125	10	10	Сестон	Б—8	32,5	Сорнер, 1961
<i>C. helgolandicus</i>	1,020	7—16	7—16	Фитопланктон	—	92,0*	Петипа, 1966
	0,930	7—16	7—16	»	—	313,0*	»
	1,0	7—16	7—16	»	—	138,4*	Петипа, 1966а
	1,0	7—16	7—16	»	—	114,0*	»
	3,05	—	—	»	—	5,7—50*	Беклемишев, 1954
<i>C. tonsus</i>	17,3	—	—	»	—	13,0*	»
<i>C. cristatus</i>	12,5	5—6	5—6	Смесь диатомовых	Ч—2,0	29,7	Mullin, 1963

Вид животных	Сырой вес, мг	t, °C	Вид пищи	Концентрация, тыс. клеток · мл ⁻¹ (Ч) или мг · л ⁻¹ (Б)	Рацион, % веса тела	Автор исходных данных
<i>Eucalanus bungii</i>	—	5—6	Смесь диатомовых	—	6,5—16,2*	Беклемишев, 1954
<i>Acartia clausi</i>	0,040	20—26	»	Ч—2,0	1,6—26,0	Петипа, 1959а
<i>Acartia</i> (науплиусы)	0,064	15	»	Ч—2,0	40—65,5	Петипа, 1966
	0,00006	24—26	»	Ч—2,0	148,1	»
Мизиды						
<i>Leptomysis lingta</i> ,	5,00	—	<i>Rhabdoneta</i>	—	0,45*	Бенько, 1962
<i>Pseudoparamysis</i>						
<i>pontica</i> , <i>Siriella</i>	5,00	—	Мелкие жгутиковые	—	0,10*	
<i>fultensis</i>						
Равноногие						
<i>Asellus aquaticus</i>	20,0	17—20	Древесные листья	Избыток	5,3*	Левандов, 1949
<i>Idotea baltica</i>	53—133	16—20	<i>Enteromorpha</i>	»	207*	Гаевская, 1958
	53—133	16—20	Эпифитные диатомовые	»	42,0	»
	53—133	16—20	<i>Ulva lactuca</i>	»	10,9	»
	53—133	16—20	<i>Cystoseira barbata</i>	»	14,8	»
	200,0	20	<i>Enteromorpha intesti-</i> <i>nalis</i>	»	19,0	Сушеня, Хмелева, 1967
	200,0	20	<i>Ulva lactuca</i>		5,7*	Хмелева (неопубл. данные)
	11—130	18—28	<i>Enteromorpha</i>		21—59*	Бокова, 1952
	35,0	24	»		79,7	Цихон-Луканина, 1967
<i>Armadillidium vul-</i> <i>gare</i>	35,0	24	Зостера		50,9	»
	100,0	22—23	Листья расторопши		23,0	Hubbell и др., 1965

Боклошавы <i>Gammarus lacustris</i>	18,4	16—17	Мох, нитчатые водоросли, высшие водные растения	2,67—13,33*	Стройкина, 1957
	18,4	17—18	Личинки тендипедид, олигохеты, дафнии	40,7*	
<i>Pontogammarus taeoticus</i> <i>Dexamine spinosa</i>	3,5—4,1	22—24	<i>Enteromorpha</i>	26,7*	Карпевич, 1946
	2,3	17—22	Диатомовые	25,7*	Грезе, 1963
	1,8	21	Жгутиковые	20,7*	»
	2,0—3,2	17	<i>Enteromorpha</i>	31,5*	»
<i>Orchestia bottae</i>	2,0	17	<i>Ulva lactuca</i>	25,0*	»
	5,0	14	<i>Cystoseira barbata</i>	61,3	»
	(3,8—6,6) 120,0	20		18,0	Сушениа, 1968; Сушениа, Хмелева, 1967
Эуфауниды <i>Euphausia pacifica</i>	27,1	10	Науплиусы <i>Artemia</i>	21,1	Lasker, 1966
	20,4	15	Рассчитано по косвенным данным	3,86	Small, 1967
Креветки <i>Leander adspersus</i>	126	20	<i>Chironomus tummi</i>	11,2	Карпевич, Богорад 1940
	2500	20	<i>Enchytraeus albidus</i>	4,2	Ивлева (Сушениа, Хмелева, 1967)
	345	12—15	<i>Heterocypris, Daphnia</i>	4,2	Куренков, 1958
<i>L. modestus</i>	310	14—16	Избыток	4,8	Куренков, 1958
<i>Palaeomonetes sinensis</i>			Ц—12,5 ЭКЗ·Л ⁻¹ »		

Продолжение табл. 2*

Вид животных	Сырой вес, мг	t, °C	Вид пищи	Концентрация, тыс. клеток · мл ⁻¹ (Ч) или мг · л ⁻¹ (Б)	Рацион, % веса тела	Автор исходных данных
<i>P. rugio</i>	160	20	<i>Nitzschia closterium</i>	—	10,1	Johannes, Satomi, 1968
Крабы <i>Menippe mercenaria</i>	500	25—27	<i>Opisthonema oglinum</i>	Избыток	1,7	Суценыя, Кларо, 1966; Sushchenia, Clargo, 1967
<i>Paralithodes camtschatica</i>	Длина карапакса: 155—165 мм	10	Моллюски, рако- образные, иглокожие	По анализу содержимого желудков	24,6	Takeuchi, 1967

* Цифры, отмеченные звездочкой, приведены в цитируемых работах. Остальные значения рассчитаны автором на основании литературных и собственных исходных данных.

Как уже было отмечено, рассмотренная выше зависимость установлена нами на основе экспериментальных данных для 11 видов ракообразных, которые различаются по сырому весу на 7 порядков: от 0,01 мг до 600 г. Можно было ожидать, что рассчитанные уравнения удовлетворительно аппроксимируют все другие разрозненные данные по потреблению пищи ракообразными в зависимости от их веса. Для проверки этого были обработаны доступные нам литературные материалы по питанию. Во многих случаях размеры рациона в весовом выражении можно было рассчитать лишь по другим исходным величинам: количеству потребленных клеток, калорийности потребленной пищи и т. д. Часто приходилось прибегать и к расчету веса тела животных по приводимым размерам, чтобы выразить рацион в относительных единицах. Естественно, что подобного рода расчеты требуют ряда допущений и могут рассматриваться как весьма приближенные. Полученные результаты приведены в табл. 24. Они показывают, что величина рациона, по данным разных авторов, у одних и тех же или близких видов ракообразных колеблется значительно. Это связано как с различиями методов определения рациона, так и с условиями проведения опытов: температурой, концентрацией пищи, размерами животных, их физиологическим состоянием и т. д. Разнообразие подобных факторов настолько велико, что полученные данные практически не поддаются какой-либо корректуре. В связи с этим все собранные и рассчитанные величины рационов были сопоставлены с весом тела подопытных животных без всяких пересчетов (рис. 23). На графике в логарифмических координатах отложены точки, связывающие вес тела животных и рацион в процентах. Хотя разброс этих точек очень велик, однако они со всей очевидностью подтверждают, что величина рациона находится в функциональной связи с весом тела животных. Относительные размеры рациона снижаются с возрастанием массы тела. Наиболее существенно, на наш взгляд, то, что прямая, рассчитанная по уравнению (22 д), прошла фактически через центр данной совокупности точек, что подтверждает ее достоверность и говорит о возможности использования данного уравнения для приближенного расчета относительной величины суточного рациона в пределах класса ракообразных.

Мы отдаем себе отчет в том, что полученные выражения, особенно общее уравнение (22 д), дают лишь приближенное представление об ожидаемых средних величинах рациона ракообразных. Установленная закономерность потребует в дальнейшем определенных поправок и более строгого учета ряда экологических и физиологических особенностей исследуемых животных, однако и в представленной форме она открывает значитель-

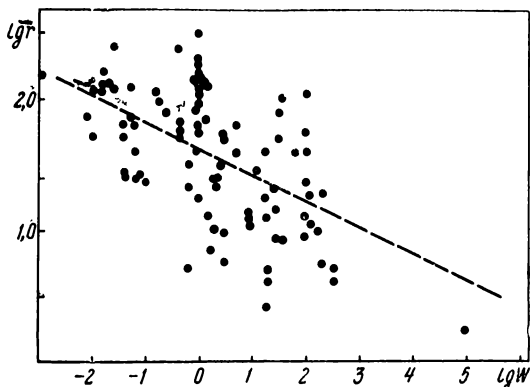


Рис. 23. Зависимость относительной величины суточного рациона (r % от W) от веса тела ракообразных (W , мг) по собственным и литературным данным. Пунктир — средняя линия регрессии, рассчитанная по уравнению (22 д) для этой зависимости

ные возможности для анализа трофической роли ракообразных в экосистемах и установления важнейших количественных связей между питанием, интенсивностью обмена и ростом животных (Sushchenya, 1970; Сущенко, 1973).

УСВОЯЕМОСТЬ ПИЩИ

Для определения затрат энергии на дыхание и прирост животных важно знать усвоенную, или физиологически полезную, часть рациона. В этом отношении, несмотря на известные колебания величин, приводимых в работах разных авторов, полезно установить средний процент ассимиляции пищи, который наиболее характерен для большинства изученных видов ракообразных.

Всего собрано и обобщено около 400 определений величины ассимиляции у 22 видов ракообразных, включая собственные наблюдения на представителях 3 систематических групп, обладающих различным типом питания (табл. 25). Приведенные значения показывают, что уровень ассимиляции колеблется в широких пределах как внутри отдельных видов, так и при межвидовых сравнениях, составляя от 6,6 до 99,3% потребленного рациона. У большинства видов он выше 50%. Обобщение данных по отдельным группам ракообразных выявило следующие величины ассимиляции: *Artemia salina* — 54,7%, пресноводные планктонные ракообразные — 35,8, морские планктонные ракообразные — 64,4, донные раки — 65,0, в целом для всех изученных видов — 57,5%. Таким образом, наиболее низкий показатель получен для пресноводных планктонных рачков, причем главным образом в ранних работах, проведенных с помощью метода C^{14} (Монаков, Сорокин, 1961; Маловицкая, Сорокин, 1961), что может быть в какой-то степени связано с неполным учетом потерь C^{14} на дыхание. В результате расчетные величины усвояемости были, по-видимому, существенно занижены. Известным подтверждением этого может быть последняя работа Ю. И. Сорокина (1966), где после надлежащего выбора продолжительности опыта потери C^{14} на дыхание сведены к минимуму, хотя, вероятно, и здесь они не полностью исключены. Тем не менее новые данные по усвояемости корма в этом случае заметно выше. Так, для 4 видов кладоцер они выражаются следующими значениями: *Bosmina longirostris* — 43%, *Daphnia longispina* — 42,5, *Simocephalus vetulus* — 31 и *S. spinosus* — 46,1%. Большие величины по сравнению с указанными ранее получены также Шиндлером на *Daphnia magna* (Schindler, 1968). В некоторых работах отмечена очень высокая усвояемость растительной пищи ветвистоусыми — до 75—89% (Ивлев, 1938; Павельева, 1973; Wright, 1958). Это дало нам основание рассчитать средний показатель ассимиляции для пресноводных ветвистоусых без учета низких значений, полученных ранее методом C^{14} . Он оказался равным 58,4% потребленного рациона, что близко к аналогичным величинам для других упомянутых выше групп ракообразных. В этом случае общий процент усвояемости для всего класса равен 60,0. Очевидно, его можно принять в первом приближе-

Усвояемость пищи у ракообразных (И⁻¹), % погребленного рациона

Вид животных	Вид пищи	И ⁻¹ средняя и (в скобках) пределы колебаний	Автор
<i>Artemia salina</i>	<i>Saccharomyces minor</i> <i>Dunaliella viridis</i> <i>D. tertiolecta</i> <i>D. salina</i> <i>D. salina</i> <i>Ankistrodesmus</i> Смесь водорослей <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> <i>Chlorococcum</i> <i>Scenedesmus</i> <i>Chlorococcum</i> <i>Chlorella pyrenoidosa</i> Сине-зеленые и диатомовые водоросли <i>Chlorella vulgaris</i> <i>Stichococcus bacillaris</i> <i>Chlorococcum</i> <i>Pandorina</i> + <i>Chlamydomonas</i> <i>Paramecium aurelia</i> <i>Daphnia longispina</i>	55,5 (33—78) 53,0 17,2 (12—22) 50,0 66,0 63,5 (57—70) 8—25 19,5 (6,6—31,8) 25,5 (8,6—47,5) 23,0 18,8 (9,8—24,5) 25,9 (8,0—54,0) 85,0 67,5 (27,8—97,2) 64,5 (46,0—83,1) 25,0 (19,2—29,0) 60,0 (40,1—82,9) 45—50 24,6 (17—34)	Суценья, 1962, 1964 Gibor, 1957 Mason, 1963 Хмелева, 1967 Хмелева (неопубл. данные) Cohn, 1958 Richman, 1958 Монаков, Сорокин, 1961 Кастальская-Карзинкина, 1942 Монаков, Сорокин, 1960а Шушкина, Печень, 1964 Wright, 1958 Крючкова, 1967 Маловицкая, Сорокин, 1961 Comita, 1964 Клековский, Шушкина, 1966 Шушкина, Печень, 1964
<i>Daphnia sp.</i> <i>Daphnia pulex</i>			
<i>Daphnia longispina</i> <i>D. longispina</i> + <i>D. pulex</i>			
<i>Moina rectirostris</i>			
<i>Diaptomus gracilis</i> <i>Diaptomus siciloides</i> <i>Macrocyclus albidus</i> <i>M. albidus</i> , <i>M. fuscus</i> , <i>Acanthocyclops viridis</i>			

Calanus hyperboreus

Диатомовые

»
Жгутиковые
Зеленые
Euxiella sp.
Сестон в поверхностных
слоях

Соповег, 1962, 1964
Соповег, 1966а
»
Соповег, 1966
»

Calanus finmarchicus

Thalassiosira, *Ditylum*,
Rhizosolenia

55, 4 (39, 6—71, 1)

Соповег, 1964

Calanus helgolandicus

Морские диатомовые и
жгутиковые

50—98

Marshall, Ott, 1955

Calanus sp.

Sceltonema
Сестон
Морские диатомовые,
жгутиковые

61, 9 (53, 8—67, 5)
81, 5 (76—93)
10—99

Сопег и др., 1967
Сопег, 1961
Mullin, 1963

Euchirella rostrata

Сестон у поверхности

17, 7

Соповег, 1966

Meganucytrhanes norvegica

»

65, 0

»

Смешанный морской зо-
опланктон

65, 8 (32, 5—92, 1)

Asellus aquaticus

Древесные листья

68, 0

Леванидов, 1949

Idotea baltica

Enteromorpha

62, 1 (43, 3—74, 7)
63, 0

Хмелева, 1973
Цихон-Луканина и др., 1968

»

»

84, 4 (82, 0—87, 5)

Карлович, 1946
Цихон-Луканина и др. 1968

Pontogammarus maeoticus

Gladophora

47, 0

Суценья, 1968

Orchestia bottae

Cystoseira barbata

35, 4 (30, 4—50, 6)

Johnnes, Satomi, 1968

Palaemonetes pugio

Nitzschia closterium

95, 0

Цихон-Луканина и др., 1968

Rhitropanopeus harrisi

Idotea baltica

97, 8 (96, 9—99, 3)

Суценья, Кларо, 1966;

Menippe mercenaria

Opistonema oglinum

Sushchenia, Slago, 1967

нии и использовать для соответствующих энергетических расчетов, когда нет точных данных по усвояемости корма у изучаемого вида ракообразных.

Экспериментальное исследование вопроса показывает, что величина усвояемости подвержена влиянию ряда факторов. По данным автора, у фильтраторов и фитофагов, которые находятся в условиях избытка пищи, процент ассимиляции может быть сравнительно низким (Сущеня, 1962, 1964, 1968). У таких животных, как крабы, особенно с хищным типом питания, которые в естественных условиях находят пищу нерегулярно, отмечен очень высокий процент ассимиляции (Сущеня, Кларо, 1966). Это хорошо подтверждается также недавно опубликованными данными по величинам усвояемости пищи у хищников — краба Азовского моря *Rhithropanopeus harrisi* (Цихон-Луканина и др., 1968) и ряда видов черноморских крабов (Аболмасова, 1970), у которых соответствующие значения достигают 92—99%. Вместе с тем между планктонными хищниками и растительноядными ракообразными существенные различия установить трудно. У тех и у других отмечен как сравнительно низкий, так и высокий уровень ассимиляции потребленной пищи.

Для смешанного морского рачкового планктона процент ассимиляции равен 65,8 (Сопвер, 1966), что близко к средней величине, полученной нами для всех ракообразных. Наряду с этим результаты опытов с отдельными видами морского рачкового планктона существенно отклоняются в ту или другую сторону от этой величины. Так, в опытах с *Calanus helgolandicus* получена более низкая усвояемость: по балансу азота — 34,1, фосфора — 40,4% (Сопвер и др., 1972). В то же время у черноморской акарции на растительной пище она достигла 70—95% (Петипа и др., 1970).

Усвояемость, равная 63—65%, установлена для морских изопод и растительноядных амфипод (Цихон-Луканина и др., 1968; Цихон-Луканина, 1970). Более высокие значения установлены у мизид: до 84% — по данным Ласкера (Lasker, 1966) и 60—90% — по данным Клаттера (Clutter, Theilacker, 1971). Согласно последней работе, а также анализу литературных данных, проведенному Коновером (Сопвер, 1964, 1966), средняя эффективность ассимиляции пищи у многих видов ракообраз-

ных равна 60% и более. Полученная нами величина полностью подтверждает этот вывод.

Вместе с тем нельзя не обратить внимание на многие случаи незакономерных колебаний усвояемости у одних и тех же видов животных. Как правило, причины таких колебаний установить невозможно. Они могут быть вызваны как действительными различиями, так и чисто экспериментальными ошибками. В связи с этим некоторые авторы рекомендуют проводить определение усвояемости несколькими методами одновременно. В балансовых исследованиях такой двусторонний контроль может быть в известной мере обеспечен при сравнении результатов непосредственного определения ассимиляции с соответствующей расчетной величиной, полученной по дыханию и приросту животных. Однако и этот способ таит в себе немало трудно учитываемых ошибок.

Заслуживает упоминания попытка Кибби (Kibby, 1971), который определил количество ассимилированной энергии у мизид тремя независимыми путями: по росту и дыханию, по усвоению хлореллы и по усвоению тотального сестона. В первом и третьем вариантах получены очень близкие величины, а в опытах с хлореллой — во много раз ниже.

Указанные обстоятельства говорят о необходимости значительного улучшения методов определения усвояемости, тщательного анализа их точности и оценки источников возможных ошибок.

Несмотря на приближенный характер большинства экспериментальных данных, в последнее время рядом авторов предприняты попытки к их обобщению и выявлению определенных количественных связей между усвояемостью и другими эколого-физиологическими показателями (Цихон-Луканина и др., 1968; Цихон-Луканина, Солдатов, 1973; Печень-Финенко, 1973; Copover, 1966).

Некоторые из обнаруженных закономерностей в наиболее общей форме сводятся к следующему. Усвояемость зависит в известной степени от типа питания. Выше было показано, что она различна у фитофагов и хищников. Эффективность усвоения бактериального корма в ряде случаев приближается к усвоению водорослей и достигает 60—80% (Павлова, Сорокин, 1970; Сорокин и др., 1970). К этим же значениям близки и немногочисленные данные по усвоению детрита (Остапеня и др.,

1968; Павлютин, Остапеня, 1970; Цихон-Луканина, Солдатова, 1973). У креветок, питающихся водорослями, выявлена способность к потреблению собственных фекальных пеллет, реутилизации содержащегося в них органического вещества с эффективностью по различным компонентам 40—50% (Johannes, Satomi, 1966). Е. А. Цихон-Луканина и И. Н. Солдатова (1973), обобщив собственные и литературные данные, пришли к выводу, что усвояемость растительной, детритной и животной пищи у водных *Articulata* равна соответственно 62, 65 и 95%, что хорошо согласуется с аналогичными оценками других авторов.

Со способом питания тесно связан вопрос о влиянии концентрации пищи на величину усвояемости (Печень-Финенко, 1973). У фильтраторов отмечена четкая тенденция к снижению усвояемости при повышении концентрации пищи, описываемая уравнением $I^{-1} = aB^{-b}$ при очень широких колебаниях коэффициентов (a — от 0,16 до 1,02, b — от 0,05 до 0,58). У животных-хватателей, к которым относятся планктонные хищники, ряда веслоногих-фитофагов и видов со смешанным типом питания наблюдается довольно постоянный уровень эффективности ассимиляции порядка 60—85%. Эта особенность хорошо согласуется с наблюдениями на десятиногих ракообразных, которые способны в большей мере регулировать процесс питания и поддерживать достаточно стабильный уровень усвояемости (Сущеня, Кларо, 1966). Зависимость индекса усвоения от концентрации у ракообразных с различным типом питания установлена также исследованиями А. В. Монакова (1973). При определенных концентрациях пищи, близких к природным, наступает стабилизация этого показателя, характеризующая максимальную величину ассимиляции в данных условиях.

Некоторыми авторами выявлена зависимость усвояемости от калорийности и химического состава пищи. В частности, А. П. Остапеня с соавторами (1968) установил прямолинейное увеличение усвояемости водорослей при повышении калорийности в пределах 3,0—6,2 кал · мг⁻¹ сухого веса. Это связывается прежде всего с различным соотношением в пище минеральной фракции и легко усваиваемых липидов. В частности, было показано, что существует отрицательная корреляция между усвояемостью и процентным содержанием золы в потребляемых

водорослях (Соповег, 1966а, Наг, 1967). Согласно Коноверу, при питании смешанным фитопланктоном уравнение регрессии для этой зависимости имеет вид

$$y = 87,8 - 0,73x \quad (r = -0,60),$$

где y — усвояемость; x — процент золы в сухом веществе фитопланктона; r — коэффициент корреляции. Из тех же данных Остапени и специальных опытов Шиндлера (Schindler, 1968) следует, что при калорийности пищи выше $5-6 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$ усвояемость ее заметно снижается.

Имеющиеся немногочисленные данные о влиянии температуры, физиологического состояния потребляемых водорослей, возраста самих животных и других факторов на усвояемость пищи не дают пока оснований для четких выводов. Следует только ожидать, что при комбинированном рационе она будет ближе к естественной, чем в случае использования отдельных видов пищи (Kibby, 1971). Температурное ускорение усвояемости, очевидно, коррелирует с ускорением других физиологических процессов. Так, согласно данным Е. Г. Свиренко (1960), температурный коэффициент Q_{10} скорости переваривания пищи черноморскими баянусами в интервале $14-24$ и $18-28^\circ\text{C}$ равен соответственно $2,0$ и $2,3$. Эти значения совпадают с величиной Q_{10} для скорости дыхания тех же форм (Арбузова, 1957). Вместе с тем показано, что в области низких температур ($2-11^\circ\text{C}$) различия в 5° не приводили к существенному сдвигу усвояемости у планктонных ракообразных (Соповег, 1966а). Относительное постоянство этого показателя констатировано также для некоторых ракообразных и в области высоких температур — $18-28^\circ\text{C}$ (Солдатова и др., 1969а, б).

Полученные в нашей лаборатории данные позволяют установить некоторые количественные зависимости между потреблением пищи и ее усвоением (Сущеня, 1973). Для анализа взяты две ситуации. Во-первых, определена ассимиляция при изменении величины рациона в связи с возрастанием веса подопытных животных. Опыты проведены с *Orchestia bottae*, которая обитает в гниющих выбросах цистозеры и постоянно находится в условиях избытка пищи, когда фактор концентрации последней не имеет значения. Оказалось, что между величиной рациона (r) и количеством усвоенной пищи

(А) при весе рачков от 9 до 80 мг в этом случае имеется прямолинейная зависимость (рис. 24). Уравнение линии регресса для взятых значений рациона имеет следующий вид:

$$A = 0,906 + 0,274 r. \quad (23)$$

Из этого уравнения следует, что величина ассимиляции закономерно понижается с 50% у молодых особей до 32% у старших возрастных групп. Наличие свободно-

го члена в уравнении (23) связано с ограниченностью полученных данных, которые, в частности, не охватывают молодь орхестий, и указывает на приближенный характер установленной зависимости. Во-вторых,

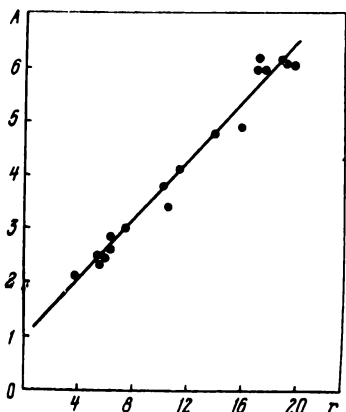


Рис. 24. Зависимость общего количества ассимилированной пищи (А, кал·экз⁻¹·сутки⁻¹) от величины потребленного рациона (r, кал·экз⁻¹·сутки⁻¹) у *Orchestia botllae*

Н. Н. Хмелевой при помощи С¹⁴ была определена ассимиляция у одноразмерных взрослых артемий, которых содержали при разных концентрациях водоросли *Dunaliella salina*. Таким образом, в данном случае вес животных был величиной постоянной, а концентрация пищи — переменной. Полученные результаты показывают, что в пределах концентрации водорослей 0,005—0,3 млн. клеток·мл⁻¹ (биомасса соответственно от 0,02 до 1,0 мг) величина суточного рациона была от 0,1 до 2,0 мг·экз⁻¹. Несмотря на значительные изменения концентрации пищи, процент усвоения оказался практически постоянным (66% потребленного рациона). Зависимость между А и r является прямолинейной и может быть описана простейшим уравнением регрессии:

$$A = 0,66 r. \quad (24)$$

Изменение абсолютного количества усвоенной пищи (А) в зависимости от концентрации водорослей (К) под-

числено в этом случае уравнению (19б), если вместо максимального рациона подставить максимальное количество ассимилированной пищи:

$$A = 1,3 (1 - 10^{-2,94}). \quad (25)$$

В графической форме эта зависимость отражена на рис. 25, из которого видно, что усвоенное количество пищи, как и потребленный рацион, при увеличении концентрации пищевых частиц стремится к некоторому пре-

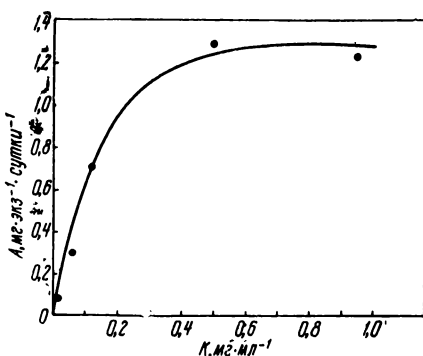


Рис. 25. Зависимость общего количества усвоенной пищи (A) от концентрации потребляемых водорослей (K) по данным, полученным Хмелевой на *Artemia salina*. Корм — *Dunaliella salina*

дельному уровню, который можно назвать максимально возможной величиной ассимиляции данного вида пищи у изучаемых животных (A_{\max}).

Таким образом, зная закономерность изменения реального рациона в зависимости от концентрации пищи, которая в общей форме подчинена уравнению (19), и приняв средний процент ассимиляции равным 60 от потребленного рациона, можно легко установить количественную взаимосвязь между усвоенной частью пищи и концентрацией пищевых частиц.

Аналогичным образом может быть использовано уравнение (22д) для определения зависимости между количеством ассимилированной пищи и весом тела ракообразных, если допустить, что у всех возрастных групп данного вида или группы в целом величину усвоения без

большой погрешности можно считать постоянной или близкой к постоянной. При этом условии и среднем проценте ассимиляции, равном 60, на основании уравнения (22д) получаем, что количество усвоенной пищи (A) в весовом выражении будет приближенно зависеть от веса тела (W) согласно

$$A = 0,0448 W^{0,80}, \quad (26)$$

где A и W выражены в граммах сырого веса.

С вопросом об усвояемости пищи тесно связана так называемая проблема «избыточного питания», поднятая в некоторых ранних исследованиях (Беклемишев, 1954; Nagveу и др., 1935). Приведенные выше данные, указывающие на существование ряда механизмов регуляции интенсивности потребления пищи и величины усвояемости, противоречат концепции «избыточного питания». Более поздними исследованиями показано, что явление «избыточного питания» может наблюдаться лишь при очень высоких концентрациях пищи, очевидно, весьма редко встречающихся в естественных условиях (Беклемишев, 1957; Монаков, Сорокин, 1961; Иванова, 1970). Планктонные фильтраторы способны регулировать скорость фильтрации и избегать потребления чрезмерно высоких количеств пищи при естественной концентрации водорослей, достигающей 4—8 г сырого веса в 1 м³. Избыточное питание не имеет смысла и с точки зрения энергетического баланса животных-фильтраторов. Потребление пищи в количестве, превышающем метаболические потребности животных, приводит к снижению ее усвояемости и коэффициента использования. Затраты энергии, которые необходимы на добывание избыточной пищи, теряют при этом всякий биологический смысл. Эта точка зрения находит подтверждение в исследованиях Эдмондсона (Edmondson, 1961), который установил, что скорость воспроизводства популяции планктонных фильтраторов подчинена той же зависимости от концентрации водорослей, что и скорость питания. Увеличение концентрации пищевых частиц повышает скорость размножения популяции только до определенных размеров. Дальнейшее возрастание плотности пищевой взвеси уже не оказывает существенного влияния. Здесь, очевидно, имеется прямая связь с тем, что при некоторых достаточно высоких концентрациях пищи усвоение ее до-

стигает максимальной стабильной величины, которая не зависит от дальнейшего нарастания плотности взвеси (Монаков, Сорокин, 1961; Монаков, 1973).

Вполне очевидно, что, несмотря на определенные успехи, проблема усвояемости пищи у ракообразных требует более глубокого изучения. Накопленные данные можно рассматривать как предварительные. Вместе с тем можно констатировать, что часто применяемая ориентировочная величина усвояемости, равная 80%, в целом сильно завышена, особенно для фито- и детритофагов. Она ближе к усвояемости у животных с хищным типом питания. Для растительноядных и потребителей детрита скорее следует принимать при приближенных продукционных расчетах величину, равную 60%.

ПИЩЕВЫЕ ПОТРЕБНОСТИ, РАССЧИТАННЫЕ ПО ДЫХАНИЮ. СОПОСТАВЛЕНИЕ РАСЧЕТНЫХ ВЕЛИЧИН С ФАКТИЧЕСКИМ ПОТРЕБЛЕНИЕМ ПИЩИ

В практике гидробиологических исследований, в том числе и при культивировании ряда видов ракообразных, зачастую возникает необходимость в определении пищевого рациона и пищевых потребностей организмов. Для определения рациона, как было показано выше, существуют прямые методы. Что касается пищевых потребностей, то они могут быть установлены лишь косвенным путем — на основании расчетов по скорости обмена, приросту и затратам энергии на репродукцию у размножающихся особей.

Пищевые потребности, рассчитанные только по скорости дыхания, являются минимальными, удовлетворяющими лишь энергетический обмен животных, и не обеспечивают расход энергии на рост и размножение или общий пластический обмен. Последний должен учитываться дополнительно.

В настоящее время имеется возможность провести такие расчеты с достаточно большой достоверностью на основе уточненных данных по дыханию ракообразных и величине ассимиляции пищи. Ниже для каждой из основных групп изученных ракообразных составлены таблицы минимальных пищевых потребностей, рассчитанных на основании соответствующих уравнений, которые отражают зависимость энергетического обмена от веса

тела этих животных (Сущеня, 1972). Каждая таблица содержит величины суточных пищевых потребностей при 4 разных уровнях ассимиляции пищи: 20, 40, 60 и 80% потребленного рациона. За среднюю величину, как было показано выше, можно принять 60%. Параллельно приведены размеры рациона в процентах веса тела, рассчитанные по основному уравнению (22д). Калорийность пищи и соотношение между сухим и сырым весом ее брали по возможности близкими к тем, которыми характеризуются соответствующие кормовые организмы для данной группы ракообразных. Приводимые таблицы позволяют легко рассчитать величину минимального рациона при любой другой калорийности пищи, поскольку для каждой размерной группы указано общее потребление кислорода в сутки, которое можно превратить в калории, принимая, что 1 мл поглощенного кислорода эквивалентен 4,86 кал выделяемой энергии. В проведенных расчетах округленно принимали, что 1 мл O₂ соответствует 5 кал.

В общем виде можно записать, что пищевые потребности, равные минимальному суточному рациону (r_{\min} , %), при данной усвояемости определяются согласно следующему равенству:

$$r_{\min} = \left(\frac{Q_{24} \cdot q \cdot 100}{C \cdot U^{-1}} \right) \frac{100}{W}, \quad (27)$$

где Q_{24} — количество кислорода, потребляемое животным в процессе дыхания за сутки, мл; q — оксикалорийный коэффициент, равный 5 кал·мл⁻¹; C — калорийность потребляемой пищи, ккал·г⁻¹ сырого веса; U^{-1} — усвояемость, %; W — сырой вес животного, г.

В табл. 26 указаны величины минимальных пищевых потребностей для *Artemia salina*. Хорошо видно, что значения, рассчитанные по уравнению (22д), занимают промежуточное положение между величинами пищевых потребностей, полученными при ассимиляции 20 и 40%. Поскольку, по экспериментальным данным, эффективность ассимиляции у этих рачков значительно выше (50—65%), то при таком размере рациона значительная часть его может расходоваться на нужды пластического обмена. Зная величину реального рациона и эффективность ассимиляции пищи, по приведенным данным можно судить о степени удовлетворения пищевых потребностей

Минимальные пищевые потребности *Artemia salina*, необходимые для обеспечения энергетического обмена при разной величине ассимиляции. Калорийность пищи 1 ккал·г⁻¹ сырого веса; соотношение сухого и сырого веса пищи равно 1:5. t 20° С

Сырой вес животных, г·10 ⁻⁴	Q, мл O ₂ ·10 ⁻² ·экз ⁻¹ ·сутки ⁻¹	Количество пищи, эквивалентное затратам на энергетический обмен, г·10 ⁻⁵ сырого веса·экз ⁻¹	Минимальные пищевые потребности, % веса тела при величине ассимиляции				Величина рациона по уравнению (22д), % веса тела
			20%	40%	60%	80%	
0,2	0,1	0,5	125,0	62,5	41,7	31,2	63,5
0,5	0,2	1,0	100,0	50,0	33,4	25,0	53,8
1,0	0,3	1,5	75,0	37,5	25,0	18,7	46,8
2,0	0,5	2,5	62,5	31,2	20,9	15,6	40,7
5,0	1,0	5,0	50,0	25,0	16,7	12,0	34,0
10,0	1,6	8,0	40,0	20,0	13,4	10,0	29,5
15,0	2,2	11,0	36,7	18,3	12,3	9,2	27,1
20,0	2,6	13,0	32,5	16,3	10,9	8,1	25,6
30,0	3,5	17,5	29,2	14,6	9,7	7,3	23,6
40,0	4,3	21,5	26,9	13,5	9,0	6,7	22,2
50,0	5,0	25,0	25,0	12,5	8,4	6,3	21,4
60,0	5,6	28,0	23,3	11,7	7,8	5,8	20,5
70,0	6,3	31,5	22,5	11,3	7,5	5,6	20,1

как на энергетический, так и на пластический обмен. При этом следует учитывать, что расходы энергии на пластический обмен остаются высокими в течение всей жизни артемий, так как при снижении затрат энергии на рост с увеличением возраста животных возникают значительные потребности в энергии на покрытие расходов по размножению. Так, за весь период до размножения артемии расходуют на пластический обмен примерно 36% ассимилированной энергии и такое же количество за все время размножения до конца жизни (Хмелева, 1967). Вполне вероятно, что аналогичное положение должно иметь место и в отношении других ракообразных.

Экспериментальные данные по потреблению пищи артемиями (см. табл. 10) хорошо согласуются с рассчитанными здесь пищевыми потребностями. При величине ассимиляции 50—60% установленные размеры рациона вполне достаточны для обеспечения всех энергетических расходов этих животных. Так, например, даже по наиболее низким данным Рива (Reeve, 1963 a), у артемий ве-

сом 9,1 мг рацион составляет в среднем около 12%. Если исходить из наших расчетов, то минимальные пищевые потребности при ассимиляции 50% в этом случае не превышают 8% веса тела, т. е. в 1,5 раза меньше потребляемого рациона. По другим данным величина реального рациона у артемий значительно больше.

У ветвистоусых ракообразных (табл. 27) среднесуточный рацион, согласно уравнению (22 д), достаточен для удовлетворения минимальных пищевых потребностей при эффективности ассимиляции примерно 25%. Поскольку, как было показано ранее, у них следует ожидать более высоких значений усвояемости, то полученные размеры рациона, очевидно, покрывают все энергетические затраты этих животных, включая энергию роста и размножения. Если даже принять, что последние соотносятся с энергией дыхания как 1 : 1, то уже при 60% ассимиляции указанные количества пищи (21—85% веса тела) оказываются вполне достаточными. В этой связи многие экспериментальные данные по величине рациона у ветвистоусых следует признать высокими (см. табл. 24). В некоторых случаях они в несколько раз превышают возможные пищевые потребности представителей рассматриваемой группы ракообразных.

Таблица 27

Минимальные пищевые потребности *Cladocera*, необходимые для обеспечения энергетического обмена при разной величине ассимиляции. Калорийность пищи 1 ккал·г⁻¹ сырого веса; соотношение сухого и сырого веса равно 1:5. t 20°C

Сырой вес животных, г	Q, мл O ₂ ·экз ⁻¹ ·суткл ⁻¹	Количество пищи, эквивалентное затратам на энергетический обмен, г сырого веса	Минимальные пищевые потребности, % веса тела при величине ассимиляции				Величина рациона по уравнению (22д), % веса тела
			20%	40%	60%	80%	
5,0·10 ⁻⁶	2,0·10 ⁻⁴	1,0·10 ⁻⁶	100,0	50,0	33,4	25,0	85,5
10,0·10 ⁻⁶	3,5·10 ⁻⁴	1,8·10 ⁻⁶	90,0	45,0	30,1	22,5	74,1
5,0·10 ⁻⁵	1,3·10 ⁻³	6,5·10 ⁻⁶	65,0	32,5	21,7	16,3	53,8
10,0·10 ⁻⁵	2,2·10 ⁻³	1,1·10 ⁻⁵	55,0	27,5	18,4	13,7	46,8
5,0·10 ⁻⁴	7,9·10 ⁻³	4,0·10 ⁻⁵	40,0	20,0	13,3	10,0	34,0
10,0·10 ⁻⁴	13,8·10 ⁻³	6,9·10 ⁻⁵	34,5	17,3	11,5	8,6	29,5
2,0·10 ⁻³	24,0·10 ⁻³	12,0·10 ⁻⁵	30,0	15,0	10,0	7,5	25,6
5,0·10 ⁻³	50,0·10 ⁻³	25,0·10 ⁻⁵	25,0	12,5	8,4	6,3	21,4

Минимальные пищевые потребности *Copepoda*, необходимые для обеспечения энергетического обмена при разной величине ассимиляции. Калорийность пищи $1 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса; соотношение сухого и сырого веса пищи равно 1:5. $t 20^\circ\text{C}$

Сырой вес животных, г	Q, мл $\text{O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$	Количество пищи, эквивалентное затрагам на энергетический обмен, г сырого веса	Минимальные пищевые потребности, % веса тела при величине ассимиляции				Величина рациона по уравнению (22д), % веса тела
			20%	40%	60%	80%	
$2,5 \cdot 10^{-7}$	$3,9 \cdot 10^{-5}$	$2,0 \cdot 10^{-7}$	400,0	200,0	133,6	100,0	155,7
$5,0 \cdot 10^{-7}$	$6,6 \cdot 10^{-5}$	$3,3 \cdot 10^{-7}$	330,0	165,0	110,0	82,5	135,4
$10,0 \cdot 10^{-7}$	$11,4 \cdot 10^{-5}$	$5,7 \cdot 10^{-7}$	284,5	142,2	95,2	71,3	117,5
$5,0 \cdot 10^{-6}$	$4,0 \cdot 10^{-4}$	$2,0 \cdot 10^{-6}$	200,0	100,0	66,8	50,0	85,5
$10,0 \cdot 10^{-6}$	$6,9 \cdot 10^{-4}$	$3,5 \cdot 10^{-6}$	175,0	86,5	58,5	43,8	74,1
$5,0 \cdot 10^{-5}$	$2,4 \cdot 10^{-3}$	$1,2 \cdot 10^{-5}$	120,0	60,0	40,0	30,0	53,9
$10,0 \cdot 10^{-5}$	$4,1 \cdot 10^{-3}$	$2,1 \cdot 10^{-5}$	105,0	52,5	35,0	26,2	46,8
$5,0 \cdot 10^{-4}$	$1,4 \cdot 10^{-2}$	$0,7 \cdot 10^{-4}$	70,0	35,0	23,4	17,5	34,0
$10,0 \cdot 10^{-4}$	$2,4 \cdot 10^{-2}$	$1,2 \cdot 10^{-4}$	60,0	30,0	20,0	15,0	29,5
$5,0 \cdot 10^{-3}$	$8,5 \cdot 10^{-2}$	$4,3 \cdot 10^{-4}$	43,0	21,5	14,4	10,8	21,4
$10,0 \cdot 10^{-3}$	$14,5 \cdot 10^{-2}$	$7,3 \cdot 10^{-4}$	36,5	18,3	12,2	9,1	18,6

Для веслоногих ракообразных установлены несколько другие соотношения. В связи с высоким уровнем энергетического обмена у них рассчитанный по уравнению (22д) среднесуточный рацион может удовлетворить минимальные пищевые потребности животных лишь при эффективности утилизации не ниже 40—50% (табл. 28). Следовательно, для полного удовлетворения всех энергетических затрат в этом случае необходима более высокая интенсивность усвоения пищи или большие размеры рациона. Следует отметить, что эмпирические данные многих авторов, характеризующие уровень потребления пищи у копепод, очень хорошо совпадают с рассчитанными здесь значениями. Видимые на первый взгляд диспропорции в данных табл. 24 для копепод фактически соответствуют тем размерным различиям животных, которые имеют место в работах разных авторов. Лишь в некоторых случаях полученные величины явно недостаточны для покрытия энергетических расходов (Gauld, 1951; Marshall, Orr, 1955; Cushing, 1957, 1958, 1961; Петипа, 1959а) или значительно превосходят их (Петипа, 1966, 1967). Многие сравнительно низкие значения, не превы-

шающие 10% веса тела (Беклемишев, 1954; Сопов, 1962, 1966а; Mullin, 1963), являются вполне реальными и соответствуют пищевым потребностям животных, поскольку они получены для сравнительно крупных рачков при низкой температуре окружающей среды.

Следует отметить, что все расчетные данные в табл. 28 для веслоногих получены исходя из достаточно высокой калорийности пищи ($1 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса), что во многих случаях не характерно для веслоногих, питающихся преимущественно диатомовыми, калорийность которых в связи с высоким процентом зольности, очевидно, близка к $0,5 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса. Поэтому при диатомовом рационе приведенные величины пищевых потребностей необходимо удвоить.

Минимальные пищевые потребности изопод представлены в табл. 29. При средней интенсивности ассимиляции, близкой к 60%, в пределах размерного диапазона этих рачков они составляют 3,7—18,4% веса тела. Соответствующие величины рационов по уравнению (22д) достигают 7,5—46,8%, что очень близко к пищевым потребностям при 20% ассимиляции и в 2—2,5 раза выше указанных значений при 60% усвоения. Отсюда следует, что размеры рациона, соответствующие уравнению (22д),

Таблица 29

Минимальные пищевые потребности *Isopoda*, необходимые для обеспечения энергетического обмена при разной величине ассимиляции. Калорийность пищи $0,8 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса; соотношение сухого и сырого веса пищи равно 1:5. $t 20^\circ \text{C}$

Сырой вес животных, г	Q, мл $\text{O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$	Количество пищи, эквивалентное затратам на энергетический обмен, г сырого веса	Минимальные пищевые потребности, % веса тела при величине ассимиляции				Величина рациона по уравнению (22д), % веса тела
			20%	40%	60%	80%	
0,0001	0,0017	0,000011	55,0	27,5	18,4	13,7	46,8
0,0005	0,0065	0,000040	40,0	20,0	13,4	10,0	34,0
0,0010	0,0115	0,000072	36,0	18,0	12,0	9,0	29,5
0,0052	0,0427	0,000267	26,7	13,4	8,9	6,7	21,4
0,0100	0,0758	0,000474	23,7	11,9	7,9	5,9	17,0
0,0500	0,2880	0,001800	18,0	9,0	6,0	5,5	13,5
0,1000	0,4900	0,003060	15,3	7,7	5,1	3,8	11,7
0,5000	1,9970	0,012500	12,5	6,3	4,2	3,1	8,6
1,0000	3,5520	0,022200	11,1	5,6	3,7	2,8	7,3

Таблица 30

Минимальные пищевые потребности *Amphipoda*, необходимые для обеспечения энергетического обмена при разной величине ассимиляции. Калорийность пищи $0,8 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса; соотношение сухого и сырого веса равно 1:5. $t 20^\circ\text{C}$

Сырой вес животных, г	Q, $\text{млО}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$	Количество пищи, эквивалентное затратам на энергетический обмен, г сырого веса $\cdot \text{экз}^{-1}$	Минимальные пищевые потребности, % веса тела при величине ассимиляции				Величина рациона по уравнению (22д), % веса тела
			20%	40%	60%	80%	
0,0005	0,0085	0,000053	53,0	26,5	17,7	13,2	34,0
0,001	0,0145	0,000091	45,5	22,8	15,2	11,4	29,5
0,005	0,048	0,00030	30,0	15,0	10,0	7,5	21,4
0,010	0,091	0,00057	28,5	14,3	9,5	7,1	17,0
0,050	0,331	0,00206	20,6	10,3	6,9	5,2	13,5
0,100	0,562	0,00351	17,5	8,8	5,9	4,4	11,7
0,500	2,400	0,0150	15,0	7,5	5,0	3,8	8,6

являются вполне достаточными для удовлетворения и энергетического, и пластического обмена изопод.

Опытные данные по этой группе животных в большинстве случаев незначительно превышают расчетные показатели и в целом хорошо их подтверждают. Как видно из табл. 24, они находятся в пределах 5,3—79,7% веса тела, за исключением одной величины, полученной Н. С. Гаевской (1958), которая составляет 207% и значительно превышает возможные пищевые потребности животных при весе 27 мг.

Пищевые потребности амфипод очень близки к таковым изопод (табл. 30). Различия в несколько процентов для сравнимых весовых групп определяются более высоким уровнем обмена амфипод. Среднесуточный рацион по уравнению (22д) в этом случае в 2 раза превышает минимальные пищевые потребности, рассчитанные при 60% ассимиляции, т. е. вполне достаточен для обеспечения энергозатрат на все физиологические процессы у животных, включая рост и размножение. Даже при сравнительно низком усвоении пищи, равном 30%, он может полностью удовлетворить потребности энергетического обмена амфипод. Опытные данные исключительно хорошо подтверждают справедливость проведенных

расчетов (см. табл. 24). Лишь в одном случае, при кормлении цистозирой бокоплава *Dexamine spinosa* (Грезе, 1963), установленный рацион примерно в 3 раза превосходит возможные пищевые потребности рачков. На других кормах у того же вида получены идеально совпадающие величины. Так, при среднем весе животных, близком к 2 мг, среднесуточный рацион, согласно И. И. Грезе, равен 25,7% (колебания в пределах 20,7—31,5%), а по уравнению (22д) получаем 25,6%. У *Pontogammarus* при весе 3,5—4,1 мг суточный рацион, определенный экспериментально, равен 26,7% веса тела (Каревич, 1946), а по уравнению он составляет 22,4%.

Минимальные пищевые потребности креветок, определенные по интенсивности обмена, приведены в табл. 31. В связи с относительно большими размерами этих животных величина пищевых потребностей в процентах веса тела у них значительно ниже, чем у предыдущих групп. В пределах весового диапазона 0,01—100 г и при средней для ракообразных эффективности ассимиляции, равной 60%, минимальные пищевые потребности составляют 6,7—2,0%, а рацион по уравнению (22 д) — 18,6—

Таблица 31

Минимальные пищевые потребности креветок, необходимые для обеспечения энергетического обмена при разной величине ассимиляции. Калорийность пищи $1,25 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса; соотношение сухого и сырого веса равно 1:4. $t \text{ } 20^\circ\text{C}$

Сырой вес животных, г	$Q, \text{ мл} \text{O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$	Количество пищи, эквивалентное затрагам на энергетический обмен, г сырого веса $\cdot \text{экз}^{-1}$	Минимальные пищевые потребности, % веса тела при величине ассимиляции				Величина рациона по уравнению (22д), % веса тела
			20%	40%	60%	80%	
0,010	0,10	0,00040	20,0	10,0	6,7	5,0	18,6
0,050	0,41	0,00164	16,4	8,2	5,5	4,1	13,5
0,100	0,74	0,00296	14,8	7,4	4,9	3,7	11,7
0,250	1,66	0,00664	13,3	6,7	4,4	3,3	9,8
0,50	3,02	0,0121	12,1	6,1	4,0	3,0	8,5
0,75	4,37	0,0175	11,7	5,9	3,9	2,9	7,9
1,0	5,50	0,0220	11,0	5,5	3,7	2,8	7,5
5,0	22,39	0,0896	9,0	4,5	3,0	2,2	5,4
10,0	41,76	0,167	8,4	4,2	2,8	2,1	4,7
50,0	174,00	0,696	7,0	3,5	2,3	1,7	3,4
100,0	309,60	1,238	6,2	3,1	2,0	1,5	3,0

3,0%, т. е. в 2—2,8 раза выше. Поскольку можно с уверенностью принять, что расходы на пластический обмен ниже, чем на энергетический, то такие величины рациона следует признать вполне достаточными для удовлетворения всех пищевых потребностей креветок.

Экспериментальные данные по величине рациона у креветок хорошо совпадают с расчетными. У *Leander adspersus* весом 126 мг суточный рацион оказался равным 11,2% веса тела (Карпевич, Богорад, 1940); по уравнению (22д) он составляет ту же величину — 11,2%. У *Palaemonetes pugio* близкого веса (160 мг) среднесуточный рацион равен 10,1% при колебаниях от 6,7 до 13,2% (Johannes, Satomi, 1968); по уравнению получаем для этого веса 10,6%. По данным И. В. Ивлевой, у травяной креветки весом 2,5 г рацион составляет 4,2%, а по уравнению (22д) — 6,2% (Сущенко, Хмелева, 1967).

Последней группой, для которой проведены расчеты пищевых потребностей, являются высшие десятиногие ракообразные (табл. 32). Сюда входят речные раки, крабы, омары и langoustes. Максимальным весом этих животных взят 1 кг, хотя он не является предельным, так как в уловах иногда попадаются экземпляры langoustes до 2 кг и более. Относительные величины минимальных пищевых потребностей этих животных незначительны. Если принять ассимиляцию равной 80%, что ближе всего к средней для высших десятиногих, то в пределах веса животных 0,005—1000 г они составят 2,8—0,4%. Есть, однако, основание считать эти величины несколько заниженными, так как они рассчитаны по скорости обмена, который близок к основному. При анализе дыхания высших десятиногих было отмечено, что в экспериментальных условиях эти животные, как правило, малоподвижны и получаемые при этом величины обмена, очевидно, незначительно отличаются от основного. В связи с этим обстоятельством в табл. 32 получены существенные расхождения между величиной минимальных пищевых потребностей и суточным рационом, рассчитанным по уравнению. Последний в 1,5—2,0 раза выше, чем минимальные потребности при самом низком проценте ассимиляции. Очевидно, что при учете активного обмена животных и расходов на пластический обмен фактические пищевые потребности должны значительно возрасти и приблизиться к указанным в таблице значениям средне-

Минимальные пищевые потребности высших десятиногих, необходимые для обеспечения энергетического обмена при разной величине ассимиляции. Калорийность пищи $1,2 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса; соотношение сухого и сырого веса равно 1 : 4. $t \text{ } 20^\circ\text{C}$.

Сырой вес животных, г	$Q, \text{ мл O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$	Количество пищи, эквивалентное затратам на энергетический обмен, г сырого веса $\cdot \text{экз}^{-1}$	Минимальные пищевые потребности, % веса тела при величине ассимиляции				Величина рациона по уравнению (22д), % веса тела
			20%	40%	60%	80%	
0,005	0,0264	0,000118	11,0	5,5	3,7	2,8	21,4
0,010	0,0468	0,000195	9,9	5,0	3,2	2,4	18,6
0,050	0,186	0,000775	7,8	3,9	2,6	1,9	13,5
0,10	0,331	0,00138	6,9	3,5	2,3	1,7	11,7
0,50	1,303	0,00543	5,4	2,7	1,8	1,4	8,6
1,0	2,347	0,00978	4,9	2,4	1,6	1,2	7,5
5,0	8,928	0,0372	3,7	1,9	1,2	0,9	5,4
10,0	16,22	0,0676	3,4	1,7	1,1	0,8	4,7
50,0	64,56	0,270	2,7	1,3	0,9	0,7	3,4
100,0	114,96	0,479	2,4	1,2	0,8	0,6	3,0
250,0	252,00	1,050	2,1	1,1	0,7	0,5	2,5
500,0	456,4	1,860	1,7	0,9	0,6	0,5	2,1
1000,0	813,6	3,400	1,7	0,9	0,6	0,4	1,9

суточного рациона. Реальность последних не вызывает сомнения, так как они хорошо согласуются с соответствующими экспериментальными данными о размерах суточных рационов у крабов (Сушеня, Кларо, 1967; Takeuchi, 1967).

Таким образом, изложенные выше материалы показывают, что минимальные пищевые потребности ракообразных, рассчитанные по дыханию и соответствующие затратам энергии на энергетический обмен животных, примерно в 1,5—2,5 раза ниже, чем среднесуточный рацион, согласно уравнению (22д). Отсюда с уверенностью можно заключить, что приведенные размеры суточных рационов могут обеспечить все пищевые потребности животных, включая расходы энергии на рост и репродукцию. В реальности указанных расчетных величин рационов убеждают также соответствующие экспериментальные данные разных авторов о потреблении пищи ракообразными. Следовательно, на основании табл. 26—32 можно приближенно судить о пищевых потребностях ракообразных при разной величине ассимиляции пищи и теоретически ожидаемых среднесуточных рационах.

ЗНАЧЕНИЕ РАКООБРАЗНЫХ В ПРЕВРАЩЕНИИ Вещества и энергии в водоемах

ПОТОК ЭНЕРГИИ В ЭКОСИСТЕМАХ

Само по себе исследование видового состава, распределения биомассы и численности видов, слагающих данное сообщество, недостаточно для понимания его функционирования в экосистеме. Из этого вытекает задача изучения ряда других показателей, отражающих роль каждого компонента в биотическом круговороте вещества и энергии. Первичной основой для создания представлений о темпах функционирования сообществ и экосистем являются сведения об основных закономерностях потребления, использования и превращения вещества и энергии на уровне организма и видовых популяций. Однако любая попытка распространить эколого-физиологические данные, полученные на уровне организма, на популяцию или сообщество приводит к необходимости синтеза функциональных и структурных особенностей последних, поскольку такие элементарные показатели, как потребление пищи, интенсивность обмена, скорость прироста живой массы, зависят прежде всего от размерного состава организмов в популяциях, входящих в данное сообщество. Понятно, что все эти физиологические функции должны также рассматриваться в связи с условиями среды, в которой обитают животные.

Для оценки эффективности использования энергии на любом трофическом уровне, кроме указанных биологических показателей, требуется знать также и такие параметры, как энергия поглощенной пищи, степень ее усвоения, эффективность использования на рост (продукцию) и потери энергии на дыхание. Известно, что между превращением вещества и превращением энергии имеются

существенные различия, поскольку вещество может многократно обращаться как внутри данной системы, так и между окружающими системами, а энергия используется лишь однократно. Иначе говоря, через организм, популяцию или экосистему идет односторонне направленный поток энергии, связанный с потерей определенной части ее на каждом трофическом уровне. В связи с этим в экологических исследованиях последнего времени значительное внимание уделяется изучению потока энергии, проходящего через экологические системы разной степени сложности. Примером таких работ могут быть исследования Одума (Odum, 1957) и Тила (Teal, 1957, 1962). Интересные результаты получены при анализе энергетических превращений на разных трофических уровнях в экосистеме американских осолоненных маршей (Odum, Smalley, 1959; Smalley, 1960). Основная задача таких исследований — определение направленности и количественных показателей потока энергии в изучаемом сообществе.

При изучении биологической продуктивности водоемов чаще всего на первом плане стоит анализ трансформации энергии от автотрофного к первому гетеротрофному уровню экосистемы, поскольку общее количество вещества и энергии, превращаемое в звене «первичные продуценты — первичные консументы», является наибольшим. Между этими трофическими уровнями в сообществах можно выделить два хорошо выраженных пути (потока) передачи энергии, определяемых двумя типами потребления: 1) непосредственным потреблением живых растительных организмов или их тканей растительноядными животными и 2) запаздывающим потреблением отмерших растений и накапливающегося первичного органического вещества, когда поток энергии идет по детритной пищевой цепи. Как известно, в естественных условиях очень часто автотрофные и гетеротрофные компоненты экосистемы разделены таким образом, что может происходить значительная задержка в утилизации больших количеств чистой продукции автотрофных организмов гетеротрофами. Так, Одум (1968) отмечает, что лишь около 10% чистой первичной продукции литоральной зоны морей потребляется непосредственно растительноядными животными и по меньшей мере 90% идет по детритному пути переноса энергии.

Одной из трудностей при сравнении популяций гетеротрофов является то, что различные виды и стадии их развития сильно различаются по размерам, а следовательно, и по интенсивности метаболизма. В связи с этим определение функциональной роли данного вида животных в экосистеме или соответствующие сравнения разных видов могут быть сделаны лишь тогда, когда изменение их численности и биомассы выражено в обобщенной форме — в виде потока энергии.

Энергия, которую животные получают из пищи, используется на продукцию вещества в их теле и расходуется в процессе дыхания. Сумма этих величин (продукция + дыхание), выраженных в калориях, дает величину потока энергии, которая приблизительно равна энергии, ассимилированной стенками кишечника животных. У низших животных истинная величина потока энергии, по-видимому, выше энергии, ассимилированной кишечником, так как некоторая часть органического вещества может потребляться ими в растворенном виде поверхностью тела.

Поток энергии характеризуется рядом соотношений и зависимостей. Так, одна из его составных частей — продукция — является производной численности животных и прироста. Последний в свою очередь зависит от ряда факторов и прежде всего от температуры. Расходы энергии на дыхание определяются численностью животных, температурой и другими факторами. В общем можно сказать, что поток энергии является производной плотности и размерной структуры популяции, прироста и дыхания животных в соответствии с изменением основных условий среды за данный период.

Расчет потока энергии, проходящего через сообщества данного водоема, может быть важным критерием оценки направленности переноса энергии и эффективности ее использования в наиболее ценных для человека звеньях пищевой цепи. Исходя из данных о потоке энергии, можно целенаправленно решать вопрос о необходимости тех или иных изменений в данной экосистеме с точки зрения более эффективного использования образующегося в ней первичного органического вещества. В этом плане, например, многие акклиматизационные мероприятия по вселению новых видов животных в водоемы есть не что иное, как попытка человека вмешаться в установивший-

ся в природе поток энергии и направить его по более благоприятному для себя руслу.

В передаче вещества и энергии от автотрофного к первому гетеротрофному уровню продукционного процесса исключительно важную роль играют ракообразные. Это в особенности относится к планктонным сообществам, где значительное число видов ракообразных принадлежит к растительноядным животным. Роль ракообразных подчеркивается также и тем, что, представляя собой промежуточную продукцию, они служат непосредственным источником вещества и энергии для конечного звена продукционного процесса — планктоноядных рыб. Наряду с этим планктонные ракообразные имеют существенное значение при переносе вещества и энергии из поверхностных слоев моря в глубинные в процессе вертикальных миграций. Благодаря этому во многих водоемах органическое вещество из поверхностных слоев активно транспортируется вниз по своеобразной «лестнице миграций» (Виноградов, 1968).

Ниже нами предпринята попытка показать на ряде примеров роль ракообразных в трансформации энергии в различных экосистемах. Это относится как ко всему сообществу планктонных ракообразных, так и к отдельным видам животных, для которых имеется необходимое количество исходных данных.

ПРЕВРАЩЕНИЕ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ ПОПУЛЯЦИЯМИ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ

Для расчета некоторых показателей превращения вещества и энергии взят ряд водоемов Советского Союза, в которых получены необходимые гидробиологические данные. Прежде всего использованы интересные материалы, полученные для 28 озер Белоруссии и Карельского перешейка по соотношению продукции и биомассы различных групп зоопланктона (Шушкина, 1966). В основу расчетов положены следующие величины и зависимости: продукция растительноядных планктонных ракообразных и их биомасса, установленная по величине П/Б коэффициентов согласно данным Э. А. Шушкиной; средний сырой вес особей, рассчитанный, исходя из данных П. Г. Петровича (1954), по зоопланктону той же группы озер и равный для ветвистоусых $5 \cdot 10^{-5}$ г, для

веслоногих $2,5 \cdot 10^{-5}$ г; численность особей, полученная делением биомассы на их средний вес. Продукция животных, выраженная в граммах, превращена в калории согласно приближенно взятой калорийности животных, равной $550 \text{ кал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса. На основании среднего веса животных и их численности по выведенным нами ранее уравнениям (Сушня, 1972) определено поглощение кислорода в процессе дыхания. Полученные величины превращены в калории согласно оксикалорийному коэффициенту ($5 \text{ кал} \cdot \text{мл}^{-1} \text{ O}_2$). По сумме продукция + дыхание (в калориях) рассчитаны скорость ($\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3}$) и интенсивность ($\text{ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ биомассы) потока энергии, проходящего через сообщества растительноядных ракообразных. Все величины приведены к 20°C , что близко к естественной температуре в период получения исходных данных (Шушкина, 1966). Исследованные озера разделены на 3 группы по объему биомассы тотального зоопланктона: I — 0,72; II — 1,88 и III — 4,89 $\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$. Рассчитаны также коэффициенты использования пищи на рост: K_1 и K_2 (Ивлев, 1938, 1939).

Результаты, приведенные в табл. 33, представляют интерес в нескольких отношениях. Прежде всего обращает на себя внимание то, что средний удельный вес растительноядных ракообразных выражен практически одинаковыми величинами (38,4—40,9%), хотя в пределах каждой группы этот показатель, как и общая биомасса зоопланктона, колеблется значительно. Соотношения между ветвистоусыми и веслоногими чрезвычайно разнообразны, однако это в подавляющем большинстве случаев не оказывает существенного влияния на суммарный поток энергии в популяциях. Последний находится в тесной связи с общей биомассой растительноядных ракообразных. Эта зависимость может быть описана следующим уравнением регрессии (рис. 26):

$$P_3 = 0,313B - 0,013, \quad (28)$$

где P_3 — суточный поток энергии, проходящий через сообщество, $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3}$; B — биомасса животных, $\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$. Большинство точек на графике очень тесно прилегает к линии регрессии. Заметный разброс наблюдается лишь среди данных, относящихся к наиболее продуктивной группе озер с тотальной биомассой зоопланктона выше $3 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$. Эти озера, как видно из табл. 33, отличаются

**Показатели, характеризующие средние величины и пределы
в популяциях растительноядных планктонных ракообразных**

Группа озер	Количество озер	Биомасса			Дыхание, $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3}$ (Т)		Продукция, $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3}$ (П)
		тотальный зоопланктон, $\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$	растительноядные ракообразные		<i>Cladocera</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>
			% биомассы тотального зоопланктона				
I	7	0,72 (0,30—0,87)	0,28 (0,11—0,40)	38,4 (33,7—66,6)	0,75 (0,06—1,78)	1,15 (0,72—1,74)	0,22 (0,04—0,54)
II	9	1,88 (1,00—2,57)	0,77 (0,50—1,02)	40,9 (19,3—68,0)	2,20 (1,34—4,35)	3,07 (1,65—4,07)	0,740 (0,32—1,30)
III	10	4,89 (2,21—7,09)	1,98 (0,07—3,80)	40,5 (1,8—68,1)	5,32 (0,42—21,7)	8,26 (1,09—21,9)	2,500 (0,46—7,66)

Примечание. В скобках даны пределы колебаний.

вообще сильной неустойчивостью биомассы растительноядных ракообразных. В некоторых из них последние достигают исключительно сильного развития, в других представлены очень слабо. Эти колебания не являются неожиданными. Такие черты присущи многим природным популяциям животных, достигающим высокой плотности (Макфедьен, 1965).

Средняя величина суммарного потока энергии в популяциях растительноядных ракообразных трех групп озер при биомассе 0,72; 1,88 и 4,89 $\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$ составляет соответственно 2,28; 6,62 и 19,05 $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3}$ в месяц. Максимальные значения в некоторых водоемах достигают 32—34 $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3}$ в месяц, или 1,1 $\text{ккал} \cdot \text{м}^{-3}$ в сутки при 20 °С.

Исключительно важным фактом является значительная устойчивость интенсивности потока энергии в расчете на 1 г биомассы рачков. Из таблицы видно, что она выражена очень близкими величинами и лишь незначительно повышается по мере возрастания общей биомассы зоопланктона (0,276; 0,282 и 0,321 $\text{ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ соответственно для групп озер I—III). В среднем для всех озер она близка к 0,3 $\text{ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ биомассы рачкового планктона в сутки. Если взять принятый нами выше средний процент усвояемости пищи (60%), то для обеспечения указанной интенсивности потока энергии животные должны потреблять около 0,5 ккал энергии, что при калорийности

колебаний потока энергии и других энергетических зависимостей
озер разного типа. Август 1963 г. $t 20^{\circ}\text{C}$

Продукция, ккал·м. ⁻¹ (П)	Суммарный месячный поток энергии (Т+П), ккал·м. ⁻¹	Интенсивность потока энергии, ккал·г. ⁻¹ биомассы		Коэффициенты использо- вания энергии на рост	
		месячная	суточная	K_2	K_1
0,17 (0,12—0,21)	2,28 (0,95—3,34)	8,3 (8,0—8,6)	0,276 (0,266—0,288)	16,9 (11,9—19,1)	10,1 (6,9—11,5)
0,605 (0,45—0,83)	6,62 (4,23—8,64)	8,45 (8,2—9,2)	0,282 (0,273—0,305)	20,3 (15,0—25,5)	12,2 (9,0—15,3)
2,970 (0,45—9,54)	19,05 (0,88—34,0)	9,63 (8,2—13,5)	0,321 (0,274—0,451)	28,7 (21,2—52,4)	17,2 (12,8—31,4)

пищи $0,55 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ составит примерно 0,9 г сырого веса фитопланктона.

Заслуживает внимания оценка расходов энергии на рост животных. Как видно из табл. 33, в более продуктивных озерах эффективность использования ассимилированной энергии несколько повышается. На это указывают приведенные величины коэффициента чистой эффективности роста (K_2), которые рассчитаны без каких-либо допущений по имеющимся величинам П и Т. В среднем для взятых популяций он равен соответственно 16,9; 20,3 и 28,7%. При расчете коэффициента валовой эффективности роста (K_1) принято, что усвояемость пищи равна в среднем 60%. При этом допущении его величина составляет 10,1; 12,2 и 17,2%. В действительности можно ожидать, что в первой группе озер, где концентрация пищи для рачков относительно ниже, усвояемость может быть выше, а в самой продуктивной группе озер — относительно ниже, что должно привести к некоторой швеллровке K_1 . Поскольку в данном случае K_1 представляет собою отношение продукции животных к потребленной ими пище, то он выражает не что иное, как экологическую эффективность популяций растительноядных планктонных ракообразных (Slobodkin, 1960; Макфедьен, 1965). Согласно Слободкину, при широком колебании условий последняя находится в пределах 5—15% и в среднем для

естественных популяций близка к 10%. Хорошее совпадение полученных нами значений с этой величиной вполне очевидно.

Наряду с изложенными выше материалами для одного летнего месяца по разным типам озер удалось также рассчитать годовой поток энергии в популяциях планктонных ракообразных оз. Севан (табл. 34). Этому способствовала исключительно детальная сводка Т. М. Мешковой (1953) по динамике численности, биомассы и

продукции видовых популяций зоопланктона в данном озере. В основу расчетов положены те же соотношения и уравнения обмена, что и в предыдущем случае. Кроме уста-

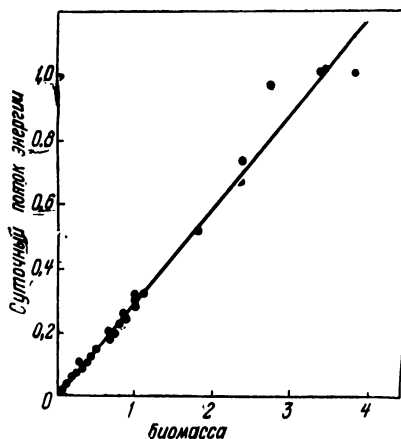


Рис. 26. Соотношение между скоростью суточного потока энергии ($ккал \cdot м^{-3}$) и биомассой ($г \cdot м^{-3}$) растительноядных планктонных ракообразных в озерах разного типа

новления всех параметров при естественной температуре воды в слое 0—40 м, интенсивность потока энергии по каждому виду была приведена в целях сравнения к одной температуре ($20^{\circ}C$).

Общая величина потока энергии определяется главным образом процессами, происходящими в популяциях в относительно теплое время года (с мая по декабрь). Особенности имеют два пика численности и биомассы животных, наблюдаемые в июне и августе. Основной слагающей потока энергии являются здесь затраты энергии на дыхание. Удельное значение энергии, заключенной в продуцированном животными веществе, невелико. Последняя лишь в слабой степени влияет на суммарную величину потока энергии, которая в целом очень хорошо следует за энергетическим эквивалентом дыхания. В соответствии с этим севанским планктонным ракообразным присущи очень низкие коэффициенты исполь-

Таблица 34
 Величины месячного и годового погожа энергии в популяциях планктонных ракообразных оз. Севан,
 ккал·м⁻³. Рассчитаны по данным Т. М. Мешковой (1953)

Вид животных	Месяц и средняя температура воды в слое 0—40 м												Годовой поток	Среднемесячная интенсивность потока энергии, приведенная к 20°С, ккал·м ⁻³
	I 4,0°	II 2,7°	III 3,5°	IV 5,2°	V 6,5°	VI 9,5°	VII 12,0°	VIII 13,5°	IX 11,3°	X 10,2°	XI 8,5°	XII 7,0°		
<i>Daphnia longispina</i>	0,031	0,023	0,016	0,019	0,034	2,201	0,777	1,480	0,435	0,638	0,466	0,321	6,014	0,118
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	0,013	0,005	0,007	0,022	0,031	0,028	0,041	0,163	0,141	0,128	0,102	0,096	0,778	0,227
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i>	0,070	0,041	0,028	0,073	0,039	0,142	0,156	0,233	0,186	0,185	0,141	0,158	1,452	0,246
<i>A. spinosus</i> var. <i>fa-deevi</i>	0,172	1,138	0,169	0,475	0,486	1,036	0,675	0,557	0,220	0,314	0,438	0,206	4,887	0,256
<i>Cyclops strenuus</i> var. <i>sevani</i>	0,145	0,057	0,036	0,078	0,093	0,301	0,243	0,352	0,150	0,208	0,138	0,096	1,898	0,316
Суммарный поток для всех ракообразных	0,431	0,264	0,255	0,667	0,683	3,707	1,893	2,785	1,133	1,473	1,284	0,878	15,500	—
Численность животных в 1 м ³	15674	12260	8451	17328	14635	35978	16799	19781	12132	14565	17630	13218	—	—
Биомасса, г·м ⁻³	0,257	0,290	0,209	0,144	0,400	1,252	0,790	1,080	0,509	0,721	0,806	0,782	—	—

зования энергии пищи на рост. Так, коэффициент чистой эффективности роста (K_2) у растительноядных копепод составляет в среднем за год 3,4—6,5%, у циклопов — 7,0 и у дафний 15,5%. Максимальная величина его у диаптомид достигает 26%, у дафний — 23,8, у циклопов — 14,6% (по данным для отдельных месяцев). Столь небольшие величины K_2 скорее всего можно объяснить очень низкой продукцией рачкового планктона оз. Севан, приведенной в работе Т. М. Мешковой. На это указывают рассчитанные ею П/Б коэффициенты, которые изменяются в пределах 2—6, а в среднем для исследованных видов годовой П/Б коэффициент равен всего 4,5.

Судя по среднегодовой величине K_2 , энергия первичного органического вещества наиболее эффективно накапливается в популяции дафний. Значение этого вида как промежуточного звена пищевой цепи сильно возрастает в связи с тем, что он является основным компонентом планктона, потребляемым различными расами севанских форелей. Об этом говорят данные как по проценту встречаемости дафний, так и по весовому содержанию различных видов зоопланктона в желудках рыб (Мешкова, 1953).

Из приведенных цифр следует, что экологическая эффективность популяций планктонных ракообразных в оз. Севан невелика и приближается к нижней границе колебаний этого показателя, приведенной в цитированной выше работе Слободкина (1960). Она заметно возрастает лишь в тех случаях, когда в популяции появляется значительное количество вновь отродившейся молодежи, которая более эффективно использует энергию ассимилированной пищи на рост.

Табл. 34 характеризует поток энергии в отдельных видовых популяциях и всем комплексе планктонных ракообразных оз. Севан. Наиболее существенную роль играют 2 вида *Daphnia longispina* и *Arctodiaptomus spinosus*, для которых годовой поток энергии равен соответственно 6,0 и 4,9 ккал·м⁻³. Для двух остальных видов диаптомид и циклопов он составляет в целом лишь около 30% годового потока. Суммарная величина последнего для всех 5 видов равна 15,5 ккал·м⁻³. При исключении циклопов, которые, кроме I и II копеподитных стадий, относятся ко вторичным консументам, годовой поток энергии для растительноядных ракообразных определяется

величиной около $14 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$. По приближенным расчетам для его обеспечения животным необходимо потратить около 43 г сырого веса пищи в год.

Представляет интерес сравнительная оценка интенсивности потока, приведенной к 20°C (последняя графа табл. 34) В пределах каждой видовой популяции она колеблется не очень сильно в течение года. Среднегодовые значения для 3 видов растительноядных копепод находятся в пределах $0,227$ – $0,256 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ биомассы в сутки. Существенные отклонения в меньшую ($0,118$) и большую ($0,316$) сторону получены соответственно для дафний и циклопов, что в общем хорошо согласуется с относительно меньшей интенсивностью метаболизма у ветвистоусых ракообразных и большей — у хищных копепод. В среднем для всего изученного комплекса видов интенсивность потока энергии при 20°C составляет $0,234 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ сырого веса в сутки. Эта величина хорошо совпадает с полученной выше для большой группы других озер ($0,3 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$).

Для сравнения с пресноводным планктоном произведен расчет интенсивности потока энергии у 4 видов морских планктонных ракообразных: веслоногого рачка *Acartia clausi* (по исходным данным Петипа, 1967а) и 3 видов ветвистоусых — *Penilia avirostris*, *Podon polyphemoides*, *Evadne spinifera* (по данным Павловой, 1967а).

В зависимости от стадии развития акарции интенсивность потока энергии оказалась в пределах $0,292$ – $0,640 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ биомассы в сутки. Если принять, что в популяции имеются все стадии развития при равном соотношении численности, то средняя интенсивность потока будет приближенно составлять $0,39 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$. Разумеется, что в зависимости от удельного веса разных возрастных групп в популяции эта величина может колебаться в указанных пределах.

Для 3 видов ветвистоусых получены следующие значения интенсивности потока энергии: *Penilia* — $0,236$, *Podon* — $0,300$ и *Evadne* — $0,500 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ биомассы в сутки.

Отсюда видно, что по интенсивности потока энергии морские планктонные ракообразные практически не отличаются от пресноводных. Пример с акарцией показателен и в том отношении, что интенсивность потока энер-

гии находится в обратной зависимости от размеров животных. Это хорошо соответствует широко известной закономерности об обратной зависимости интенсивности метаболизма животных от размеров или веса их тела.

Поскольку средний вес особей в популяциях различных водоемов оказывается довольно близким, то при данных условиях окружающей среды выявляется четкая прямолинейная связь между скоростью потока энергии и биомассой животных в единице объема воды. Интенсивность потока энергии в расчете на единицу биомассы в пределах отдельных групп животных, обладающих сходными продукционно-энергетическими характеристиками, при одной температуре колеблется незначительно. Это позволяет определить среднюю интенсивность для видовых или смешанных популяций, принадлежащих к данному трофическому уровню. Величина ее, как показывают изложенные материалы, для очень разных популяций при 20 °С близка в среднем к $0,3 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ биомассы в сутки.

Изложенные данные по интенсивности потока энергии, которые в большинстве случаев основаны на соответствующих наблюдениях за ростом и развитием животных в естественных условиях, интересно сравнить с теоретически ожидаемой интенсивностью трансформации энергии планктонными ракообразными исходя из ряда усредненных показателей и энергетических зависимостей. Для примера проведем следующий расчет. Возьмем достаточно высокую величину экологической эффективности популяций (K_1), равную 15%. При ориентировочно взятом среднем уровне усвояемости 60%, или 0,6, значение коэффициента чистой эффективности роста $K_2 = \frac{15}{0,6} = 25\%$,

что близко к экспериментально получаемым величинам K_2 для видовых популяций. На основании многочисленных данных по размерному диапазону планктонных ракообразных можно без большой погрешности принять, что средний вес ветвистоусых равен $5 \cdot 10^{-5} \text{ г}$, веслоногих — $2,5 \cdot 10^{-5} \text{ г}$. У животных такого веса суточное потребление кислорода составит 0,00120 и 0,00127 мл, или 0,0060 и 0,0064 кал (Сушения, 1972). При K_2 25% прирост будет равен 0,002 и 0,00213 кал. Поток энергии в расчете на одно животное выразится величинами 0,0080 и 0,0085 кал, а на 1 г биомассы — соответственно 0,160 и 0,341 ккал.

·сутки⁻¹. Таким образом, разными путями получена практически одинаковая интенсивность потока энергии, проходящего через популяции планктонных ракообразных. Наиболее вероятными границами колебаний этого показателя будут, по-видимому, 0,1—0,5 ккал·г⁻¹ биомассы в сутки. За среднюю величину можно ориентировочно принять 0,3 ккал, что и следует из уравнения (28).

Чтобы оценить использование предыдущего трофического уровня (первичного органического вещества) гетеротрофами, необходимо знать уровень ассимиляции пищи у последних. Пока можно воспользоваться лишь установленной выше средней усвояемостью — 0,6, или 60%. В этом случае для обеспечения потока энергии 0,3 ккал·г⁻¹ животные должны потребить количество пищи, эквивалентное 0,5 ккал. При питании смешанным фитопланктоном и детритом ему будет соответствовать примерно 1 г вещества. Это хорошо согласуется и с приведенными выше экспериментальными данными (см. табл. 14).

Таким образом, мы пришли к важному с продукционной точки зрения выводу, согласно которому ориентировочно можно принять, что при 20 °С на единицу биомассы растительного рачкового планктона должна потребляться эквивалентная единица пищи в сутки. Это указывает на значительную роль планктонных ракообразных в превращении вещества и энергии в водоемах. Очевидно, что данное соотношение может существенно изменяться в зависимости от пищевой обеспеченности животных, качества пищи, размерной структуры популяций ракообразных и ряда других факторов. Тем не менее реальность полученных величин не вызывает сомнений, поскольку в основу их расчета положены хотя и усредненные, но достаточно вероятные энергетические показатели и зависимости.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА В ПОСЛЕДУЮЩИХ ЗВЕНЬЯХ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ

При рассмотрении общей схемы трофических и метаболических связей ракообразных было отмечено, что эффективность хозяйственно полезной утилизации первичного органического вещества зависит от количества промежуточных звеньев пищевой цепи, вклинивающихся

между автотрофным уровнем продукционного процесса и конечным продуктом. Одним из наиболее важных в этом отношении является звено «фитопланктон — зоопланктон», поскольку оно представляет собой сравнительно короткий путь передачи вещества и энергии первого трофического уровня к планктоноядным рыбам.

Вопрос о потреблении фитопланктона зоопланктоном имеет два аспекта: экологический и физиологический. К экологической стороне проблемы относятся вопросы пищевых связей зоопланктона с планктонными водорослями, к физиологической — энергетического превращения растительной пищи внутри тела животных (Сущенко, 1961 г; Ивлев, 1966). Оба эти аспекта рассмотрены в предыдущих разделах. Здесь необходимо лишь отметить, что, несмотря на всю пестроту количественных взаимоотношений фито- и зоопланктона, в природе в ряде случаев удается установить вполне определенные закономерности. Пожалуй, бесспорным является факт, что за вспышкой фитопланктона через 2—4 недели следует увеличение численности и биомассы зоопланктона (Сущенко, Михалкович, 1961). В свою очередь возросшая популяция животных зачастую приводит к снижению численности популяции фитопланктона. Например, Райтом (Wright, 1958) была показана очень тесная связь между биомассой зоопланктона и величиной выедания фитопланктона ($r=0,969$). Райт предположил также, что в период интенсивного роста популяции зоопланктона дыхание в толще воды должно сильно возрасти. Это возрастание происходит как за счет самого зоопланктона, так и особенно за счет бактерий, которые подвергают окончательной деструкции выделенное с фекалиями неассимилированное вещество фитопланктона. В связи с этим можно ожидать, что интенсивность потребления фитопланктона зоопланктоном будет пропорциональна поглощению кислорода. Проведя ряд определений дыхания с помощью темных склянок и сопоставив полученные данные с величиной выедания фитопланктона, Райт установил тесную корреляцию между этими величинами ($r=0,978$). Прямолинейная зависимость установлена нами по данным Г. Г. Винберга и др. (1958) между биомассой зоопланктона, фитопланктоном и количеством хлорофилла в толще воды (Сущенко, 1961 г). Тесная корреляция между пищевыми потребностями растительнояд-

ного зоопланктона (y , $мгС \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$) и величиной первичной продукции (x , $мгС \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$) была установлена недавно для планктона западной части Тихого океана (Taniguchi, 1973) $\lg y = 0,009 + 0,997 \lg x$ ($r = 0,968$, $P < 0,01$). Хотя такого рода общие зависимости не всегда можно выявить с достаточной четкостью, приведенные примеры вполне убедительно говорят о существовании тесных трофических взаимоотношений между зоо- и фитопланктоном.

Для дальнейших сопоставлений полезно привести некоторые общие показатели, помогающие оценить трофическое значение фитопланктона в условиях водоемов. При самых приближенных расчетах необходимо знать три исходных величины: 1) скорость питания планктонных животных; 2) величину утилизации потребленных водорослей и 3) пищевые потребности животных.

Скорость питания можно приблизительно установить по имеющимся данным о скорости фильтрации воды планктонными ракообразными при потреблении водорослей. В соответствующем разделе мы пришли к выводу, что для пресноводного смешанного зоопланктона характерна величина фильтрации, равная в среднем $1,25 л \cdot мг^{-1}$ сухого веса в сутки. Зная концентрацию «съедобных» водорослей в данном водоеме, можно определить возможную величину потребления фитопланктона зоопланктоном.

Аналогичным образом выше получены усредненные показатели усвояемости растительной пищи (60%) и общих пищевых потребностей смешанной популяции ракообразных (100% биомассы животных).

С помощью указанных величин можно ориентировочно оценить роль фитопланктона в удовлетворении пищевых потребностей зоопланктона в некоторых водоемах, где планктон достаточно хорошо изучен. Для примера взяты оз. Севан и Нарочанские озера Белоруссии (табл. 35). В расчетах общую биомассу зоопланктона сопоставляли с биомассой потребляемой части фитопланктона (для Севана — весь фитопланктон, исключая *Asterionella*; для Нарочанских озер — исключая все крупные формы диатомовых и сине-зеленых). Необходимо попутно отметить, что в связи с уточненными величинами усвояемости и пищевых потребностей животных, положенными в основу расчетов, полученные здесь результа-

**Определение возможной роли фитопланктона в удовлетворении
пищевых потребностей зоопланктона в некоторых озерах**

Озеро	Биомасса, г·м ⁻³		Фильтрацион- ная активность зоопланк- тона в 1 м ³		Суточные пищевые потреб- ности зоопланктона в 1 м ³ , г сырого веса пищи	Отношение биомассы фито- планктона к пищевым потреб- ностям животных	Возможная степень удовлет- ворения пищевых потребно- стей зоопланктона за счет фитопланктона, %	Автор исходных данных
	фитопланктон	зоопланктон	л воды в сутки	кг потребленного фитопланктона				
М. Севан	0,30	0,62	77,5	25,3	0,62	0,484	4,1	Мешкова, 1952
Б. Севан	0,41	0,54	67,0	27,5	0,54	0,758	5,1	Стройкина, 1952
Нарочь	0,46	1,66	211,0	97,1	1,66	0,272	5,7	Петрович, 1954
Мястро	1,80	5,75	719,0	1294,2	5,75	0,313	22,5	Акимова, 1954
Баторин	1,80	4,53	566,0	1018,8	4,53	0,398	22,5	

ты отличаются от опубликованных нами ранее для этих же озер (Сущеня, 1961 г.).

В табл. 35 обращает на себя внимание следующее. Во-первых, сравнительно большая фильтрационная активность животных. В малопродуктивных озерах (Севан, Нарочь) объем фильтрации находится в пределах 67—211, а в высокопродуктивных (Мястро, Баторин) — 566—719 л·м⁻³ в сутки. Эти величины указывают на большую роль зоопланктона как биофильтра в водоемах. Во-вторых, представляет интерес сопоставление пищевых потребностей зоопланктона с наличным количеством потребляемых водорослей. Как видно, биомасса фитопланктона значительно меньше пищевых потребностей животных. Кроме того, ряд видов водорослей в этих озерах слабо используется или вовсе не потребляется зоопланктоном. Вместе с тем биомасса водорослей в этом отношении не является достаточно показательной. Значительно больший интерес представляет сравнение годовой первичной продукции фитопланктона с продукцией зоопланктона, которое позволяет лучше оценить возможное пищевое значение фитопланктона и рассчитать, какое количество органического вещества, синтезированного водорослями, воспроизводится за год в виде растительных животных. Согласно расчетам М. Е. Гамбаря-

на (1968), в оз. Севан даже суммарная продукция фито- и бактериопланктона может обеспечить пищевые потребности планктонных ракообразных лишь при условии очень высокого усвоения потребленной пищи. Если учесть, что значительная часть крупных водорослей не потребляется здесь планктонными животными, то пищевое значение фитопланктона следует признать еще меньшим. По данным, приведенным в работе Гамбаряна, среднюю величину годовой первичной продукции фитопланктона в оз. Севан можно оценить в $5 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$. Продукция зоопланктона (Мешкова, 1953) составляет около 3 г, или $1,65 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-3}$ в год. Следовательно, в рачковом планктоне воспроизводится в течение года около 30% общей продукции фитопланктона. Такую величину можно считать очень высокой. В действительности она, по-видимому, ниже, так как фитопланктон не является единственным источником пищи для ракообразных.

Аналогичные сопоставления можно сделать и для оз. Глубокого, в котором хорошо изучена первичная и вторичная продукция (Щербаков, 1953, 1956, 1967). В 1947 г. первичная продукция в озере составляла 107 тыс. кг органического вещества, в 1948 г. — 53 тыс. кг. Продукция планктонных растительноядных ракообразных достигает 25 тыс. кг. Сравнивая эти величины в калорическом выражении, получаем, что в виде планктонных ракообразных воспроизводится примерно 12—24% органического вещества, заключенного в продукции фитопланктона. Очевидно, что при учете всего растительноядного зоопланктона этот процент несколько возрастет. Не следует забывать, однако, что в целом биотический баланс в оз. Глубоком является отрицательным, что указывает, очевидно, на большую роль в данном водоеме аллохтонного органического вещества. Характер водосборной площади, определяемый заболоченностью, хорошо согласуется с этим.

Рассмотренные примеры дают основание полагать, что в первом гетеротрофном звене может быть воспроизведена примерно $1/8$ — $1/4$ часть, или 12,5—25% общего количества вещества, накопленного организмами фитопланктона. Такое соотношение следует признать высоким. Оно значительно превосходит экологическую эффективность популяций, равную в среднем 10%, которая, по мнению Слободкина (Slobodkin, 1962), является наибо-

лее вероятной. Следует отметить, что рассчитанные нами величины близки к данным ряда других авторов по экологической эффективности популяций водных и наземных животных (Patten, 1959; Phillipson, 1966; Reeve, 1966 и др.). Так, для пелагических мизид установлены пределы колебания этого показателя — 19—29% (Clutter, Theilacker, 1971), для почвенных членистоногих — 8—30% (Engelman, 1961). Для морского зоопланктона некоторые авторы указывают еще более высокие значения — порядка 30—50% (Ketchum, 1962; Steeman-Nielsen, 1962; Cugl, 1962), однако столь высокая валовая экологическая эффективность популяций вызывает большие сомнения.

Поскольку исходную основу для развития всех последующих звеньев пищевой цепи создают автотрофные организмы, то в общем плане конечная продукция должна быть выше там, где процесс первичного продуцирования идет интенсивнее. Между ними, однако, находятся промежуточные трофические звенья, в которых неизбежно тратится часть вещества, созданного первичными продуцентами. В результате в виде рыбы воспроизводится лишь какой-то процент от общего количества энергии, аккумулированной фитопланктоном. Величина показателя воспроизводства, несомненно, определяется общими особенностями биотического круговорота вещества в данном водоеме. Найти показатель воспроизводства можно пока только для прудов, в которых удастся точно учесть конечное звено — рыбу. Практически определение процента воспроизводства органического вещества в теле рыб по отношению к первичной продукции было сделано лишь в двух случаях. Г. Г. Винберг (1937) сравнивал рыбопродукцию с чистой первичной продукцией планктона в 4 прудах Обираловского опытного хозяйства. Оказалось, что общие затраты энергии карпом на энергетический и пластический обмен составляли в среднем для всех 4 прудов 20,8% чистой первичной продукции. В. С. Ивлев (1939), сравнивая рыбопродукцию с валовой первичной продукцией в 5 опытных прудах Мосрыбвтуза, получил величину воспроизводства первичного органического вещества в теле рыб 5—20%.

Аналогичные расчеты проведены нами на основании данных по первичной продукции планктона и рыбопродукции в 5 опытных прудах рыбхоза «Шеметово»

(БССР). Наряду с определением процента воспроизводства первичного органического вещества в теле рыб было установлено также относительное значение трех основных групп водорослей (синне-зеленых, диатомовых и зеленых с протококковыми) в фитопланктоне каждого пруда (табл. 36).

В полученных результатах обращает на себя внимание следующее. В 1954 г. при разной эффективности азотных и фосфорных удобрений в прудах на 1 кг рыбопродукции приходилось 22,6—34,7 тыс. ккал энергии первичного органического вещества. Если принять, что калорийность 1 кг сазана равна 1000 ккал, то рыбопродукция в прудах составит по отношению к валовой первичной продукции 2,9—4,4%. В 1955 г. благодаря совместному внесению в пруды азотно-фосфорных удобрений первичная продукция в них сильно возросла (в 1,5—14 раз по сравнению с предыдущим годом). Рыбопродукция также заметно увеличилась, но совершенно непропорционально

Таблица 36

Эффективность воспроизводства органического вещества в теле рыб по отношению к величине первичной продукции

Год	№ пруда	Удобрение, кг·га ⁻¹	Относительное значение водорослей, % общей биомассы			Валовая первичная продукция за сезон, тыс. ккал (ПП)	Рыбопродукция, кг·га ⁻¹ (РП)	Количество первичного органического вещества, приходящегося на 1 кг рыбы за сезон, тыс. ккал	РП : ПП, %
			зеленые и протококковые	диатомовые	синне-зеленые				
1954	1	Контроль	97,1	0,6	2,3	2485	71,6	34,7	2,9
	2	230	94,5	2,5	3,0	2485	110,0	22,6	4,4
	3	230	67,8	6,2	26,0	7840	231,3	33,9	3,0
		433	—	—	—	—	—	—	—
	4	200	—	—	—	2485	92,2	26,9	3,7
1955	5	270	—	—	—	4160	171,7	24,2	4,1
		450	—	—	—	—	—	—	—
	1	Контроль	68,5	18,8	12,7	2030	126,3	16,1	6,2
1955	2	50	77,5	12,2	10,1	9020	179,7	50,1	2,0
	3	100	69,0	9,8	21,2	11310	122,5	91,9	1,1
	4	200	64,5	5,2	31,3	34460	279,8	123,1	0,8
	5	300	79,3	1,3	19,4	36640	260,0	180,8	0,5

возрастанию первичной продукции. Об этом красноречиво говорит отношение РП ПП (табл. 36). Только в контрольном неудобрявшемся пруду оно было высоким по сравнению с 1954 г., в остальных же прудах по мере увеличения первичной продукции этот показатель закономерно снижался с 2 до 0,55%. Таким образом, количество энергии, заключенное в первичном органическом веществе, в расчете на 1 кг рыбы в 1955 г. сильно увеличилось, составив за сезон 50—180 тыс. ккал. Следовательно, хотя общая рыбопродуктивность прудов благодаря применению удобрений и возросла в этом году, но с точки зрения использования первичной продукции она была менее эффективной, чем в 1954 г. Характерно, что параллельно со снижением эффективности наблюдается четкое увеличение количества непотребляемых водорослей в фитопланктоне — сине-зеленых и диатомовых.

Процент воспроизводства первичного органического вещества в биомассе рыб является важным показателем общей направленности продукционного процесса в водоеме, так как в конечном счете он отражает степень утилизации продукции кормовыми для рыб организмами и степень утилизации последних рыбами. Это наглядно подтверждается рассмотренным примером. Оказалось, что чем лучше пруд удобрен и чем выше его первичная продукция, тем большая часть созданного в нем органического вещества разлагается без аккумуляции в теле рыб.

В свете этих фактов заслуживает внимания высказывание Войнаровича (1959) по данному вопросу применительно к озерам. Ссылаясь на рыбохозяйственный опыт Германии и Польши, он отмечает, что рыбопродукция олиготрофных водоемов может обогнать продукцию эвтрофных. Объясняется это тем, что в олиготрофных водоемах рыбопродуктивность определяется сигом, а в эвтрофных — лещом. Сиг лучше использует небогатые пищевые возможности олиготрофного водоема, он в больших количествах потребляет посредников, питающихся за счет первичной продукции. В эвтрофных же водоемах не хватает посредников между первичной продукцией и лещом, в связи с чем последний не использует в должной степени значительно более богатые запасы первичного органического вещества. В таких водоемах, как указывает Войнарович, вместо рыбного мяса образу-

ются преимущественно иловые отложения. С этим нельзя не согласиться.

Провести аналогичные сопоставления применительно к морским водоемам пока невозможно. Имеющиеся данные позволяют лишь считать, что по-видимому, в них первичная продукция фитопланктона полностью или почти полностью потребляется растительноядным зоопланктоном. Это можно проиллюстрировать некоторыми примерами. Так, при изучении продуктивности планктона тропической части Атлантического океана (Суценья, Фищенко, 1964, 1965, 1966) было установлено, что величина суточной первичной продукции в эвфотическом слое равна $250 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2}$, или $5,275 \text{ г}$ сырого вещества фитопланктона. Биомасса зоопланктона¹ в слое $0-100 \text{ м}$ в этом районе близка к 3 г сырого веса под 1 м^2 . Сухой вес зоопланктона (из расчета 15% сырого) составит примерно 450 мг . Известно, что средняя интенсивность дыхания смешанного морского зоопланктона равна $0,125 \text{ мгС} \cdot \text{мг}^{-1}$ сухого веса в сутки (Menzel, Ryther, 1961). Следовательно, на дыхание 450 мг планктона требуется 56 мгС в сутки. Таким образом, при указанной величине первичной продукции около 22% ее должно тратиться на дыхание зоопланктона в зоне фотосинтеза. Следует, однако, учесть, что синтезируемое фитопланктоном органическое вещество служит источником пищи зоопланктону во всей толще воды, а не только в зоне фотосинтеза, поэтому правильнее учитывать количество животных по меньшей мере в слое $0-500 \text{ м}$. Средняя биомасса зоопланктона в этом слое Южного пассатного течения составляет по тем же данным $6,5 \text{ г}$ сырого, или около 975 мг сухого веса под 1 м^2 . В процессе дыхания этой массы животных должно окисляться 122 мг С в сутки, что равно примерно половине суточной величины первичной продукции. Кроме того, определенное количество энергии тратится животными на процессы роста. Если взять уже использованную выше экологическую эффективность популяций, то при K_2 $0,25$ и усвояемости $0,6$ пищевые потребности животных составят $271 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2}$ в сутки, что заметно превышает уровень первичной продукции в этом районе. Примерно такую же разницу получаем, если

¹ Данные по биомассе зоопланктона любезно предоставлены автору сотрудником отдела планктона ИнБЮМ АН УССР А. А. Шмелевой.

возьмем полученное на пресноводном планктоне соотношение, согласно которому на 1 г биомассы животных требуется 1 г сырого веса пищи. В данном случае биомасса животных $6,5 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ оказывается выше величины первичной продукции ($5,275 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$).

Вывод о полном потреблении продукции фитопланктона растительноядным зоопланктоном сделан также для Черного моря (Петипа, 1967а). Согласно расчетам этого автора, 2 вида акарции из эпипланктонного сообщества и 2 вида калянуса из батипланктонного способны потребить соответственно 4—29 и 80—90% всей потенциальной первичной продукции в толще воды. Значительно меньшую роль играют здесь эпипланктонные популяции ветвистоусых (Павлова, 1967а), выедающие всего 0,23% потенциальной продукции фитопланктона за сутки.

Из изложенного вполне очевидно не только роль планктонных ракообразных в утилизации первичного органического вещества, но и значение детального изучения всех звеньев и трофических уровней, определяющих общую величину и направленность потока энергии в водоемах различного типа. С точки зрения выхода конечного продукта исключительно важно знать, по каким цепям и с какой эффективностью идет трансформация вещества и энергии в экологических системах.

Нельзя не отметить, что несмотря на значительные пробелы в изучении питания и отдельных элементов энергетического баланса у ракообразных, изложенные выше материалы позволили достаточно широко рассмотреть проблему превращения вещества и энергии на уровне организма, видовой популяции и смешанного планктонного сообщества. Установленные при этом закономерности и количественные показатели интенсивности потока энергии в расчете на единицу биомассы животных могут служить основой для оценки функциональной роли ракообразных в продукционных процессах в водоемах.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболмасова Г. И. Интенсивность дыхания у краба *Xantho hydrophilus* из Черного моря. Гидробиол. журн., 1969, V, 4.
- Аболмасова Г. И. Питание и анализ некоторых элементов баланса энергии у черноморских крабов. Гидробиол. журн., 1970, VI, 6.
- Аболмасова Г. И. Биология и баланс энергии некоторых видов крабов Черного моря. Автореф. канд. дисс. Севастополь, 1971.
- Акимова О. Д. Биомасса фитопланктона озер Нарочанской группы и других озер Белоруссии. Уч. зап. БГУ им. В. И. Ленина (сер. биол.), 17 Минск, 1954.
- Арбузова К. С. Дыхание основных организмов, обрастающих суда на Черном море. Рыбн. хоз-во СССР, 1957, 2.
- Аудулев К. К. Экспериментальное изучение поедания водорослей рода *Microcystis* (Kütz.) Elenk инфузориями. В сб.: Цветение воды. Киев, 1968.
- Базикалов А. Я. Некоторые данные по биологии *Acanth-gammarus (Brachyuroopsis) grewingki* (Dyb.). Тр. Байкальской лимнол. ст., 14. Иркутск, 1954.
- Беклемишев К. В. О взаимоотношениях морского зоо- и фитопланктона. Автореф. канд. дисс. М., 1953.
- Беклемишев К. В. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях. Зоол. журн., 1954, 33, вып. 6.
- Беклемишев К. В. О влиянии выедания копеподами диатомей на ход численности последних на примере дальневосточных морей. Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 13. М., 1955.
- Беклемишев К. В. Избыточное питание зоопланктона и вопрос об источниках пищи донных животных. Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 8. М., 1957.
- Бекман М. Ю. Биология *Gammarus lacustris* прибайкальских водоемов. Тр. Байкальской лимнол. ст., 14. Иркутск, 1954.
- Беляцкая Ю. С. Применение поплавкового микрореспирометра к измерению газообмена у планктонных животных. ДАН БССР, 1959, 3, 1.
- Беляцкая Ю. С. Бактериопланктон озер Нарочь, Мясстро, Баторин и его значение в питании зоопланктона. Автореф. канд. дисс. Минск, 1959а.
- Бенинг А. Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси, 1941.
- Бенько К. И. Питание черноморских мизид. Вопросы экологии водных организмов. (По материалам IV экологич. конференции). М., 1962.
- Биргер Т. И. Пищевая ценность для рыб беспозвоночных Днепра и Днепроовско-Бугского лимана. Тр. совещания по физиол. рыб. (Тр. совещаний. вып. 8). М., 1958.

Богатова И. Б. Количественные данные о питании *Cyclops strenuus* Fisch. и *Cyclops viridis* Jurine. Тр. Саратов. отд. Касп. филиала ВНИРО, 1. Саратов, 1951.

Богатова И. Б. Питание дафний и диаптомусов в прудах. Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та прудового рыбн. хоз-ва, 13. М., 1965.

Богатова И. Б. Экспериментальное исследование питания *Daphnia longispina* Müll. и *Daphnia pulex* (De Geer). Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та прудового рыбн. хоз-ва, 14. М., 1966.

Богатова И. Б. К вопросу о питании *Moina rectirostris* (Leydig). Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та прудового рыбн. хоз-ва, 15. М., 1967.

Бокова Е. Н. Кормовая ценность бентоса Северного Каспия. Зоол. журн., 1946, 25, 6.

Бокова Е. Н. Питание *Idothea baltica* в Черном море. Тр. Карадаг. биол. ст., 12. Феодосия, 1952.

Боровицкая М. П. Биология бокоплава *Gammarus pulex* L. в водоемах Ленинградской области и его рыбохозяйственное значение. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 7. М., 1956.

Бородич П. Д. Горизонтальное распределение планктона в Волжском отроге. Тр. биол. ст. «Борок», вып. 1. Ярославль, 1950.

Брагинский И. П., Береза В. Д. и др. «Пятна цветения», пагонные массы, выбросы сине-зеленых водорослей и происходящие в них биологические процессы. В сб.: Цветение воды. Киев, 1958.

Брискина М. М. Материалы по биологии развития и размножения некоторых морских и пресноводных амфипод. Тр. Карадаг. биол. ст., 10. Феодосия, 1950.

Бродский К. А. Веслоногие рачки дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна. Определители по фауне. М.—Л., 1950.

Бродский С. Я. Биологические основы развития промысла речного рака на Украине. Вопросы экологии, 1. Киев, 1957.

Васильева Г. А. Экология некоторых видов *Cladocera* как объекта разведения живого корма для рыб. Автореф. канд. дисс. М., 1953.

Васильева Г. А. Исследования по экологии ветвистоусых в связи с выращиванием их как живого корма для рыб. Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, 10. М., 1959.

Винберг Г. Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Тр. лимнол. ст. в Косино, 18. М., 1934.

Винберг Г. Г. Некоторые общие вопросы продуктивности озер. Зоол. журн., 1936, 15, 4.

Винберг Г. Г. Наблюдения над интенсивностью дыхания и фотосинтеза планктона рыбоводных прудов. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщ. 3. Тр. лимнол. ст. в Косино, 21. М., 1937.

Винберг Г. Г. Некоторые данные по биомассе планктона озер БССР. Уч. зап. БГУ им. В. И. Ленина (сер. биол.), 17. Минск, 1954.

Винберг Г. Г. и др. Гидробиологические исследования на рыбоводных прудах БССР. Тр. биол. ст. на оз. Нарочь, 1. Минск, 1958.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.

Винберг Г. Г., Ивлеев В. С., Платова П. П., Россолимо Л. Л. К методике определения органического вещества. Опыт calorической оценки кормовых запасов водоема. Тр. лимнол. ст. в Косино, 20. М., 1935.

Винберг Г. Г., Анисимов С. И. Математическая модель водной экосистемы. В сб.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., 1966.

Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря. Тр. Биогеохим. лаб., вып. 3. М., 1935.

Виноградов М. Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., 1968.

Виноградова З. А. О химическом составе беспозвоночных Черного моря и его изменениях. Тр. Карадаг. биол. ст., 7. Феодосия, 1949.

Виноградова З. А. К познанию химического состава кормовых организмов и рыб Черного моря. Тр. совещания по физиологии рыб (Тр. совещаний, вып. 8). М., 1958.

Виноградова З. А. Динамика биохимического состава и калорийности планктона Черного моря в сезонном и географическом аспектах. Научн. зап. Одесской биол. ст. (на украинском яз.), вып. 2. Одесса, 1960.

Виноградова З. А. Биохимический состав и калорийность двух видов мизид (*Misidae*) Черного моря. Научн. зап. Одесской биол. ст. (на украинском яз.), вып. 2. Одесса, 1960а.

Войнарович Э. Вопросы хозяйственно ценной продукции замкнутых стоячих водоемов с точки зрения продукционной биологии. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутренних вод. М.—Л., 1959.

Гаевская Н. С. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. II. Методы получения бактериологически чистых *Cladocera*, *Ostracoda*, *Rotatoria*. Зоол. журн., 1938, 17, вып. 6.

Гаевская Н. С. О методах выращивания живого корма для рыб. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 3. М., 1941.

Гаевская Н. С. Опыт установления кормового коэффициента для *Daphnia magna* в полевых условиях. Зоол. журн., 1945, 24, вып. 2.

Гаевская Н. С. Трофическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи. В сб., посвященном памяти акад. С. А. Зернова. М.—Л., 1948.

Гаевская Н. С. Опыт применения газосветных ламп для культивирования протококковых водорослей. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1952, 7.

Гаевская Н. С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Бюлл. Московск. об-ва исп. природы, отд. биол., 1956, 5.

Гаевская Н. С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. IV. Питание *Idotea baltica* (Pallas) (*Isopoda*). Зоол. журн., 1958, 37, вып. 11.

Гаевская Н. С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М., 1966.

Гамбарян М. Е. Микробиологические исследования озера Севан. Ереван, 1968.

Грезе И. И. Питание бокоплава *Dexamine spinosa* в Черном море. Тр. Севастоп. биол. ст., 16. Севастополь, 1963.

Дзюбан Н. А. О питании некоторых *Cyclopidae*. ДАН СССР, 1937, 17, 6.

Дзюбан Н. А. Новые данные о питании некоторых *Cyclopidae*. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 2. М., 1939.

Ермолаева Л. М. О питании рачка бокоплава *Gammarus lacustris* Sars. Зоол. журн., 1962, 41, вып. 8.

Ерохин В. Е. Потребление внешних метаболитов водорослей морскими беспозвоночными. Автореф. канд. дисс. Севастополь, 1971.

Жукова А. И. Значение микроорганизмов в питании кормовых беспозвоночных Азовского моря. Информ. сб. Всесоюз. п.-п. ин-та морского хоз-ва и океаногр. (ВНИРО), 1, 1957.

Зелзинская Л. М. К изучению естественной смертности некоторых организмов пелагиали Черного моря. В кн.: Экологическая биогеография контактных зон моря. Киев, 1968.

Зернов С. А. Общая гидробиология. М.—Л., 1934.

Зернов С. А. Общая гидробиология. М.—Л., 1949.

Иванова М. Б. Влияние температуры и активной реакции воды на дыхание и скорость фильтрации *Daphnia pulex* (De Geer). Гидробиол. журн., 1965, 1, 5.

Иванова М. Б. О некоторых количественных закономерностях фильтрации *Cladocera*. ДАН СССР, 1966, 170, 3.

Иванова М. Б. Влияние концентрации пищи на скорость фильтрации у *Cladocera*. Журн. общ. биол., 1970, XXXI, 6.

Ивлев В. С. Материалы по изучению баланса в озере. Тр. лимнол. ст. в Косино, 21, М., 1937.

Ивлев В. С. О превращении энергии при росте беспозвоночных. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1938, 47 (4).

Ивлев В. С. Энергетический баланс карпов. Зоол. журн., 1939, 18, вып. 2.

Ивлев В. С. Эксперим. экол. питания рыб. М., 1955.

Ивлев В. С. Элементы физиологической гидробиологии. В сб.: Физиология морских животных. М., 1966.

Карпевич А. Ф. Потребление корма *Pontogammarus maeoticus* Каспийского моря. Зоол. журн., 1946, 25, вып. 6.

Карпевич А. Ф., Богорад Г. Питание креветки *Leander adspersus*. Зоол. журн., 1940, 29, вып. 1.

Кастальская-Карзинкина М. А. Материалы по питанию дафний. Зоол. журн., 1942, 21, вып. 4.

Касымов А. Г. Биология бокоплава *Pontogammarus robustoides* (Grimm). Зоол. журн., 1960, 39, вып. 8.

Касымов А. Г. Экологические особенности бокоплава *Pontogammarus robustoides* (Grimm) Mart., интродуцированного в Мингечаурское водохранилище. Вопросы экологии, 5 (по материалам IV экологич. конф.). М., 1962.

Кашкин Н. И. К вопросу о потреблении животными тканей растений пресных вод умеренных широт. Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та, 3 (7). Л., 1961.

Кизеветтер И. В. О кормовой ценности планктона Охотского и Японского морей. Изв. Тихоокеанск. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и океаногр., 39. Владивосток, 1954.

Клековски Р., Шушкина Э. А. Энергетический баланс *Macrocylops albidus* (Jur) в период его развития. В сб.: Экология водн. организмов. М., 1966.

Кожова О. М. Питание *Epishura baicalensis* Sars (*Copepoda*) (*Calanoida*) на оз. Байкал. ДАН СССР, 1953, 90, вып. 2.

Кожова О. М. К биологии *Epishura baicalensis* Sars в оз. Байкал. Изв. Биол.-геогр. н.-и. ин-та при Иркутск. ун-те, 1956, 16, 1—4.

Комарова И. В. Изучение питания *Cariodaphnia quadrangula* (Müller), *C. pulchella* (Sars), *Moina rectirostris* Leydig, *M. branchyata* (Jurine), *M. macropora* (Straus) и *Diaphanosoma brachyurum* Leiven. Тр. Всесоюз. ин-та прудов. рыбн. хоз-ва, 14. М., 1966.

Крючкова Н. М. Использование пищи на рост *Moina rectirostris* Leydig. Зоол. журн., 1967, 46, вып. 7.

Крючкова Н. М. Роль зоопланктона в процессах самоочищения водоемов. Автореф. канд. дисс. Минск, 1968.

Крючкова Н. М., Кондратьев В. Г. Зависимость скорости фильтрационного питания от температуры у некоторых представителей отряда ветвистоусых ракообразных. ДАН БССР, 1966, 10, 2.

Куделина Е. М., Журавлева С. К. Питание копепод и личинок баянуса в Азовском море. Тр. Азовск. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва, вып. 6. Ростов-на-Дону, 1963.

Кузнецов В. В. Питание и рост растениеядных морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Изв. АН СССР, сер. биол., 1964, 4.

Кузнецов С. И. Основные пути изучения микрофлоры водохранилищ. Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, 3 (6). М., 1960.

Куренков И. И. К биологии дальневосточных пресноводных креветок. Тр. Амурск. ихтиол. эксп. 1945—1949 гг., 1. Владивосток, 1950.

Куренков И. И. Питание речного рака. Тр. Мосрыбвуза, 4. М., 1951.

Куренков И. И. Некоторые данные по экологии дальневосточных креветок в связи с возможностью их акклиматизации. Тр. Мосрыбвуза, 9. М., 1958.

Лагунов Л. Л., Рехина Н. И. Технология продуктов из беспозвоночных. М., 1967.

Ланская Л. А., Пшенина Т. И. Содержание белка, жира, углеводов и золы в некоторых массовых планктонных водорослях Черного моря, выращенных в культурах. Тр. Севастоп. биол. ст., 14. Севастополь, 1961.

Лебедева М. Н. Бактериальные нити, вынесенные из сероводородных глубин Черного моря, как возможный объект питания зоопланктонов-фильтраторов на примере *Calanus helgolandicus*. Тр. Севастоп. биол. ст., 11. Киев, 1959.

Леванидов В. Я. Питание водяных осликов аллохтонным материалом. Автореф. канд. дисс. М., 1946.

Леванидов В. Я. Значение аллохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика. Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 1. М., 1949.

Левина Р. И., Крючкова Н. М., Кондратьев В. Г. Потребление кишечной палочки ветвистоусым раком *Daphnia pulex*. ДАН БССР, 1966, 10, 12.

Линдеман Р. Л. Трофодинамический аспект экологии. Усп. совр. биол., 1943, 16, вып. 5.

Липеровская Е. С. О питании пресноводных *Ostrácodea*. Зоол. журн., 1948, 27, вып. 2.

Макфедьен Э. Экология животных. М., 1965.

Маликова Е. М. Химический состав некоторых кормовых беспозвоночных. Тр. Латв. отд. ВНИРО, вып. 1. Рига, 1953.

Маликова Е. М. Биохимический состав кормовых беспозвоночных. Тр. совещ. по физиол. рыб. (Тр. совещания, вып. 8). М., 1958.

Маловицкая Л. М., Сорокин Ю. И. К вопросу о питании некоторых видов диаптомид (*Copepoda, Calanoida*) бактериями. ДАН СССР, 1961, 136, 4.

Маловицкая Л. М., Сорокин Ю. И. Экспериментальное исследование питания *Diaptomus* (*Crustacea, Copepoda*) с помощью С-14. Тр. Ин-та биологии водохранилищ, 4 (7). М., 1961а.

Мануйлова Е. Ф. К вопросу о связи развития *Cladocera* с пищевым фактором. ДАН СССР, 1953, 90, 6.

Мануйлова Е. Ф. Некоторые данные о динамике численности ветвистоусых рачков в озерах в связи с термическим и пищевым факторами. Тр. проблемн. и темат. совещ., вып. 2. (Проблемы гидробиол. внутр. вод). М.—Л., 1954.

Мануйлова Е. Ф. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков. Тр. биол. ст. «Борок», 2. М., 1955.

Мануйлова Е. Ф. К вопросу о значении численности бактерий в развитии ветвистоусых рачков в естественных условиях. ДАН СССР, 1958, 120, 5.

Мешкова Т. М. О причине угнетенного состояния пелагической дафнии оз. Севан в весенний период. ДАН АрмССР, 1951, 14, 3.

Мешкова Т. М. Зоопланктон оз. Севан. (Биология и продуктивность). Тр. Севан. гидробиол. ст., 13. Ереван, 1953.

Мионов Г. Н. О питании некоторых планктонных организмов Черного моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 7, вып. 2. М.—Л., 1941.

Монаков А. В. О питании свободноживущих пресноводных веслоногих (*Copepoda, Crustacea*). В сб.: Трофология водных животных. М., 1973.

Монаков А. В., Сорокин Ю. И. Опыт изучения хищного питания с помощью изотопной методики у циклопов. ДАН СССР, 1959, 125, 1.

Монаков А. В., Сорокин Ю. И. Применение изотопной методики к изучению питания циклопов и их науплиальных стадий бактериальным кормом. Изв. АН СССР, сер. биол., 1960, 6.

Монаков А. В., Сорокин Ю. И. Экспериментальное изучение питания дафний с помощью С-14. ДАН СССР, 1960а, 135, 6.

Монаков А. В., Сорокин Ю. И. Количественные данные о питании дафний. Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, 4 (7). М., 1961.

Мордухай-Болтовская Э. Д. Предварительные данные по питанию хищных кладоцер *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes*. ДАН СССР, 1958, 122, 4.

Мордухай-Болтовская Э. Д. О питании хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes*. Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, 1960, 6.

Одум Е. Экология. М., 1968.

Остапеня А. П. Калорийность тотального планктона Мексиканского залива и Кубинской платформы. В кн.: Исследования центр.-америк. морей (по материалам Советско-Кубинской морск. эксп.), 1. Киев, 1966.

Остапеня А. П. Калорийность водных беспозвоночных животных и энергетическая оценка взвешенного органического вещества в водоемах. Автореф. канд. дисс. Минск, 1968.

Остапеня А. П. Расчет калорийности сухого вещества водных организмов. Гидробиол. журн., 1968а, 4, 2.

Остапеня А. П., Сергеев А. И. Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных. *Вопр. ихтиол.*, 1963, 3, 1 (26).

Остапеня А. П., Сушня Л. М., Хмелева Н. Н. Калорийность планктона тропической зоны океана. *Океанология*, 1967, 7, вып. 6.

Остапеня А. П., Павлютин А. П., Бабицкий В. А., Инкина Г. А. Трансформация энергии пищи некоторыми видами планктонных ракообразных (*Cladocera*). *Журн. общ. биол.*, 1968, 29, 3.

Павельева Е. Б. Эффективность потребления жгутиковых *Pleuromonas* некоторыми ракообразными. В сб.: *Биол. внутр. вод. Информ. бюлл.*, 1973, 19.

Павлова Е. В. О пищевых потребностях кладоцеры *Penilia avirostris* Dana. *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 12, М., 1959.

Павлова Е. В. Пищевые потребности и их удовлетворение у черноморской кладоцеры *Penilia avirostris* Dana. *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 15, Севастополь, 1964.

Павлова Е. В. Уровень обмена некоторых копепод тропической Атлантики. В сб.: *Биология и распределение планктона южных морей*. Киев, 1967.

Павлова Е. В. Потребление энергии популяциями кладоцер в Черном море. В сб.: *Биология и распределение планктона южных морей*. Киев, 1967а.

Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. Бактериальное питание планктонного рачка *Penilia avirostris* Dana из Черного моря. В сб.: *Биология моря*, вып. 19. Киев, 1970.

Павлютин А. П. К методам определения усвояемости пищи у водных животных. *Зоол. журн.*, 1970, 49, 2.

Павлютин А. П., Остапеня А. П. Деструкция органического вещества детрита. *Тр. I Всесоюзн. совещ. по сан. гидробиол.* М., 1970.

Паленичко З. Г. Съедобные беспозвоночные Белого моря. *Петрозаводск*, 1943.

Паттен Б. Концепция информации в экологии. Некоторые аспекты поведения планктонных сообществ. В кн.: *Концепция информации и биол. системы*. М., 1966.

Петипа Т. С. О суточном ритме в питании веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. *ДАН СССР*, 1958, 120, 4.

Петипа Т. С. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 11, М., 1959а.

Петипа Т. С. Питание *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* в Черном море. *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 12, М., 1959б.

Петипа Т. С. Роль ночесветки *Noctiluca miliaris* Sur. в питании *Calanus helgolandicus* Claus. *ДАН СССР*, 1960, 132, 4.

Петипа Т. С. Избирательная способность в питании у *Calanus helgolandicus* Claus. В сб.: *Исследования планктона Черного и Азовского морей*. Киев, 1965.

Петипа Т. С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих рачков *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritcz. *Зоол. журн.*, 1966, 45, вып. 3.

Петипа Т. С. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Calanus helgolandicus* (Claus). В сб.: *Физиология морских животных*. М., 1966а.

Петипа Т. С. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* Claus. В сб.: Биология и распределение планктона южных морей. Киев, 1967.

Петипа Т. С. Об эффективности использования энергии в пелагических системах Черного моря. В сб.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев, 1967а.

Петипа Т. С., Павлова Е. В., Мионов Г. И. Энергетический баланс планктонных организмов из различных экосистем Черного моря. В сб.: Вопросы биоокеанографии. Киев, 1967.

Петипа Т. С., Сорокин Ю. И., Ланская Л. А. Исследования по питанию *Acartia clausi* Giesbr. с помощью радиоуглеродного метода. В сб.: Биология моря, вып. 19. Киев, 1970.

Петренко И. Н. Физиологическая оценка олигохет (энхитреус) и низших ракообразных как корма для молоди осетра. Тр. Саратов. отд. Касп. филиала ВНИРО, 1. Саратов, 1951.

Петрович П. Г. Количественное развитие и распределение зоопланктона в озерах западных областей БССР. Уч. зап. БГУ им. В. И. Ленина (сер. биол.), вып. 17. Минск, 1954.

Печень-Финенко Г. А. Влияние концентрации пищи на эффективность ее усвоения планктонными ракообразными с разным типом питания. Гидробиол. журн., 1973, IX, 5.

Печень Г. А., Кузнецова А. П. Потребление и использование пищи *Daphnia pulex* (De Geer). ДАН БССР, 1966, 10, 5.

Родина А. Г. Бактерии и дрожжевые грибки как пища для *Cladocera*. ДАН СССР, 1940, 29, 3.

Родина А. Г. Опыты по питанию *Daphnia magna*. Зоол. журн., 1946, 25, вып. 3.

Родина А. Г. Растворенные органические вещества в питании *Cladocera*. Зоол. журн., 1948а, 27, вып. 5.

Родина А. Г. Роль бактерий и дрожжевых грибков в питании *Cladocera*. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1948б, 7, 3.

Родина А. Г. Бактерии как пища животных. Природа, 1949, 10.

Родина А. Г. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов. Тр. проблемн. и темат. совещ., вып. 1. (Проблемы гидробиол. внутр. вод., вып. 1). М.—Л., 1951.

Родина А. Г. Возможность использования метода меченых атомов для решения вопроса выборности пищи у водных животных. Зоол. журн., 1957, 36, 3.

Родина А. Г. Микроорганизмы и повышение рыбопродуктивности прудов. М.—Л., 1958.

Родина А. Г. Методы водной микробиологии. Практическое руководство. М.—Л., 1965.

Родина А. Г. Кормовое значение и строение детрита. В сб.: Биол. ресурсы водоемов, пути их реконстр. и использования. (Материалы I съезда ВГБО). М., 1966.

Родина А. Г., Трошин А. С. Применение меченых атомов в изучении питания водных животных. ДАН СССР, 1954, 98, 2.

Россолимо Л. Л. Задачи и установки лимнологии как науки. Тр. лимнол. ст. в Косино, 17. М., 1934.

Рылов В. М. Некоторые наблюдения над захватом сестона у *Diaptomus coeruleus*. Тр. Лен. об-ва естествоиспытателей, 60, вып. 2. М.—Л., 1930.

Рылов В. М. Об отрицательном значении минерального сестона в питании некоторых планктонных *Entomostraca*. ДАН СССР, 1940, 29, 7.

Салманов М. А. Микробиологические процессы в Мингечаурском водохранилище. Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, 3 (6). М., 1960.

Санина Л. В. О биологии *Neomysis vulgaris* I. V. Thompson в Рижском заливе. Тр. НИИ рыбн. хоз-ва ЛатвССР, 3. Рига, 1961.

Свиренко Е. Г. К вопросу о питании черноморских баянусов. Тр. Всесоюз. гидробиол. сб-ва, 10. М., 1960.

Серенков Г. П., Барашков Г. К. Биохимический анализ морских планктонных дальневосточных диатомовых. Вестн. МГУ, 1954, 12.

Серенков Г. П., Пахомова М. В. Исследование азотистого комплекса некоторых видов диатомовых водорослей. Вестн. МГУ, 1955, 12.

Серенков Г. П., Пахомова М. В. Биохимическое исследование двух видов диатомовых водорослей. Вестн. МГУ, 1959, 2.

Скадовский С. Н. Дафнии в качестве седиментаторов. Тр. лаб. генезиса сапропеля Ин-та горючих ископаемых АН СССР, вып. 2. М., 1941.

Смирнов Н. Н. Изменения химического состава протококковых водорослей в зависимости от химического режима среды. Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром и хоз-ва, 10. М., 1959.

Смирнов Н. Н. Величина годового потребления беспозвоночными трех полупогруженных токсиконосных растений. В сб.: Первичная продукция морей и внутр. вод. Минск, 1961.

Смирнов Н. Н. Морфофункциональные основы образа жизни ветвистоусых ракообразных. II. Функциональный комплекс хидорид (*Chydoridae*, *Cladocera*), обеспечивающий переваривание пищи. Гидробиол. журн., 1969, V, 6.

Смирнов Н. Н. *Chydoridae* фауны мира. Фауна СССР, новая серия, 101. М.—Л., 1971.

Смирнов Н. Н. Морфофункциональные типы питания ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*, *Crustacea*). В сб.: Трофология водных животных. М., 1973.

Солдатова И. Н., Цихон-Луканина Е. А., Николаева Г. Г., Лукашева Т. А. О трансформации энергии пищи морскими ракообразными. Океанология, 1969а, 9, 6.

Солдатова И. Н., Цихон-Луканина Е. А., Николаева Г. Г., Лукашева Т. А. Усвояемость растительной и животной пищи высшими морскими ракообразными в различных условиях среды. ДАН СССР, 1969б, 184, 6.

Сорокин Ю. И. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. IV. Питание водных беспозвоночных автотрофными бактериями, окисляющими метан и водород. Микробиология, 1959, 28, вып. 6.

Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. В сб.: Планктон и бентос внутренних водоемов. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15). М.—Л., 1966.

Сорокин Ю. И., Мешков А. Н. О применении радиоактивного изотопа углерода для изучения питания водных беспозвоночных. Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, вып. 2 (5). М., 1959.

Сорокин Ю. И., Петипа Т. С., Павлова Е. В. Количественное исследование пищевой роли морского бактериопланктона. Океанология, 1970, 10, 2.

Стройкина В. Г. Фитопланктон пелагиали оз. Севан. Тр. Севан. гидробиол. ст., 13. Ереван, 1953.

Стройкина В. Г. Питание гаммарусов в озере Севан. Тр. Севан. гидробиол. ст., 15. Ереван, 1957.

Сущеня Л. М. Влияние зоопланктонных организмов на интенсивность фотосинтеза прудового и озерного планктона. В сб.: Гидробиол. исслед. на рыбовод. прудах БССР. Минск, 1958.

Сущеня Л. М. Расчет пищевой потребности планктонных ракообразных. Тез. докл. VI научн. конф. по изучен. внутр. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1958а.

Сущеня Л. М. Количественные данные о фильтрационном питании планктонных рачков. Научн. докл. высш. школы (биол. науки), 1958б, 1.

Сущеня Л. М. Количественные исследования трофических взаимоотношений пресноводного зоо- и фитопланктона. Автореф. канд. дисс. Минск, 1958в.

Сущеня Л. М. Зависимость скорости фильтрации у планктонных ракообразных от концентрации пищевых частиц. В сб.: Гидробиол. иссл. на рыбоводных прудах БССР. Минск, 1958г.

Сущеня Л. М. Исследование пищевой избирательности у планктонных ракообразных. Научн. докл. высш. школы (биол. науки), 1959, 4.

Сущеня Л. М. О потреблении планктонных водорослей зоопланктоном. Тр. V научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. Минск, 1959а.

Сущеня Л. М. Пищевые потребности планктонных ракообразных, рассчитанные по интенсивности дыхания. Научн. докл. высш. школы (биол. науки), 1961, 4.

Сущеня Л. М. О первичной продукции планктона Рижского залива. Тр. НИИ рыбн. хоз-ва ЛатвССР, 3. Рига, 1961а.

Сущеня Л. М. О первичной продукции планктона Рижского залива Балтийского моря. В сб.: Первичная продукция морей и внутр. вод. Минск, 1961б.

Сущеня Л. М. Некоторые данные о количестве сестона в водах Эгейского, Ионического и Адриатического морей. Океанология, 1961в, 1, вып. 4.

Сущеня Л. М. Использование первичной продукции планктона в последующих звеньях пищевой цепи. В сб.: Первичная продукция морей и внутр. вод. Минск, 1961г.

Сущеня Л. М. Количественные данные о питании и балансе энергии *Artemia salina*. ДАН СССР, 1962, 143, 5.

Сущеня Л. М. Эколого-физиологические особенности фильтрационного типа питания планктонных ракообразных. Тр. Севастоп. биол. ст., 16. Севастополь, 1963.

Сущеня Л. М. Количественные закономерности фильтрационного питания *Artemia salina* L. Тр. Севастоп. биол. ст., 15. Севастополь, 1964.

Сущеня Л. М. Роль амфибионтных ракообразных в трансформации вещества и энергии в прибрежной зоне Черного моря. В сб.: Вопросы биоокеанографии. Киев, 1967.

Сущеня Л. М. Превращение вещества и энергии в популяции амфибионтного бокоплава *Orchestia bottae* M.-Edw. ДАН СССР, 1967а, 176, 3.

Сущеня Л. М. Элементы энергетического баланса амфибионтного бокоплава *Orchestia bottae* M.-Edw. (*Amphipoda—Talitroidea*). В сб.: Физиол. основы экологии водных животных. Сер. «Биология моря», вып. 15. Киев, 1968.

Сущеня Л. М. Детрит и его роль в продукционном процессе в водоемах. Гидробиол. журн., 1968а, 2.

Сущеня Л. М. Количественные закономерности метаболизма и трансформация вещества и энергии ракообразными. Автореф. докт. дисс. М., 1969.

Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972.

Сущеня Л. М. Количественные закономерности питания в связи с обменом и ростом ракообразных. В сб.: Энергетический обмен водных животных. М., 1973.

Сущеня Л. М., Аболмасова Г. И. К анализу калорийности талитрид, обитающих в береговых выбросах водорослей Черного моря. В сб.: Физиол. основы экологии водн. животных. Сер. «Биология моря», вып. 15. Киев, 1968.

Сущеня Л. М., Ветрова С. Н. Весовая характеристика некоторых представителей пресноводного зоопланктона. Уч. зап. БГУ им. В. И. Ленина (сер. биол.), вып. 33. Минск, 1957.

Сущеня Л. М., Кларо Р. Количественные закономерности питания и их связь с балансом энергии у промыслового краба *Mesopippe mercenaria* Say. В сб.: Исследования центр.-америк. морей (по материалам Советско-Кубинской морск. эксп.), вып. 1. Киев, 1966.

Сущеня Л. М., Михалкович В. И. Количество сестона в восточной части Рижского залива летом 1958 г. Тр. НИИРХ ЛатССР, 3. Рига, 1961.

Сущеня Л. М., Финенко З. З. К изучению продуктивности планктона тропической части Атлантического океана. Содержание пигментов в планктоне. Океанология, 1964, 4, вып. 5.

Сущеня Л. М., Финенко З. З. Изучение первичной продукции тропической части Атлантического океана. Океанология, 1965, 5, вып. 6.

Сущеня Л. М., Финенко З. З. Содержание взвешенного органического вещества в водах тропической Атлантики и некоторые количественные соотношения между его компонентами. Океанология, 1966, 6, вып. 5.

Сущеня Л. М., Хмелева Н. Н. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных. ДАН СССР, 1967, 176, 6.

Тамикава Т. Изучение механизма поедания зоопланктоном бактерий в воде. Сообщ. 2. Способность к уничтожению бактерий и количество поедаемых бактерий (на примере *Daphnia*, *Moina*, *Mesocyclops*). Игаку то сэйбупугаку, 1962, 64, 3. (Перевод с японского Г. В. Мельникова. ВИНТИ, № 343779/3. М., 1963).

Уломский С. Н. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер. К вопросу о методе определения видовой биомассы зоопланктона. Тр. проблемн. и тематич. совещ., вып. 1. (Проблемы гидробиологии внутр вод., вып. 1) М.—Л., 1951.

Финенко З. З. Содержание органического вещества в sestone Черного и Азовского морей. В сб.: Исследование планктона Черного и Азовского морей. М., 1965.

Хайлов К. М. О химическом воздействии морских макрофитов на водную среду. Ботанич. журн., 1964а, 49, 3.

Хайлов К. М. Прижизненное выделение органических веществ морскими макрофитами и экологические условия прибрежной зоны. Тр. Мурманск. морского биол. ин-та АН СССР, вып. 5 (9). М.—Л., 1964б.

Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. Киев, 1971.

Хайлов К. М., Финенко З. З. Взаимодействие детрита с высокомолекулярными компонентами растворенного органического вещества морской воды. Океанология, 1968, 8, 6.

Хмелева Н. Н. Трансформация энергии у *Artemia salina*. ДАН СССР, 175, 4.

Хмелева Н. Н. Трансформация энергии у *Artemia salina* L. В сб.: Вопросы биоокеанографии. Киев, 1967а.

Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных. Киев, 1973.

Хмелева Н. Н., Санс Дж. Дыхание и некоторые особенности питания устриц *Crassostrea rhizophorae* Guild. В сб.: Исследование центр.-америк. морей (по материалам Советско-Кубинской морской эксп.), вып. 1. Киев, 1966.

Цихон-Луканина Е. А. Зависимость потребления растительной пищи от веса тела *Idotea baltica*. В сб.: Морское обрастание. Тр. Ин-та океанологии, 85, М., 1967.

Цихон-Луканина Е. А. О трансформации вещества и энергии *Idotea baltica*. Гидробиол. журн., 1970, 3.

Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. Н., Николаева Г. Г. Об усвояемости пищи донными ракообразными Азовского моря и методах его определения. Океанология, 1968, 8, вып. 3.

Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. Н. Усвоение пищи водными беспозвоночными. В сб.: Трофология водных животных. М., 1973.

Чиндонова Ю. Г. Питание некоторых групп глубоководного макропланктона в северо-западной части Тихого океана. Тр. Ин-та океанологии, 30, М., 1959.

Шушкина Э. А. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер. Гидробиол. журн., 1966, 2, 1.

Шушкина Э. А., Печень Г. А. Рационы питания и усвоения пищи хищными циклопами и *Daphnia longispina*, определенные радиоуглеродным методом. В сб.: Биологич. основы рыбн. хоз-ва на внутр. водоемах Прибалтики. Тр. X научн. конф. по внутр. вод. Прибалтики. Минск, 1964.

Щербаков А. П. Продукция органического вещества фитопланктона в Глубоком озере. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 5, М., 1953.

Щербаков А. П. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. Рачковый планктон. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 7, М., 1956.

Щербаков А. П. Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. М., 1967.

Элтон Ч. Экология насекомых животных и растений. М., 1960.

Эрман Л. А. О количественной стороне питания коловраток. Зоол. журн., 1956, 35, вып. 7.

Ялынская Н. С. Значение трофического фактора в заражении ракообразных (*Amphipoda*) паразитами. Гидробиол. журн., 1968, 4, 1.

Яновская Г. Я. Питание веслоногих ракообразных и их личинок в Черном море. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 7. М., 1956.

Baylor E. R., Sutcliffe W. H., Hirschfeld D. S. Adsorption of phosphates onto bubbles. Deep-Sea. Res., 1962, 9.

Baylor E. R., Sutcliffe W. H. Dissolved organic matter in sea water as a source of particulate food. Limnol. a. Oceanogr., 1963, 8.

Beers J. K. Studies on the chemical composition of the major Zooplankton groups in the Sargasso sea of Bermuda. Limnol. a. Oceanogr., 1966, 11, 4.

Beklemishev C. W. Superfluous feeding of marine herbivorous zooplankton. Int. Couns. Explor. Sea. Symposium on Zooplankton production, 6. N. Y., 1961.

Beklemishev C. W. Superfluous feeding of marine herbivorous zooplankton. Rapp. Proc.-verb. Reun. Cons. Perman. Intern. Explor. Mer., 1962, 153.

Berner A. Feeding and respiration in the copepod *Temora longicornis* (Müller). J. Mar. Biol. Ass. U.K., 1962, 42, 2.

Bick H. *Gammarus pulex fossarum* Koch. L. Fisch., 1959, 8.

Birge E. A., Juday C. The inland lakes of Wisconsin. The plankton. Part I. Its quality and chemical composition. Bull. Wisconsin. Nat. Hist. Surv., 1922, 64.

Björkman L., Björkman M., Bresky A., Rennerfelt J. Experiments on the culture of *Chlorella* for food purposes. Acta polytechnica, 176. Chem. including metallurg. ser., 1955, 4, 10.

Blažka P. Metabolism of natural and cultural populations of *Daphnia* related to secondary production. Verh. Int. Ver. Limn., 1966, 16.

Bond R. M. Digestive enzymes of the pelagic copepod *Calanus finmarchicus*. Biol. Bull., 1934, 67, 3.

Borradaile L. A. On the functions of the mouth-part of the common prawn. Proc. Cambridge Phil. Soc., 19. Cambridge, 1916.

Brandt K., Raben E. Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des planktons und einiger Bodenorganismen. Wiss. Meeresuntersuch. N. F., 3. Kiel, 1919.

Buikema A. L. Filtering rate of the cladoceran, *Daphnia pulex* as function of body size, light and acclimation. Hydrobiologia, 1973, 41, 4.

Burns C. W. Relation between filtering rate, temperature, and body size in four species of *Daphnia*. Limnol. a. Oceanogr., 1969, 14, 5.

Cannon H. G. On the feeding mechanism of the fairy shrimp, *Chirocephalus diaphanus* Prevost. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 55. Edinburgh, 1928a.

Cannon H. G. On the feeding mechanism of the copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. Brit. J. Exptl. Biol., 1928b, 6.

Cannon H. G. On the feeding mechanism of certain marine ostracods. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 57. Edinburgh, 1933a.

Cannon H. G. On the feeding mechanism of the *Branchiopoda*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1933b.

- Cannon H. G., Manton S. M. On the feeding mechanism of a mysid crustacean *Hemimysis lamornae*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 54. Edinburgh, 1927.
- Cannon H. G., Manton S. M. On the feeding mechanism of the syncarid crustacea. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 56. Edinburgh, 1928.
- Clutter B. I. Theilacker G. H. Ecological efficiency of a pelagic mysid shrimp; estimates from growth, energy budget, and mortality studies. Fish. Bull. U. S. Dpt. of Commerce, 1971, 69, 1.
- Clemens H. P. Life cycle and ecology of *Gammarus fasciatus* Say. Ohio State Univ. F. T. Stone Inst., Hydrobiol. Contr., 12. Ohio, 1950.
- Colin M. F. Feeding in *Daphnia*. Ph. D. dissertation. Yale Univ. New Haven, Connecticut, 1958.
- Comita G. W. The energy budget of *Diaptomus siciloides* Lill. Verh. Internat. Verein. Limnol., 1964, 15.
- Comita G. W., Schindler D. W. Calorific values of microcrustacea. Science, 1963, 140, 3574.
- Comita G. W., Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XIII. Seasonal change in weight, calorific value and organic matter. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1966, 46, 1.
- Conover R. J. Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. Bull. Bingh. oceanorg. Collect., 15. Bingham, 1956.
- Conover R. J. The feeding behavior and respiration of some marine planktonic Crustacea. Biol. Bull., 1960, 119, 3.
- Conover R. J. Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle. Rapp. Proc.-verb. Reun. Cons. Perman. Intern. explor mer, 1962, 153.
- Conover R. J. Food relation and nutrition of zooplankton. Proc. Symp. Exp. Mar. Ecol. Occasion. publ. 2. Univ. Rhode Island, 1964.
- Conover R. J. Feeding on large particles by *Calanus hyperboreus* (Kröyer). Some Contemp. studies in Mar. Sci. London, 1966.
- Conover R. J. Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. Limnol. a. Oceanogr., 1966a, 11, 3.
- Conover R. J. Assimilation of organic matter by zooplankton. Limnol. a. Oceanogr., 1966b, 11, 3.
- Conover R. J. Reproductive cycle, early development, and fecundity in laboratory populations of the copepod *Calanus hyperboreus*. Crustaceana, 1967, 13, 1.
- Conover R. J., Corner E. D. S. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1968, 48, 1.
- Conover R. J., Marshall S. M., Orr A. P. Feeding and excretion of *Calanus finmarchicus* with reference to the possible role of the zooplankton in the mineralization of organic matter. WHOI Ref., 59. Woods-Hole, Mass., 1959.
- Corner E. D. S. On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. Preliminary observations on the feeding of marine copepod, *Calanus helgolandicus* (Claus). J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1961, 41, 1.
- Corner E. D. S. Phosphorus in marine zooplankton. In: Phosphorus in freshwater and mar. environ. Oxford, 1972.

- Corner E. D. S., Cowey C. B., Marshall S. M. On the nutrition and metabolism of zooplankton. V. Feeding efficiency of *Calanus finmarchicus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1967, **47**, 2.
- Corner E. D. S., Head R. N., Kilvington C. C. The grazing of *Biddulphia* cells by *Calanus helgolandicus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1972, **52**, 4.
- Crane J. Eastern Pacific Expeditions of the New York Zoological Society. 38. Intertidal brachygnathic crabs from the west coast of tropical America with special reference to ecology. Zoologica, 1947, **32**, 1.
- Curl H. Jr. Standing crops of carbon, nitrogen and phosphorus and transfer between trophic levels, in continental shelf waters south of New York Rapp. Proces-verb. Reun. Cons. Perman. Intern. Explor. Mer., 1962, 153.
- Cushing D. H. The effect of grazing in reducing the primary production: a Review. Intern. Coun. Explor. Sea, Symposium «Measurements of primary production in the sea». Bergen, 1957.
- Cushing D. H. The effect of grazing in reducing the primary production: a Review. Rapp. Proces-verb. Reun. Cons. Perman. Intern. Explor. Mer., 1958, 144.
- Cushing D. H. The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics. J. Cons. Perm. Intern. Expl. Mer., 1959, 24.
- Cushing D. H. An estimate of grazing by *Calanus* from field observations: a summary of four papers in preparation by Cushing, Tungate and Vucetic. Intern. Coun. Explor. Sea. Symposium on zooplankton production, 33. N. Y., 1961.
- Cushing D. H. The work of grazing in the sea. In: Grazing in terrestrial and marine environments. Dorking, Engl., 1962.
- Darnell R. M. Trophic spectrum of an estuarine community, based on studies of lake Pontchartrain, Louisiana. Ecology, 1961, **42**, 3.
- Delff Ch. Beiträge zur Kenntnis der chemischen Meerestiere. Wiss. Meeresuntersuch., **14**. Kiel, 1912.
- Dethier V. G. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. Evolution, 1954, **8**, 1.
- Dixon A. Y. Note on certain aspects of the biology of *Cumopsis goodsiri* (van Beneden) and some other crustaceans in relation to their environment. J. Mar. Biol., Ass. U. K., 1944, **26**, 1.
- Edmondson W. T. Trophic relations of the zooplankton. Trans. Amer. Microscop. Soc., 1957, **76**, 3.
- Edmondson W. T. Secondary production and decomposition. Verh. Int. Verein. Limnol., **14**. Stuttgart, 1961.
- Edmondson W. T. Food supply and reproduction of zooplankton in relation to phytoplankton population. Rapp. Proces-Verb. Reun. Cons. Intern. Explor. Mer., 1962, 153.
- Egusa S. Studies on the respiration of the «Kuruma» prawn, *Panaeus japonicus* Bate. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1961, **27**, 7.
- Engelmann M. D. The role of soil arthropods in the energetics of an old field community. Ecol. Monogr., 1961, **31**, 3.
- Emboddy G. C. A preliminary study of the distribution food and reproductive capacity of some fresh-water *Amphipoda*. Int. Rev., ges. Hydrobiol. und Hydrogr., Biol. Suppl., 1911, 3.
- Eriksson S. Studien über die Fangapparate der Branchiopoden. Zool. Bidr. Uppsala, 1934, 15.

- Fenchel T. Studies on the decomposition of organic detritus derived from turtle grass *Thalassia testudinum*. Limnol. a. Oceanogr., 1970, **15**, 1.
- Fleming R. H. The control of diatom populations by grazing. J. Cons. Int. Explor. Mer., 1939, **14**, 2.
- Fryer G. The feeding mechanism of some freshwater cyclopoid copepods. Proc. Zool. Soc. London, 1957, **129**, 1.
- Fuller J. F. Feeding rate of *Calanus* in relation to environmental conditions. Biol. Bull., 1937, **72**, 2.
- Fuller J. F., Clarke G. L. Further experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus*. Biol. Bull., 1936, **70**, 3.
- Gauld D. T. The grazing rate planktonic copepods. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1951, **29**, 3.
- Gauld D. T. Diurnal variations in the grazing of planktonic copepods. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1953, **31**, 3.
- Gauld D. T. The swimming and feeding in crustacean larval: The nauplius larva. Proc. Zool. Soc. London, 1959, **132**, 1.
- Geoghegan M. I. Experiments with *Chlorella* at Jealott's Hill. In: Algal culture from laboratory to pilot plant. Washington, 1953.
- Gibor A. Conversion of phytoplankton to zooplankton. Nature, 1957, **179**, 4573.
- Golley F. B. Energy values of ecological materials. Ecology, 1961, **42**, 3.
- Górecki A. Kalorymeter w badaniach ekologicznych. Ekologia Polska, seria B, 1965, **11**, 2.
- Gummert F., Mefferta M. E., Stratmann H. Nonsterile largescale culture of *Chlorella* in greenhouse and open air. In: Algal culture from laboratory to pilot plant. Washington, 1953.
- Haq S. M. Nutritional physiology of *Metridia lucens* and *Metridia longa* from the Gulf of Maine. Limnol. a. Oceanogr., 1967, **12**, 1.
- Hargrave B. Aerobic decomposition of sediment and detritus as a function of particle surface area and organic content. Limnol. a. Oceanogr., 1972, **17**, 4.
- Harris E., Riley G. A. Chemical composition of the plankton. Bull. Bingham Oceanogr. Collect., **15**. Bingham, 1956.
- Harvey H. W. Note on selective feeding by *Calanus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1937, **22**, 1.
- Harvey H. W., Cooper L. H. N., Lebour M. V., Russel F. S. Plankton production and its control. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1935, **20**, 2.
- Hubbell S. P., Sikora A., Paris O. H. Radiotracer, gravimetric and calorimetric studies of ingestion and assimilation rates of an Isopod. In: Health physics (Official J. H. Ph. Soc.). Oxford—London—New York—Paris, 1965.
- Inoue M. On the amount of food, required by the Japanese spiny lobster, *Panulirus japonicus* kept in cage in relation to size and temperature. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1964, **30**, 5.
- Ivanova M. B. The influence of active water reaction on the filtration rate of *Cladocera*. Pol. Arch. Hydrobiol., 1969, **16** (29), 1.
- Ivanova M. B. Relations between the food concentration, filtration rate and effectiveness of oxygen utilization by *Cladocera*. Pol. Arch. Hydrobiol., 1970, **17**, 1—2.
- Ivlev V. S. Eine Micromethode zur Bestimmung des Kaloriengehalts von Nährstoffen. Biochem. Zeit. 1935, **275**, 1.

- Jai Singh P. Effect of cell concentration on feeding in the freshwater calanoid, *Rhinediaptomus indicus* Kiefer. Indian J. Exptl. Biol., 1972, 10, 1.
- Johannes R. E., Satomi M. Composition and nutritive value of a marine crustacean. Limnol. a. Oceanogr., 1966, 11, 2.
- Johannes R. E., Satomi M. Measuring organic matter retained by aquatic invertebrates. J. Fish. Res. Bd. of Canada, 1967, 24, 11.
- Johannes R. E., Satomi M. Nutrition of Decapod, Palaemonetes pugio, fed the diatom, *Nitzschia closterium*. Bull. Mar. Sci., 1968, 3.
- Jorgensen C. B. Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates. Biol. Rev., 1955, 30.
- Jorgensen C. B. The food of filter feeding organisms. Rapp. Proces-Verb. Reun. Cons. Perman. Intern. Explor. Mer., 1962, 153, 2.
- Jorgensen C. B. Biology of suspension feeding. Oxford—London, 1966.
- Juday C. The annual energy budget of an inland lake. Ecology, 1940, 21, 2.
- Junnasch X. W. Growth of marine bacteria at limiting concentration of organic carbon in sea water. Limnol. a. Oceanogr., 1967, 12, 2.
- Ketchum B. H. Regeneration of nutrients by zooplankton. Int. Couns. Explor. Sea. Symposium on zooplankton production. N. Y., 1961.
- Ketchum B. H. Regeneration of nutrients by zooplankton. Rapp. Proces-Verb. Reun. Cons. Perman. Intern. Explor. Mer., 1962, 153, 2.
- Ketchum B. H., Redfield A. C. Some physical and chemical characteristics of algal growth in mass culture. J. Cell. comp. physiol., 1949, 33, 3.
- Kibby H. V. Energetics and populations dynamics of *Diaptomus gracilis*. Ecol. Monogr., 1971, 41, 4.
- Klekowski R. Z., Shushkina E. A. Ernährung, Atmung, Wachstum und energie-Umformung in *Macrocylops albidus* (Jurine). Verh. Int. Ver. Limnol., 1966, 16.
- Krey J. Chemical determinations of net plankton, with special reference to equivalent albumin content. J. Mar. Res., 1958, 17, 2.
- Krogh A. Conditions of life in the ocean. Ecol. Monogr., 1934, 4, 4.
- Lasker R. Utilization of organic carbon by a marine crustacean: analysis with carbon-14. Science, 1960, 131, 3407.
- Lasker R. Feeding, growth, respiration, and carbon utilization of a euphausiid crustacean. J. Fish. Bd. of Canada, 1966, 23, 9.
- Lefevre M. L'utilisation des algues d'eau douce par les cladoceras. Bull. Biol. France at Belgique, 1942, 73, 3.
- Lindeman R. L. Trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology, 1942, 23, 3.
- Long F. L. Application of calorimetric methods to ecological research. Plant Physiol., 1934, 9, 2.
- Lowndes A. G. The feeding mechanism of *Chirocephalus diaphanus* Prevost, the fairy shrimp. Proc. Zool. Soc. London, 1933, 4.
- Lowndes A. G. The swimming and feeding of certain calanoid copepods. Proc. Zool. Soc. London, 1935, 2.
- Lucas C. E. On certain interrelations between phytoplankton and zooplankton under experimental conditions. J. Cons. Int. Explor. Mer., 1936, 9.

Lucas C. E. The ecological effects of external metabolites. Biol. Rev., 1947, 22 (3).

MacArthur R. Fluctuation of animal populations and a measure of community stability. Ecology, 1955, 36, 3.

MacFadyen A. The meaning of productivity in biological systems. J. Anim. Ecol., 1948, 17, 1.

MacGinitie G. E. Notes on the natural history of several marine Crustacea. Am. Midland Nat., 1937, 18.

MacGinitie G. E., MacGinitie N. Natural history of marine animals. N. Y., 1949.

Marcolini B. M. Alcini esperimenti per l'alimentazione di Cladoceri e Copepodi d'acqua dolce fosforo radioattivo (P-32). Boll. pesca. piscis. Idrobiol. N. S., 1953, 8, 2.

Marshall S. M., Orr A. O. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1952, 30, 3.

Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1955, 34, 2.

Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. IX. Feeding and digestion in the young stages. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1956, 35, 3.

Marshall S. M., Orr A. P. Feeding and digestion in marine Copepods. In: Radioisotopes Scient. Res. Internat. Conf. Oxford—London, 1957.

Marshall S. M., Orr A. P. Some uses of antibiotics in physiological experiments in sea water. J. Mar. Res., 1958, 17, 2.

Marshall S. M., Orr A. P. Feeding and nutrition. In: The physiology of Crustacea, 1. N. Y., 1960.

Marshall S. M., Orr A. P. Food and feeding in Copepods. Rapp. Proces-Verb. Reun. Consil. Perman. Intern Explor Mer., 1962, 153, 2.

Martin J. H. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. IV. The seasonal importance of grazing. Limnol. a. Oceanogr., 1970, 15, 3.

Mason D. T. The growth response of *Artemia salina* (L.) to various feeding regimes. Crustaceana, 1963, 5, 2.

McMahon J. W. Some physical factors influencing the feeding behavior of *Daphnia magna* Straus. Canad. J. Zool., 1965, 43, 4.

McMahon J. W., Rigler F. H. Mechanisms regulating the feeding rate *Daphnia magna* Straus. Canad. J. Zool., 1963, 41, 3.

McMahon J. W., Rigler F. H. Feeding rate of *Daphnia magna* Straus in different foods labelled with radioactive phosphorus. Limnol. a. Oceanogr., 1965, 10, 1.

Menzel D. W., Ryther J. H. Zooplankton in the Sargasso Sea off Bermuda and its relation to organic production. J. Con. Int. Explor Mer., 1961, 26, 3.

Meyer I. A. Beitrage zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung wirbelloser Tiere. Wiss. Meereuntersuch., 16. Kiel, 1914.

Micherdiński W. Kielże rodzaju *Gammarus* Fabr. (*Amphipoda*) w wodach Polski. Acta Zool. Cracoviensia, 1959, 4, 10.

Milner H. W. The chemical composition of algae. In: Algal culture from laboratory to pilot plant. Washington, 1953.

- Minshall G. W. Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland Springbrook community. *Ecology*, 1967, **48**, 1.
- Moberg E. G. Chemical composition of marine plankton. In: Proc. Third Pan.-Pacific Sci. Congr., 1. Tokio, 1928.
- Mullin M. M. Some factors affecting the feeding of marine Copepods of the genus *Calanus*. *Limnol. a. Oceanogr.*, 1963, **8**, 2.
- Mullin M. M. Selective feeding by Calanoid Copepods from the Indian ocean. In: Some contemporary studies in Mar. Sci. London, 1966.
- Mullin M. M., Brooks E. R. Laboratory culture, growth rate and feeding behavior of a planktonic marine Copepod. *Limnol. a. Oceanogr.*, 1967, **12**, 5.
- Naumann E. Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. Ein Beitrag Kenntnis des Stoffhaushalts im Süßwasser. *Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Avd. 2*, 1918, **14**, 31.
- Naumann E. Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. I. Über die Technik des Nahrungserwerbs bei den Cladoceren und ihre Bedeutung für die Biologie der Gewässertypen. *Lunds Univ. Årsskrift, N. F., Avd. 2*, 1921, **17**, 4.
- Naumann E. Spezielle Untersuchungen über Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. II. Über den Nahrungserwerb und die natürliche Nahrung der Copepoden und Rotiferen des Limnoplanktons. *Lund. Univ. Årsskrift, N. F., Avd. 2*, 1923, **19**, 6.
- Nauwerck A. Zur Bestimmung der Filtrierrate limnischer Planktontiere. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 25, 1959, **4**, 1.
- Naylor E. The diet and feeding mechanism of *Idotea*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 1955, **34**, 2.
- Nicholls A. G. Studies on *Ligia oceanica*. II. The processes of feeding' digestion and absorption with description of the structure of the foregut. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 1931, **17**, 3.
- Nilsson-Cantell A. Cirripedenstudien. *Zool. Bidr. Uppsalla*, 1921, **7**.
- Odum E. P., De la Cruz A. A. Detritus as a major component of ecosystems. *Amer. Inst. Biol. Sci. Bull.*, 1963, **13**, 3.
- Odum E. P., Smalley A. E. Comparison of population energy flow of a deposit feeding invertebrate in a salt marsh ecosystem. *Proc. National Acad. Sci. Wash.*, 1959, **45**, 4.
- Odum H. T. Trophic structure and productivity of Silver springs, Florida. *Ecol. Monogr.*, 1957, **27**, 1.
- Orton J. H. On the mode of feeding of the hermit-crab, *Eupagurus bernhardus*, and some other Decapoda. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 1927, **14**, 4.
- Pacaud A. Les amphipodes de la faune nutritive des eaux douces francaises. *Bull. franc. pisciculture*, 1945, 136.
- Paffenhöfer G. A. Caloric content of larve of the brine shrimp *Artemia salina*. *Helg. wiss. Meereunt.*, 1967, **16**, (1/2).
- Pardi L., Papi F. Kinetic and tactic responses. In: *The Physiology of Crustacea*, 2. Oxford—London—New York—Paris, 1961.
- Parsons T. R., Le Brasseur R. J., Fulton J. D. Some observations on the cell size and concentration of phytoplankton blooms. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 1967, **23**, 1.
- Patten B. C. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect. *Ecology*, 1959, **40**, 2.
- Patten B. C. Negentropy flow in communities of plankton. *Limnol. a. Oceanogr.*, 1961, **6**, 1.

- Pennington W. The control of the numbers of freshwater phytoplankton by small invertebrate animals. *J. Ecol.*, 1941, **29**, 2.
- Phillipson J. Ecological energetics. N. Y., 1966.
- Pütter A. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena, 1909.
- Raymont J. E., Gross F. On the feeding and breeding of *Calanus finmarchicus* under laboratory conditions. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, B., 1942, **61**, 3.
- Reeve M. R. The filter-feeding of *Artemia*. I. In pure culture of plant cells. *J. Exp. Biol.*, 1963a, **40**, 2.
- Reeve M. R. The filter-feeding of *Artemia*. II. In suspension of various particles. *J. Exp. Biol.*, 1963b, **40**, 2.
- Reeve M. R. The filter-feeding of *Artemia*. III. Faecal membranes. *J. Exp. Biol.*, 1963b, **40**, 2.
- Reeve M. R. Growth efficiency in *Artemia* under laboratory conditions. *Biol. Bull.*, 1963r, **125**, 1.
- Reeve M. R. Observations on the biology of *Chaetognath*. In: *Some Contemp. in Mar. Sci.* London, 1966.
- Richman S. The transformation of energy by *Daphnia pulex*. *Ecol. Monogr.*, 1958, **28**, 3.
- Richman S. Energy transformation studies on *Diaptomus oregonensis*. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 1964, 15.
- Richman S. The effect of phytoplankton concentration on the feeding rate *Diaptomus oregonensis*. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 1966, 16.
- Riley G. A. Organic aggregates in sea water and the dynamics of their formation and utilization. *Limn. a. Oceanogr.*, 1963, **8**, 4.
- Riley G. A., Stommel H., Bumpus D. F. Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 1949, **12**, 3.
- Ryther J. H. Inhibitory effects of phytoplankton upon the feeding of *Daphnia magna* with reference to growth, reproduction and survival. *Ecology*, 1954, **35**, 4.
- Satomi M., Pomeroy L. R. Respiration and phosphorus excretion in some marine populations. *Ecology*, 1965, **46**, 6.
- Schindler D. W. Feeding, assimilation and respiration rates of *Daphnia magna* under various environmental conditions and their relation to production estimates. *J. Anim. Ecol.*, 1968, **37**, 2.
- Schindler J. E., Comita G. W. The feeding rate of *Diaptomus leptosus*. *Proc. North Dakota Acad. Sci.*, 1966, 20.
- Scott D. The determination and use of thermodynamics data in ecology. *Ecology*, 1965, **46**, 5.
- Sebestyén O. On the food niche of *Leptodora kindtii* Focke (*Crustacea, Cladocera*) in the open water communities of Lake Balaton. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1960, **45**, 2.
- Sitarani P. Water, Nitrogen and calorific values of freshwater organisms. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 1967, **31**, 1.
- Slobodkin L. B. Ecological relationships at the population level. *Amer. Nat.*, 1960, **94**, 3.
- Slobodkin L. B. Growth and regulation of animal populations. N. Y., 1961.
- Slobodkin L. B. Energy in animal ecology. *Adv. in ecol. res.*, **1**, London—New York, 1962.

Slobodkin L. B., Richman S. Calories/gm in species of animals. *Nature*, 1961, **191**, 4785.

Small L. F. Energy flow in *Euphausia pacifica*. *Nature*, 1967, **215**, 5100.

Smalley A. E. Energy flow of a salt marsh grasshopper population. *Ecology*, 1960, **41**, 4.

Smirnov N. N. On the quantity of allochthonous pollen and spores received by the Rybinsk reservoir. *Hydrobiologia*. Hague, 1964, **24**, 1—3.

Spoehr H. A., Milner H. W. The chemical composition of *Chlorella*. Effect of environmental conditions. *Plant Physiology*, 1949, **24**, 1.

Steele J. H. Plant-animal food cycles in the sea. *Nature*, 1960, 4708.

Stemann Nielsen E. The relationship between phytoplankton and zooplankton in the sea. *Rapp. Proces-Verb. Reun. Cons. Perman Intern. Explor. Mer.*, 1962, 153.

Stephens K., Sheldon R. W., Parsons T. R. Seasonal variations in the availability of food for benthos in a coastal environment. *Ecology*, 1967, **48**, 5.

Sushchenya L. M. The amount of seston in the waters of the Aegean, Ionic and Adriatic seas. *Deep Sea Res.*, 1963, **10**, 1—2.

Sushchenya L. M. Food rations, metabolism and growth of Crustaceans. In: *Marine Food Chains*. Edinburgh, 1970.

Sushchenya L. M., Claro Madruga R. Datos cuantitativos de la alimentacion del cangrejo comercial *Menippe mercenaria* (Say) y su relacion con el balance energetico del mismo. *Estudios Inst. Oceanologia*. Habana, 1967, **2**, 1.

Sutcliffe W. H., Baylor E. R., Menzel D. W. Sea surface chemistry and langmuir circulation. *Deep-Sea Res.*, 1963, 10.

Takeuchi Isamu. Food of king crab, *Paralithodes camtschatica* off the west coast of the Kamchatka Peninsula, 1958—1964. *Bull. Hokkaido reg. Fish. Res. Lab.*, 1967, **33**, 1.

Taniguchi A. Phytoplankton-zooplankton relationships in the western Pacific ocean and adjacent seas. *Mar. Biol.*, 1973, **21**, 2.

Teal J. M. Community metabolism in a temperate cold spring. *Ecol. Monogr.*, 1957, **27**, 2.

Teal J. M. Distribution of fiddler Crabs in Georgia salt marshes. *Ecology*, 1958, **39**, 2.

Teal J. M. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology*, 1962, **43**, 3.

Tezuka Yasuhiko. Feeding of *Daphnia* on planktonic bacteria. *Jap. J. Ecol.*, 1971, **21**, 3.

Tsernoglou D., Anthony E. Particle size, water-stable aggregates, and bacterial populations in lake sediments. *Can. J. Microbiol.*, 1971, **17**, 1.

Ueno M. Report on Amphipod Crustacea of the genus *Gammarus*. *Mem. Connect. Acad.*, 1934, 10.

Urry D. L. Observations on the relationship between the food and survival of *Pseudocalanus elongatus* in the laboratory. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 1965, **45**, 1.

Vetter H. Limnologische Untersuchungen über das Phytoplankton und seine Beziehungen zur Ernährung des Zooplankton is Schleim-

see bei Lannenargen am Bodensee. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1937, 34.

Wieser W. Adaptation of two intertidal Isopods. I. Respiration and feeding in *Nasea bidentata* (Adams) (*Sphaeromatidae*). J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1962, 42, 4.

Wieser W. Adaptations of two intertidal Isopods. II. Comparison between *Campeopea hirsuta* and *Nasea bidentata* (*Sphaeromatidae*). J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1963, 43, 1.

Willer A. Nahrungsuntersuchungen bei niederen Wassertiere. I. Nahrungsuntersuchungen bei der Wasserassel (*Asellus aquaticus*). Z. Fischerei, N. F., 1917, 3.

Willer A. Nahrungsuntersuchungen bei dem Flohkrebs (*Gammarus pulex* L.). Z. Fischerei., N. F., 1922, 5.

Wright J. C. The limnology of Canyon Ferry Reservoir. I. Phytoplankton-zooplankton relationships in the euphotic zone during September and October, 1956. Limnol. a. Oceanogr., 1958, 3, 2.

Zenkevich L. A., Birstein J. A. Studies of the deep water fauna and related problems. Deep-Sea Res., 1956, 4, 1.

Yonge C. M. Feeding mechanisms in the invertebrates. Biol. Rev., 1928, 3, 1.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I	
Важнейшие этапы развития исследований по питанию ракообразных	6
Глава II	
Методы изучения питания ракообразных	
Визуальные методы определения величины рациона и скорости фильтрации	11
Изотопный метод изучения питания	18
Методы определения усвояемости пищи	20
Глава III	
Общие особенности питания ракообразных	
Типы питания	24
Общая схема трофических и метаболических связей	29
Состав пищи	33
Избирательное потребление пищи планктонными ракообразными	53
Пища как источник энергии. Калорийность ракообразных	62
Глава IV	
Количественные закономерности фильтрационного питания ракообразных	
Скорость фильтрации воды	76
Зависимость скорости фильтрации от размеров животных и факторов внешней среды	84
Интенсивность фильтрации воды	90
Глава V	
Величина пищевого рациона у ракообразных	
Зависимость рациона фильтраторов от концентрации пищи в среде	98
Величина рациона у потребителей крупных органических остатков	118
Потребление пищи как функция веса тела ракообразных	128
Усвояемость пищи	142
Пищевые потребности, рассчитанные по дыханию. Сопоставление расчетных величин с фактическим потреблением пищи	153
Глава VI	
Значение ракообразных в превращении вещества и энергии в водоемах	
Поток энергии в экосистемах	163
Превращение вещества и энергии популяциями планктонных ракообразных	166
Использование первичной продукции планктона в последующих звеньях пищевой цепи	175
Литература	185

see bei Lannenargen am Bodensee. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1937, 34.

Wieser W. Adaptation of two intertidal Isopods. I. Respiration and feeding in *Nasea bidentata* (Adams) (*Sphaeromatidae*). J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1962, 42, 4.

Wieser W. Adaptations of two intertidal Isopods. II. Comparison between *Campeopea hirsuta* and *Nasea bidentata* (*Sphaeromatidae*). J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1963, 43, 1.

Willer A. Nahrungsuntersuchungen bei niederen Wassertiere. I. Nahrungsuntersuchungen bei der Wasserassel (*Asellus aquaticus*). Z. Fischerei, N. F., 1917, 3.

Willer A. Nahrungsuntersuchungen bei dem Flohkrebs (*Gammarus pulex* L.). Z. Fischerei., N. F., 1922, 5.

Wright J. C. The limnology of Canyon Ferry Reservoir. I. Phytoplankton-zooplankton relationships in the euphotic zone during September and October, 1956. Limnol. a. Oceanogr., 1958, 3, 2.

Zenkevich L. A., Birstein J. A. Studies of the deep water fauna and related problems. Deep-Sea Res., 1956, 4, 1.

Yonge C. M. Feeding mechanisms in the invertebrates. Biol. Rev., 1928, 3, 1.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I	
Важнейшие этапы развития исследований по питанию ракообразных	6
Глава II	
Методы изучения питания ракообразных	
Визуальные методы определения величины рациона и скорости фильтрации	11
Изотопный метод изучения питания	18
Методы определения усвояемости пищи	20
Глава III	
Общие особенности питания ракообразных	
Типы питания	24
Общая схема трофических и метаболических связей	29
Состав пищи	33
Избирательное потребление пищи планктонными ракообразными	53
Пища как источник энергии. Калорийность ракообразных	62
Глава IV	
Количественные закономерности фильтрационного питания ракообразных	
Скорость фильтрации воды	76
Зависимость скорости фильтрации от размеров животных и факторов внешней среды	84
Интенсивность фильтрации воды	90
Глава V	
Величина пищевого рациона у ракообразных	
Зависимость рациона фильтраторов от концентрации пищи в среде	98
Величина рациона у потребителей крупных органических остатков	118
Потребление пищи как функция веса тела ракообразных	128
Усвояемость пищи	142
Пищевые потребности, рассчитанные по дыханию. Сопоставление расчетных величин с фактическим потреблением пищи	153
Глава VI	
Значение ракообразных в превращении вещества и энергии в водоемах	
Поток энергии в экосистемах	163
Превращение вещества и энергии популяциями планктонных ракообразных	166
Использование первичной продукции планктона в последующих звеньях пищевой цепи	175
Литература	185

Суценыя Л. М.

Су 89 Количественные закономерности питания
ракообразных. Мн., «Наука и техника», 1975.

208 с. с илл. (АН БССР Отдел зоологии и парази-
тологии).

В работе впервые в литературе обобщаются данные о коли-
чественных закономерностях питания различных представителей
класса ракообразных. Приведены результаты многолетних экс-
периментальных исследований автора и литературные данные об
основных закономерностях фильтрационного питания, усвояемо-
сти пищи и величинах суточного рациона как функции веса тела
животных. Уделено внимание пищевым связям ракообразных и
их избирательному питанию. Рассчитаны пищевые потребности
животных по интенсивности дыхания и роста, дано сопоставле-
ние расчетных величин с экспериментально наблюдаемым по-
треблением пищи и пищевой обеспеченностью животных в есте-
ственных водоемах.

Список лит.: с. 185—206.

С $\frac{21009-027}{M316-75}$ 90—75

**ЛЕОНИД МИХАЙЛОВИЧ СУЦЕНЯ. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ЗА-
КОНОМЕРНОСТИ ПИТАНИЯ РАКООБРАЗНЫХ.** Редактор
Э. С. Галушко. Обложка А. Ф. Корчагина. Художест-
венный редактор В. В. Савченко. Технический редактор
Т. В. Летъен. Корректор З. Я. Авербах. Печатается по
постановлению РИСО АН БССР. АТ 11042. Сдано в набор
29.XI-74 г. Подписано в печать 19.II-75 г. Бум. тип. № 3.
Формат 84×108¹/₃₂. Печ. л. 6,5. Усл. печ. л. 10,9. Уч.-изд. л. 10,5.
Изд. зак. 140. Тип. зак. 1357. Тираж 1000 экз. Цена 1 р. 08 к.
Издательство «Наука и техника». Минск, Ленинский проспект,
68. Типография им. Франциска (Георгия) Скорини издательства
«Наука и техника» АН БССР и Госкомитета СМ БССР по де-
лам издательств, полиграфии и книжной торговли. Минск, Ле-
нинский проспект, 68.