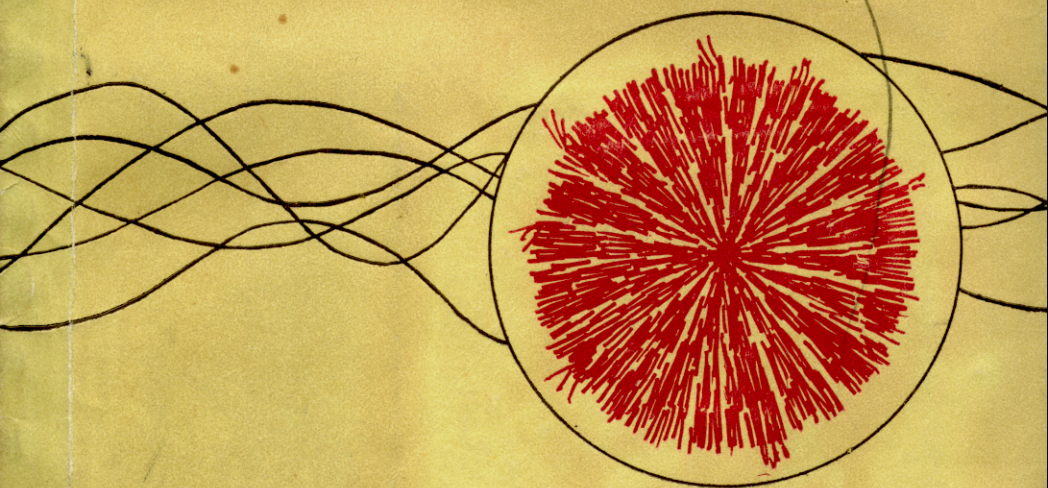


593.95:591.5

X 73  
В.И. ХОЛОДОВ

Трансформация  
органического  
вещества

**МОРСКИМИ ЕЖАМИ**  
(Regularia)



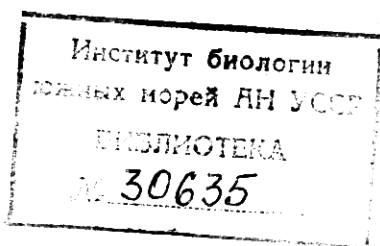
ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ  
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

В. И. ХОЛОДОВ

ПРОВ 2010

ТРАНСФОРМАЦИЯ  
ОРГАНИЧЕСКОГО  
ВЕЩЕСТВА  
МОРСКИМИ ЕЖАМИ  
(REGULARIA)



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1981

Трансформация органического вещества морскими ежами (Regularia)  
В. И. Холодов.— Киев: Наук. думка, 1981.—160 с.

В монографии обобщены собственные и литературные данные о трофодинамике представителей подкласса правильных морских ежей, потребляющих различные формы органического вещества. С помощью математических методов анализируются связи трофодинамических параметров (спектра питания, размера рациона, усвояемости, скорости ассимиляции) с биотическими и абиотическими факторами среды. Показаны особенности включения разнообразной пищи в биосинтез животных, ее участие в пластическом и энергетическом обменах. Обсуждается экологическая роль правильных морских ежей.

Рассчитана на экологов и физиологов, интересующихся трофодинамикой водных животных.

Ил. 32. Табл. 52. Библиогр.: с. 134—151.

Ответственный редактор В. Е. Заика

Рецензенты Л. М. Суцня, М. И. Киселева

Редакция общей биологии

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Многообразные проявления жизнедеятельности биосферы базируются в сущности на едином материальном носителе — потоках веществ и энергии, образующихся в результате трансформации вещества и превращения энергии живыми организмами.

Трансформация вещества животными включает в себя потребление и биохимическую перестройку его в процессе переваривания и метаболизма, выведение во внешнюю среду неусвоенного вещества и продуктов распада. Количественный анализ различных этапов трансформации возможен при составлении энергетического баланса организма. Исследуя пластический и энергетический обмен животного, можно количественно изучить физиологические процессы. Но энергетический баланс популяции, представляющий собой баланс энергии и вещества между популяцией и средой, может быть использован и для исследований на экологическом уровне, для количественного изучения трофических связей популяции со средой.

В книге материал изложен в соответствии с последовательностью основных этапов трансформации вещества морскими ежами.

Представители двух классов беспозвоночных — ракообразные и морские ежи — являются основными непосредственными потребителями первичной продукции, производимой в океане, причем первые потребляют главным образом фитопланктон, а вторые доминируют среди бентосных животных, питающихся многоклеточными водорослями (Пропп, 1971; Lawence, 1975). Ракообразные — наиболее изученный класс с точки зрения экологии и физиологии питания его представителей. В то же время в отношении питания морских ежей мы располагаем значительно более скромными сведениями. Особенно следует отметить недостаточность данных о количественных закономерностях экологии питания морских ежей. В данной работе исследуется питание подкласса правильных морских ежей (Regularia).

Трофодинамика подкласса неправильных морских ежей (Irregularia) к настоящему времени исследована в меньшей степени.

Способ добывания пищи морскими ежами — пастьба. Медленно передвигаясь (обычно со скоростью несколько сантиметров в минуту) по твердому субстрату, животные ведут поиск растительных

остатков и других видов пищи. Обнаруженный корм поедается мелкими порциями с помощью характерного для морских ежей ротового аппарата — аристотелева фонаря, строение которого в некоторых случаях служит важным систематическим признаком. У правильных морских ежей аристотелев фонарь может совершать возвратно-поступательные движения в направлении, перпендикулярном к поверхности субстрата, что позволяет животным разрушать твердые кормовые объекты. Характерной особенностью питания правильных морских ежей является широкий спектр поедаемых объектов. Литературные сведения и собственные исследования питания *Strongylocentrotus droebachiensis* свидетельствуют о том, что большинство морских ежей поедает водоросли, особенно водорослевые остатки; бентосных диатомей и малоподвижных животных; трупы крупных животных. Однако наиболее типичным кормом являются смываемые с литорали и sublиторали остатки водорослей, прежде всего бурых, и водоросли, произрастающие в биотопе этих животных. Кроме оформленной пищи, морские ежи, как и многие другие представители беспозвоночных, способны потреблять в относительно небольших количествах растворенные органические вещества разнообразной химической природы. Процесс переваривания взвешенных и растворенных органических веществ интенсивно протекает на абсорбальной стороне панциря с участием подвижных клеток целоцитов и слизи, выделяемой кожными железами. Перевариваемая на поверхности панциря пища включается, главным образом, в поверхностные структуры. Анализ материала, особенно собственного, по-возможности выполнялся на количественном уровне.

Экспериментальная часть работы выполнена на базе Мурманского морского биологического института (ММБИ АН СССР, станция Дальние Зеленцы). В монографии обобщены литературные сведения по различным аспектам трансформации пищи более чем 190 видов правильных морских ежей, поедающих 126 типов кормовых объектов.

Выражаю глубокую признательность К. М. Хайлову за руководство экспериментальными исследованиями и многие ценные советы, а также Ю. И. Галкину, который всесторонне содействовал выполнению данной работы.

## КАЧЕСТВЕННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ И СОСТАВ ПИЩИ

### Питание оформленной пищей

К качественным особенностям питания относится общее описание процессов поиска, обнаружения, захвата и поедания пищи. Достаточно хорошо изученная физиология и биохимия пищеварения у морских ежей в данной работе не рассматривается, так как основное внимание уделяется экологическим аспектам питания.

**Дистанционное обнаружение пищевых объектов (перцепция).** Обнаружение пищи на расстоянии увеличивает эффективность процесса питания. По-видимому, большинство правильных морских ежей, особенно в состоянии голода, способны обнаруживать пищу на расстоянии нескольких десятков сантиметров. Так, в одной из первых работ по исследованию перцепции пищи у Echinoidea экспериментально было определено, что голодный *Psamechinus miliaris* обнаруживает пищу на расстоянии 50 см. Аналогичные результаты были получены и в более поздних исследованиях (Stott, 1955; Lewis, 1958; Fuji, 1962; Leighton, 1968). При наличии различных пищевых объектов морской еж *S. droebachiensis* может дистанционно, с помощью хеморецепции, производить выбор наиболее предпочитаемого корма (Vadas, 1968; Himmelman, 1969). Сходные результаты получены и на других морских ежах (McPherson, 1968). По-видимому, в этих случаях информацию о природе корма приносили метаболиты макрофитов. Пищевую реакцию у морских ежей вызывает и внесение в аквариум белков, углеводов и других органических соединений (Péquignat, 1966b, 1969).

Особенно сильное воздействие на голодных животных оказывают различные экстракты водорослей (Leighton, 1968). В естественных условиях можно наблюдать движение морских ежей в сторону водорослевых остатков (Leighton, 1968; Larsson, 1968; Dix, 1970b; Himmelman, Steele, 1971), а также растущих водорослей (North, 1965; Leighton, 1966; Himmelman, 1969; Fuji, Kawamura, 1970a).

Физиологию хеморецепторных систем у морских ежей почти не исследовали.

**Захват и удержание пищи. Передача пищи к ротовому аппарату.** Известно, что морские ежи не встречаются в местах с малоподвижной водой. Ток воды переносит и пищевой материал, который морские ежи вылавливают с помощью амбулакральных ножек, игл и педициллярий. Захваченная пища либо удерживается на аборальной стороне панциря, либо передается вниз к ротовому аппарату

благодаря координированному действию игл, ножек и педициллярий. Кроме неживого корма, некоторые виды морских ежей способны захватывать зоопланктон, в частности ракообразных (Jensen, 1966; Campbell et al., 1973).

Имеются сведения об особенностях работы органов при захвате и удержании пищи и передаче ее корту (Stott, 1955; Campbell, Laverack, 1968; Leighton, 1968; Campbell et al., 1973).

**Поедание пищи.** Измельчение пищи происходит с помощью так называемого аристотелева фонаря, имеющего сравнительно простое строение. В поедании пищи участвуют и перистомальная мембрана, которая, удерживая пищу, играет роль губ (Stott, 1955; Leighton, 1968).

По строению аристотелева фонаря и размерам перистома можно судить о характере пищи (то есть ее размерах и степени твердости) современных и вымерших морских ежей (Durham, 1966; Ricklefs, 1973). У большинства правильных морских ежей хорошо развиты мышцы протрактора и ретрактора, перемещающие ротовой аппарат возвратно-поступательно в направлении, перпендикулярном перистому. При выдвигании фонаря зубы открываются, а при втягивании закрываются, что позволяет захватывать и измельчать пищу. Но у сводчатозубых (*Camagodontia*) протрактора и ретрактора ориентированы не вертикально, а под наклоном, поэтому аристотелев фонарь этих животных может перемещаться и в латеральном направлении, что необходимо при соскабливании корма с поверхности твердого субстрата (Lawrence, 1975). Зубы морских ежей, стачиваясь, непрерывно обновляются за 11 недель (Holland, 1965), а у ежа *Paracentrotus lividus* зубы растут со скоростью 1—1,5 мм в неделю (Märkel, 1969).

**Желудочно-кишечный тракт.** Пищеварительный тракт у представителей *Regularia* разделен на пять специализированных участков: глотка, пищевод, желудок, кишка, прямая кишка. Желудок является наиболее протяженной частью и своими пятью мешками образует полный оборот внутри панциря. Кишка делает обратный оборот и идет вдоль желудка. От желудка и кишки отходят многочисленные слепые отростки. Стенки желудка и кишки снабжены хорошо развитой кровеносной сетью.

О функциональной специализации внутренней поверхности различных районов кишечника можно судить по строению железистых клеток, обладающих различной секреторной активностью (Holland, Nimitz, 1964; Филимонова, 1979). Кусочки пищи, покрытые слизистыми выделениями железистых клеток, поступают в слепые выросты (Lewis, 1964). Сквозь стенки кишечника к пище в изобилии поступают целоциты (Fuji, 1961), которые обладают ферментативной активностью, а также играют роль транспорта ассимилированной пищи ко всем структурам тела.

Пища проходит через кишечник благодаря выталкиванию ее пищей, поступающей во время питания. Поэтому в отсутствие корма пища в кишечнике может удерживаться до двух недель (Giese,

1966). В нормальных условиях корм проходит значительно быстрее: 8—12 ч у *Diadema* (Lewis, 1964), 36—48 ч у *S. droebachiensis* (Холодов, Поповичев, 1979). Наиболее трудно перевариваемые компоненты пищи задерживаются в слепых отростках и подвергаются воздействию микроорганизмов. Однако обычно водорослевый корм проходит через кишечник без бактериального обогащения (Fagmanfarmaian, Phillips, 1962), более того, корм, пропитанный антибиотиками, усваивается так же, как и корм без антибиотиков (Anderson, 1966). Физиология пищеварения морских ежей в данной работе не рассматривается. Однако мы можем указать обзор физиологии пищеварения иглокожих, написанный Т. М. Андерсоном (Anderson, 1966), и представляющий собой анализ 87 научных работ, а также сводку Дж. М. Лоуренса (Lawrence, 1975).

**Пищевой спектр морских ежей.** В литературе имеются сведения о пищевых объектах 192 видов правильных морских ежей. Для расположения животных по таксономическим группам мы воспользовались системой классификации Г. М. Филипа (Philip, 1965). Следует отметить, что в настоящее время достаточно широкое распространение получила система классификации Ж. В. Дарема (Durham, Melville, 1957; Durham, 1966). Однако эта система подвергается критике со стороны советских и зарубежных биологов (Philip, 1965; Федотов, 1966). Большая часть исследований пищи морских ежей выполнена на качественном уровне и заключена в анализе содержимого кишечника и фекалий небольшого числа животных. Особенно велик вклад Т. Мортенсена (Mortensen, 1928, 1935, 1938, 1940, 1943a, b, 1951), изучившего наибольшее число видов. Однако исследования Т. Мортенсена, проводившиеся на отдельных экземплярах, либо небольших группах животных, следует считать предварительными. Необходимы дальнейшие полевые исследования спектров питания морских ежей.

С общих позиций, по Дж. М. Лоуренсу (Lawrence, 1975), пищу морских ежей можно классифицировать как прикрепленный и переносимый растительный материал, известковые водоросли и животные, сессильные животные, детрит или грунт, трупы, фекалии, а также планктон, хотя его роль незначительна. В основном спектр определяется видовым составом недоступной пищи, сезоном и местом обитания животных (Кузнецов, 1946; Emlen, 1973; Issacs, 1973; Холодов, 1978, а, б). Хотя и можно указать для отдельных групп животных наиболее характерную пищу, однако морских ежей невозможно классифицировать по пищевым объектам. Ниже по отрядам приводятся 124 вида кормовых объектов морских ежей (табл. 1—5).

**Отряд *Lepidocentroida*.** Отряд представлен семейством Echinuridae или семейством кожистых ежей, которые встречаются на разных глубинах. Характерной особенностью питания животных, обитающих в прибрежных водах, является поедание частей наземных растений, уносимых ветром с суши. Другие представители отряда, как правило, заглатывают грунт с находящимися на нем

организмами: растениями, губками, фораминиферами, моллюсками, ракообразными и т. д. Известен спектр питания 13 видов, входящих в данный отряд (табл. 1).

Отряд *Cidaroidae*. Копьеносные ежи включают одно семейство *Cidaridae*, представители которого встречаются во всех морях, кроме арктических, от литорали до глубин 4000 м и более. В доступной литературе содержатся сведения о кормовых объектах 40 видов морских ежей. Типичная пища: мелкие малоподвижные животные, имеющие твердый скелет; детрит; макрофиты (табл. 2).

Отряд *Aulodonta*. Животные широко распространены в тропических и субтропических морях, часто встречаются на коралловых рифах и коралловом песке. Проанализированы кормовые объекты 22 видов морских ежей. Пищей, главным образом, служат различные организмы, поселяющиеся на поверхности кораллов, известковые водоросли, а также бурые, зеленые и красные макрофиты (табл. 3).

Отряд *Stirodonta*. Копьевиднозубые ежи заселяют, как правило, прибрежные тропические районы Атлантического и Тихого океанов. Имеются сведения о пищевом спектре 11 видов морских ежей. Наиболее типичная пища: бурые, зеленые, красные и известковые макрофиты, а также мелкие животные, поселяющиеся на поверхности субстрата (табл. 4).

Отряд *Camarodonta*. Сводчатозубые ежи являются наиболее обширным отрядом подкласса правильных морских ежей. Встречаются повсеместно в морях с океанической соленостью, в том числе и в морях СССР. В этот отряд входит и семейство *Strongylocentrotidae*, представители которого нередко доминируют по биомассе среди бентосных растительноядных животных, контролируя распределение и обилие сублиторальных многоклеточных водорослей. Изучен спектр кормовых объектов 106 видов морских ежей: бурые, зеленые, красные, известковые макрофиты; донные диатомовые; водорослевый детрит; прикрепленные и малоподвижные формы мелких бентосных животных и трупы различных животных (табл. 5).

**Факторы, влияющие на состав пищевого спектра.** Состав корма морских ежей данного вида зависит, главным образом, от возраста животных, их местообитания, сезона года, а также приносимого органического вещества, в том числе и наземного происхождения. Нередко различия состава пищи молодых и половозрелых морских ежей можно объяснить разделенностью ареалов молодых и взрослых животных, на что указывал еще В. В. Кузнецов (1946), исследовавший питание *S. droebachiensis*. Наиболее крупные животные занимают богатые водорослями участки, тогда как мелким животным, обитающим глубже, в укрытиях известковых водорослей, приходится довольствоваться приносимыми растительными остатками и детритом (Кузнецов, 1946; Пропп, 1971). Замечено, что детрит может играть большую роль в питании молодых *S. purpuratus* (Leighton, 1967; Pearse et al., 1970). Мелкие и крупные морские ежи *Evechinus chloroticus*, обитающие в районе Новой Зеландии, также

Таблица 1. Пищевые объекты морских ежей отряда *Lepidocentroida*\*

Вид животных	Корм	Литературный источник
1	98, 105, 108, 109, 110, 111, 112, 124	Mortensen, 1935, 1938
2	125, 126, 99, 105, 106, 107, 108	Mortensen, 1935; Lewis, 1963
3	7, 125, 126	Mortensen, 1935, 1938
4	126	То же
5	125, 105, 106, 124	Mortensen, 1935
6	105, 124	То же
7	105, 123	» »
8	126, 106, 124	Mortensen, 1935, 1938
9	106, 124	То же
10	124	Mortensen, 1935
11	124	То же
12	125	Mortensen, 1935, 1938
13	7, 125, 105, 106	То же

\* Здесь и в табл. 2—5 в боковике приведены порядковые номера видов морских ежей согласно общему списку видов (см. приложение 1); в прографке «корм» — номера кормовых объектов (см. приложение 2).

Таблица 2. Пищевые объекты морских ежей отряда *Cidaroida*

Вид животных	Корм	Литературный источник
14	124, 119	Mortensen, 1928
15	122, 106, 108, 124	То же
16	124, 105, 106, 108, 123, 115	» »
17	124, 106, 115, 105	» »
18	122, 106, 108, 67	» »
19	115	» »
20	124, 105, 21, 69	Mortensen, 1928; McPherson, 1968
21	18, 124, 105, 108	Mortensen, 1928
22	108	То же
23	122, 108, 119, 106, 124	» »
24	108, 106	» »
25	108	» »
26	124, 106, 119	» »
27	106, 108	» »
28	108, 124, 106, 69	» »
29	115, 98, 108, 107	» »
30	105, 109, 108	» »
31	124, 106	» »
32	124, 99	» »
33	98, 106, 108	» »
34	124, 106, 108	» »
35	115	» »
36	115, 106, 105, 107, 108	» »
37	124, 122	» »
38	124, 122	» »
39	124, 105	» »
40	124, 105, 106	» »

Вид животных	Корм	Литературный источник
41	124, 115, 119	Mortensen, 1928
42	124, 115, 98, 105, 106	То же
43	124, 106,	» »
44	124, 98, 106	» »
45	124, 106, 105	» »
46	124, 106, 111	» »
47	124, 115, 108	» »
48	124, 115, 119, 98	» »
49	124, 98, 106, 108, 105	» »
50	124, 106	» »
51	124, 106	» »
52	124, 105, 108	» »
53	124, 106	» »

Таблица 3. Пищевые объекты морских ежей отряда *Aulodonta*

Вид животного	Корм	Литературный источник
54	62, 63, 64, 65, 67, 69, 99 106, 109, 114, 115, 122, 123	Pearse, 1970 Castro, 1971; Herring, 1972
55	122	Mortensen, 1940
56	10, 17, 21, 126, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 122	Mortensen, 1940; Randall et al., 1964; Ogden et al., 1973
57	105, 106	Mortensen, 1940
58	65, 69	Pearse, 1970
59	69, 122	Mortensen, 1940
60	105, 115, 124	То же
61	123, 115	» »
62	63, 64, 65, 66, 67, 99, 106, 108, 114, 115, 122, 123	Mortensen, 1940; Castro, 1971; Herring, 1972
63	106, 122, 123	Mortensen, 1940
64	106, 115, 124	То же
65	69, 106, 115, 124	» »
66	108, 122, 124	Mortensen, 1938, 1940
67	106, 115, 123	Mortensen, 1940
68	69, 106, 124	То же
69	69, 106, 115	» »
70	63, 64, 65, 66, 67, 99, 106, 115, 124	Castro, 1971; Herring, 1972; Mortensen, 1938, 1940
71	125, 69	Mortensen, 1938, 1940
72	69, 116	Mortensen, 1938, 1940
73	105, 106, 124	Mortensen, 1940
74	105, 106, 124	То же
75	125, 69, 115, 117	Mortensen, 1938, 1940

Таблица 4. Пищевые объекты морских ежей отряда Stirodonta

Вид животных	Корм	Литературный источник
76	64, 65, 66, 60	Mortensen, 1935; Kempf, 1962
77	5, 7, 109, 113, 115	Harvey, 1966
78	124, 123	Mortensen, 1935, 1938, 1940
79	98, 109, 108, 122, 123	Lewis, 1963
80	124	Mortensen, 1935
81	106, 115, 124	Mortensen, 1935, 1940
82	105, 106, 108, 124	Mortensen, 1935; Harvey, 1966
83	106, 115	Lewis, 1963
84	106, 124	Mortensen, 1935
85	106, 124	То же
86	63, 64, 65, 66, 67, 69, 99, 106, 109, 114, 115, 123, 124	Mortensen, 1935; Herring, 1972

Таблица 5. Пищевые объекты морских ежей отряда Samarodonta

Вид животного	Корм	Литературный источник
87	5, 69, 73, 102	Moore, 1934; Forster, 1959; Jorde, Klavestad, 1963; Kain, Jones, 1966; Jones, Kain, 1967; Kain, 1971
88	5, 69, 99, 105, 115, 122, 124	Mortensen, 1943b; Jorde, Klavestad, 1963; Kain, 1971
89	105, 108	Mortensen, 1943b
90	106, 115, 124	То же
91	106, 124	» »
92	69, 106, 124	Weese, 1926; Mortensen, 1943b
93	124	Mortensen, 1943b
94	105, 108, 115, 123	То же
95	106, 124	» »
96	98, 115	» »
97	106, 124	» »
98	5, 7, 13, 18, 22, 69, 98, 99, 105, 108, 110, 111, 119, 124	» »
99	106, 124	» »
100	11, 17, 18, 19, 38, 67, 69, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 105	Mortensen, 1943b; Kitching, Ebling, 1961; Kempf, 1962; Ebling et al., 1966; Kawamura, 1973
101	106, 124	Mortensen, 1943b
102	69, 122	То же
103	105, 108, 124	Mortensen, 1943b; Pearse, Giese, 1966
104	62, 66, 69, 74, 120, 124	Mortensen, 1943b; Dearborn, 1965; Pearse, Giese, 1966
105	65, 69	Mortensen, 1943b

Вид животного	Корм	Литературный источник
106	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 62, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 125, 63, 65, 66, 67, 69, 87, 88, 89, 98, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 108, 110, 113, 115, 118, 120, 123, 124	Weese, 1926; Mortensen, 1928, 1943b; Кузнецов, 1946; Swan, 1961; Ricketts, Calvin, 1962; Vadas, 1968; Himmelman, 1969; Пропп, 1971, 1977a; Himmelman, Steele, 1971; Miller, Mann, 1973; Kawamura, 1973; Vadas, Grant, 1973; Рябушко, Холодов, 1974a, б; Холодов, 1975a, б; 1978a, б;
107	124	Баранова, 1973
108	62, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 31, 32, 33, 34, 64, 65, 66, 67, 69, 90, 91, 98, 108, 126, 121, 123, 124	Mortensen, 1943b; Lasker, Giese, 1954; Lasker, Boolootian, 1960; Leighton, 1967, 1968; Swan, 1961; Boolootian, Lasker, 1964; Ebert, 1964; Ebert, 1966, 1968; Leighton, Jones, North, 1966; Goron, 1973
109	5, 10, 13, 18, 19, 23, 22, 125, 30, 31, 47, 67, 69, 75, 80, 82, 84, 93, 95, 96, 97, 99, 108, 123, 124	Mortensen, 1943b; Fuji, 1962, 1967; Kawamura, 1965, 1973; Fuji, Kawamura, 1970a, b
110	69, 123, 124	Mortensen, 1943b; Kawamura, 1965;
111	6, 49, 23, 125, 24, 69, 90, 91, 92, 105, 106, 108, 115, 124	Mortensen, 1943b; Leighton, 1960; Swan, 1961; Leighton, Jones, North, 1966
112	23, 105, 106, 108, 115, 123, 124	Mortensen, 1943b, Swan, 1961
113	123, 124	Mortensen, 1943b
114	5	То же
115	62, 64, 65, 66, 69, 105, 106, 124	Mortensen, 1943b; Boolootian et al., 1959; Giese, 1961; Herring, 1972; Sumich, McCauley, 1973
116	69	
117	10, 21, 38, 69, 82, 123	McLeah, 1964, 1969; Stevenson, Ufret, 1966; McLean, 1967
118	18, 69	Mortensen, 1943b
119	62, 64, 66, 67, 69, 99, 105, 106, 109, 114, 115, 123	Mortensen, 1943b; Kelso, 1970; Khamala, 1971; Dart, 1972
120	69, 123	McPherson, 1969
121	69	Kelso, 1970
122	105	Mortensen, 1943b
123	18, 69, 105, 106,	То же
124	18, 125, 64, 65, 66, 69, 108, 115, 122, 123	Mortensen, 1943b; McRae, 1959; Dix, 1970
125	69, 106, 115, 123, 124,	Mortensen, 1943b; Campbell et al., 1973
126	69, 108, 119	Mortensen, 1943b
127	106, 124	То же
128	64, 69	» »
129	69, 122, 123	Mortensen, 1943b; Dart, 1972
130	18, 69	Mortensen, 1943b
131	18, 65, 105, 115	То же
132	67	» »
133	67, 98	» »

Вид животного	Корм	Литературный источник
134	62, 63, 64, 65, 66, 67, 99, 106, 109, 114, 115, 122, 123	Mortensen, 1940; Pearse, 1970; Herring, 1972
135	122	Mortensen, 1940
136	51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 122, 10, 17, 21, 126, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50	Mortensen, 1940; Randall et al., 1964; Ogden et al., 1973
137	105, 106	Mortensen, 1940
138	65, 68, 69	Pearse, 1970
139	69, 122	Mortensen, 1940
140	69, 108, 105, 106	Mortensen, 1943a
141	123	Mortensen, 1940
142	63, 64, 65, 66, 67, 99, 106, 108, 114, 115, 122, 123	Mortensen, 1940; Herring, 1972
143	108, 122, 123	Mortensen, 1940
144	106, 115, 124	То же
145	69, 106, 115, 124	Mortensen, 1938, 1940
146	106, 122, 124	Mortensen, 1940
147	106, 115, 123	То же
148	69, 106, 124	» »
149	69	» »
150	63, 64, 65, 66, 67, 99, 106, 114, 115, 124	Castro, 1971; Herring, 1972
151	125, 69	Mortensen, 1938, 1940
152	69, 116	То же
153	105, 106, 124	Mortensen, 1940
154	106, 105, 124	То же
155	126, 69, 115, 116	Mortensen, 1938, 1940
156	64, 65, 66, 69, 70	Mortensen, 1935; Kempf, 1962
157	5, 7, 105, 109, 110, 113, 115	Harvey, 1956
158	125	Mortensen, 1935, 1938
159	98, 108, 109, 122, 123	Lewis, 1963
160	124	Mortensen, 1935
161	106, 108, 124	То же
162	106, 115	Lewis, 1963
163	106, 124	Mortensen, 1935
164	106, 115, 123, 124	Mortensen, 1940
165	106, 124	Mortensen, 1935
166	62, 63, 64, 65, 66, 67, 69, 106, 109, 114, 115, 123, 124	Mortensen, 1935; Herring, 1972
167	111, 124	Mortensen, 1943a
168	18, 69, 124	То же
169	69	» »
170	124	» »
171	124	» »
172	69, 108	» »
173	69, 108	» »
174	69, 108	» »
175	108, 116	» »
176	115, 123, 124	» »
177	105, 106, 115, 124	» »
178	99, 105, 115, 124	» »
179	125	» »

Вид животного	Корм	Литературный источник
180	69, 115	Mortensen, 1943a
181	18	То же
182	106, 108, 115, 124	Mortensen, 1943a; Lewis, 1963
183	106, 115, 124	Mortensen, 1943a
184	105, 115, 124	То же
185	109, 115	» »
186	105, 106, 108, 115, 123	» »
187	106, 108	» »
188	69	» »
189	64, 62, 106, 109, 114, 115, 123	Mortensen, 1943a; Herring, 1972
190	105, 106, 124	Mortensen, 1943a
191	106	То же
192	108, 116, 124	» »

занимают разные микроучастки, что отражается на составе их пищи (Dix, 1970a). Обнаружены и изменения в спектре питания *S. intermedius* в зависимости от их возраста, причем установлено, что наиболее мелкие животные питаются в основном детритом (Kawamura, 1973). Основываясь на своих исследованиях, проведенных в Баренцевом море, В. В. Кузнецов (Кузнецов, 1946) пришел к выводу о том, что спектр питания *S. droebachiensis* определяется составом кормовых объектов, встречающихся в местообитании животных в данное время. Японский исследователь К. Кавамура (Kawamura, 1973) обнаружил большое сходство между качественным составом растительных остатков, находящихся в кишечнике *S. intermedius*, и видовым составом водорослей, произрастающих в местообитании этих морских ежей. Дж. М. Лоуренс (Lawrence, 1975) считает, что спектр питания морских ежей отражает состав водорослевого сообщества. Следует, однако, отметить, что на пищевой спектр оказывает влияние и степень предпочтительности того или иного вида корма (Vadas, 1977).

Исследования качественного состава пищи *S. droebachiensis* в разные сезоны показали, что пища, поедаемая морскими ежами в течение года, — различна (Кузнецов, 1946; Himmelman, Steele, 1971). В летнее время в рационе преобладают водоросли, а в осенне-зимний период заметную прибавку к рациону дает животная пища, главным образом моллюски, ракообразные, гидроиды. Изучены многолетние изменения по сезонам спектра питания морского ежа *S. intermedius* (Kawamura, Taki, 1965).

Таким образом, сравнивая пищевые спектры морских ежей, необходимо принимать во внимание их возраст, сезон, состав доступного корма.

## Ассимиляция растворенных органических веществ

Процесс утилизации гидробионтами растворенных в морской воде органических веществ относится к нехищным типам питания. Основные исследования этого типа питания проведены в течение последних 10—20 лет. Для многоклеточных животных питание за счет прямой утилизации растворенного органического вещества (РОВ) является всего лишь дополнительным источником вещества и энергии. Однако в монографии вопросам ассимиляции РОВ морскими ежами уделено много внимания, что объясняется все еще слабой изученностью этого типа питания.

**Факторы, определяющие возможность ассимиляции РОВ гидробионтами.** Известно, что масса растворенного органического вещества Мирового океана превосходит запасы органического вещества, заключенного в гидробионтах, в 100 раз (Wangersky, 1965; Strickland, 1965; Хайлов, 1971а). Начиная с первых работ А. Пюттега (Pütter, 1909), гидробиологи и океанологи все чаще обращаются к изучению различных аспектов РОВ. В настоящее время опубликованы обзоры работ, выполненных по исследованию РОВ в морских и пресных водоемах (Скопинцев, 1950; Дацко, 1959; Коуама, 1962; Duursma, 1965; Хайлов, 1971а; Романкевич, 1977). По степени вовлечения РОВ в круговорот углерода растворенное органическое вещество можно разделить на трофически ценную часть, представляющую собой высвобождаемые в среду прижизненно и после смерти метаболиты гидробионтов, и растворенный гумус или трансформированное в воде РОВ. Выделяемые экзаметаболиты, обладая сравнительно небольшой молекулярной массой и белковой, углеводной или липидной природой, легко утилизируются организмами. Водный гумус в результате химической трансформации (полимеризации, внутренним перестройкам, окислению, восстановлению и т. д.) приобретает большую биохимическую стойкость. Гумус поступает в море и с терригенным стоком, причем суммарное поступление терригенного гумуса на два порядка ниже, чем образование автохтонного гумуса (Скопинцев, 1967). Время оборота РОВ — гумуса достигает нескольких столетий (Биохимическая..., 1974). Соотношение РОВ — гумуса и трофически ценной части РОВ варьирует в различных районах Мирового океана. Как правило, в пелагиали это соотношение равно 10 : 1, а в неретической зоне 5 : 1 (Биохимическая..., 1974). По-видимому, в верхней сублиторали моря (биотопе многих видов морских ежей) это соотношение еще ниже, так как ареал основных продуцентов РОВ — макрофитов — в данном районе смыкается с местами максимального скопления морских ежей, поэтому выделяемые макрофитами органические метаболиты быстро попадают в биотоп морских ежей без химической трансформации.

Возможность потребления РОВ гидробионтами определяется также и концентрацией его в морской воде. Концентрацию РОВ

в водах Мирового океана определяли многие исследователи (Скопинцев, 1950; Дацко, 1959; Скопинцев, Тимофеева, 1960; Коуата, 1962; Duursma, 1965; Витюк, 1965; Holm-Hansen et al., 1966; Старикова, 1966; Webb, Wood, 1967; Ogura, Hanуа, 1967; Хайлов, Горбенко, 1967; Хайлов, Бурлакова, 1968; Хайлов, 1971а; Williams, 1971; Kipney, Groves, 1971; Ерохин, 1971, 1972; Ogura, 1970, 1974 и др.). В настоящее время принято считать, что средняя концентрация РОВ в водах Мирового океана находится в пределах 1,6—3,0 мг/л (Хайлов, 1971а). Сведения о средней концентрации РОВ в морской воде необходимы для геохимических расчетов, но они недостаточны для экологической оценки РОВ. Для выяснения возможности трофической утилизации РОВ гидробионтами необходимо знать реальные концентрации РОВ в местах с интенсивным протеканием биологических процессов. Рассмотрим особенности распределения концентрации РОВ в водах океана. Наиболее низкие концентрации РОВ обнаружены в водах открытого океана — 1,5—3,0 мг/л; во внутренних морях концентрация РОВ составляет в среднем 4—10 мг/л, а в прибрежной полосе моря — 10—24 мг/л, достигая иногда 50 и 100 мг/л (Wangersky, 1952). Концентрация РОВ распределена неравномерно и по глубинам, что отмечено для большинства водоемов. В фотической зоне концентрация РОВ в 1,5—2 раза выше средней океанической концентрации и убывает на глубинах от 200 до 1000 м. На больших глубинах концентрация остается постоянной. Таким образом, как в горизонтальном, так и в вертикальном распределении РОВ наблюдается повышение его концентрации в местах с наибольшим обилием организмов.

Важнейшим моментом с экологической точки зрения является микрораспределение РОВ: концентрация РОВ резко возрастает на границе раздела фаз. Представляют интерес две поверхности раздела: вода — воздух и вода — твердая фаза. Граница вода — воздух образуется у поверхности океана и пузырьков воздуха в воде, а вторая — в присутствии органических и минеральных взвесей, а также живых организмов. Возрастание содержания РОВ вблизи поверхности раздела фаз обусловлено наличием поверхностно-активных соединений, в частности на поверхности взвесей концентрируются гидрофильные макромолекулы. В верхнем слое толщиной 150 мкм содержание РОВ в 2—4 раза выше, чем в смежном нижнем слое (Williams, 1967), а поверхностный слой воды толщиной в органическую молекулу почти полностью заполнен органическим веществом. Обилие микро- и одноклеточных организмов резко возрастает вблизи поверхности раздела фаз. Так, концентрация бактерий в поверхностной пленке воды, толщиной 250 мкм, в 300 раз выше, чем на глубине 1 м (Sieburth, 1965), а концентрация флагеллят в поверхностной пленке толщиной 60 мкм в 4500 раз выше, чем в толще воды (Harvey, 1966). Эти скопления организмов выделяют в специфические биокомплексы: в поверхностном слое воды — гипонейстон, на поверхности твердого вещества — микроперифитон (Горбенко, 1964; Родина, 1965).

Таким образом, макро- и микрораспределение РОВ в морской воде характеризуется резко выраженной неоднородностью. Зоны с повышенным содержанием РОВ отличаются большим обилием гидробионтов. РОВ интенсивно утилизируется низшими формами гидробионтов. Но после того, как А. Пюттер (Pütter, 1909) высказал предположение о том, что гидробионты питаются преимущественно растворенными органическими метаболитами, были начаты исследования питания многоклеточных животных за счет РОВ. Интерес гидробиологов к этому типу питания значительно снизился после выступления А. Крога (Krogh, 1931), отрицавшего основные положения, выдвинутые А. Пюттером (слишком высокие концентрации РОВ в морской воде; завышенные скорости выделения РОВ водорослями; заниженные данные по содержанию планктона, являющегося твердой пищей, которая, по мнению А. Пюттера, не обеспечивает пищевые потребности планктоноядных животных; утверждение Пюттера о том, что РОВ является основной формой пищи многоклеточных животных, в том числе рыб).

Начало второго этапа в изучении РОВ, как источника пищи, следует отнести к пятидесятым годам. А. Колье с сотрудниками (Collier et al., 1950, 1953; Collier, 1953, 1958), изучая воздействие сбросовых вод на устриц, установили, что устрицы способны потреблять значительные количества растворенных углеводов. В это же время в лаборатории Г. Стифенса стали проводить исследования по утилизации РОВ и особенно аминокислот морскими животными (Stephens, Shinske, 1957, 1958, 1961; Stephens, Kerr, 1962; Stephens, 1960, 1962, 1963, 1964, 1968). Применение радиоуглеродного метода в трофодинамических исследованиях при участии меченных по  $^{14}\text{C}$  компонентов РОВ дало возможность, с одной стороны, получить количественные данные по кинетике накопления РОВ животными, рассчитать уравнения зависимости накопления различных компонентов РОВ от факторов среды, а с другой — исследовать включение меченой растворенной пищи непосредственно в биосинтез животных. Таким образом, радиоуглеродный метод существенно расширил возможности гидробиологов и тем самым стимулировал интенсификацию исследований по вопросам утилизации РОВ животными. Различные аспекты проблемы утилизации РОВ животными обобщены в ряде обзорных работ (Stephens, 1968; Johannes, Coward, Webb, 1969; Хайлов, 1971б; Биохимическая..., 1974; Ерохин, 1971; Southward A., Southward E., 1972).

Современная постановка вопроса о роли РОВ в жизни гидробионтов существенно отличается от взглядов А. Пюттера, который считал РОВ основным источником пищи водных животных. В настоящее время ясно, что невозможно дать однозначного ответа на вопрос о важности питания животных за счет трофически ценных компонентов РОВ. Роль РОВ в питании животных, как правило, сравнительно высока для низших систематических групп и снижается для высших, у которых наибольшее значение приобретает полостное пищеварение оформленной пищи. Сама же проблема утили-

лизации РОВ животных состоит из ряда экологических и физиологических вопросов: путей утилизации РОВ (непосредственно через наружные покровы тела, через посредство микроорганизмов, с помощью детрита); влияние экологических факторов на процесс утилизации РОВ (прежде всего химической природы РОВ, его концентрация, солёности морской воды, массы животных и т. д.); исследование кинетики накопления компонентов РОВ; изучение механизмов утилизации РОВ; включение РОВ в метаболизм животных и его участие в энергетическом и пластическом обмене и т. д.

Очевидно, что при изучении особенностей трансформации веществ животного происхождения необходимо решать как экологические вопросы, связанные с закономерностями потребления РОВ из водной среды, так и физиолого-биохимические, при исследовании превращения потребленного РОВ внутри организма.

Следует отметить, что в настоящее время не существует единого термина для обозначения питания животных за счет РОВ. Используются термины — утилизация (utilization), потребление (uptake), накопление (incorporation), осмотическое питание — термин, введенный А. Лютгером (Lütger, 1909), кожное питание (Feeding, 1966b, 1972), пристеночное пищеварение (Utter, 1967; Хай-лов, 1971a) — применяются в большинстве случаев как синонимы.

Ассимиляция РОВ иглокожими. Накопление РОВ иглокожими изучали в различных аспектах. Так, Г. К. Стивенс с сотрудниками (Stephens, Vitkar, 1966) исследовал накопление аминокислот иглокожими, связь интенсивности накопления аминокислот с осмотическими, связывая интенсивности накопления аминокислот с осмотическими, включение аминокислот в биосинтез животных. Ими было обнаружено, что поглощаемый морской звездой *Ophiactis aplosa* глицин покрывает 4—34% потребности по кислороду, Ж. С. Фергюсон (Ferguson, 1962, 1967a, b) методом авторадии изучал особенности накопления органических веществ морскими звездами (пусть пищи внутри организма, роль пеломинесцентной жидкости в ассимиляции пищи, накопление меченых веществ изолированными органами). В. Е. Брохин (1971) рассуждал, что за счет потребляемых внешних органических метаболитов водорослей у двух видов бабенцевоморских офиур может быть компенсировано 15—44% энергии тиеских затрат на дыхание. К. М. Хайлов (1972) экспериментально определил удельные скорости накопления РОВ морской воды офиурами и морскими звездами и выявил различия в использовании углерода разных физиологических форм пищи на биосинтез и рост животных (Хайлов, 1972). Кинетику накопления РОВ личинками морских ежей изучал В. Е. Берг (Berg, 1968). В. А. Вайчулис (1972) исследовала кинетику накопления РОВ различной химической природы личинками *S. droebachiensis*, включение на клеточных субстратов в биосинтез личинок, рассчитала удельные скорости накопления РОВ и зависимость накопления от концентрации РОВ.

В 1966 г. французский гидробиолог Э. Лекинья впервые описал процесс наружного переваривания взвешенного и растворенного

органического вещества на поверхности некоторых морских ежей и морских звезд. Этот процесс он назвал «кожным пищеварением» (Skin digestion). Кожное пищеварение было обнаружено при изучении перемещения пищевых частичек на поверхности панциря неправильного ежа *Echinocardium cordatum* (Réquignat, 1966b). Обычно этот еж зарывается в песок, затем строит воронку к поверхности грунта. Через воронку с помощью амбулакральных ножек он улавливает пищевые частички. Попав на слизь панциря, последние под воздействием ресничной активности панциря перемещаются по направлению к ротовому отверстию. Оказалось, что в течение такого перемещения достаточно мелкие частицы исчезали. С помощью красителей удалось установить, что исчезновение частиц связано с их перевариванием, а автордиография показала включение в структуры тела продуктов пищеварения. В дальнейшем было установлено, что на поверхности панциря происходит переваривание органической взвеси, органических растворов, мелких организмов: аннелид, ракообразных (амфипод и изопод) и фитопланктона.

Опыты с правильными ежами *Psammochinus miliaris* показали, что и они способны утилизировать РОВ и переваривать в поверхностной слизи мелких аннелид, рачков, мясо крабов, кусочки моллюсков. Части талломов макрофитов, переносимых ежами на себе, в местах контакта с панцирем также подвергаются разрушению за счет переваривания (Réquignat, 1969). Пластмассовая капсула диаметром несколько более 1 см, наполненная меченым по  $^{14}\text{C}$  твердым белковым препаратом, будучи помещенной на абсорбную часть панциря, плотно удерживалась там группой амбулакральных ножек, а ее содержимое в течение 4—5 дней полностью потреблялось (Réquignat, 1972).

Э. Пекинья и сотрудники (Réquignat, 1966a, b) установили, что большая роль в кожном пищеварении принадлежит подвижным амебовидным клеткам — целомоцитам, которые обнаруживаются в целомических жидкостях, кровеносной системе, амбулакральных каналах, тканях иглокожих, а также на поверхности их тела. У морских ежей особенно много целомоцитов в продольных бороздах игл.

Исследована активность ферментов, участвующих в кожном пищеварении: амилаз, протеаз, хитиназ, целлюлаз (Réquignat, Tiffon, 1967; Réquignat, 1970).

В заключение следует остановиться на существенных особенностях питания безотносительно к какому-либо конкретному типу.

Во-первых, питание морских ежей, как правило, является смешанным. Животные одновременно могут потреблять вещество и энергию из различных физических форм углеродистых соединений. При изучении питания только одной физической формой пищи выяснилось, что пищевые объекты в действительности варьируют в зависимости от многих обстоятельств. Растительная пища морские ежи при наличии доступной животной пищи переключаются на нее

(Thorson, 1964). Неправильный морской еж *Echinocardium*, питающийся грунтом, поедает молодь моллюсков (Thorson, 1964). Типичные макрофаги — морские звезды и морские ежи — переваривают в поверхностной слизи фито- и зоопланктон (Péquignat, 1966b, 1970, 1972). По мнению А. П. Кузнецова (1970), тот или иной наблюдаемый нами в данное время тип питания у некоторых форм является результатом реакции животного на установившийся физико-химический и пищевой режимы в водоеме. Это обстоятельство затрудняет создание системы пищевой классификации беспозвоночных, что в свою очередь усложняет построение трофической структуры биоценозов, так как одна популяция и даже отдельная особь может находиться сразу на нескольких трофических уровнях.

Во-вторых, различным типам питания присущи общие закономерности, поэтому появляется возможность сформулировать основные задачи, возникающие при исследовании того или иного типа питания: роль видовой принадлежности питающегося организма и его физиологического состояния; его индивидуальной массы; плотности популяции питающихся организмов; роль физико-химического строения пищи; ее концентрации или обилия; наличие других пищевых объектов, присутствующих одновременно; влияние абиотических факторов среды на интенсивность питания.

Формы пищи и типы питания гидробионтов являются основными характеристиками морских экосистем и главными моментами, определяющими трансформацию вещества в экосистеме. Изучение питания за счет различных физических и химических форм пищи логически требует выяснения значения этих форм пищи в метаболизме животных. Частично решить эту задачу можно с помощью энергетического подхода, который основывается на возможности выражения различных форм пищи (усвоенной и неусвоенной), биомассы организмов и отчуждаемых ими фрагментов тела в единой мере — энергии, заключенной в данном веществе. Но исследование этого вопроса только в рамках энергетического подхода не может вскрыть качественного своеобразия обмена веществ, показать специфику различных типов питания, свойственных данному виду и отдельным особям данной популяции. Поэтому возникает необходимость в применении морфобиохимических методов в изучении распределения усвоенной пищи по морфологическим и биохимическим компонентам тела и дальнейшего превращения вещества и энергии пищи в теле животных в процессе их метаболизма.

Таким образом, можно сформулировать основные задачи, которые необходимо разрешить для качественного и количественного исследования трансформации физических и химических форм пищи морскими ежами:

1. Качественный и количественный анализ различных форм пищи и типов питания.

2. Анализ особенностей включения различных форм пищи в метаболизм животных.

3. Изучение экскреции взвешенного и растворенного органического вещества в процессе выведения неусвоенной пищи и продуктов метаболизма.

4. Составление энергетического баланса для количественной оценки роли различных типов питания в обеспечении роста и энергетических трат морских ежей.

Исследования по перечисленным вопросам проведены с использованием различных экспериментальных и математических методов. Наиболее широко применявшиеся в данной работе методы описаны ниже. Математические и некоторые другие экспериментальные методы изложены кратко при обсуждении результатов.

### Материал и методы

**Животные.** В Северной Атлантике и в Баренцевом море, в том числе, обитают два близкородственных вида из рода *Strongylocentrotus*: *S. droebachiensis* и *S. pallidus* (Vassier, 1951, 1952; Swan, 1962; Hagström, Sunniva, 1967; Баранова, 1973). В районе станции Дальние Зеленцы, где производился сбор животных, вид *S. droebachiensis* составляет 99,9% всех представителей рода *Strongylocentrotus* (Пропп, 1977а), поэтому систематический анализ собранных животных не выполняли.

Морских ежей собирали, как правило, за сутки до начала опытов в губах Дальне-Зеленцкой и Ярнышной с глубин 0,2—5 м. В тех случаях, когда требовалось определить максимальные рационы, животных до начала опыта в течение недели выдерживали в протоке морской воды без корма. Продолжительность экспериментов варьировала от нескольких минут (опыты по изучению накопления РОВ изолированными частями тела) до пяти месяцев (опыты по изучению перераспределения ассимилированной пищи по морфобioхимическим компонентам тела).

Сырую массу определяли, взвешивая животных, обсушенных фильтровальной бумагой, сухую массу — после высушивания в сушильном шкафу при температуре 100—105° С до постоянной массы.

**Твердая пища.** В качестве твердой формы пищи были использованы массовые виды литоральных и сублиторальных многоклеточных водорослей:

- 1) бурые водоросли *Laminaria saccharina*, *Ascophyllum nodosum* (в некоторых случаях *Laminaria digitata* и *Fucus vesiculosus*);
- 2) красная водоросль *Rhodomenia palmata*.

При сборе водорослей подбирали талломы одинакового возраста с минимальным заселением эпифитами. После удаления с таллов видимых эпифитов, водоросли обсушивали фильтровальной бумагой и взвешивали для определения сырой массы. Сухую массу определяли после высушивания при 90° С.

Макрофитов метили в апреле—мае при естественном и искусственном освещении с помощью  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ . Для этого в колбу с морской водой объемом 500 мл вносили бикарбонат натрия радиоактив-

ностью 3—4  $mCi$  и 10 г макрофитов. Колбу экспонировали на свету при температуре 10—15° С. Через сутки вносили еще 3—4  $mCi$  бикарбоната натрия и продолжали выдерживать макрофиты на свету еще сутки. Меченые макрофиты промывали в морской воде и прополаскивали в пресной, после чего их высушивали при 90° С и в таком состоянии хранили.

**Растворенная пища.** Так как в прибрежной зоне моря основным источником РОВ являются макрофиты, выделяющие во внешнюю среду более половины синтезированного вещества (Sieburth, 1965; Wetzel, 1967; Хайлов, 1971 а, б), моделью трофически ценной части природного РОВ могут служить органические вещества, выделенные из водорослей. Для этого мы метили массовые виды водорослей и затем из смеси макрофитов готовили общемеченный по  $^{14}C$  кислотный гидролизат, растворимый в морской воде. В некоторых опытах использовали гидролизаты, приготовленные из отдельных видов водорослей (в этих случаях в тексте указывается название водоросли, из которых получен гидролизат). Для приготовления гидролизата смеси макрофитов взяты шесть видов макрофитов с биомассой (в граммах сырой массы): *Rhodomenia palmata* — 2; *Monostroma* — 1,5; *Laminaria saccharina* — 2; *Ascophyllum nodosum* — 1,5; *Polysiphonia* — 1,5; *Holosaccion* — 1,5. Сухие меченые макрофиты растирали. Навески по 100 мг порошка смеси водорослей расфасовывали по ампулам, добавляли в них по 5 мл 6 н. HCl, ампулы запаивали и смесь гидролизовали при 105° С в течение 24 ч. Гидролизат профильтровывали через стеклянный фильтр № 4 и выпаривали под вакуумом над щелочью. При этом соляная кислота улетучивалась. После чего в гидролизат трижды добавляли дистиллированную воду по 10 мл и выпаривали ее на водяной бане досуха. Осадок разводили в 20 мл дистиллированной воды, раствор профильтровывали через бумажный фильтр и по разности между массой исходного порошка и осадков на обоих фильтрах определяли массу полученного гидролизата и его концентрацию в дистиллированной воде. Определяли удельную радиоактивность гидролизата. Для этого на металлические планшеты наносили по 0,1—1 мкг гидролизата и просчитывали радиоактивность препарата на торцевых счетчиках типа Т-25-БФЛ и СБТ-13. Рассчитывали удельную радиоактивность гидролизата в имп/мкг·мин. Полученный общемеченный по  $^{14}C$  гидролизат с помощью дистиллированной воды доводили до концентрации 1—10 мг/мл, запаивали в ампулы и стерилизовали нагреванием.

Накопление отдельных компонентов РОВ морской воды изучали с использованием меченых органических веществ промышленного изготовления: *d*-глюкозы — 1— $^{14}C$ ; глицина — 1— $^{14}C$ ; мочевины —  $^{14}C$ ; — $^{14}C$ -гидролизата белка, представляющего собой смесь общемеченых аминокислот и гуаниноподобных веществ.

**Экспериментальные методы.** Измерение рационов при питании твердой пищей проводили прямым методом. Питание отдельных особей изучали в аквариумах, разделенных на 24

проточных камеры. В каждую камеру помещали по одному животному. Ежедневно, в течение 9 суток, измеряли индивидуальные рационы и собирали с помощью сифона выделившиеся за сутки экскременты. Средние рационы животных различных размерных групп измеряли в аквариумах, разделенных на шесть проточных отсеков. В каждый отсек помещали по 10—20 экземпляров одноразмерных особей. Число животных в одном опыте находилось в пределах 60—90 экземпляров. Количество съеденной пищи измеряли раз в двое суток. Интенсивность протока регулировали таким образом, чтобы проточная вода не могла переносить кусочки корма и экскременты. В опытах по определению усвояемости морскими ежами водорослей, поступающую в аквариум воду, во избежание засорения экскрементов, предварительно фильтровали через планктонный газ № 61. Пищей служили многоклеточные водоросли, которые выдавали животным в избытке. Величину рациона рассчитывали по разности сырой массы корма до и после опытов. Параллельно определяли соотношение сырой и сухой массы водорослей и затем переводили сырые массы рационов на сухие. Далее в тексте, за исключением мест, где это оговорено особо, приводятся только сухие массы корма и животных.

Усвояемость водорослей определяли как по органическому веществу съеденной и неусвоенной пищи, так и по их калорийности и рассчитывали по формуле

$$U^{-1} = \frac{R - H}{R} \cdot 100,$$

где  $U^{-1}$  — усвояемость пищи в процентах;  $R$  — органическое вещество съеденной пищи либо ее калорийность;  $H$  — органическое вещество неусвоенной пищи либо ее калорийность.

Органический углерод в пище и экскрементах определяли по методу Стрикленда и Парсонса с некоторыми модификациями (Бубнова, 1971). Навеску, равную 5—10 мг сухого вещества, суспендировали в 0,5 мл дистиллированной воды, добавляли к ней по 1 мл 70%-ной  $H_3PO_4$  и нагревали при  $100^\circ C$  в течение 30 мин. Затем доливали 2 мл 0,1 н. раствора  $K_2Cr_2O_7$  в концентрированной серной кислоте и приливали 0,5 мл дистиллированной воды. После перемешивания смесь нагревали в течение 1 ч, охлаждали на льду и измеряли экстинкцию в 0,5-сантиметровой кювете на ФЭК-52 при синем фильтре № 3. Для контроля готовили смесь: 1 мл дистиллированной воды + 1 мл 70%-ной  $H_3PO_4$  + 2 мл 0,1 н. раствора  $K_2Cr_2O_7$  в концентрированной  $H_2SO_4$ . Калибровочную кривую строили в области концентраций  $C_{орг}$  от 75 до 400 мкг с использованием глюкозы. Коэффициент пересчета  $C_{орг}$  в органическое вещество равен 1,8.

Калорийность животных, генеративной продукции, корма и экскрементов определяли методом мокрого сжигания (Винберг, 1968). Навеску, равную 2—4 мг сухого растертого материала, вносили в колбу объемом 100 мл. Туда же вливали окислитель

(10 мл 0,1 н. раствора  $K_2Cr_2O_7$  в концентрированной  $H_2SO_4$ ) и катализатор (100 мг  $Ag_2SO_4$ ). Колбу нагревали при температуре  $140^\circ C$  в течение 15 мин. После нагревания колбу остужали и с помощью 15 мл дистиллированной воды обмывали внутренние поверхности горлышка колбы. Содержимое колбы при этом сильно разогревалось. После остывания колбы избыток  $K_2Cr_2O_7$  оттитровали 0,02 н. раствором соли Мора в присутствии фенилантрапиновой кислоты. Количество кислорода, пошедшее на окисление 1 мг пробы, рассчитывали по формуле (Николаева, 1953)

$$O \text{ мг/мг} = \frac{(P - M) \cdot n \cdot K \cdot E}{V}$$

где  $P$  — количество соли Мора, пошедшее на титрование раствора  $K_2Cr_2O_7$  в концентрированной  $H_2SO_4$ ;  $M$  — количество соли Мора, пошедшее на титрование пробы;  $n$  — нормальность раствора соли Мора;  $K$  — поправочный коэффициент к раствору соли Мора;  $E$  — эквивалент кислорода;  $V$  — масса пробы. Количество кислорода с помощью оксикалорийного коэффициента (3,38 ккал/г  $O_2$ ) переводили в количество энергии, выраженное в калориях.

Накопление РОВ морскими ежами изучали радиоуглеродным методом (Ерохин, 1971). Подопытных животных помещали в сосуды с аэрируемой морской водой объемом 0,5—10 л и с заданной концентрацией меченого по  $^{14}C$  субстрата (в пределах 0,5—64 мг/л). Опытные сосуды охлаждали проточной водой, поэтому температура воды во время опытов соответствовала температуре воды в биотопе животных ( $0,5^\circ C$ ,  $10,5^\circ C$ ). Через определенные промежутки времени (от 30 мин до 48 ч) животных извлекали из радиоактивного раствора и переносили на 1 ч в проток морской воды, после чего слегка промывали пресной водой и высушивали при температуре  $85$ — $105^\circ C$ . Высушенных животных тщательно растирали в агатовой ступке, порошок суспендировали в дистиллированной воде и затем, с помощью пипетки, препарат наносили на металлические планшеты в количестве, не превышающем 1 мг сухого препарата на  $1 \text{ см}^2$  планшета, что позволяло не учитывать самопоглощение слоев препарата. Радиоактивность препарата просчитывали на торцевых счетчиках Т-25-БФЛ либо СБТ-13. Количество накопленного меченого субстрата рассчитывали по величинам удельных радиоактивностей препарата и использованного в опыте меченого пищевого субстрата.

Метод автордиографии применяли при изучении распределения ассимилированных меченых субстратов в теле животных. Для получения автордиоавтографов отбирали мелких ежей с диаметром панциря 15—20 мм. Меченых животных фиксировали и декальцинировали в течение 20 дней в смеси пикриновой кислоты, формалина и уксусной кислоты в отношении 15 : 5 : 2. Затем зафиксированный и декальцинированный материал обезвоживали, пропуская через ряд спиртов: 40, 70, 96 и  $100^\circ$ . В качестве промежуточной среды между спиртом и парафином использовали хлороформ. Заливку

объектов в парафин производили в бумажных коробочках в термостате при температуре 54—57° С. Срезы толщиной 25 мкм готовили на микротоме и наклеивали их на стекла. Авторадиоавтографы получали на диапозитивных сверхконтрастных фотопластинках с эмульсией № 774. Экспозиция 15—90 дней. Изображение с фотопластинок перепечатывали на фотобумагу.

Для получения количественных данных по распределению меченого ассимилированного углерода из различных физико-химических форм пищи, поступающих в организм через кишечник либо через поверхность животных по морфологическим компонентам тела, меченых морских ежей разделяли на структуры, как это рекомендовано при биохимических исследованиях иглокожих (Giese, 1966): иглы, панцирь, аристотелев фонарь, гонады, целомическую жидкость и кишечник, объединяющий пищевод, желудок, оба витка кишки и прикрепленный к ним мезентерий. Радиометрическую обработку структур проводили так же, как и целых животных.

В биохимическом исследовании из этих структур экстрагировали липиды (смесью хлороформ — этанол в объемном отношении 2 : 1) и белки (горячим 0,5 н. раствором NaOH). Растворенные белки осаждали 20% -ной ТХУ (трихлоруксусной кислотой). Липиды и белки наносили на планшеты по 0,7—0,8 мг/см<sup>2</sup>, просушивали, взвешивали и просчитывали на счетчике СБТ-13.

Распределение углерода ассимилированной пищи между органическим веществом тела и карбонатами скелета анализировали замещением меченых карбонатов в теле хлоридами. С этой целью тканевые препараты, нанесенные на планшеты, обрабатывали 0,5 н. HCl.

Выделение РОВ морскими ежами исследовали в непроточных сосудах с определенным объемом морской воды (от 0,1 до 4 л), в которую помещали животных. Определяли начальную суммарную концентрацию РОВ и следили за изменением концентрации в течение опыта. Для измерения концентрации РОВ в морской воде последнюю предварительно фильтровали через стеклянный фильтр № 4, и концентрацию измеряли методом ультрафиолетовой фотометрии на спектрофотометре СФ-4А в 10-сантиметровой кювете против воздуха на длине волны 260 нм. Концентрацию РОВ рассчитывали по формуле, предложенной К. М. Хайловым и З. П. Бурлаковой (1968)

$$K = 50 \cdot E_{260} - 1,5,$$

где  $K$  — концентрация РОВ в мг/л;  $E_{260}$  — экстинция на длине волны 260 нм.

## КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПИТАНИЯ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Процесс питания животных можно количественно охарактеризовать с помощью таких параметров, как скорость потребления, ассимиляции, накопления пищи, ее усвояемости, а также связями этих параметров с биотическими и абиотическими факторами.

Перед проведением анализа экспериментального материала следует расшифровать применяемые далее термины.

Потребленная пища — количество пищи, съеденное животным. Этот термин употребляется при исследовании питания оформленной пищей.

Ассимилированная (усвоенная) пища — количество пищи, поступившее в ткани тела. Термин применяется для характеристики процесса ассимиляции пищи любой физической и химической природы.

Накопленная пища — часть ассимилированной пищи, находящейся в тканях тела в данный момент времени. Очевидно, что количество накопленной пищи является результатом двух одновременно протекающих процессов — ассимиляции и диссимиляции — и равно разности между всем количеством ассимилированной пищи, поступившей в ткани тела за некоторый интервал времени, и той части ассимилированной пищи, которая окислилась и вывелась во внешнюю среду за тот же промежуток времени.

Неусвоенная пища — часть потребленной пищи, не ассимилированной тканями организма.

В данной главе в начале каждого раздела излагаются собственные материалы исследования питания морских ежей *S. droebachiensis*. Затем обсуждаются литературные сведения по трофодинамике правильных морских ежей (*Regularia*).

### Питание оформленной пищей

**Скорость потребления пищи.** О трофодинамике эврифагов невозможно судить, используя данные по питанию только одним видом корма, поэтому в качестве кормовыми были взяты три вида водорослей: более предпочитаемый — *Laminaria saccharina*, менее предпочитаемый — *Ascophyllum nodosum* и промежуточный — *Rhodomenia palmata*. Другой методический вопрос связан с часто-

той измерения рациона. Экспериментально обнаружено, что интенсивность поедания водорослей колеблется по дням: интенсивное поедание чередуется с уменьшением поглощения пищи. Измерения (с помощью меченой по  $^{14}\text{C}$  родионии) периода переваривания пищи, равного времени, в течение которого пища проходит через кишечник, показали, что период переваривания в среднем равен 44 ч и не зависит от массы тела животных (табл. 6).

Таблица 6. Прохождение меченых по  $^{14}\text{C}$  водорослей через кишечник морских ежей

Масса ежа $W$ , г	Рацион $R$ , мг	Период переваривания $t$ , ч	Период выделения метки $t'$ , ч	$t + t'$ , ч
23,3	240,3	48	50	98
22,5	60,5	48	62	110
12,3	101,0	36	64	100
6,9	144,7	46	50	96
1,6	26,2	40	69	109
1,0	15,0	44	72	116
Среднее		43,6	61,1	104,8

Вероятно, размеры среднесуточных рационов отдельных животных следует рассчитывать по количеству съеденной пищи, которое определяется через промежутки времени, кратные периоду переваривания. С другой стороны, величина рациона зависит также от питания в период, предшествующий

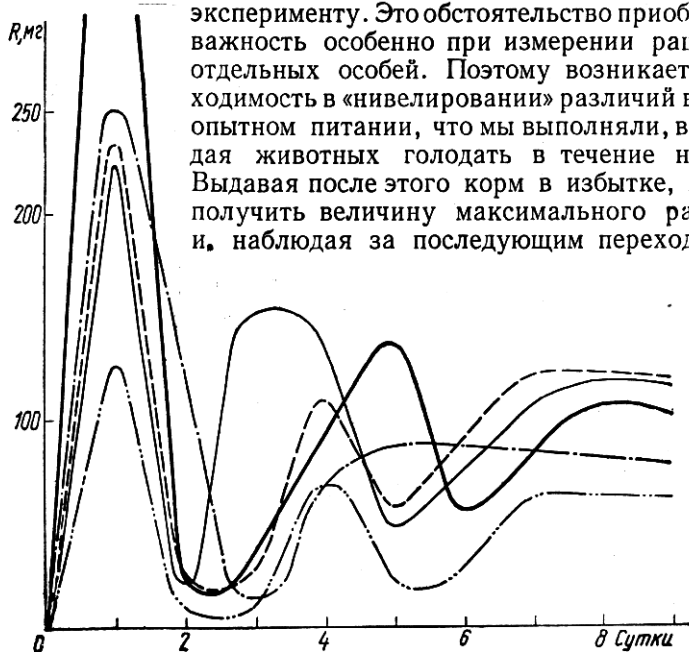


Рис. 1. Динамика поедания ламинарии ( $R$ ) голодными *S. droebachiensis* (5 экз.). Сухая масса животных 3,5—7,1 г.

максимального рациона к среднему, получить временной интервал, по истечении которого рацион стабилизируется на относительно постоянном уровне. На рис. 1 показана полученная в эксперименте картина такого перехода. С методической точки зрения важно отметить, что средний рацион устанавливается через 7—8 дней после поедания максимального количества корма. Очевидно, что если мы не располагаем достаточными сведениями об интенсивности предопытного питания, а продолжительность опыта невелика, можно получить ошибочные представления о величине среднего рациона. Размеры максимальных и средних рационов зависят от видовой при-

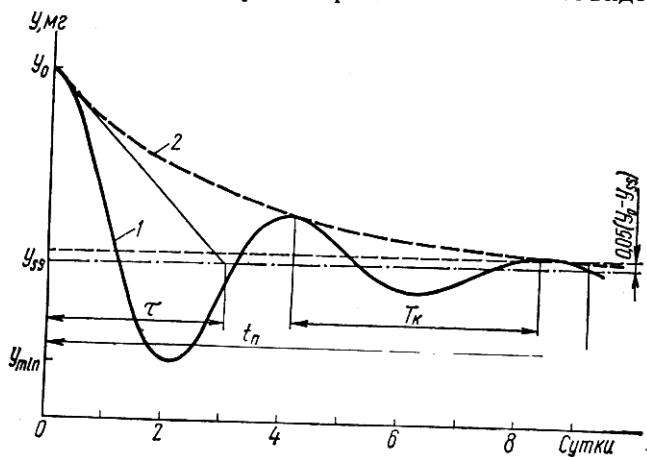


Рис. 2. Переходный процесс в системах второго порядка: 1 — решение дифференциального уравнения второго порядка при положительном коэффициенте затухания, не превышающем 1; 2 — кривая затухания амплитуды колебаний ( $t_n$  — время переходного процесса). Прочие обозначения в тексте.

надлежности поедаемой водоросли и связаны с предпочитаемостью корма. Менее предпочитаемые виды водорослей поедаются в меньших количествах, нежели более предпочитаемые, причем такое различие в размерах рационов сохраняется в течение длительного времени. Так, по литературным данным (Swan, 1961), диаметр панцирей *S. droebachiensis*, питавшихся в течение года ламинарией, увеличился в среднем с 5 до 22,1 мм, а у ежей, питавшихся аскофиллумом — всего до 15,4 мм. Но независимо от вида корма максимальные рационы превосходят средние в 3—5 раз.

Процесс перехода от максимального рациона к среднему, как и других адаптационных кривых, целесообразно изучать одним из методов теории автоматического регулирования — методом исследования переходных характеристик. Действительно, экспериментальные кривые перехода от максимальных рационов к средним аналогичны кривым переходного процесса в физической системе второго порядка после воздействия на эту систему импульсом (рис. 2).

С другой стороны, метод исследования переходных характеристик позволяет уточнить исходные характеристики изучаемой системы, глубже понять регуляторные процессы, действующие в ней.

Кривые описываются уравнением (рис. 2)

$$Y(T) = (Y_0 - Y_{ss}) \frac{e^{-\frac{T}{\tau}}}{\sqrt{1-\eta^2}} \cdot \cos(\omega T - \varphi) + Y_{ss}, \quad (1)$$

где  $Y(T)$  — рацион в момент времени  $T$ , мг;  $T$  — время, сут;  $Y_0$  — максимальный рацион при  $T = 0$ , мг;  $Y_{ss}$  — среднесуточный

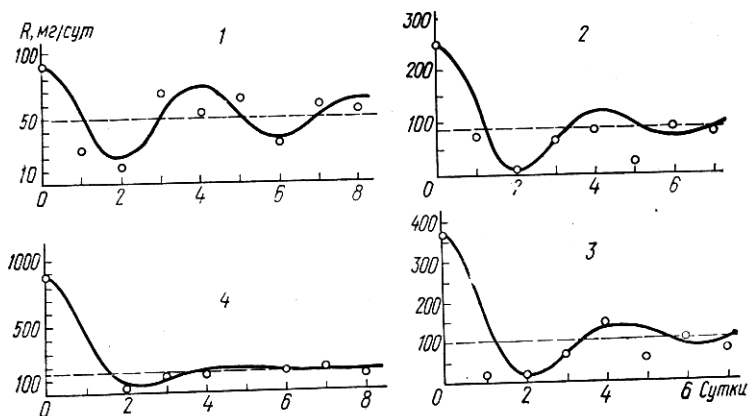


Рис. 3. Переходный процесс от максимального рациона к среднему у морских ежей массой 2,46 (1), 4,42 (2), 5,82 (3) и 10,85 (4). Кривые рассчитаны по уравнению (1). Пунктиром показаны величины средних рационов.

рацион или установившееся значение  $Y(T)$  мг;  $\tau$  — постоянная времени, сут;  $\eta$  — коэффициент затухания;  $\omega$  — угловая частота, сут<sup>-1</sup>;  $\varphi$  — угловой параметр, рад.

Параметры уравнения связаны следующими соотношениями (Гродинз, 1966):

$$\omega_n = \frac{2\pi}{T_0}; \quad \omega = \omega_n \sqrt{1-\eta^2}; \quad \varphi = \arccos \sqrt{1-\eta^2}; \quad \omega = \frac{2\pi}{T_K};$$

$$\eta = \frac{1}{\omega_n \tau}; \quad \tau = \frac{T_0}{2 \ln \frac{Y_1}{Y_2}}; \quad Y_1 = |Y_0 - Y_{ss}|; \quad Y_2 = |Y_{\min} - Y_{ss}|,$$

где  $T_K$  — период колебания рационов, сут;  $T_0$  — исходный период, сут.

Подвергнув животных в течение некоторого интервала времени голоданию и затем вновь выдавая корм в избытке, мы тем самым преобразовали непрерывную входную величину (выдаваемое количество корма) в импульс с амплитудой, равной  $R$ . В результате

Таблица 7. Параметры переходного процесса от максимального рациона к среднему у морских ежей *S. droebachiensis*

Масса тела, $W$ , г	Максимальный рацион $Y_0$ , мг	Средний рацион $Y_{ss}$ , мг	Коэффициент затухания $\eta$	Угловая частота $\omega$ , сут <sup>-1</sup>	Постоянная времени $\tau$ , сут	Начальная фаза $\varphi$ , рад
2,46	90	50	0,10	1,56	6,7	0,07
4,42	250	87	0,25	1,52	2,5	0,25
5,82	370	100	0,33	1,48	1,9	1,1
10,85	870	140	0,58	1,29	1,1	0,61

выходная величина (суточный рацион) изменяется от нуля до максимальной величины, затем следует переход к среднесуточному рациону (рис. 3). Параметры переходных характеристик для животных разной массы приведены в табл. 7. Из полученных результатов видно, что с увеличением массы тела животных отношение их максимальных рационов к средним возрастает (рис. 4), что приводит к некоторым интересным свойствам. Во-первых, с увеличением разности между максимальным и средним рационами, или  $Y_0 - Y_{ss}$  в уравнении (1), амплитуда колебаний среднесуточных рационов в ходе эксперимента уменьшается. Действительно, постоянная времени

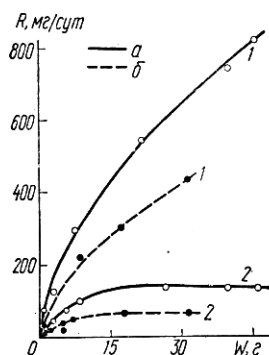


Рис. 4. Максимальный (1) и средний (2) суточные рационы (R) *S. droebachiensis* различных размеров групп при поедании ламинарии (а) и аскофиллума (б).

$\tau \frac{T_0}{2 \ln [(Y_0 - Y_{ss}) / (Y_{\min} - Y_{ss})]}$  уменьшается с увеличением  $Y_0 - Y_{ss}$ , что и отражено в табл. 7. Поэтому абсолютная величина степенного показателя экспоненты увеличивается с ростом  $Y_0 - Y_{ss}$ , а это приводит к уменьшению первого слагаемого, характеризующего гармоническую составляющую в уравнении (1). Следовательно, во-первых, у крупных животных установившиеся среднесуточные рационы более стабильны, чем у мелких, а во-вторых — с увеличением массы животных увеличивается коэффициент затухания  $\eta$ , отражающий скорость уменьшения амплитуды колебания рационов, поэтому процесс перехода от максимального рациона к среднему у крупных животных выражен значительно резче, чем у мелких. Угловая частота колебаний  $\omega_n$  не зависит от массы тела животных. Но частота  $\omega = \omega_n \sqrt{1 - \eta^2}$ , учитывающая затухания колебаний, уменьшается с увеличением массы морских ежей (табл. 7), что говорит о том, что за время переходного процесса с увеличением массы уменьшается число колебаний рационов. Таким образом, время переходного процесса, численно равно  $3\tau$ , или интервал времени, в течение которого

осуществляется переход от максимального рациона к среднему, меньше у крупных животных. Сокращение времени переходного процесса достигается благодаря более резкому снижению амплитуды колебаний рационов и уменьшению числа их колебаний. Установившаяся величина среднесуточного рациона у крупных животных более постоянна, чем у мелких, у которых соотношение максимального и среднего рациона сравнительно невелико.

Каковы факторы, обуславливающие возникновение и особенности колебательного режима потребления водорослей? Очевидно, что прежде всего — период переваривания пищи. Съеденная пища в течение двух суток проходит через кишечник и начинает вытесняться из него новой порцией пищи, поступившей в организм. Таким образом, поедание водорослей и выделение экскрементов у морских ежей совпадает во времени. Большие величины рационов отстоят друг от друга на четверо суток, что представляет собой колебательный процесс с полупериодом двое суток. Величина среднесуточного рациона, будучи измеренной в течение одних суток, а также интервалов времени некратных периоду переваривания, может оказаться ошибочной. Кроме периода переваривания, на неравномерность интенсивности питания во времени оказывает влияние и увеличивающаяся в ходе онтогенеза разность между размером желудка и величиной среднесуточного рациона. Поэтому в условиях с достаточной обеспеченностью кормом мелкие ежи, питающиеся интенсивнее крупных, заполняют желудок пищей в течение суток и на протяжении следующего дня почти не питаются. Крупные животные ежедневно потребляют относительно малое количество водорослей, что и приводит к стабильности их среднесуточных рационов.

В литературе имеются количественные оценки скоростей потребления корма для небольшого числа видов морских ежей, причем эти сведения содержатся, как правило, в малодоступных источниках. В табл. 8 приведены минимальные и максимальные значения скоростей потребления пищи, что дает представление об интенсивности питания, зависящего от ряда факторов и подробнее обсуждается ниже.

**Зависимость среднесуточного рациона от массы тела.** Данная зависимость представляет интерес для расчета потребления корма популяцией морских ежей. Обычно в качестве функциональной зависимости величины рациона от массы тела используют степенную зависимость

$$R = pW^m,$$

где  $R$  — масса рациона,  $W$  — масса тела животного,  $p$ ,  $m$  — расчетные параметры, характеризующие биологические особенности вида, специфику корма и период биологического года, в течение которого проводилось исследование. Степенной показатель  $m$ , как правило, меньше единицы, что указывает на снижение интенсивности питания животных данным кормом с увеличением массы их тела.

Т а б л и ц а 8. Скорость потребления корма морскими ежами

Вид животного	Диаметр панциря, мм	Корм	Скорость потребления	Литературный источник	Расчет скорости*
Strongylocentrotus droebachiensis	50—55	Laminaria saccharina	0,000—0,019	Кузнецов 1946	1
	8,9—65,5		0,006—0,162	То же	
	—	Monostroma fuscum	0,017	Vadas, 1968, 1977	2
	—	Nereocystis luetkeana	0,207	То же	
	18—22	Agarum cribrogum	101	Himmelman, 1969	3
	10	Laminaria sp.	14,0	То же	
48—52	Laminaria sp.	2229	» »		
—	Laminaria digitata	351,8—1123,9	Percy, 1971	4	
Strongylocentrotus purpuratus	20—23	Macrocystis sp.	14,3	Leighton, 1968	1
	55—65		3,5	То же	2
	—	Monostroma fuscum	0,012	Vadas, 1968, 1977	
	—	Costraria costata	0,220	То же	
Strongylocentrotus franciscanus	—	Monostroma fuscum	0,050	» »	2
	—	Nereocystis luetkeana	0,827	» »	5
	—	Macrocystis sp.	2,68—3,85	Barker, 1973	
Strongylocentrotus intermedius	24,6	Laminaria japonica	13,96	Fuji, 1967	5
	69,8	Laminaria japonica	4,58	То же	» »
	—	Ulva pertusa	0,96	» »	
Lytechinus variegatus	—	Thalassia sp.	1—6	Moore McPherson, 1965	3
	—	Thassia sp.	0,2—1,25	Greenway, 1973	6
	—	Cailerpa ashmeadii	6	Lowe, 1974	4
	—	Halimeda incrassata	250	То же	

\* Расчет скорости потребления производился по следующим формулам:

1.  $\frac{\text{Сырая масса корма (г)}}{\text{Сырая масса ежа (г) сут}}$  ; 2.  $\frac{\text{Сырая масса корма (г)}}{\text{Экз/ч}}$  ; 3.  $\frac{\text{Сырая масса корма (мг)}}{\text{Экз/сут}}$  ;
4.  $\frac{\text{Сухая масса корма (мг)}}{\text{Экз/сут}}$  ; 5.  $\frac{\text{Сырая масса корма (г)}}{\text{Сырая масса животного (г)}} \cdot 100$  ; 6.  $\frac{\text{Сухая масса корма (г)}}{\text{Экз/неделя}}$  .

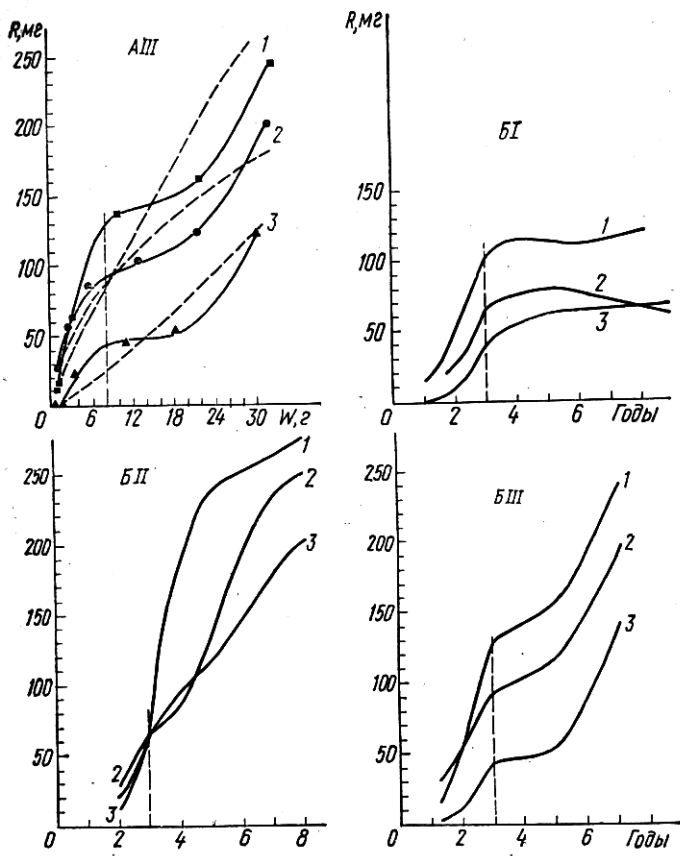


Рис. 5. Зависимость рационов ( $R$ ) *S. droebachiensis* от массы (А) и возраста (Б) при поедании ламинарии (1), родинии (2), аскофиллума (3) зимой (I), весной (II) и летом-осенью (III). Вертикальными пунктирными линиями отмечено наступление половой зрелости.

Параметры уравнения иногда можно интерпретировать с точки зрения физиологии и экологии изучаемого вида. Кроме этого, приняв степенное уравнение за стандартную форму функциональной зависимости рациона от массы тела, можно проводить сравнительный анализ интенсивности питания животных данного вида в различных условиях, либо разных видов. Однако этот тип уравнения очень грубо описывают полученные нами экспериментальные данные.

На рис. 5, А нанесены величины среднесуточных рационов, измеренных в осенних опытах в течение 6—9 дней у животных различных размерных групп (по 10—24 особи в каждой). Пунктиром показана аппроксимация экспериментальных данных степенным

уравнением. Видно, что это уравнение непригодно, так как оно недостаточно точно аппроксимирует экспериментальные данные. Поэтому важной методической задачей является выбор уравнения приемлемого вида. Удобным уравнением, по нашему мнению, является полином вида  $R = a_0 + a_1W + a_2W^2 + \dots$ , применение которого в расчетах сравнительно несложно и который хорошо аппроксимирует экспериментальные данные (рис. 5, А, сплошные линии). В табл. 9 приведены параметры обоих видов уравнений. Отклонение экспериментальных средних ( $\bar{R}$ ) от соответствующих расчетных ( $R_{расч}$ ) находили по формуле

$$S = \sqrt{\frac{\sum (\bar{R} - R_{расч})^2}{N - 1}},$$

где  $N$  — число экспериментальных средних. Такое отклонение служит критерием выбора вида уравнения. Как следует из табл. 9, во всех случаях более точным является полиномиальное уравнение. В связи с тем что экспериментальное исследование зависимости рациона от массы тела выполняется в разные сезоны года, когда животные находятся в определенном физиологическом состоянии, в своей работе мы изучали влияние сезона года, репродуктивного цикла морских ежей на характер зависимости рациона от массы их тела. Для верхней сублиторали Восточного Мурмана годовой цикл можно разбить на три сезона (Пропп, 1971):

1. Биологическую зиму, продолжительностью с ноября по февраль, с температурой морской воды от  $-1$  до  $+1^\circ\text{C}$ .

2. Биологическую весну, охватывающую период с марта по май, с температурой морской воды от  $1,2$  до  $4,5^\circ\text{C}$ .

3. Биологическое лето — осень, с июня по октябрь, от  $4,2$  до  $10^\circ\text{C}$ .

Рационы морских ежей, измеренные в каждый сезон, и соотношенные с массой тела животных ( $\frac{R}{W}$ ), позволяют проследить за сезонными изменениями интенсивности питания животных с разной массой тела (рис. 6.)

На Кольском побережье Баренцева моря *S. droebachiensis* достигает половой зрелости после метаморфоза, на третьем году жизни, при сухой массе тела, равной в среднем 8 г. Изменение удельной скорости потребления пищи с увеличением массы тела различно у молодых и половозрелых животных: если удельная скорость потребления у молодых с увеличением массы может возрастать в 3—4 раза, то у половозрелых, как правило, снижается. Однако  $\frac{R}{W}$  при поедании родимени самыми мелкими животными всегда наиболее высоко, что, по-видимому, связано с преимущественным питанием мелких животных красными водорослями (Кузнецов, 1946), произрастающими на больших глубинах. Но в целом животные всех размерных групп наименее интенсивно поедают аскофиллум и наиболее интенсивно — ламинарию.

Таблица 9. Аппроксимация зависимости рационов морских ежей от массы их тела полиномиальным и степенным уравнениями

Корм	Месяц, температура воды	Полиномиальное: $R = a_1 + a_1 \cdot W + a_2 \cdot W^2 + a_3 \cdot W^3 + a_4 \cdot W^4$	S	Степенное: $R = p \cdot W^m$	S
Ламинария	Январь, 1,7° С	$-0,99 \cdot 10 + 0,24 \cdot 10^2 \cdot W - 0,16 \cdot 10 \cdot W^2 + 0,42 \cdot 10^{-1} \cdot W^3 - 0,37 \cdot 10^{-3} \cdot W^4$	13,8	$18,9 \cdot W^{0,46}$	42,2
	Апрель, 3° С	$0,14 \cdot 10^3 - 0,65 \cdot 10^2 \cdot W + 0,94 \cdot 10 \cdot W^2 - 0,41 \cdot W^3 + 0,53 \cdot 10^{-2} \cdot W^4$	38,9	$16,0 \cdot W^{0,94}$	101,6
	Октябрь, 9,5° С	$-0,17 \cdot 10^2 + 0,30 \cdot 10^2 \cdot W - 0,19 \cdot 10 \cdot W^2 + 0,47 \cdot 10^{-1} \cdot W^3 - 0,30 \cdot 10^{-3} \cdot W^4$	0,0	$14,6 \cdot W^{0,85}$	21,7
Родимения	Январь, 1,4° С	$0,35 \cdot 10 + 0,92 \cdot 10 \cdot W - 0,34 \cdot W^2 + 0,41 \times 10^{-2} \cdot W^3 - 0,11 \cdot 10^{-4} W^4$	17,9	$14,9 \cdot W^{0,44}$	24,2
	Май, 4° С	$-0,70 \cdot 10 + 0,18 \cdot 10^2 \cdot W - 0,19 \cdot 10 \cdot W^2 + 0,99 \cdot 10^{-1} \cdot W^3 - 0,15 \cdot 10^{-2} \cdot W^4$	0,0	$11,7 \cdot W^{0,82}$	19,0
	Октябрь, 9,5° С	$0,68 \cdot 10 + 0,22 \cdot 10^2 \cdot W - 0,20 \cdot 10 \cdot W^2 + 0,75 \cdot 10^{-1} \cdot W^3 - 0,92 \cdot 10^{-3} \cdot W^4$	1,6	$28,7 \cdot W^{0,53}$	14,2
Аскофиллум	Январь, 1,4° С	$-0,51 \cdot 10 + 0,77 \cdot 10 \cdot W - 0,31 \cdot W^2 + 0,51 \times 10^{-2} \cdot W^3 - 0,20 \cdot 10^{-4} \cdot W^4$	16,1	$2,1 \cdot W^{0,94}$	26,3
	Май, 4° С	$-0,87 \cdot 10 + 0,12 \cdot 10^2 \cdot W - 0,42 \cdot W^2 + 0,78 \times 10^{-2} \cdot W^3 - 21 \cdot 10^{-4} \cdot W^4$	0,7	$1,3 \cdot W^{1,33}$	76,2
	Октябрь, 5° С	$-0,93 \cdot 10 + 0,96 \cdot 10 \cdot W - 0,32 \cdot W^2 - 0,12 \times 10^{-1} \cdot W^3 + 0,57 \cdot 10^{-3} \cdot W^4$	1,5	$1,7 \cdot W^{1,26}$	8,3

Представляет большой интерес определение чистых влияний возраста и массы тела животных на размер рациона либо на величины удельных скоростей потребления корма. Ответить на этот вопрос можно было бы при независимом варьировании возраста и массы животных в одном эксперименте, поставленном по ортогональному плану. Однако это пока невыполнимо, так как нет методов определения возраста морских ежей по внешним признакам без учета массы их тела. Вероятно, построив зависимости каких-

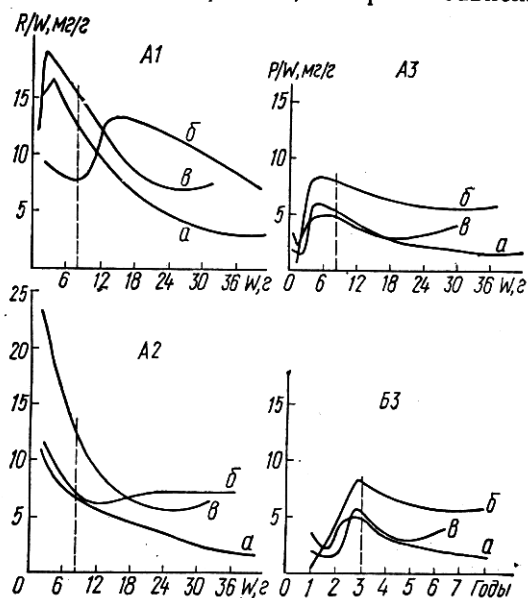


Рис. 6. Зависимость удельных скоростей потребления ( $R/W$ ) корма морскими ежами *S. droebachiensis* от массы их тела (А) и возраста (Б) при поедании ламинарии (1), родимении (2), аскофиллума (3), виной (а), весной (б) и летом—осенью (в).

либо физиологических параметров от массы тела и отдельно от возраста, можно получить качественную оценку влияний каждого из двух факторов на исследуемый параметр. Так, из сравнения кривых зависимостей рациона от массы тела с соответствующими кривыми зависимостей рациона от возраста, так же как и зависимостей удельных скоростей потребления от массы тела и возраста (рис. 5, 6), следует вывод, что изменение параметров питания при достижении полового созревания более четко прослеживается на кривых зависимостей этих параметров от возраста. Последнее позволяет предположить, что трофодинамика морских ежей в большей мере определяется их возрастом, нежели массой тела.

У неполовозрелых животных размеры рационов в течение года изменяются сравнительно слабо, а у взрослых более значительно

(рис. 4). Эти результаты согласуются с данными В. В. Кузнецова (1946), по наблюдениям которого неполовозрелые морские ежи в прибрежье Восточного Мурмана питаются в течение всего года, а интенсивность питания взрослых ежей подвержена сезонным изменениям. Так, зимой рационы взрослых морских ежей одинаковы у всех возрастных групп, весной они достигают максимальных величин, а летом—осенью рацион взрослых, особенно животных среднего возраста 4—6 лет, снижается. Увеличение рационов половозрелых животных весной, по нашему мнению, вызвано резким изменением внешних условий, связанных с переходом от полярной ночи к быстро увеличивающемуся световому дню и особенно с интенсивным ростом гонад в это время. Измерения активного обмена также свидетельствуют о возрастании потребления кислорода ежом *S. droebachiensis* в этот период (Пропп, Рябушко, 1972; Рябушко, 1975).

Итак, закономерности питания неполовозрелых и половозрелых *S. droebachiensis* различны. Из этого, в частности, следует, что степенное уравнение для описания зависимости скоростей потребления пищи от массы тела морских ежей всех размерных групп неприменимо. Использование в эксперименте только одного вида корма приводит к неверным представлениям о трофодинамике изучаемого вида — ошибочной оценке рациона, отличающегося от рациона в естественных условиях в 2—3 раза.

Зависимость рациона от массы *S. droebachiensis* была изучена в сезонном аспекте канадскими биологами (Miller, Mann, 1973) в районе Новой Шотландии (залив Голифакс). Измерения рационов при питании бурой водорослью *Laminaria longicuris* показывают последовательное увеличение коэффициентов степенного уравнения от зимы к лету при почти неизменном степенном показателе. Температура воды в течение года изменялась от 2° С зимой до 17° С летом. Таким образом, интенсивность питания животных разных размерных групп в районе Канады изменялась в течение года в одинаковой степени. Отметим, что в заливе Галифакс морские ежи значительно мельче баренцевоморских, темп их роста ниже, размерная структура и распределение популяции по глубинам иные (Himmelman, Steele, 1971; Mann, Breen, 1972; Miller, Mann, 1973; Пропп, 1977а). Разумеется, климатические условия также различны. По мнению М. В. Проппа (1977), перечисленные различия обеих популяций возникли под действием естественного отбора на максимальную экологическую эффективность в условиях ограниченных пищевых ресурсов.

Существование обратной зависимости между интенсивностью питания и размерами правильных морских ежей подтверждается рядом исследований (Moore, McPherson, 1965; Fuji, 1967; Leighton, 1968). Однако обнаружено, что *Triploneustes ventricosus* разных размеров питаются примерно с одинаковой интенсивностью (Moore, McPherson, 1965).

**Зависимость рационов от количества доступной пищи.** Доступная для животных пища в биотопе не всегда бывает в избытке. Биомасса водорослей уменьшается с увеличением глубины, что ограничивает численность популяции *S. droebachiensis* на глубинах свыше 10—15 м. По данным М. В. Проппа (1971), потребление органического вещества в биотопе морских ежей в 2—3 раза превосходит продукцию макрофитов. Нехватка органического вещества покрывается за счет сноса растительных остатков с литорали и верхнего этажа сублиторали.

Мы определяли зависимость рационов от количества доступной пищи для *S. droebachiensis* при температуре морской воды 2—2,5° С.

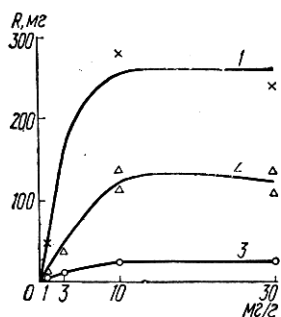


Рис. 7. Зависимость рационов ( $R$ ) от количества доступной пищи (мг/г), каждая точка соответствует среднему арифметическому девяти измерений; 1 —  $W_{ср} = 45$  г, 2 —  $W_{ср} = 10$  г, 3 —  $W_{ср} = 2,6$  г.

Животных для эксперимента подбирали по трем весовым группам (в каждой группе по 8 экземпляров). Каждую группу разделяли по количеству выдаваемого корма на четыре подгруппы. Представители первых подгрупп получали по 1 мг сухой массы водорослей на 1 г сухой массы животных. Остальным особям корм выдавали из расчета: 2 подгруппа — 3; 3—10; 4—30 мг/г. Все животные были помещены в отдельные проточные камеры. Количество съеденной пищи измеряли ежедневно в течение 9 суток. Результаты эксперимента приведены на рис. 7.

Количество корма, равное 10 мг на 1 г массы животных, является достаточным для удовлетворения пищевых потребностей морских ежей всех размеров. В то же время это количество является минимальным для животных массой 2,6—10 г, так как выдаваемый им корм почти всегда поедался полностью. Увеличения рационов при избытке корма нами не отмечалось. Следует отметить, что эти результаты справедливы для марта — апреля — времени постановки эксперимента.

Кормовые ресурсы часто ограничивают размеры популяций правильных морских ежей. Утверждают, что лимитирование по пище является важнейшей характеристикой экологии морских ежей (Moore, Jutare et al., 1963). Однако это обстоятельство редко принимается во внимание (Lawrence, 1975). Количество доступной пищи прямо связано со скоростью роста, размерами и плодовитостью морского ежа *Evechinus chloroticus* (Dix, 1970a, c). Возможно, глубоководные популяции *Alloccentrotus* имеют меньшие размеры, более слабое развитие гонад и меньшую продолжительность жизни по сравнению с мелководными популяциями, где пища обильнее (Sumich, McCauley, 1973). Дж. Лоуренс (Lawrence, 1975), ссылаясь на исследования Т. А. Эберта (Ebert, 1966, 1968), пишет, что пищевые ресурсы примерно одинаково ограничивают

размеры и плодовитость морских ежей с разной скоростью роста, поэтому виды, которые используют пищу для ускорения роста и плодовитости, являются менее подвижными, чем виды, растущие медленно и с малой плодовитостью. Как результат первые виды имеют большую смертность.

**Влияние абиотических и биотических факторов на скорость потребления корма.** Питание, рост и дефинитивные размеры морских ежей определяются комплексом абиотических и биотических факторов. По литературным данным, распределение морских ежей контролируется прежде всего степенью турбулентности воды (Mooge et al., 1963; Mooge, 1966; Ebert, 1968) и количеством доступной пищи (Breen, Mann, 1976 a, b; Пропп, 1977a). На интенсивность питания значительное влияние оказывает и сезонность, которая проявляется в изменении температуры среды, физиологического состояния животных, связанного с генеративным циклом, а также для северных видов процессом подготовки к зимнему периоду, зимовки и т. д. Интенсивность питания зависит и от местообитания, а также от плотности поселения животных, которая в течение года может существенно изменяться (Кузнецов, 1946; Mooge, McPherson, 1965; McPherson, 1968; Пропп, 1977). О влиянии возраста и массы тела на интенсивность питания частично уже говорилось выше. В имеющейся литературе не содержится сведений о влиянии пола на скорость потребления пищи. Вероятно это связано с невозможностью определения пола морских ежей по внешним признакам. Известно, однако, что соотношение самцов и самок в популяциях морских ежей близко 1 : 1, а пространственно представители обоих полов не разобщены и темп роста не зависит от пола. Поэтому можно предположить, что качественный состав пищи и скорость ее потребления не зависят от пола морских ежей.

**Турбулентность воды.** По нашим наблюдениям *S. droebachiensis* поедает корм только в подвижной морской воде (Холодов, 1978a). Нормальное питание возможно при наличии достаточно интенсивного водообмена в экспериментальном аквариуме. Вообще правильные морские ежи встречаются только на участках с достаточно высокой турбулентностью, нередко образуя при этом довольно плотные поселения, в которых животные располагаются вплотную друг к другу. Морские ежи *Tripterygion*, *Lytechinus*, *Eucidaris* питаются в том случае, если их обтекает сильный ток воды (Mooge, 1966). В естественных условиях ток воды образуется по крайней мере за счет приливно-отливных течений и действия волн. Однако слишком высокая турбулентность приводит к обламыванию игл животных и их последующей регенерации (Ebert, 1968). Скорость тока воды возле игл, при которой наблюдаются их поломки, является верхним значением турбулентности воды, ограничивающей ареал морских ежей. Ослабление турбулентности воды приводит к замедлению роста *Eucidaris tribuloides* (McPherson, 1968). Турбулентность может препятствовать пастыбе *Diadema antillarum* на поверхности *Acropora* (Lawrence, 1975). С другой

стороны, действие волн приводит к увеличению питания сверлящего *Echinosterphus*, так как пищевые частички становятся доступными (Campbell et al., 1973). В плотных скоплениях *S. droebachiensis* сырая биомасса достигает 6—6,5 кг/м<sup>2</sup> (Кузнецов, 1946).

Интенсивный водообмен и высокая плотность популяции позволяют предположить, что скорость водообмена и концентрация метаболитов, выделяемых животными в среду, являются существенными факторами, влияющими на интенсивность питания. Для проверки этого предположения в двух сериях экспериментов мы использовали проточные сосуды емкостью 1,2 л с регулируемой скоростью протока морской воды.

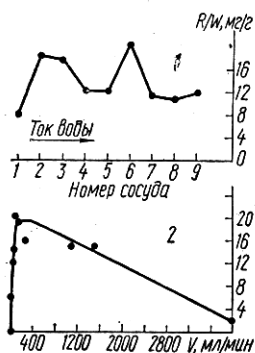


Рис. 8. Удельные скорости потребления *S. droebachiensis* родимени ( $R/W$ ) при постоянной скорости водообмена ( $V$ ), разной концентрации метаболитов морских ежей (1) и при разной скорости водообмена (2).

В первой серии девять сосудов соединяли последовательно, что должно было привести к последовательному накоплению метаболитов животных в сосудах (концентрацию метаболитов не измеряли). Средняя скорость тока воды через батарею сосудов составляла 60 мл/мин. Во второй серии сосуды соединяли параллельно. Скорость протока во всех сосудах была различной и изменялась от 9,5 до 3950 мл/мин. Кроме проточных сосудов, в этой серии использовали два непроточных, один из которых аэрировали, что вызывало циркуляцию воды в нем. Во всех сосудах находилось по четыре животных со средней сухой массой 7 г. Продолжительность опытов 4 суток. Корм (родимению) выдавали в избытке. Таким образом, в первой серии опытов можно определить влияние метаболитов, выделяемых животными, на интенсивность их питания, а во второй — влияние скорости протока воды.

Из результатов первой серии (рис. 8) следует, что заметное влияние внешних метаболитов на величины удельных скоростей потребления корма не обнаружено (экспериментальные точки колеблются незакономерно). Однако, как следует из результатов второй серии опытов, скорость водообмена оказывает существенное влияние на удельную скорость потребления, которая изменяется от 0 в неподвижной воде до 20,2 мг/г · сут при скорости протока 135 мл/мин. При дальнейшем увеличении скорости протока вода начинает сбивать вытянутые над панцирем амбулакральные ножки, что затрудняет передвижение, питание и особенно поиск корма животными. Следовательно, отрицательное действие сильных токов воды наступает раньше возникновения поломок игл.

Тип кормовых объектов. На рис. 5 и 6 отражена связь рационов и удельных скоростей потребления корма *S. droebachiensis* с типом кормовых объектов. По нашим наблюдениям

размеры рационов *S. droebachiensis* в значительной мере определяются видом поедаемых водорослей (табл. 10).

Как следует из изложенного выше материала, на интенсивность питания морских ежей оказывают влияние следующие факторы: вид корма, масса тела животных, возраст, скорость водообмена, а также сезонность. Каково влияние каждого фактора, независимо от действия остальных факторов? На этот вопрос можно ответить, поставив эксперименты по схеме греко-латинского квадрата (Маркова, 1971; Маркова, Лисенков, 1973).

Латинским квадратом называется квадратная таблица из  $n$  букв, каждая из которых встречается один раз в каждой строке и в каждом столбце (Маркова, 1971). Расположение элементов квадрата оптимально, так как каждый элемент встречается только один раз в строке и в столбце. Равным образом, с каждым уровнем изучаемого фактора сочетаются все уровни других изучаемых факторов. Поэтому каково бы ни было влияние источников неоднородностей, оно в равной мере скажется при подсчете итогов по любому фактору. При совмещении двух ортогональных квадратов, элементами которых являются латинские буквы у одного квадрата, а греческие — у другого, получим греко-латинский квадрат. Элементы греко-латинского квадрата образуют двойную элиминирующую группировку, защищающую эффекты исследуемых факторов от действия источников неоднородностей, то есть факторов, входящих в элиминирующую группировку.

Так как греко-латинские планы позволяют определять довольно тонкие эффекты, мы попытались изучить влияние внешних метаболитов животных на интенсивность их питания. При этом количество животных — доноров метаболитов — значительно превышало соответствующее количество животных, использованных в предварительных опытах. Эффект сезонности невозможно оценить в обычном (непродолжительном) эксперименте, поэтому приходится считать, что экспериментальное решение этой задачи пока невыполнимо. Для постановки опыта выбран  $3 \times 3$  греко-латинский квадрат. Опыт выполнен в трех повторностях на одних и тех же животных, причем вид пищи, выдаваемой данной группе животных, а также скорость водообмена и концентрация метаболитов в сосуде каждый раз были иными (табл. 11).

Таблица 10. Рационы *S. droebachiensis* при питании четырьмя видами многоклеточных водорослей

Сухая масса тела животного, г	Размеры рациона при поедании различного корма			
	Askophyllum nodosum	Rhodymenia palmata	Laminaria saccharina	Laminaria digitata
1	2,36	9,93	22,66	—
2,5	6,22	27,76	33,22	24,30
5	17,54	62,50	75,75	—
7,5	55,30	62,63	106,30	98,32
10	43,90	82,40	99,85	105,53
12,5	86,42	103,08	—	112,00
16	80,75	112,54	—	175,00
20	126,54	125,67	142,03	290,38
30	110,0	143,25	—	—
40	138,61	120,42	165,25	292,12

Таблица 11. Схема постановки эксперимента по 3×3 греко-латинскому квадрату в трех повторностях

$X_1 \backslash X_2$	1	2	3
1	A $\alpha$	B $\beta$	C $\gamma$
2	B $\gamma$	C $\alpha$	A $\beta$
3	C $\beta$	A $\gamma$	B $\alpha$

1-я повторность

$X_1 \backslash X_2$	1	2	3
1	B $\alpha$	C $\beta$	A $\gamma$
2	C $\gamma$	A $\alpha$	B $\beta$
3	A $\beta$	B $\gamma$	C $\alpha$

2-я повторность

$X_1 \backslash X_2$	1	2	3
1	C $\alpha$	A $\beta$	B $\gamma$
2	A $\gamma$	B $\alpha$	C $\beta$
3	B $\beta$	C $\gamma$	A $\alpha$

3-я повторность

Примечание.  $X_1$  — скорость водообмена, уровни: 10; 70; 100 мл/мин;  $X_2$  — число животных — доноров метаболитов, уровни: 0; 24; 42 экз.; латинские буквы — вид корма, уровни: A — ламинария, B — родимения, C — аскофиллум; греческие буквы — индивидуальная масса животных, уровни:  $\alpha$  — 2,95;  $\beta$  — 7,42;  $\gamma$  — 12,0 г.

Каждая ячейка греко-латинского квадрата представляет собой экспериментальный сосуд. Скорость водообмена изменялась по строкам квадрата и в пределах каждой строки оставалась постоянной. Морская вода, пройдя через сосуды с животными-донорами, поступала в экспериментальные сосуды, расположенные по столбцам квадрата. Таким образом, например, в сосуде, находящемся в центре квадрата 1-й повторности, уровни факторов были следующими: скорость водообмена — 70 мл/мин, вода поступала из сосуда с 24 донорами метаболитов; животные массой 2,95 г получали в качестве корма аскофиллум. Отдельный экспериментальный результат представляется в виде линейной модели

$$Y_{ijkot} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k + \delta_o + \text{res} + \xi_{m(tjko)},$$

где  $Y_{ijkot}$  — экспериментальный результат, полученный с  $i$ -м уровнем фактора  $X_1$ ,  $j$ -м уровнем фактора  $X_2$ ,  $k$ -м обозначением латинской буквы,  $o$ -м обозначением греческой буквы в  $m$ -м повторе;  $\mu$  — среднее арифметическое,  $\beta$  — эффект столбца (качественных уровней концентрации метаболитов),  $\gamma$  — эффект латинской буквы (вида корма),  $\delta$  — эффект греческой буквы (массы животных);  $\text{res}$  — остаток, включающий все источники дисперсии, не предсказанные линейной моделью,  $\xi$  — случайная ошибка в эксперименте данной повторности. Отметим, что греко-латинский квадрат не является моделью с предположением нормальности, поэтому не требуется выполнения условия независимости ошибок и равенства их дисперсий. Результаты всех экспериментов сведены в табл. 12. Экспериментальные данные обработаны по схеме дисперсионного анализа; результаты обработки приведены в табл. 13.

Табличный критерий Фишера при 95%-ном уровне значимости доверительной вероятности равен 3,6. Таким образом, на интенсивность питания морских ежей влияют все исследуемые факторы,

Таблица 12. Результаты исследования по 3×3 греко-латинскому квадрату влияния скорости водообмена, вида корма, концентрации внешних метаболитов, массы тела морских ежей на интенсивность их питания (пояснения см. в тексте)

		Количество доноров метаболитов, экв.		
		0	24	42
Скорость водообмена, мл/мин	10	Ламинария	Родимения	Аскофиллум
		3,75	3,92	0,17
		1,92	0,54	0,13
		2,00	0,30	0,09
		W = 2,95 г	W = 7,42 г	W = 12 г
	70	Родимения	Аскофиллум	Ламинария
		10,70	2,12	16,95
		22,08	5,20	9,76
		17,00	0,38	15,60
	W = 12 г	W = 2,95 г	W = 7,42 г	
170	Аскофиллум	Ламинария	Родимения	
	6,80	15,15	17,10	
	8,08	19,30	18,50	
	8,18	28,50	18,40	
	W = 7,42 г	W = 12 г	W = 2,95 г	

Таблица 13. Сводные результаты дисперсионного анализа 3×3 греко-латинского квадрата

Источник дисперсии	Число степеней свободы, <i>f</i>	Сумма квадратов <i>SS</i>	Средний квадрат, <i>MS</i>	Критерий Фишера, <i>MS MS</i> внутри ячейки
Строка (скорость водообмена)	2	942	471	40,2
Столбец (концентрация метаболитов)	2	31	15,5	1,32
Латинская буква (вид корма)	2	472	236,5	20,2
Греческая буква (масса животных)	2	142	71	6,06
Остаток	—	—	—	—
Ошибка внутри ячейки	18	212	11,77	—
Итого	26	1800		

кроме внешних метаболитов. Наибольшее влияние оказывает скорость водообмена, вдвое меньше — вид поедаемой водоросли и наименьшее — масса животных. Разумеется, сказанное справедливо в пределах интервалов варьирования факторов в эксперименте. Различия средних значений по элементам греко-латинского квадрата выявлены по множественному ранговому критерию Дункана

(Маркова, 1971), что позволило сделать следующие статистически обоснованные выводы:

1. С увеличением скорости водообмена, независимо от вида корма, массы животных и концентрации внешних метаболитов, интенсивность поедания корма увеличивается.

2. Независимо от массы животных и скорости водообмена интенсивность поедания ламинарии и родимении одинакова и выше, чем аскофиллума.

3. Независимо от вида корма и скорости водообмена интенсивность поедания корма неполовозрелыми животными массой 2,9 и 7,4 г одинакова и ниже, чем интенсивность поедания пищи взрослыми морскими ежами.

Анализ литературных и собственных данных по количественному исследованию потребления морскими ежами корма позволяет выявить основные особенности их питания. Наиболее важной особенностью является большая изменчивость размеров рационов в зависимости от биотических и абиотических факторов среды: вида корма и его количества, интенсивности водообмена, сезонности, физиологического состояния, массы тела. Игнорирование любого из этих важных факторов приводит к невозможности получения реальных количественных оценок потребления пищи. Невозможно судить о питании этих животных по данным, полученным в один сезон или с использованием одного вида корма. Помимо этого, по-видимому, существуют различия между характером зависимостей интенсивности питания от массы тела у неполовозрелых и взрослых животных, как это экспериментально обнаружено нами у *S. droebachiensis*. Поэтому следует подходить критически к использованию степенного уравнения для аппроксимации величин рационов морских ежей разной массы.

**Усвояемость корма.** Усвояемость водорослей морскими ежами *S. droebachiensis* мы определяли как по органическому веществу съеденной и неусвоенной пищи, так и по их калорийности и рассчитывали по формуле

$$U^{-1} = \frac{R - H}{R} \cdot 100\%,$$

где  $U^{-1}$  — усвояемость пищи в процентах;  $R$  — органическое вещество съеденной пищи либо ее калорийность;  $H$  — органическое вещество неусвоенной пищи либо ее калорийность.

Выделение неусвоенной пищи в растворенной форме здесь, следуя традиции, мы не учитываем. Учет выделяемого РОВ и обсуждение его роли в формировании расчетной величины усвояемости корма выполнены в главах IV и V.

Значения усвояемости трех видов водорослей по калорийности корма и экскрементов, а также по содержанию органического вещества в корме и экскрементах приведены в табл. 14.

Очевидно, что усвояемость изученных видов водорослей тем выше, чем больше органического вещества содержит данный вид.

Таблица 14. Усвояемость ( $U^{-1}$ ) трех видов водорослей

Показатель	Родимения	Ламинария	Аскофиллум
Количество животных	14	14	24
Рацион, мг	49,5	105	37
Экскременты, мг	18,5	67	28
Калорийность корма, кал/мг	$3,06 \pm 0,09$	$2,64 \pm 0,07$	$3,20 \pm 0,04$
Калорийность экскрементов, кал/мг	$2,07 \pm 0,05$	$1,58 \pm 0,07$	$1,78 \pm 0,04$
Органическое вещество корма, %	$85 \pm 4$	$70 \pm 5$	$65 \pm 5$
Органическое вещество экскрементов, %	$47 \pm 3$	$43 \pm 9$	$35 \pm 2$
Усвояемость корма, %	61	37	24,5
Усвояемость органического вещества, %	79	62,5	57
Усвояемость по калорийности, %	75	61	58,5

С методической точки зрения интересно отметить, что расчет усвояемости водорослей по органическому веществу и по калорийности усвоенной и неусвоенной пищи дает близкие результаты.

Зависимость усвояемости корма от массы тела животных исследовали при кормлении морских ежей двумя видами водорослей (*R. palmata* и *L. digitata*). В первом случае (родимения) животных

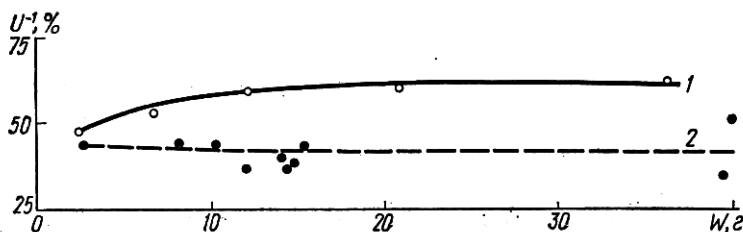


Рис. 9. Зависимость усвояемости ( $U^{-1}$ ) родимения (1) и ламинарии (2) от массы тела *S. droebachiensis*.

подбирали по размерным группам, по 10 экз. в каждой группе. Усвоенную и неусвоенную пищу измеряли ежедневно в течение семи дней (рис. 9). На рисунке нанесены средние значения усвояемости родимения за семь дней. В другом опыте массу усвоенной и неусвоенной ламинарии измеряли раз в двое суток у каждой особи индивидуально в течение 10 дней. Точки на рисунке соответствуют средней за 10 дней усвояемости ламинарии отдельными особями. В обоих случаях усвояемость рассчитана по сухой массе съеденного корма и неусвоенной пищи. Вероятно, такой расчет достаточен для определения характера зависимости усвояемости водорослей от массы животных. Усвояемость ламинарии составляет 40% и не зависит от массы животных. Усвояемость родимения равна 60% для

животных массой 12—36 г, а у животных массой 2—7 г она снижается до 47—54%.

По литературным данным, невозможно прийти к единому выводу о влиянии размеров либо возраста морских ежей на величину усвояемости корма. Так, по данным одних исследований усвояемость корма одинакова у представителей всех размерных групп *S. droebachiensis* (Miller, Mann, 1973) и *S. intermedius* (Fuji, 1967). Однако по другим сообщениям усвояемость пищи зависит от размеров *S. droebachiensis* (Himmelman, 1969).

Буряя водоросль *Laminaria digitata* была использована нами в качестве корма в опытах по изучению усвояемости пищи *S. droebachiensis* в условиях ее недостатка. Корм выдавали из расчета 1, 3, 10, 30 мг/г массы животных. Усвояемость рассчитывали по сухой массе съеденной и неусвоенной пищи (табл. 15).

Таблица 15. Усвояемость *S. droebachiensis* водоросли *Laminaria digitata* при различных количествах корма

Количество выдаваемого корма, мг/г	Количество экземпляров	Среднее арифметическое значение усвояемости	Пределы варьирования усвояемости	Среднее отклонение	Ошибка отдельного определения
1	5	44	7—77	± 18,2	± 41%
3	5	59	14,8—77,4	± 18	± 30,5%
10	6	42	34,3—53,5	± 7,3	± 17,5%
30	6	41	35,1—46,2	± 2,8	± 6,8%

Уменьшение количества выдаваемого корма приводит к резкому увеличению пределов варьирования расчетных величин усвояемости. Вариабельность обусловлена тем, что при недостатке пищи экскременты выделялись неравномерно, в то время как выдаваемая пища всегда поедалась полностью. В результате расчет усвояемости в тех случаях, когда масса выделенных за сутки экскрементов превосходила массу съеденной за тот же период времени водоросли, дал отрицательные величины (табл. 16).

Таблица 16. Усвояемость ламинарии по данным ежедневных наблюдений (корм выдавался из расчета 1 мг на 1 г массы животных)

День	Номер животного					
	1	2	3	4	5	6
Первый	3	93	100	61	-51	-27
Второй	100	-40	40	-10	-200	36
Третий	-189	46	100	2	57	53
Четвертый	100	100	100	29	71	100
Пятый	50	63	75	-160	44	100
Шестой	11	40	28	30	71	95
Седьмой	100	63	75	30	83	-115
Восьмой	50	63	88	76	88	93
Девятый	54	30	88	60	-98	100

Необходимо установить, является ли различие между средними значениями усвояемостей водорослей разными животными статистически достоверным. С этой целью был проведен дисперсионный анализ данных (табл. 17). Так как табличный критерий Фишера при уровне доверительной вероятности  $\alpha = 0,05$  превосходит экспериментальный критерий Фишера, то можно сделать вывод, что средние значения усвояемости водорослей не различаются между собой. Очевидно, что этот вывод применим и к результатам опытов, в которых выдаваемое животным количество пищи было более высоким (3, 10, 30 мг/г), так как вариабельность средних значений усвояемостей водорослей в этих опытах была ниже.

Таблица 17. Сводная таблица результатов дисперсионного анализа

Источник дисперсии	Число степеней свободы $f$	Сумма квадратов $SS$	Средний квадрат $MS$	Критерий Фишера $F$
Фактор А (различие между животными)	$K - 1 = 6 - 1 = 5$	$SS = 15134$	$MS_A = 3027$	$F_{\text{табл}} = 2,5$
Ошибка наблюдения	$K(n - 1) = 6(9 - 1) = 48$	$SS_{\text{ош}} = 257945$	$MS_{\text{ош}} = 5736$	$F_{\text{экс}} = \frac{MS_A}{MS_{\text{ош}}} = 0,57$
И т о р	$Kn - 1 = 6 \cdot 9 - 1 = 53$	$SS_{\text{общ}} = 273079$	—	—

Примечание.  $K$  — число животных,  $n$  — длительность опыта в сутках.

Учитывая данные таблицы, можно сделать общий вывод: недостаточное количество доступной пищи не является фактором, влияющим на величину усвояемости этой пищи морскими ежами.

По литературным сведениям, усвояемость водорослей морскими ежами зависит от вида поедаемых макрофитов и, возможно, от сезона и варьирует в широких пределах (табл. 18).

Различия в величинах усвояемости могут быть частично объяснены возрастными и сезонными изменениями состава и строения водорослей, наличием на талломах эпифитов, степенью разрушенности остатков водорослей.

### Ассимиляция растворенных органических веществ

Так как мы изучали накопление меченных по  $^{14}\text{C}$  РОВ, то об интенсивности накопления субстратов судили по увеличению удельной радиоактивности тела животных. Но увеличение радиоактивности тела может быть вызвано не только биологическим включением в обмен меченой органики, но и физико-химической сорбцией вещества покровами тела или (и) потреблением этого вещества эпифлорой морских ежей.

Таблица 18. Усвояемость корма правильными морскими ежами (литературные данные)

Вид животного	Усвояемость	Корм	Диаметр панциря ежа, мм	Температура воды, °С	Месяц, сезон	Метод определения усвояемости*	Автор
<i>S. droebachiensis</i>	40,0±16,2	Agarum	—	—	Июль, Январь,	1	Vadas, 1968, 1977
	83,6±5,6	Nereocystis	—	—	Декабрь, Февраль		
	9,0 76,7	Laminaria Fucus	67—73 48—52	— —	Февраль Сентябрь	1	Himmelman, 1969
	42,1 71,2	Laminaria	—	—	Август Февраль	1	Percy, 1971
	49±6 71,2±2	Laminaria	—	7,5 17	Декабрь, Январь Август Сентябрь	2	Miller, Mann 1973
<i>S. purpuratus</i>	45 80	Halidrys Macrocystis	—	—	—	1	Booolootian, Lasker, 1964
	16,5	Corallina	—	—	Сентябрь— март	3	Leighton, 1968
	77,8	Pelagohycus	—	—	Сентябрь— март		
	28,0±16,0 85,2±5,3	Monostroma Nereocystis	—	—	Февраль Декабрь— февраль	1	Vadas, 1968, 1977
	<i>S. intermedius</i>	32,4 81,9	Phyllospadix Ulva	—	—	Июнь Июнь	1
57,7 60,8		Laminaria	69,8 34,9	— —	—		
Lytechinus variegatus		54	Thalassia	—	—	Зима	1
	57	—	—	—	Лето		
Tripneustes vetricosus	52	Thalassia	—	—	Зима	1	Moore, McPherson, 1965
	56	—	—	—	Лето		
<i>Psammechinus miliaris</i>	61,2	Fucus	—	—	—	2	Faller-Fritsch, Emson, 1972 (по Lawrence, 1975)
	85,1	—	—	—	—		

Вид животного	Усвояемость	Корм	Диаметр панциря ежа, мм	Температура воды, °С	Месяц, сезон	Метод определения усвояемости*	Автор
Echinothrix calamaris	77,0 89,0	Laurencia	— —	— —	— —	1	Castro, 1971

\* Усвояемость водорослей рассчитывали по формулам:

$$1. U-1 = \frac{\text{Сухая масса съеденного корма} - \text{сухая масса экскрементов}}{\text{Сухая масса съеденного корма}} \cdot 100;$$

$$2. U-1 = \frac{\text{Калории съеденного корма} - \text{Калории экскрементов}}{\text{Калории съеденного корма}} \cdot 100;$$

$$3. U-1 = \frac{\text{Органическое вещество съеденного корма} - \text{органическое вещество экскрементов}}{\text{Органическое вещество съеденного корма}} \cdot 100.$$

Одна из наших задач заключалась в выяснении роли сорбции и потребления эпифлорой в общем процессе накопления РОВ. Для ее решения было проанализировано включение меченых субстратов в биохимические компоненты тела и изучено накопление субстратов мертвыми животными и изолированными структурами тела.

О включении растворенного в воде вещества в биосинтез животных можно судить по появлению метки в биохимических компонентах тела. С этой целью в одном опыте мы помещали *S. droebachiensis* в раствор меченой глюкозы, а в другом — меченого гидролизата водорослей. Через определенные интервалы времени измеряли удельную радиоактивность тела животных и отдельно белка тела (рис. 10). Накопление радиоуглерода глюкозы и кислотного гидролизата водорослей белками тканей всего тела морских ежей свидетельствует о ферментативной природе транспорта органических соединений из раствора.

Величину сорбции определяли в экспериментах с мертвыми животными и живыми изолированными поверхностными структурами тела. Тела погибших на воздухе, но не начавших еще разлагаться животных помещали в растворы глюкозы, гидролизата водорослей и гидролизата белка. Радиоактивность препаратов, полученных из этих животных, почти не превышала активности фона, свидетельствуя о практическом отсутствии сорбции.

Отдельные кусочки панциря, очищенные от мягких тканей внутренних органов, проявляют двигательную активность в морской

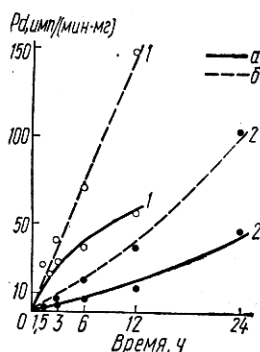


Рис. 10. Включение  $^{14}\text{C}$  ( $\text{Pd}$ ) в ткани тела (a) и белки тканей (б) *S. droebachiensis*:  
1 — гидролизат водорослей,  
2 — глюкоза.

воде в течение нескольких дней. При этом удельные скорости накопления субстратов этими фрагментами близки к удельным скоростям накопления панцирями целых животных. Воздействие тепла повреждает поверхностные структуры, что приводит к снижению скоростей накопления ими растворенных субстратов. Так, прогрев фрагментов при температуре 80° С в течение 2 мин снижает удельные скорости накопления гидролизата белка в 3 раза, а 10-минутный прогрев при той же температуре полностью лишает эти фрагменты способности накапливать гидролизат белка. О том, что вклад сорбции в процесс накопления мал, свидетельствует так же следующий факт. При исследовании включения РОВ в морфологические структуры тела мы установили, что из всех морфологических структур иглы обладают наибольшей накапливающей активностью. Иглы изолированных фрагментов панциря также интенсивно накапливают РОВ. Но иглы, срезанные на уровне оснований, при погружении в раствор <sup>14</sup>С-глицина, <sup>14</sup>С-глюкозы, гидролизата меченым водорослей не накапливали эти субстраты.

Участие микроорганизмов в накоплении РОВ обычно исследуется с использованием антибиотиков. При этом антибиотики вводятся в довольно высоких концентрациях (Stephens, Shinske, 1961). Наиболее полные исследования накопления РОВ животными различных систематических групп с применением различных смесей антибиотиков выполнены В. Е. Ерохиным (1971). В результате более чем 200 измерений В. Е. Ерохиным было установлено, что смеси антибиотиков вызывали значительное увеличение или уменьшение удельных величин накопления <sup>14</sup>С-глюкозы только у четырех видов беспозвоночных из 12 исследованных. Э. Пекинья (Péquignat, 1970) также использовал отдельные антибиотики и смеси антибиотиков в опытах по изучению кожного пищеварения у морских ежей *Psamechinus miliaris*, *Echinocardium cordatum*. Антибиотиками обрабатывались животные, опытная вода и, в случае применения взвешенной пищи, — сама пища. Э. Пекинья пришел к выводу, что участие микрофлоры в процессе кожного пищеварения незначительно.

Для подавления микрофлоры морских ежей мы пользовались соответствующими рекомендациями Г. С. Стифенса (Stephens, Shinske, 1961). В профильтрованный через мембранный фильтр № 2 1 л морской воды мы добавляли по 500 000 ед. неомицина + + 500 000 ед. стрептомицина. Перед экспозицией на меченом субстрате морских ежей выдерживали в течение 1 ч в растворе антибиотиков, затем переносили на 5 ч в раствор гидролизата <sup>14</sup>С-белка с добавлением смеси антибиотиков. Величина накопления гидролизата белка не отличалась от результатов, полученных в контрольных опытах.

По мнению некоторых гидробиологов, используемые антибиотики могут действовать не только на бактерии, но и на животных, к тому же не исключено, что в описанных опытах микрофлора не подавлялась полностью. Поэтому совместно с лабораторией микро-

биологии ММБИ мы определяли плотность микрофлоры в количестве клеток на 1 г сырой массы животных с тем, чтобы можно было оценить расчетным путем вклад микрофлоры в общее накопление растворенных субстратов. Оказалось, что накопление РОВ микроорганизмами настолько мало, что его невозможно определить экспериментально (при использовании доступных методов).

### **Изучение потоков веществ через тело животных**

Количественное исследование процессов включения углерода органических веществ (как в растворенной так и в твердой форме) в ткани животных удобно исследовать методами камерного анализа. Порядок постановки экспериментов и радиометрическая обработка были опубликованы ранее (Холодов, 1975а, б; Холодов, 1978б), а также см. методический раздел.

Поток субстрата через организм, популяцию, сообщество представляет собой процесс переноса субстрата, характеризующийся скоростью переноса, интенсивностью обмена субстрата в данной структуре и временем оборота субстрата в отдельных компонентах экосистемы. Скорость переноса (скорость оборота) — количество субстрата, переносимое в единицу времени.

Интенсивность обмена, или постоянная скорости переноса, — часть обменного компонента биоструктуры, замещаемая в единицу времени.

Время оборота субстрата в компоненте экосистемы — интервал времени, в течение которого через компоненту переносится количество вещества, равное ее объему.

Определения скорости переноса, интенсивности обмена, времени оборота близки к определениям, приводимым Р. Ж. Коновером и В. Франсисом (Conover, Francis, 1973).

В связи с тем, что поток субстрата протекает через различные ткани организма с разной интенсивностью, представление всех тканей организма в виде однородной равномернообмениваемой ткани становится слишком упрощенным. Действительно, при расчете времени оборота субстрата в тканях, либо интенсивности обмена возможна ошибка в несколько сот процентов. Более реальной моделью организма является система нескольких компонентов тканей (камер), каждый из которых обменивается с некоторой определенной интенсивностью. Таким образом, камера — кинетически однородная часть организма, которая, как правило, не имеет четких морфологических границ внутри организма (Попов, 1976). Камерный анализ исходит из следующих основных предпосылок: радиоактивный изотоп обладает теми же свойствами, что и стабильный; кормовой субстрат равномерно помечен; ассимилируемый субстрат мгновенно и равномерно распределяется внутри данной камеры; этот субстрат непрерывно поступает в камеру и выделяется из нее.

Несмотря на эти, казалось бы нереалистические предпосылки, камерный анализ успешно применяется в биологии и медицине и, в частности, в экологии (Kowal, 1971; Conover, Francis, 1973).

Рассмотрим поток субстрата через нерастущий организм, то есть камеру с постоянной массой, в которую непрерывно поступает субстрат и выделяется из нее. Параметры потока определим экспериментально с помощью меченого субстрата, количество которого в камере будет изменяться во времени. Скорость изменения количества меченого субстрата в камере равна разности между количеством поступившего в камеру и выделенного из нее субстрата

$$\frac{dP}{dT} = kF - kP = k(F - P), \quad (2)$$

где  $P$  — количество меченого субстрата в камере;  $k$  — постоянная скорости ассимиляции либо выделения субстрата;  $F$  — размеры камеры.

Решение (2)

$$P(T) = F(1 - e^{-kT}) \quad (3)$$

представляет собой экспоненциальную функцию, обладающую свойством насыщения при  $P = F$ . В связи с тем, что процессы ассимиляции меченого субстрата и его выведения из камеры протекают одновременно, экспериментатор может наблюдать только результирующий процесс — накопление субстрата в камере. Накопление следует отличать до его ассимиляции — процесса переноса субстрата из среды в камеру, без учета его выведения. Продифференцировав (3), получим уравнение зависимости скорости накопления от времени

$$\frac{dP}{dT} = kFe^{-kT}. \quad (4)$$

Уравнение (4) отражает тенденцию изменения скорости накопления в процессе эксперимента от максимальной величины в начальный момент до нуля при выходе кривой накопления на плато. Это уравнение отчетливо демонстрирует неправомочность описания процессов накопления субстратов линейной зависимостью с постоянной скоростью накопления. Таким образом, меченный по  $^{14}\text{C}$  субстрат накапливается телом с переменной скоростью, поэтому невозможно по одной экспериментальной точке, полученной через определенный интервал времени мечения животных, рассчитать скорость накопления, а также ассимиляцию субстрата. Для этой цели необходимо располагать кинетическими кривыми. Максимальное значение скорости накопления при  $T = 0$  равно скорости ассимиляции, которая не изменяется во времени:  $V_p = kF$ . Скорость ассимиляции или скорость оборота, являясь валовой величиной, характеризует скорость переноса субстрата через данный компонент экосистемы.

**Накопление и ассимиляция органических веществ *S. droebachiensis*.** На рис. 11 точками нанесены экспериментально опреде-

ляемые величины накопления и выведения различных субстратов животными с сухой массой 1 г. Сплошными кривыми показаны теоретические значения, рассчитанные по уравнениям кинетики накопления и выведения этих субстратов. В численной форме уравнения помещены в табл. 19. Так как в данных экспериментах рост животных мы пренебрегаем (вследствие малой продолжительности опытов), то в организме морского ежа мы выделяем только

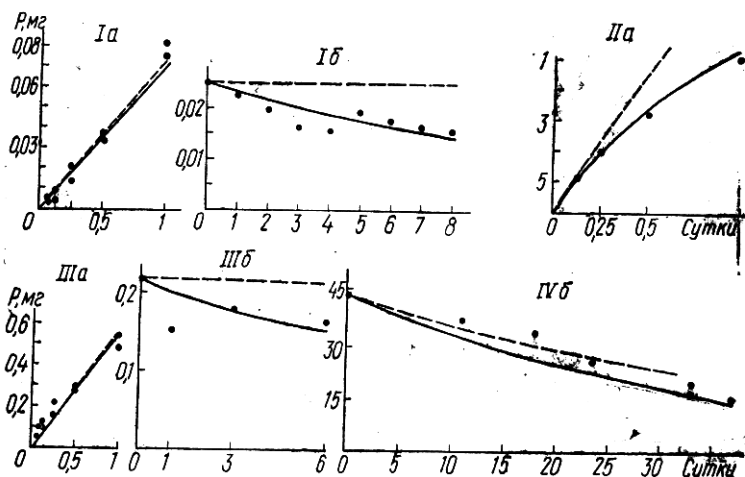


Рис. 11. Кинетика накопления (а) и выведения (б) морскими ежами органических субстратов (P), меченных по  $^{14}\text{C}$ :

I — глюкоза, II — глицин, III — гидролизат водорослей, IV — родименин.

одну камеру, масса которой значительно меньше массы организма. С физиологической точки зрения, данная камера в основном состоит из функциональных белков. При большем объеме экспе-

Таблица 19. Уравнения кинетики накопления, выведения и ассимиляции морскими ежами различных кормовых субстратов (концентрация растворенных субстратов 10 мг/л)

Субстрат	Накопление*	Выведение**	Ассимиляция	$T_{1/2}$ ***
Водоросль родименин	$P = 703 \cdot (1 - e^{-0,031T})$	$P = P_0 \cdot e^{-0,31T}$	$A = 21,56T$	21,2
Глюкоза	$P = 1,01 \cdot (1 - e^{-0,072T})$	$P = P_0 \cdot e^{-0,072T}$	$A = 0,073T$	9,6
Глицин	$P = 8,50 \cdot (1 - e^{-1,027T})$	$P = P_0 \cdot e^{-1,027T}$	$A = 8,74T$	0,67
Гидролизат водорослей	$P = 8,75 \cdot (1 - e^{-0,063T})$	$P = P_0 \cdot e^{-0,063T}$	$A = 0,55T$	11,0

\* P — количество накопленного организмом субстрата;

\*\*  $P_0$  — количество накопленного субстрата перед его выведением;

\*\*\*  $T_{1/2}$  — время полунасыщения камеры, сут.

риментального материала можно было бы рассчитать параметры двухкамерных моделей с выделением быстрообменивающихся функциональных тканей и медленнообменивающихся — структурных (Copover, Francis, 1973).

Приняв в уравнении (3)  $P = 1/2 F$ , рассчитаем время ( $T_{1/2}$ ) полунасыщения камеры, которое равно времени полувыведения накопленного субстрата (табл. 19). Эта величина, характеризующая длительность процесса накопления, необходима для планирования продолжительности экспериментов. Очевидно, что чем меньше  $T_{1/2}$ , тем более значительную ошибку в оценке ассимиляции допустит исследователь, не располагающий соответствующей кинетической кривой.

Перед обсуждением параметров уравнений отметим, что мы можем анализировать параметры  $k$  и  $T_{1/2}$ , являющиеся параметрами экспонент и не зависящие от выбора единиц измерения. Но на численное значение величины камеры  $F$  существенное влияние оказывает выбор единицы измерения величины накопленного субстрата. Кроме этого при измерении радиоактивности меченых животных, выраженной в числе импульсов за единицу времени, сопоставление размеров камер невозможно, так как исходные радиоактивные субстраты обладают разной удельной активностью. Сравнительный анализ камер возможен, если радиоактивность опытных животных разделить на удельную радиоактивность субстратов. В результате получается значение, измеряемое в единицах массы накапливаемого субстрата и инвариантное по отношению к величине удельной радиоактивности субстрата, что позволяет выполнять сопоставление камер. Однако при этом мы предполагаем, что тканями животных накапливаются исходные субстраты, а не их отдельные компоненты, что, по-видимому, верно для моносубстратов и несправедливо для сложных кормовых субстратов.

Из табл. 19 следует, что с наиболее высокой скоростью морские ежи ассимилируют поедаемую родимению, несмотря на то, что интенсивность ассимиляции животными водоросли довольно низка ( $k = 0,031$ ). Высокое значение скорости ассимиляции обеспечивается за счет больших размеров камеры, накапливающей родимению ( $F = 703$  мг). Напомним, что здесь под термином «интенсивность ассимиляции субстрата» понимается отношение количества ассимилированного в единицу времени субстрата к величине камеры. Именно «интенсивность ассимиляции» субстратов в смысле, принимаемом нами, дает представление о скоростях биохимических процессов ассимиляции различных кормовых субстратов. Так, гидролизат водорослей ассимилируется с несколько меньшей интенсивностью, нежели глюкоза (соответствующие интенсивности ассимиляции равны 0,063 и 0,072 мг/г · сут). Если же под интенсивностью ассимиляции понимать отношение количества ассимилированного вещества к массе тела животного, может сложиться впечатление, что ассимиляция гидролизата водорослей протекает почти в восемь раз интенсивнее, чем глюкозы (удельные скорости 0,55

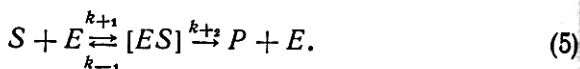
и 0,073 мг/г · сут). Неприемлемость для расчетов параметра «интенсивность», понимаемого в традиционном смысле, легко проиллюстрировать, подставив соответствующие значения интенсивностей ассимиляции в уравнение (2), а вместо размеров камер  $F$  — массу тела животного, равную 1 г. В результате получим кривые, несогласующиеся с экспериментальными результатами (рис. 11, пунктир). Таким образом, некритическое использование понятия «интенсивность» может привести к ошибочным выводам. Хорошо известны затруднения, возникающие при сравнении интенсивностей потребления, либо ассимиляции субстратов (корма, углерода, кислорода, азота и т. д.) разными видами животных, если под интенсивностью понимается отношение скорости потребления (ассимиляции) к массе тела. Действительно, масса может быть взята в сухом и сыром виде; в виде массы органического вещества тела и т. д. Соотношения интенсивностей потребления субстратов разными животными будут изменяться в зависимости от того, в каких единицах измерялась масса тела, а иногда и субстрата. С другой стороны, подобное сравнение едва ли может иметь теоретическое значение, так как соотнося количество потребленного субстрата к массе тела, мы тем самым принимаем предпосылку о том, что все морфобиохимические компоненты тела животного ассимилируют субстрат с одинаковой интенсивностью, что неверно. Очевидно, что количество ассимилируемого субстрата нужно соотносить с массой его фондов в организме, что и выполняет камерный анализ.

Однако, с практической точки зрения, использование для расчетов отношения потребленного (ассимилированного) субстрата, либо скорости потребления (ассимиляции) к массе тела безусловно целесообразно. Эту величину, в отличие от интенсивности, удобно называть удельной величиной (Зайка, 1972). Последнюю можно использовать и в теоретическом анализе, когда не сравниваются абсолютные значения удельных величин, а анализируются, например, тенденции их изменений во времени либо в разных условиях.

Величины ассимиляции всех изученных субстратов, за исключением глицина, изменяются в пределах одного порядка, что, по-видимому, объясняется биохимическим сходством этих субстратов, состоящих главным образом из углеводов. Глицин ассимилируется чрезвычайно интенсивно, однако масса камеры, накапливающей глицин, довольно мала, так как глицин, как и другие аминокислоты и белковые препараты, накапливается почти исключительно поверхностными структурами тела морских ежей (Péquignat, 1970; Холодов, 1975а, б). Мы определили, что биосинтез внутренних органов *S. droebachiensis* на 97—99% обеспечивается за счет ассимиляции поедаемых водорослей, роль которых в биосинтезе наружных структур снижается до 70% (Холодов, 1975а, б). Не удивительно поэтому, что размеры камеры, накапливающей  $^{14}\text{C}$  водоросли, превышают размеры камеры для углерода  $\text{POV}$  в 50 и более раз. Ассимиляция является валовой величиной, характеризующей потоки органических веществ, поступающих в ткани тела животных.

Ассимиляция глицина значительно превышает ассимиляцию других РОВ и всего в 2,5 раза ниже ассимиляции родимени. Очевидно, что за счет ассимиляции растворенных в морской воде органических субстратов *S. droebachiensis* покрывает часть дефицита в азотсодержащих соединениях, который, как известно, существует у многих фитофагов и, в частности, у морских ежей.

**Ассимиляция растворенных субстратов при различной их концентрации в морской воде.** Ассимиляция морскими ежами РОВ представляет собой ферментативный процесс (Réquignat, 1970), поэтому последний при различной концентрации потребляемого субстрата в морской воде может быть описан в общем случае реакцией второго порядка (Рубин, Пытьева, Ризниченко, 1977)



Элементы этого уравнения представляют собой концентрации:  $S$  — субстрата,  $E$  — фермента,  $ES$  — комплекса Михаэлиса,  $P$  — продукта. Будем рассматривать стационарное состояние процесса, то есть такое, при котором скорости образования и распада комплекса Михаэлиса уравновешивают друг друга. В этом случае  $[ES] = \frac{E_0 S}{K_m + S}$  ( $E_0$  — начальная концентрация фермента;  $K_m = \frac{k_{-1} + k_{+2}}{k_{+1}}$  — константа Михаэлиса, равная концентрации субстрата, при которой половина всех ферментов находится в связанном состоянии). Скорость образования продукта, или, в нашем случае, скорость ассимиляции РОВ равна

$$\frac{dP}{dT} = k_{+2} [ES] = \frac{k_{+2} E_0 S}{K_m + S}. \quad (6)$$

Для всех субстратов по соответствующим экспериментальным данным рассчитывали максимальные скорости реакции  $V = k_{+2} E_0$  и константы Михаэлиса  $K_m$ .

Как показано выше, экспериментально в теле животных обнаруживается накопленная пища. Поэтому для анализа процесса ассимиляции необходимо величины накопления перевести в величины ассимиляции, умножив первые на коэффициент  $g$ , равный отношению величины ассимилированного субстрата к величине накопленного за тот же интервал времени

$$g = \frac{kFT}{F(1 - e^{-kT})}. \quad (7)$$

На рис. 12 точками изображено количество ассимилированной пищи. Кривые построены по уравнениям, рассчитанным с помощью уравнений (6) и (7) для каждого субстрата

$$A = g \frac{k_{+2} E_0 ST}{K_m + S}. \quad (8)$$

Из уравнения (8) следует, что при малых концентрациях субстрата ассимиляция зависит от его концентрации, что подтверждается экспериментально (рис. 12). При достаточно высоких концентрациях ассимиляция достигает постоянной величины, равной  $V = k_{+2}E_0$ , которая, как известно в теории ферментативных реакций, называется максимальной скоростью реакции. Следовательно, процесс ассимиляции РОВ при различной концентрации обладает свойством насыщаемости. Значения величин, иллюстрирующих

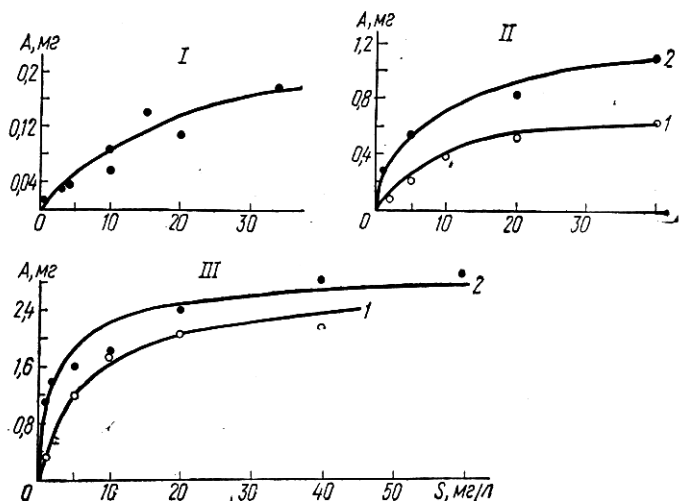


Рис. 12. Зависимость ассимиляции ( $A$ ) *S. droebachiensis* растворенных субстратов, меченных по  $^{14}\text{C}$ , от их концентрации ( $S$ ) при различной температуре морской воды:

I — глюкоза,  $t = 4,4^\circ\text{C}$ ; II — гидролизат водорослей, 1 —  $t = 3^\circ\text{C}$ , 2 —  $t = 9,7^\circ\text{C}$ ; III — глицин, 1 —  $t = 4^\circ\text{C}$ ; 2 —  $t = 9,5^\circ\text{C}$ . Продолжительность опытов с глицином — 6 ч, с остальными субстратами — сутки. Точками обозначены средние арифметические 20 измерений, выполненных на 5 животных.

максимальные скорости ассимиляции разных субстратов, приведенные в табл. 20, отражают максимальные оценки ассимиляций растворенных субстратов морскими ежами с сухой массой 1 г.

Таблица 20. Параметры процесса ассимиляции растворенных органических субстратов морскими ежами массой 1 г

Субстрат	Температура $t$ , $^\circ\text{C}$	Константа Михаэлиса $K_m$	Максимальная скорость реакции $V$ , мг/сут	Время реакции $\tau_e$ , сут	Число оборотов фермента $k_{+2}$ , об/сут	Общее количество фермента $E_0$ , мг
Гидролизат водорослей	3,0	18,0	1,045	77	13	80,5
	9,7	3,4	1,076	47,5	21,5	51
Глицин	4,0	7,3	11,25	3,6	282	37
	9,5	1,3	10,34	1,5	690	15
Глюкоза	4,4	19,8	0,271	370	2,7	100

В этой же таблице приведены значения констант Михаэлиса, величины которых равны концентрациям субстратов, при которых скорость ассимиляции равна половине максимальной. Как следует из табл. 19 и 20, скорость ассимиляции связана с максимальной скоростью реакции и не зависит ни от размеров соответствующих камер, ни от количества ферментов, участвующих в реакции, а определяется в основном активностью этих ферментов. Отметим также, что размеры камер не связаны с количеством соответствующих ферментов, масса которых меньше массы камер в 10—500 раз. Так как  $K_m$  обратно связана с  $V$ , то это свидетельствует о том, что интенсивно протекающие процессы накопления и ассимиляции насыщаются быстрее, чем малоинтенсивные. Действительно, число оборотов ферментов, или число актов катализа, осуществляемое ферментом за сутки, значительно больше для ферментов, участвующих в ассимиляции глицина, и меньше — глюкозы. Соответственно характерное время ферментативной реакции, равное времени, за которое фермент перерабатывает такое количество субстрата, когда величина образованного продукта сравнима с величиной исходного субстрата — минимально при ассимиляции глицина и максимально при ассимиляции глюкозы (табл. 20). Эти данные отражают существенно разную активность ферментов, участвующих в ассимиляции различных субстратов. Вид экспериментальных кривых накопления субстратов в зависимости от их концентрации определяется прежде всего активностью ферментов и в меньшей мере их общим количеством, которое для различных субстратов варьирует слабо. Отсюда следует, что при экспериментальном изучении накопления РОВ в идентичных в отношении концентраций различных субстратов условиях, концентрации субстратов должны задаваться не в миллиграммах на литр, а в долях  $K_m$ .

Очевидно, что идентичными условиями следует считать такие концентрации субстратов, при которых участвуют в ассимиляции одинаковые части имеющихся количеств специфических ферментов.

Температура среды не оказывает влияния на величину максимальной скорости ассимиляции РОВ. Однако эта скорость при низких температурах достигается за счет более высоких концентраций субстратов. Анализ экспериментальных данных приводит к выводу о том, что у животных, ассимилирующих субстраты при более высокой температуре морской воды, общее количество соответствующих ферментов меньше, чем у животных, живущих при низкой температуре. Однако активность ферментов при высокой температуре повышается (табл. 20). В результате экспериментально обнаруживается, что реакция с участием сравнительно небольшого количества активно работающих ферментов насыщается при более низких концентрациях субстратов. К аналогичному выводу мы придем, анализируя насыщенность реакции при ассимиляции различных субстратов в одинаковых температурных условиях. То есть интенсивно протекающий процесс, независимо от причины, вызывающей его высокую интенсивность (температуры среды или актив-

ности фермента), насыщается при концентрациях более низких, чем концентрации, насыщающие малоинтенсивные процессы.

**Накопление растворенных субстратов *S. droebachiensis* различных размерных групп.** Интенсивность ассимиляции растворенной пищи, так же как и твердой, увеличивается с уменьшением массы животных, причем эта зависимость может быть выражена степенным уравнением

$$P_d = pW^n,$$

где  $P_d$  — удельная величина накопления, мкг/мг;  $W$  — сухая масса животных, г;  $p$  — коэффициент, численно равный удельному накоплению данного субстрата животным, массой 1 г;  $n$  — степенной показатель.

Параметры этих уравнений, полученных по данным опытов с использованием различных субстратов, вместе с условиями опытов приведены в табл. 21.

Таблица 21. Зависимость удельных величин накопления РОВ от массы тела *S. droebachiensis*, мкг/мг

Субстрат	Условия проведения опытов						Уравнение
	Размерный ряд, г	Месяц	Температура, °С	Концентрация РОВ, мг/л	Экспозиция, ч	Число измерений	
Гидролизат водорослей	0,24—6,51	III	1,2	10	24	20	$0,48 W^{-0,231}$
Гидролизат водорослей	0,41—6,72	IX	9,5	10	24	20	$0,46 W^{-0,192}$
Мочевина	0,37—4,00	II	0,9	1	24	20	$0,0025 W^{+0,149}$
Глицин	0,24—4,95	IX	9,5	10	6	20	$1,114 W^{-0,170}$
Глицин	0,43—5,37	V	4,0	10	6	25	$1,455 W^{-0,178}$
Глюкоза	0,25—4,83	I	1,7	3,7	24	30	$0,035 W^{-0,253}$
Глюкоза	0,42—7,80	IX	9,5	6	24	21	$0,089 W^{-0,242}$

Независимо от химического состава растворенного субстрата (исключая мочевину), его концентрации и температуры морской воды степенные коэффициенты в уравнениях накопления РОВ статистически неразличимы, то есть характер кривой зависимости удельной величины накопления РОВ от массы тела во всех случаях сходен, хотя сами величины удельных скоростей накопления животных одинаковой массы различаются на два порядка. Удельные скорости накопления углерода мочевины не снижаются с увеличением массы животных. В системе логарифмических координат кривые зависимости накопления от массы тела принимают линейный вид (рис. 13).

На данном графике четко прослеживается различие в уровнях накопления субстратов различной химической природы. Статис-

тически неразличимый угол наклона прямых, полученных с использованием гидролизата водорослей, глицина и глюкозы может свидетельствовать о едином механизме утилизации этих субстратов.

Сравнение параметров уравнений зависимости удельных скоростей накопления обеих физических форм пищи от массы тела животных ставит вопрос о причине постоянства степенных коэффициентов при питании РОВ и их изменчивости при питании твердой формой

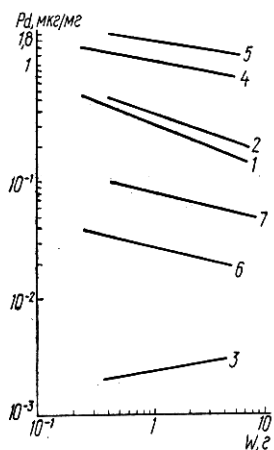


Рис. 13. Зависимость удельных скоростей накопления РОВ ( $P_d$ ) от массы тела животных при разной температуре воды и концентрации субстрата:

1, 2 — гидролизат водорослей ( $t - t = 1,2^\circ\text{C}$ , 10 мг/л; 2 —  $t = 9,5^\circ\text{C}$ , 10 мг/л); 3 — мочевины ( $t = 0,9^\circ\text{C}$ , 1 мг/л); 4, 5 — глицина ( $t - t = 9,5^\circ\text{C}$ , 10 мг/л; 5 —  $t = 4,0^\circ\text{C}$ , 10 мг/л); 6, 7 — глюкозы ( $t - t = 1,7^\circ\text{C}$ ; 8, 7 мг/л; 7 —  $t = 9,5^\circ\text{C}$ , 6 мг/л).

Зависимость удельных величин накопления РОВ от плотности посадки *S. droebachiensis* в эксперименте. Плотность посадки животных в экспериментальных сосудах, или отношение массы животных к объему воды, в которой они выдерживаются, существенно влияет на величину накопления РОВ (рис. 14). Эту особенность необходимо учитывать при постановке экспериментов.

Для аналитического описания исследуемой зависимости мы также применили степенные уравнения. Расчет уравнения зависимости удельных величин накопления двух субстратов ( $P_d$  мкг/мг) от плотности популяции животных ( $P$  г/л) дает следующие выражения: для глюкозы  $P_d = 0,120 P^{-0,462}$ ; для глицина  $P_d = 4,267 P^{-0,786}$ .

В естественных условиях часто можно наблюдать морских ежей, сидящих вплотную друг к другу, то есть плотность популяции может достигать максимальных величин, но при этом за счет интенсивных токов воды в биотопе популяции среда вблизи животных остается чистой. В местах со слабой прибойностью и, по-видимому, малым водообменом, морские ежи не встречаются.

В условиях эксперимента, в сосудах с большим числом животных, морские ежи, несмотря на интенсивную аэрацию воды, передвигаются в верхнюю часть сосуда. При этом их панцири частично выдвигаются из воды.

В разделе о питании твердой пищей говорилось, что в наших опытах *S. droebachiensis* в непроточных сосудах никогда не поедали

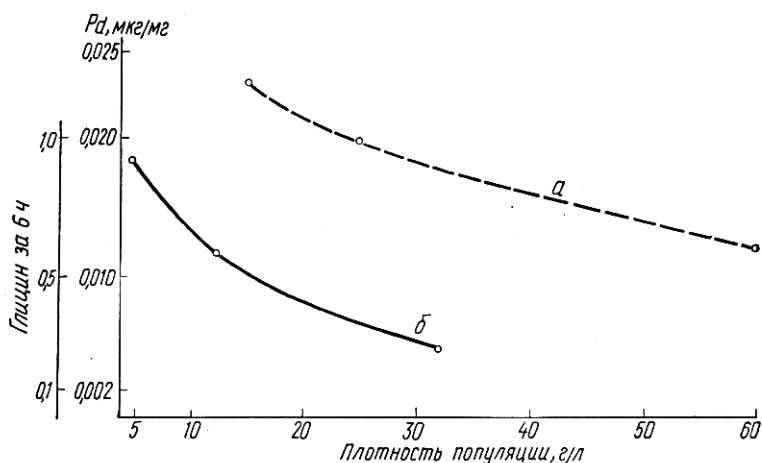


Рис. 14. Накопление ( $P_d$ ) *S. droebachiensis* РОВ при разной плотности посадки их в эксперименте (а — глюкоза, б — глицин).

водоросли. По-видимому, автоинтоксикация *S. droebachiensis* является существенным фактором, нарушающим нормальное течение физиологических процессов.

Регрессионный анализ зависимости накопления гидролизата водорослей от пяти экологических факторов. Как было показано выше, на накопление РОВ морскими ежами оказывают влияние различные факторы, поэтому расчеты накопления РОВ связаны с определенными трудностями. Действительно, зависимости удельных величин накопления РОВ морскими ежами от изученных факторов пригодны только для тех случаев, когда остальные факторы, влияющие на интенсивность накопления, находятся на уровнях, соответствующих экспериментальным. Поэтому полученными формулами приходится пользоваться последовательно, что усложняет процесс вычисления. Возникает необходимость в объединении всех экспериментальных данных с тем, чтобы получить единую зависимость

удельных величин накопления от всех изученных факторов. Для этого данные экспериментов сведены в общую таблицу и рассматриваются как результаты пассивного эксперимента (см. приложение III). Для расчета зависимости удельных величин накопления РОВ на ЭВМ от интересующих факторов применен многомерный регрессивный анализ (табл. 22).

Т а б л и ц а 22. Контролируемые факторы при исследовании накопления РОВ морскими ежами *S. droebachiensis*

Фактор	Наименование	Область определения	Точность измерения
$X_1$	Концентрация РОВ, мг/л	1—40	0,1
$X_2$	Масса тела, г	0,24—6,72	0,01
$X_3$	Плотность посадки, г/л	2,5—19,5	0,5
$X_4$	Температура морской воды, °С	1,2—9,7	0,1
$X_5$	Продолжительность опыта, ч	1—24	0,15

Полученное уравнение регрессии имеет вид

$$Y = -0,14621 + 0,01478X_1 + 0,01553X_4 + 0,01296X_5.$$

Коэффициенты при  $X_2$  и  $X_3$  оказались статистически незначимыми. Однако это не означает, что масса тела животных и плотность популяции не влияют на интенсивность накопления РОВ морскими ежами вообще. Незначимость коэффициентов в данном случае говорит о том, что изменение массы тела в интервале 0,24—6,72, как и плотности популяции от 2,3 до 19,6 г/л, незначительно влияет на интенсивность накопления. Величина данных коэффициентов не превосходит значимо ошибку, с которой они определены.

Имеющиеся литературные данные свидетельствуют о том, что поедаемая перорально твердая пища и потребляемое РОВ морской воды не исчерпывают всех форм пищи, способных ассимилироваться морскими ежами. Напомним, что Е. Пекинья (Réquignat, 1966b) в серии опытов наблюдал переваривание мелких органических фрагментов в поверхностной слизи иглокожих. Д. Л. Лейгтон (Leighton, 1968) установил, что еж *S. purpuratus* способен питаться зоопланктоном. Учитывая эти сообщения, мы пытались выявить способность *S. droebachiensis* потреблять взвешенную органическую пищу. Для этого мы вносили в воду опытных сосудов тонкую взвесь, меченную по  $^{14}\text{C}$ , различной химической природы (белковой, липидной, углеводной). Эта взвесь, представляющая собой биохимические компоненты меченых животных и растений, была приготовлена таким образом, чтобы исключался переход части взвеси в растворенное состояние. В другой серии опытов морским ежам наносили растертую пищу  $^{14}\text{C}$  непосредственно на панцирь. При этом часть животных находилась в проточных сосудах, часть — в непроточных. Ни в одном из опытов нам не удалось

обнаружить поглощения взвешенной пищи. *S. droebachiensis* также не просветляли морскую воду, окрашенную взвешенным белком, в то время как *P. miliaris* и *E. cordatum* делали это довольно энергично (Péquignat, 1970). Мы, так же как Р. Ж. Миллер и К. Г. Мэн (Miller, Mann, 1973), не обнаружили реутилизации морскими ежами своих экскрементов.

Таким образом, поедаемая оформленная пища и ассимилируемое РОВ морской воды исчерпывают все формы вещества, включающегося в процесс трансформации его морскими ежами *S. droebachiensis*. Твердая и растворенная формы ассимилируются различным образом: твердая в больших количествах, нежели растворенная. Однако в данной главе вопрос о количественной оценке роли твердой и растворенной форм пищи в питании морских ежей не рассматривается. Это будет сделано в последующих главах.

**ВКЛЮЧЕНИЕ УГЛЕРОДА ТВЕРДОЙ  
И РАСТВОРЕННОЙ ПИЩИ  
В БИОСИНТЕЗ МОРСКИХ ЕЖЕЙ**

Пища, усвоенная животными, принимает участие в пластическом и энергетическом обменах. Результатом этих процессов является рост животных или их продукция. Основное внимание в этой главе уделяется исследованию качественных и количественных особенностей включения различных физических и химических форм органического вещества в биосинтез *S. droebachiensis*.

**Сравнительный анализ распределения углерода  
растворенной и твердой пищи  
между морфологическими структурами тела**

Накопление радиоуглерода различных физических и химических форм пищи морскими ежами свидетельствует об использовании этих форм пищи в процессах биосинтеза. Специфику такого использования можно выявить по характеру распределения радиоуглерода разнообразных углеродсодержащих соединений по морфобиохимическим компонентам тела морских ежей. Выполнение сравнительного анализа возможно на двух взаимодополняющих уровнях — качественном и количественном. В первом случае, используя накормленных меченой пищей животных, получают радиоавтографы, качественно демонстрирующие различия в накоплении углерода меченой пищи разными морфологическими структурами тела; во втором — просчитывают величины удельных радиоактивностей интересующих морфобиохимических компонентов и сопоставляют конкретные значения удельных величин накопления метки в них.

**Качественная оценка.** Известно, что иглокожие обладают углеводным и липидным резервом в кишечнике (Anderson, 1953, 1962; Farmanfarmaian et al., 1958; Giese, 1961; Farmanfarmaian, Phillips, 1962). Можно предположить, что этот резерв будет обнаруживаться на радиоавтографах. Действительно, при поедании морским ежом *Strongylocentrotus purpuratus* бурой водоросли *Macrocystis*, меченой по  $^{14}\text{C}$ , наиболее высокая радиоактивность была обнаружена в стенках первого и второго витка кишечника. Некоторая радиоактивность наблюдалась и в гонадах (Booolootian, Lasker, 1964). Но при ассимиляции меченых растворенных органических веществ наиболее высокая радиоактивность была обнаружена в поверхностных структурах тела.

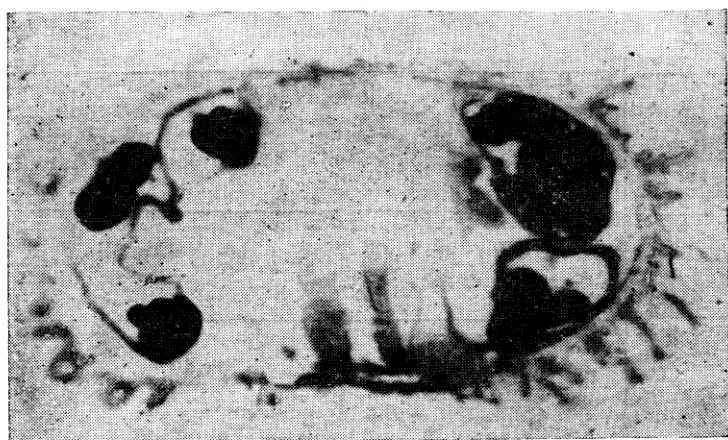
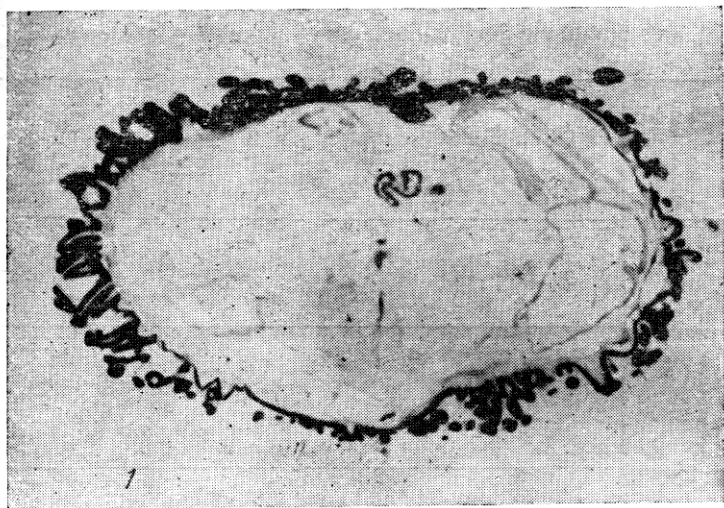


Рис. 15. Авторадиограммы *S. droebachiensis*, ассимилировавших радиоуглерод растворенной (1) и оформленной пищи (2).

Методом радиоавтографии Дж. К. Фергюзон (Ferguson, 1967a) показал, что у морских звезд наиболее интенсивно РОВ включается в аборальные стенки тела. К. М. Хайловым (1972) было обнаружено, что баренцевоморские звезды наиболее интенсивно накапливают РОВ тканями амбулакральных ножек и аборальной стенки тела. В опытах с морскими ежами *Echinocardium cordatum* и *Psammochinus miliaris* наблюдали включение радиоуглерода в ткани панциря и особенно интенсивно в амбулакральные ножки, ампулы, иглы. При этом в стенках кишечника также обнаруживали повышенную радиоактивность (Réquignat, 1970, 1972).

Таблица 23. Валовое распределение углерода различных форм пищи по морфологическим структурам тела *S. droebachiensis*

Форма пищи	Наименование пищи	Дата постановки опыта	Температура воды, °С	Сухая масса животного, г	Масса наружных структур		Экспозиция на меченом субстрате, сут	Последующая экспозиция на меченом с субстрате, сут	Общее накопление, мг	Накопление наружных структур		К
					Масса внутренних структур					Накопление внутренних структур		
Жидкая	Глицин	IX. 1971	8,5	13,35	$\frac{11,15}{2,20}$		1	0,05	5,75	$\frac{99,84}{0,157}$		123
	Глицин	IX. 1971	8,5	13,41	$\frac{11,14}{2,27}$		1	3,5	2,613	$\frac{99,03}{0,97}$		22,4
	Глицин	IX. 1971	8,5	13,60	$\frac{11,39}{2,21}$		1	7,5	2,040	$\frac{96,30}{3,70}$		3,5
	Гидролизат белка	IX. 1972	10	12,45	$\frac{10,70}{1,75}$		0,25	0,05	—	$\frac{99,04}{0,96}$		20
	Гидролизат белка	I. 1972	1,7	13,08	$\frac{11,10}{1,98}$		0,25	30	—	—		4
	Гидролизат белка	I.—VI. 1972	1,1—4,2	13,30	$\frac{11,15}{2,15}$		0,25	153	—	$\frac{68}{32}$		3
	Гидролизат водорослей	III. 1972	2,5	15,78	$\frac{13,18}{2,70}$		1	0,05	2,32	$\frac{96,4}{4,6}$		7,2
	Гидролизат водорослей	IX. 1972	9,5	12,51	$\frac{10,60}{1,91}$		1	0,05	2,5	$\frac{84,5}{15,5}$		2
	Смесь углеводов	II. 1971	2	13,60	$\frac{12,30}{1,30}$		0,5	0,05	—	$\frac{84,5}{15,5}$		1,31
	Глюкоза	IX. 1971	8,5	12,33	$\frac{10,18}{2,15}$		1	0,05	0,396	$\frac{87,6}{12,4}$		6,5

	Глюкоза	IX. 1971	8,5	14,6	$\frac{12,68}{2,0}$	1	3,5	0,260	$\frac{90}{10}$	1,6
	Глюкоза	IX. 1971	8,5	7,896	$\frac{6,72}{1,126}$	1	7,5	0,324	$\frac{89,6}{10,4}$	1,38
	Глюкоза	II. 1972	0,5	11,66	$\frac{9,39}{2,27}$	9	0,05	—	$\frac{89,2}{10,8}$	1,95
	Глюкоза	II. 1971	2	13,1	$\frac{10,7}{2,4}$	1	0,05	0,091	$\frac{82,2}{17,8}$	0,915
	Глюкоза	IX. 1971	9,7	9,7	$\frac{76,0}{2,10}$	1	0,05	0,58	$\frac{79,4}{20,6}$	3,2
	Мочевина	II. 1972	0,9	12,67	$\frac{10,07}{2,60}$	3	2	0,0372	$\frac{50}{50}$	0,18
Твердая	Laminaria saccharina	X. 1971	8		$\frac{5,93}{1,11}$	1	0,05	60,61	$\frac{28}{72}$	0,04*
	L. saccharina	X. 1971	8	7,04	$\frac{10,87}{2,46}$	2	8	61,85	$\frac{34}{66}$	0,031
	L. saccharina	X. 1971	8	13,33	$\frac{6,29}{2,10}$	2	4	84	$\frac{48}{62}$	0,076
	Holosaccion	II. 1972	1	8,29	$\frac{7,67}{1,86}$	14	2	41,42	$\frac{35,5}{64,5}$	0,038
	Rhodymenia palmata	IX. 1972	8,5	9,53	$\frac{11,15}{2,05}$	2	0,05	—	$\frac{22}{78}$	0,018
	R. palmata	I.—VI. 1972	1,1—4,2	13,2	$\frac{11,0}{1,8}$	1	150	—	$\frac{43}{57}$	0,102
					12,8					

В наших опытах в качестве РОВ мы использовали общемеченый по  $^{14}\text{C}$  гидролизат белка: моделью оформленной пищи служили меченые макрофиты. Радиоавтографы получены из вертикальных сечений морских ежей, питающихся этими формами пищи.

Углерод растворенного гидролизата белка включился, главным образом, в поверхностные структуры (рис. 15). Наибольшая накапливающая активность заметна в амбулакральных ножках, поверхностном эпителии. Некоторая радиоактивность заметна в стенках кишечника, аристотелевом фонаре. По-видимому, морские ежи во время опыта заглатывали небольшое количество морской воды, содержащей радиоактивный субстрат. Об этом свидетельствует повышенная радиоактивность пищевода (горизонтальное сечение центральное пятно) и желудка (верхняя часть вертикального сечения).

Радиоуглерод твердой пищи обнаруживается главным образом в кишечнике и в меньшей степени в аристотелевом фонаре.

**Количественная оценка.** Предварительный, или качественный анализ показал, что распределение углерода ассимилированной пищи прежде всего зависит от ее физического состояния (твердого или растворенного). При этом наибольшее различие при ассимиляции наблюдается между наружными и внутренними структурами. Если произвести условное разделение тела морского ежа на наружные структуры (панцирь и иглы) и внутренние (аристотелев фонарь, желудочно-кишечный тракт, мезентерий и гонады), то становится возможным количественно оценить роль каждой пищи в обеспечении метаболизма этих структур и выявить различия в обеспечении углеродом организма из различных форм углеродистых соединений (табл. 23). Неравномерное распределение твердой и растворенной пищи по морфологическим структурам дает основание полагать, что синтез органического вещества внутренних и наружных структур тела морских ежей осуществляется в какой-то мере за счет различных источников пищи. Показателем автономности ( $K$ ) в обеспечении углеродом внешних и внутренних морфологических структур может служить отношение величин удельного накопления субстратов иглами и кишечником.

При поступлении пищи через поверхность тела, как правило,  $K > 1$ . У ежей, питавшихся мечеными водорослями, это отношение меньше единицы. Но при содержании животных, меченных той или иной пищей, в протоке воды без меченой пищи величина  $K$  изменяется, приближаясь к единице, вследствие перераспределения ассимилированного меченого субстрата (табл. 23).

Из растворенных субстратов наиболее интенсивно ассимилируется углерод веществ белковой природы (аминокислот и пептидов), причем эти соединения почти полностью накапливаются поверхностными структурами. Углерод глюкозы с одинаковой интенсивностью накапливается как внутренними, так и наружными структурами. Но за счет сравнительно большой массы игл и панциря 80—90% углерода, накопленного из глюкозы, остается

в этих наружных структурах. Углерод мочевины интенсивнее включается во внутренние органы. Углерод гидролизата водорослей, представляющего собой смесь органических веществ с большим количеством углеводов, распределяется в теле сходным с глюкозой образом. При этом 84—96% углерода гидролизата накапливается наружными структурами.

Исходя из различий в величинах  $K$ , можно сделать вывод о влиянии химической природы пищи на характер распределения ее углерода в теле животных. Так, величина  $K$  максимальна при использовании в качестве РОВ веществ белковой природы (гидролизата белка, глицина), значительно меньше она в опытах с применением веществ углеводной природы (глюкозы, смеси низкомолекулярных углеводов) и наименьшая — при накоплении углерода мочевины.

Более детальные количественные данные по распределению меченого ассимилированного углерода из различных физико-химических форм пищи, поступающих в организм через кишечник либо через поверхность животных по морфологическим компонентам тела, мы получали, разделяя меченых морских ежей на структуры по методике Гиза (Giese, 1966): иглы, панцирь, аристотелев фонарь, гонады, целомическую жидкость и кишечник, объединяющий пищевод, желудок, оба витка кишки и прикрепленный к ним мезентерий. Это дало возможность более четко выяснить зависимость распределения углерода в теле животных от физико-химической природы пищи (табл. 24).

Таблица 24. Относительное распределение углерода различных физико-химических форм пищи в теле морских ежей *S. droebachiensis*

Морфологическая структура	Физическая природа пищи						
	Растворенная					Твердая	
	Глицин	Гидролизат белка	Гидролизат водорослей	Глюкоза	Мочевина	Ламинария	Голозакцион
Тело	1	1	1	1	1	1	1
Иглы	1,68	2,24	1,7	1,62	0,88	0,40	0,42
Панцирь	0,80	1,1	0,98	0,94	0,29	0,28	0,22
Целомическая жидкость	0,22	0,1	0,62	0,90	1	0,43	0,62
Фонарь	0,01	0,06	1,27	1,45	1,92	1,07	0,50
Гонады	0,005	0,05	0,86	0,75	1,92	6,45	1,53
Кишечник	0,014	0,11	0,86	1,5	4,5	10,3	11,0

В данной таблице интенсивность накопления углерода выражена в относительных единицах и соответствует отношению удельной радиоактивности тканей данной структуры к средней удельной радиоактивности всего тела. Введение относительных величин позволяет нивелировать различия в исходной удельной радиоактивности субстратов и в общих количествах накопленного углерода из разных субстратов, что необходимо для четкого выявления

различий распределения ассимилированного углерода по морфологическим структурам. Мечение животных производили в течение 24 ч, после чего их переносили на 1 ч в проток морской воды.

Из данных таблицы следует, что физическая природа пищи прежде всего оказывает влияние на интенсивность включения углерода в иглы и в кишечник.

Химическая природа растворенных субстратов также существенно влияет на распределение ассимилированного углерода в теле животных: субстрат белковой природы очень слабо включается во внутренние органы, в то время как глюкоза, и особенно мочевины — довольно интенсивно. С экологической точки зрения важно оценить валовую ассимиляцию твердой и растворенной форм пищи: водорослей и гидролизата водорослей, служащего моделью трофически ценной части РОВ морской воды. Такую оценку можно выполнить, сопоставляя удельные величины накопления углерода обеих форм пищи всем телом морского ежа, а для сравнительного анализа распределения включенной пищи в теле — сопоставляя удельные величины накопленной различными морфологическими структурами тела (табл. 25).

Таблица 25. Относительное распределение углерода ассимилированных водорослей (I) и гидролизата водорослей (II) в теле морских ежей *S. droebachiensis*

Морфологическая структура	Удельное накопление, мкг/мг		Распределение, %		Доля углерода водорослей и гидролизата водорослей в общем накоплении форм пищи, %	
	I	II	I	II	I	II
Тело	4,3	0,65	100	100	87	13
Иглы	1,8	1,1	11,9	47,5	62,5	37,5
Панцирь	1,7	0,62	14,4	34,6	73	27
Целомическая жидкость	3	0,40	0,5	0,4	88,5	11,5
Фонарь	4,8	0,83	6,6	7,8	83,5	16,5
Гонады	19,8	0,57	31,2	6,5	97,5	2,5
Кишечник	39	0,55	35,4	3,4	99	1

Из проделанных расчетов следует, что пищевые потребности удовлетворяются на 87% за счет поедания водорослей и на 13% — за счет ассимиляции гидролизата водорослей. В то же время роль РОВ в обеспечении углеродом наружных структур составляет 27—37%, а внутренних — 1—2,5%. Значение РОВ в обеспечении метаболизма других видов морских ежей, по-видимому, может быть более весомым. Рассчитано, что приблизительно половина энергетических потребностей неполовозрелых *S. purpuratus* может быть обеспечена за счет ассимиляции РОВ (Clark, 1969). Упомянувшиеся выше исследования Э. Пекинья (Péquignat, 1966b, 1969, 1970, 1972) свидетельствуют о том, что ассимиляция РОВ морскими ежами *Psammechinus miliaris* и *Echinocardium cordatum* протекает весьма интенсивно.

## Перераспределение углерода ассимилированной пищи в теле животных

В результате метаболизма ассимилируемая пища с помощью различных физиолого-биохимических систем транспортируется ко всем тканям, а в процессе энергетического обмена часть ассимилированной пищи окисляется и выводится из организма, что приводит к перераспределению в теле ассимилированной с пищей метки.

Р. А. Булутяном с сотрудниками (Booolootian, Lasker, 1964) было показано, что у морского ежа *S. purpuratus* через 12 ч после начала поедания бурой водоросли  $^{14}\text{C}$ -*Macrocystis* плазма целомиической жидкости становится радиоактивной, затем метка была обнаружена в красных и белых целомоцитах. В дальнейшем метка концентрировалась в стенках кишечника, откуда целомоцитами постепенно переносилась в гонады и в ткани других структур. Следует отметить, что в тканях наружных структур метка была обнаружена в незначительных количествах.

В опытах по изучению утилизации растворенных субстратов было обнаружено, что ассимилированные субстраты длительное время остаются в наружных структурах (Péquiñat, 1968, 1972).

Динамику перераспределения углерода ассимилированных субстратов по данным наших опытов удобно проследить, если накопление углерода этих субстратов выразить в относительных единицах (табл. 26).

Таблица 26. Динамика длительного перераспределения  $^{14}\text{C}$ , накопленного в теле *S. droebachiensis*

Морфологическая структура	Форма меченой пищи	Экспозиция в протоке с пищей без метки		
		Сутки	Месяц	5 месяцев
Тело	РОВ	1	1	1
	Твердая	1	1	1
Иглы	РОВ	2,23	1,88	1,46
	Твердая	0,45	0,42	0,45
Панцирь	РОВ	1,10	—	0,47
	Твердая	0,60	0,22	0,39
Целомиическая жидкость	РОВ	0,10	—	0,35
	Твердая	0,70	0,63	0,97
Фонарь	РОВ	0,06	—	0,12
	Твердая	0,80	0,49	0,40
Гонады	РОВ	0,05	—	0,56
	Твердая	1,65	1,56	2,70
Кишечник	РОВ	0,11	0,48	0,52
	Твердая	25,0	11,0	4,36
К	РОВ	20	4	3
	Твердая	0,018	0,038	0,102

Коэффициент  $K = \frac{\text{удельное накопление игл}}{\text{удельное накопление кишечника}}$  уменьшается в шесть раз вследствие перераспределения углерода растворенных субстратов. Эти изменения объясняются различным характером расходования субстратов: относительная величина накопления растворенных субстратов снижается в иглах и несколько возрастает в кишечнике, в то время как относительное накопление углерода твердых субстратов в иглах остается без изменения, а в кишечнике снижается в 6 раз.

Очевидно, что если при питании твердой пищей в стенках кишечника, как это было отмечено выше, образуется резерв питательного материала, то при ассимиляции РОВ роль резерва выполняют иглы.

### **Включение углерода различных физико-химических форм пищи в биохимические компоненты тела**

Результаты экспериментов по изучению участия пищи в биосинтезе белков и липидов морских ежей показали, что углерод растворенной пищи включается в эти биохимические компоненты уже в течение первых часов. При этом удельная радиоактивность белков нарастает быстрее, чем удельная радиоактивность гомогената, полученного из тела животных. Так, в опыте с использованием в качестве РОВ гидролизата кладофоры удельная радиоактивность белков превышала удельную активность гомогената через 1,5 ч после начала опыта в 1,4 раза, через 6 ч — в 2,3 раза, через 12 ч — в 2,7 раза. В опыте с использованием глюкозы соответствующие величины (интервалы времени те же) были: 1,6; 1,7; 2,2.

Представляет интерес сравнительный анализ включения углерода различных физических и химических форм пищи в биохимические компоненты морфологических структур тела животных и дальнейшего перераспределения ассимилированного углерода при содержании животных на нерадиоактивном субстрате. Для этого мы на одни сутки помещали животных в сосуды с меченым кормом, после чего переносили их в проток морской воды, где они находились в течение 24—192 ч. Через интервалы времени, указанные в табл. 27, животных из сосуда вынимали и определяли удельную радиоактивность гомогената различных структур тела, а также белков и липидов, экстрагированных из этих структур. Полученные данные показывают особенности влияния формы пищи на распределение ее углерода в теле. На такое распределение химическая природа пищи оказывает большее влияние, нежели физическая: углерод глюкозы и ламинарии, органическое вещество которой состоит на 80% из углеводов, распределяется сходным образом. Углерод глицина распределяется иначе, особенно между биохимическими компонентами наружных и внутренних структур.

Таблица 27. Отношение удельной радиоактивности белков (б) и липидов (л) морфологических компонентов тела *S. droebachiensis* к удельной радиоактивности гомогенатов этих компонентов (о)

Субстрат	Продолжительность содержания в протоке, ч	Иглы		Панцирь		Кишечник		Гонады		Фонарь	
		б/о	л/о	б/о	л/о	б/о	л/о	б/о	л/о	б/о	л/о
Ламинария	24	3,16	8,62	6,38	7,5	0,81	0,61	0,71	0,18	2,84	3,78
	96	3,25	3,3	4,46	3,3	0,86	0,54	0,59	0,19	1,56	2,68
	192	5,12	6,8	6,5	3,24	1,04	1,1	0,72	0,42	3,48	3,65
Глюкоза	25	5,76	4,72	7,22	5,12	0,5	0,21	0,5	0,4	2,0	2,26
	89	5,35	3,95	8,43	26,3	0,7	0,79	0,53	1,07	2,12	1,18
	186	3,15	2,44	6,36	3,55	0,54	0,38	0,66	0,1	1,7	1,75
Глицин	25	0,35	0,37	0,30	0,56	0,34	0,18	1,6	0,15	0,29	4,8
	89	1,65	2,31	2,04	3,67	0,54	0,48	0,50	0,53	1,4	3,4
	186	1,22	1,20	1,1	2,33	0,44	0,19	0,72	0,27	1,06	1,96

Распределение же углерода между белками и липидами во всех случаях сходно. Этот факт, по-видимому, говорит о некоторой независимости синтеза белков и липидов от природы источника углерода.

Дальнейшее перераспределение ассимилированного углерода между биохимическими компонентами тела зависит от природы пищи, из которой ассимилировался углерод. Однако имеется определенное сходство в процессах перераспределения  $^{14}\text{C}$ , ассимилированного белками и липидами наружных структур (панцирь и иглы) в случае, когда пищей служили ламинария и глюкоза. Перераспределение углерода растворенной пищи между гонадами и кишечником не зависит от химической природы пищи и во всех случаях протекает аналогично.

### Влияние пути поступления пищи на ее распределение между морфобиохимическими компонентами тела

Для суждения о влиянии пути поступления пищи (через поверхность тела либо через стенки кишечника) на ее распределение между морфобиохимическими компонентами тела необходимо использовать в обоих случаях идентичную в отношении физической и химической природы пищу. Мы выбрали меченный по  $^{14}\text{C}$  гидролизат белка. Опыт состоял из двух параллельных серий. В первой серии 9 экз. *S. droebachiensis* поместили в раствор гидролизата  $^{14}\text{C}$ -белка на двое суток — время, равное периоду переваривания пищи. Затем животных перенесли в проток, где они питались немечеными водорослями, после чего на 1-е, 3-и и 9-е сутки их вынимали по 3 экз. Во второй серии морским ежам вводили в желудок

(через рот с помощью шприца) гидролизат белка. Остальные процедуры аналогичны проделанным в первой серии. Количество пищи в расчете на одну особь в обоих случаях одинаково. Тело меченых животных разделяли на наружные (панцирь + иглы) и внутренние структуры (кишечник + мезентерий). Подсчитывали удельную радиоактивность этих структур (табл. 28).

Таблица 28. Распределение радиоуглерода гидролизата белка между наружными и внутренними структурами тела *S. droebachiensis*,  $\text{имп} \cdot \text{мин}^{-1} \cdot \text{мг}^{-1}$

Путь поступления пищи	Морфологические структуры	Экспозиция в протоке после питания радиоактивной пищей, сут								
		первые			третьи			девятые		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Поверхность тела	Наружные	407	496	403	452	397	412	327	463	524
	Внутренние	61	72	41	69	68	103	80	100	97
	Н/В	6,7	6,9	9,8	6,6	5,8	4,0	4,2	4,6	5,4
Кишечник	Наружные	113	95	110	97	95	93	66	81	—
	Внутренние	362	399	624	987	852	222	509	734	—
	Н/В	0,31	0,24	0,18	0,098	0,11	0,42	0,13	0,11	—

Примечание. 1—3 — порядковый номер животного, Н/В — отношение удельной радиоактивности наружных структур к внутренним.

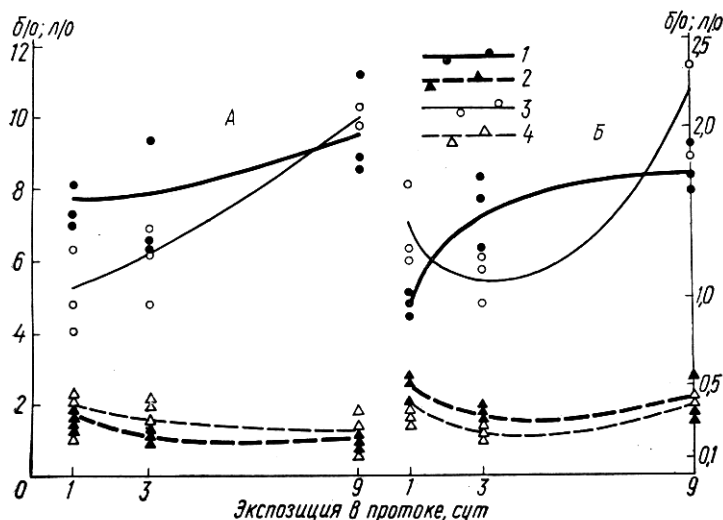


Рис. 16. Отношение удельной радиоактивности белков (б) и липидов (л) морфологических структур к удельной радиоактивности гомогенатов (о) этих структур:

А — наружные структуры; Б — внутренние структуры. Пища поступала через поверхность тела: 1 — б/о; 2 — л/о. Пища поступала через кишечник; 3 — б/о; 4 — л/о.

При поступлении пищи через поверхность панциря удельная радиоактивность наружных структур в среднем оказалась в 6 раз выше удельной радиоактивности внутренних, а при кормлении животных через рот удельная радиоактивность наружных структур в среднем в 6,6 раза была ниже внутренних.

Таким образом, путь поступления одинаковой пищи оказывает существенное влияние на распределение ее углерода по морфологическим структурам.

В дальнейшем из наружных и внутренних структур экстрагировали белки и липиды и просчитывали их удельную радиоактивность. Отношения удельной радиоактивности белков и липидов к удельной радиоактивности гомогенатов соответствующих компонентов приведены на рис. 16.

Величины этих отношений как белков, так и липидов довольно хорошо совпадают для обоих типов питания. Сравнивая табличные данные с характеристиками, изображенными на рис. 16, можно заключить, что, несмотря на явное количественное различие в распределении по морфологическим структурам углерода пищи, поступающей через поверхность панциря и через кишечник, включение этой пищи в биосинтез структур происходит идентично.

Итак, путь поступления органических веществ в тело морских ежей *S. droebachiensis* почти не влияет на характер их включения в биохимические компоненты тела.

### Включение углерода пищи в органическое вещество тела и в карбонаты скелета

В результате дыхания окисленный углерод органического вещества тела может реутилизироваться, включаясь в карбонатные образования (скелет). Интенсивность включения углерода ассимилированной пищи в карбонаты тканей может служить косвенным показателем уровня энергообмена в различных участках тела данного животного, а также приблизительным критерием, характеризующим распределение ассимилируемого субстрата между пластическим и энергетическим обменом.

В главе V показано, что с увеличением массы морских ежей снижается относительная величина пластического обмена в общем энергобалансе животных и возрастает относительная величина энергетического обмена. Из рис. 17 следует, что эта тенденция приводит к более интенсив-

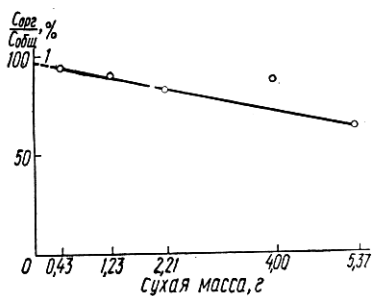


Рис. 17. Включение радиоуглерода глицина в органическое вещество тела как функция массы тела *S. droebachiensis*.

ному у взрослых животных окислению потребляемых субстратов и соответственно к более интенсивному включению меченого углерода в карбонаты скелета. Подопытных животных содержали в течение 24 ч в растворе глицина при концентрации 10 мг/л. Измеряли общую радиоактивность препаратов из гомогената животных ( $C_{общ}$ ) и радиоактивность тех же препаратов после замещения карбонатов хлоридами ( $C_{орг}$ ).

При увеличении экспозиции опыта увеличивается и доля окисленного органического вещества с меткой, что приводит к перераспределению метки: возрастает доля неорганического радиоуглерода (табл. 29, А).

Таблица 29. Включение радиоуглерода РОВ в карбонаты тела *S. droebachiensis* (% накопленного радиоуглерода) в зависимости от времени опыта (А) и концентрации меченого субстрата (Б)

А Минеральный углерод, %				Б Минеральный углерод, %			
Концентрация субстрата	Морфологические структуры	Экспозиция на меченом субстрате		Экспозиция на меченом субстрате	Морфологические структуры	Концентрация субстрата	
		1,5 ч	24 ч			1 мг/л	40 мг/л
Глицин, 10 мг/л	Тело	11	17	Глицин, 6 ч	Тело	17	14
	Иглы	13	15		Иглы	13	20
Гидролизат водорослей, 10 мг/л	Тело	14	20	Гидролизат водорослей, 24 ч	Тело	13	33
	Иглы	23	24		Иглы	1	21

Г. Коллером (Koller, 1930) было отмечено, что увеличение концентрации глюкозы в морской воде приводило к увеличению интенсивности дыхания морских звезд. По-видимому, этот эффект обнаруживается и у морских ежей, в результате чего в их тканях возрастает интенсивность включения углерода в карбонаты.

Изучение ассимиляции углерода различных пищевых субстратов тканевыми карбонатами мы приводили, выделяя из тела *S. droebachiensis* морфологические структуры, содержащие в больших количествах минеральный углерод: иглы, панцирь, аристотелев фонарь (табл. 30).

Углерод твердой пищи включается в карбонаты примерно в такой же степени, как и растворенной, исключая мочевины, углерод которой идет большей частью на синтез карбонатов.

Из всех субстратов (кроме мочевины) глюкоза, по-видимому, наиболее активно участвует в энергетическом обмене, а гидролизат белка — в пластическом. Для определения относительной роли энергообмена в общем обмене морфологических структур нужно сравнить скорости накопления карбонатного углерода в этих структурах во времени. Такое сравнение интересно сделать с использованием углерода твердой и растворенной пищи, что и продемонстрирует роль обеих форм пищи в энергообмене структур (табл. 31).

Из исследованных структур в аристотелевом фонаре наиболее высокий энергетический обмен, причем углерод как твердой пищи, включаемой через кишечник, так и растворенной, утилизируемой через стенки тела, одинаково интенсивно участвует в энергообмене этой структуры.

Таким образом, участие усвоенного органического вещества в биосинтезе морфологических структур и биохимических компонентов тела *S. droebachiensis* зависит как от физической, так и химической природы этого вещества. Определены закономерности участия различных форм пищи в пластическом обмене животных и тем самым получена качественная и количественная картина трансформации потребляемого вещества в ткани морских ежей *S. droebachiensis*.

В литературе содержатся указания на то, что

в состав скелета морских ежей включаются неорганические компоненты, растворенные в морской воде (Lawrence, 1975). По нашим наблюдениям, углерод бикарбоната натрия, растворенного в воде, включается в ткани игл, панциря, аристотелева фонаря, а также в мягкие ткани *S. droebachiensis*. Аналогичный эффект обнаружен и у моллюсков (Хайлов, 1971б). Способность животных использовать минеральный углерод пищи и растворенных солей должна приниматься во внимание при определении усвояемости корма и анализе энергетических балансов.

Поедаемая оформленная пища не всегда одинаково участвует в соматическом и генеративном росте морских ежей. Обнаружено, что водоросль *Scitiphon* способствует развитию гонад *S. intermedius*, а остатки *Alaria* хорошо стимулируют соматический рост (Fuji, 1967). Поедаемые водоросли *Macrocyctis* и *Egregia* одинаково влияют на соматический рост *S. purpuratus*, но первая водо-

Таблица 30. Включение углерода различных физико-химических форм пищи в карбонаты морфологических структур тела *S. droebachiensis* (% общего накопления  $^{14}\text{C}$ )

Морфологические структуры	Потребляемая пища				
	Макрофиты	Глюкоза	Гидролизат водорослей	Мочевина	Гидролизат белка
Иглы	15	21	18	64	16
Панцирь	19	20	6	44	18
Фонарь	21	45	23	86	15

Таблица 31. Изменение содержания карбонатного радиоуглерода (%) в морфологических структурах *S. droebachiensis* при содержании животных на нерадиоактивном субстрате

Субстрат	Экспозиция меченых животных на неактивном субстрате, сут	Морфологические структуры		
		Иглы	Панцирь	Фонарь
Макрофиты	1	15	19	21
	153	23	35	38
Гидролизат белка	1	16	18	15
	153	27	24	32

росль лучше стимулирует развитие гонад (Leighton, 1971). Морские ежи, поедающие *Agarum*, имеют особенно слабо развитые гонады (Fuji, 1967; Vadas, 1968).

Приведенные литературные сведения, а также анализ собственных экспериментальных результатов приводят к выводу о том, что знание усвояемости либо ассимиляции корма не может полностью характеризовать пластический и энергетический обмен, а также рост морских ежей. Трансформация вещества морскими ежами зависит от химического строения потребляемого вещества и его физической формы.

## ВЫДЕЛЕНИЕ НЕУСВОЕННОЙ ПИЩИ И ПРОДУКТОВ РАСПАДА

Диссимиляция потребленных и синтезированных веществ является важнейшим компонентом процесса трансформации органического вещества животными.

Неусвоенная часть пищи после физико-химической переработки в желудочно-кишечном тракте выделяется морскими ежами в среду. Экскременты морских ежей часто можно наблюдать в изобилии в придонном слое воды и на дне их биотопа. Последующее разрушение экскрементов приводит к накоплению в воде мелких растительных остатков, которые, как правило, обнаруживаются в пробах прибрежных вод (Пропп, 1971). Благодаря этому продукция макрофитов, проходя сквозь кишечник морских ежей, становится доступной также и для многочисленных сестоно- и детритофагов.

Продукты распада, особенно продукты азотистого катаболизма, часто ядовиты для животных, поэтому своевременно должны удаляться из организма. Деятельность экскреторных систем направлена и на сохранение постоянства внутренней среды, что, по словам К. Бернара (Bernard, 1878), является «залогом свободной и независимой жизни». Образующие токсические вещества должны выделяться сразу же после их образования; поглощение ионов из пищи и окружающей среды должно уравниваться выведением из внутренней среды таких же ионов.

Морские ежи, как и другие водные беспозвоночные, относятся к группе аммонотелических животных, так как конечным продуктом азотистого катаболизма у них является аммиак (Кемпбелл, 1977). У иглокожих отсутствует определенная экскреторная система (Eudean, 1966). Удаление ненужных продуктов метаболизма иглокожих долгое время приписывали исключительно фагоцитарной активности целомочитов, выводящих из целомической жидкости наружу все ненужные продукты. Однако было показано, что целомочиты иглокожих не играют большой роли в выведении азотистых продуктов. Более того, целомочиты не единственные клетки, выводящие наружу красители из целомической жидкости. С. Б. Аверинцев (цит. по Eudean, 1966) обнаружил, что целомический эпителий *S. droebachiensis* обладает фагоцитарными свойствами. Экскреция азотсодержащих продуктов была изучена Г. Делонейем (DeLaunay, 1931), который установил, что основные про-

дукты азотной экскреции и другие растворенные продукты проходят наружу непосредственно через поверхности органов дыхания. Однако Г. Делоней отмечал, что целомоциты активно участвуют в выведении безазотистых отходов. Выведение целомоцитами азотсодержащих продуктов экспериментально не доказано (Eudean, 1966).

Продуцирование экзаметаболитов как в твердой, так и в растворенной форме происходит в процессах пищеварения и метаболизма морских ежей. Твердые экскременты морские ежи выделяют, как правило, во время поглощения новой порции пищи. При отсутствии корма неусвоенная пища может удерживаться в кишечнике морских ежей до двух недель и более. Химический состав содержимого кишечника при этом изменяется (Giese, 1966). Но в нормальных условиях пища проходит сквозь кишечник гораздо быстрее. Так, у *S. droebachiensis*, по нашим наблюдениям, период переваривания пищи 44 ч (глава II), по литературным данным — 1—3 суток (Miller, Mann, 1973); у тропических морских ежей *Diadema* — 8—12 ч (Lewis, 1964).

Пищеварение у морских ежей, особенно правильных, исследовано довольно полно. Многие авторы, изучающие пищеварение и усвоение пищи морскими ежами, отмечают их широкий пищевой спектр, что вносит большие различия в процесс пищеварения (Lasker, Giese, 1954; Stott, 1955; Giese, Greenfield et al., 1958; Anderson, 1966).

Мы исследовали выделение твердых и растворенных экскретов морского ежа *S. droebachiensis*, поэтому ниже обсуждаются особенности экскреции веществ, главным образом, этим видом морских ежей.

### **Выделение твердых экскретов у *S. droebachiensis***

Этот процесс имеет важное экологическое значение и связан с переносом органического вещества из пастбищной трофической цепи в детритную. Тем самым морские ежи обеспечивают доступность первичной продукции для животных детрито- и сестонофагов.

**Динамика выделения.** Количество выделяемых за сутки экскрементов коррелирует с количеством съеденной пищи, хотя отношение массы поедаемой пищи и выделяемых экскрементов не остается постоянным (рис. 18).

Поедаемый меченый корм при наличии достаточного количества доступной пищи начинает выделяться морскими ежами через 30—40 ч, при этом радиоактивность экскрементов быстро нарастает и достигает максимума через 20—30 ч. Снижение радиоактивности экскрементов до нуля идет гораздо медленнее — 50—80 ч. Постепенное нарастание и снижение радиоактивности экскрементов говорит о том, что находящаяся в кишечнике пища не только вытесняется потребляемым кормом, но и перемешивается с ним. Очевидно, что выделяющиеся экскременты представляют собой смесь

компонентов неусвоенной пищи, находящихся в кишечнике в течение различных промежутков времени.

Так как усвояемость водорослей почти не зависит от массы *S. droebachiensis*, становится возможным расчет уравнений зависимости удельных скоростей выделения неусвоенной пищи от массы животных по усвояемости пищи и уравнениям зависимости рационов от массы тела морских ежей. Если усвояемость водорослей равна  $U^{-1}$  процентов, то неусвоенная пища составит  $100 - U^{-1}$  процентов. Таким образом

$$H_p = R_p \frac{100 - U^{-1}}{100} = (a_0 + a_1 W + a_2 W^2 + \dots) \frac{100 - U^{-1}}{100}. \quad (9)$$

Конкретный вид уравнений для каждого типа пищи мы не приводим, так как эти уравнения легко получаются, если вместо параметров уравнения (9) подставить их значения, помещенные в табл. 9 и 14.

Однако для трофодинамических расчетов представляется интерес определение не столько валового количества выделяемого материала, сколько количество органического вещества в нем, так как именно оно может в дальнейшем трансформироваться детритофагами. В табл. 32 приведены значения содержания органического вещества и калорийности экскрементов.

**Химический состав экскрементов.** Анализ литературных данных показывает, что при ассимиляции твердой пищи морские ежи изменяют ее химический состав, интенсивно извлекая фосфор и значительно менее интенсивно азот (табл. 32). В этой таблице приведены данные из расчета на единицу сухой массы материала, так как из-за больших изменений содержания воды в водорослях химический состав сухого вещества более постоянен. Данными авторов, применяющих сырые массы, трудно воспользоваться.

В связи с тем что размеры рационов и скорость ассимиляции пищи морскими ежами могут определяться потребностями животных в азоте и в фосфоре, составление баланса по азоту и фосфору не менее важно, чем изучение энергетического баланса (Fuji, 1967; Miller, Mann, 1973; Пропп, 1977).

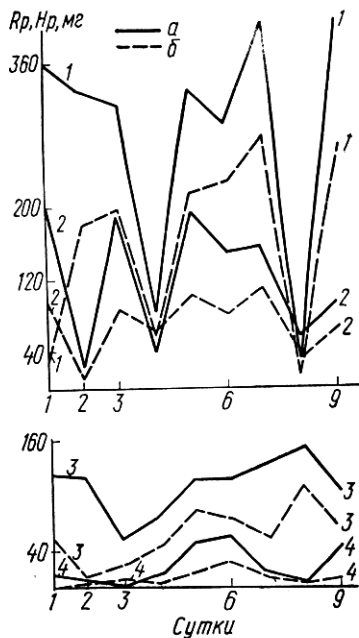


Рис. 18. Динамика поедания *S. droebachiensis* ламинарии (а) и выделения экскрементов (б). Сухая масса морских ежей:

1 — 18,2 г; 2 — 12,8; 3 — 9,0; 4 — 2,9 г.

Таблица 32. Калорийность, содержание азота и фосфора в поедаемой и неусвоенной пище *S. droebachiensis*\*

Материал	Калорийность, ккал/г сухой массы	Азот, % сухой массы	Фосфор, % сухой массы	Литературный источник
<i>Водоросли</i>				
Laminaria saccharina	—	1,5	0,23	Vinogradov, 1953
Askophyllum nodosum	—	—	0,25	Злобин, 1973
L. saccharina	2,74	1,34	0,24	Пропп, 1977а
L. digitata	2,70	1,84	0,35	То же
A. nodosum	3,10	1,38	0,35	» »
L. longicuris	2,7	—	—	Miller, Mann, 1973
<i>Экскременты</i>				
Природные	1,80	0,95	0,140	Пропп, 1977а
При питании				
L. saccharina	1,84	1,20	0,124	То же
L. digitata	1,84	1,28	0,124	» »
A. nodosum	2,10	1,26	0,107	» »
L. longicuris	2,6	—	—	Miller, Mann, 1973

\* Собственные данные по калорийности корма и экскрементов приведены в табл. 14.

Следует отметить, что степень извлечения морскими ежами из пищи азота, белков, углеводов и других компонентов зависит от вида корма и питающегося животного. Так, обнаружены большие различия в усвояемости белка морскими ежами *S. purpuratus* и *Lytechinus variegatus* (Leighton, 1968; Lowe, 1974). Морской еж *S. purpuratus* хорошо усваивает белки *Cystoseira* и плохо — белки *Macrocystis* и *Pterygophora*; *L. variegatus* усваивает лучше белки *Thalassia* и *Halimeda* и хуже — белки *Ulva*. Последний усваивает лучше углеводы, чем белки, если кормом служат *Thalassia*, *Halimeda*, *Ulva*, *Sargassum* (Lowe, 1974).

Из приведенных данных следует, что закономерности, полученные при изучении избирательности в усвоении какого-либо химического элемента, нельзя переносить на другие виды морских ежей и даже на тот же вид, если он поедает иной корм.

### Выделение растворенных органических веществ

Выделение РОВ морскими ежами мы рассматриваем в экологическом аспекте, поэтому прижизненную экскрецию мы не дифференцируем на собственно физиологическую экскрецию, экскрецию РОВ в процессе пищеварения и экскрецию сопутствующими микроорганизмами (Хайлов, 1971а).

Исследователи (Hunan, 1955; Buchanan, 1969; Holland, Ghiselin, 1970а, б) обнаружили значительные количества слизи, выделя-

емой через стенки кишечника. Некоторые авторы (Johannes, Satomí, 1967; Hargave, 1971; Field, 1972) отмечают увеличение концентрации РОВ либо органического углерода в растворенной форме в воде, в которой выдерживались подопытные животные. Ряд авторов (Miller, Mann, 1973; Lawgense, 1975; Пропп, 1977а) предполагают, что выделенное морскими ежами РОВ должно достигать весьма больших величин. Однако экспериментально скорости выделения РОВ морскими ежами пока еще не определены, что можно объяснить методическими трудностями.

Используя спектрофотометрический метод определения РОВ в морской воде (Хайлов, Бурлакова, 1968), мы измеряли в сезонном аспекте скорости выделения РОВ *S. droebachiensis* (Гаркавая, Рябушко, Холодов, 1972). Так как спектрофотометрический метод не позволяет учитывать низкомолекулярные органические соединения, а морские ежи выделяют большие количества аммиака (Пропп, 1977а, б), полученные нами величины следует рассматривать как нижние оценки скоростей выделения РОВ.

**Динамика выделения РОВ и расчет удельных скоростей выделения.** В сосудах с морскими ежами наблюдается повышение концентрации РОВ. Приращение концентрации происходит пропорционально продолжительности эксперимента (рис. 19).

Удельные скорости выделения могут быть рассчитаны, исходя из биомассы подопытных животных, продолжительности эксперимента и количества РОВ, выделенного ими. По нашим данным, величины удельных скоростей варьируют в различные сезоны года, в зависимости от плотности посадки животных в эксперименте и массы животных, в следующих интервалах: зима — 0,014—0,138 мкг/мг · сут, весна — 0,134—0,253, лето — осень — 0,500—1,350.

По предположению Р. Ж. Миллера и К. Г. Мена (Miller, Mann, 1973), морские ежи *S. droebachiensis*, обитающие в южной части восточного побережья Канады, должны выделять 42% энергии рациона в виде РОВ, что, по нашим расчетам, соответствует скорости выделения 18—26 мкг/мг · сут. Исследуя фосфорный, азотный и энергетический обмены популяции *S. droebachiensis*, М. В. Пропп (1977а) пришел к выводу, что морские ежи должны выделять в виде РОВ в среднем половину массы рациона. При этом животные массой 0,35—31,9 г должны выделять в год 0,33—7,15 г РОВ. Отсюда, вычисляя удельные скорости выделения РОВ, получим 0,6—2,5 мкг/мг · сут.

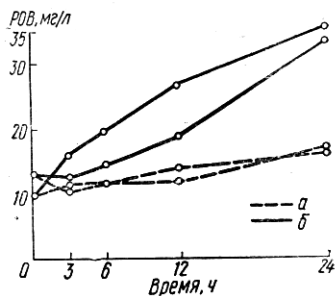


Рис. 19. Динамика выделения РОВ *S. droebachiensis* в четырех опытах (а — выделение РОВ голодными ежами, б — сытыми; по 6 экз., средняя масса особи — 10 г, объем воды — 3 л,  $t = 8^{\circ}\text{C}$ ).

В настоящее время невозможно ответить однозначно на вопрос о том, какая оценка величин выделения РОВ наиболее реальна: экспериментальная или расчетная. Первая получена без учета низкомолекулярных фракций, вторая — гипотетическая, которую исследователи вынуждены ввести для сведения энергетического баланса.

Зависимость удельных скоростей выделения РОВ от интенсивности питания животных, массы их тела, плотности посадки в эксперименте. Из рис. 19 следует, что *S. droebachiensis* выделяют РОВ, главным образом, в процессе переваривания пищи, так как голодные животные (не получавшие корм в течение недели до начала опыта) почти не экскретируют РОВ. Аналогично Дж. Г. Филд (Field, 1972) установил, что выделение растворенного органического углерода возрастает у сытых *S. droebachiensis*. Однако необходимо отметить, что в зимнее время интенсивность выделения РОВ уменьшается по сравнению с летним сезоном в 10—13 раз, хотя интенсивность поедания водорослей зимой снижается всего в 2—3 раза.

Влияние массы тела животных на интенсивность выделения ими РОВ мы изучали в сезонном аспекте. Интенсивность выделения РОВ животными снижалась с увеличением массы тела. По экспериментальным данным рассчитаны степенные уравнения зависимости удельных скоростей выделения РОВ от массы тела *S. droebachiensis*

$$E_d = eW^d,$$

где  $E_d$  — удельная скорость выделения, мкг/мг · сут,  $e$ ,  $d$  — коэффициенты.

Параметры этого уравнения приведены в табл. 33.

Таблица 33. Зависимость удельных скоростей выделения морскими ежами *S. droebachiensis* РОВ от массы их тела

Сезон	Экспериментальные условия			Параметры уравнения			
	Продолжительность, ч	Температура, °С	Плотность популяции, г/л	$n$	$W$	$e$	$d$
Весна	24	4,6	30	20	4,65—30,50	1,312	—0,356
Лето — осень	24	9,6	30	20	2,30—34,30	1,367	—0,178
Зима	24	2,1	32	20	2,85—33,40	0,146	—0,298

Естественная плотность популяции *S. droebachiensis* варьирует в широких пределах: от единичных экземпляров на квадратный метр до участков, полностью покрытых животными. Поэтому в опытах по изучению зависимости выделения РОВ морскими ежами от плотности популяции верхняя граница интервала варьирования плотности определялась, исходя из полного покрытия животными стенок экспериментальных сосудов. Результаты опытов приведены на рис. 20. Продолжительность экспериментов — 24 ч.

При невысоких плотностях популяции величины удельных скоростей выделения РОВ довольно стабильны. Кривая 1 соответствует результатам летнего эксперимента, когда животные питались наиболее интенсивно.

Результаты экспериментов по выделению РОВ морскими ежами *S. droebachiensis*, всего 240 наблюдений, сгруппированы в матрицу наблюдений порядка  $60 \times 4$ , а условия постановки опытов в матрицу условий — порядка  $60 \times 5$  и обработаны на ЭВМ по схеме многомерного регрессионного анализа или пассивного эксперимента (приложение IV). Рассчитывалась зависимость удельных величин выделения РОВ от температуры морской воды, плотности посадки животных в эксперименте, массы животных, их численности в экспериментальном сосуде, продолжительности эксперимента. Факторы варьировали в следующих интервалах (табл. 34). Уравнение регрессии ( $Y$  — выражен в мкг/мг)

$$Y = 0,21372 + 0,05884X_1 + 0,00353X_2 - 0,02465X_3 - 0,00828X_4 + 0,01327X_5.$$

Полученное уравнение, являясь обобщением всего экспериментального материала, удобно для практических расчетов. Но интерпретация его коэффициентов, так же как и уравнения регрессии ассимиляции РОВ, связана с риском неправильных выводов, так как исходная матрица наблюдения неортогональна, поэтому оценки коэффициентов уравнения получены не независимо друг от друга, т. е. они смешаны. Кроме этого, рассматриваемые факторы могут коррелировать с другими факторами, неизвестными нам, следовательно, величина коэффициента может отражать и влияние факторов, коррелирующих с данным фактором.

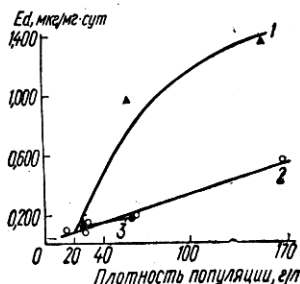


Рис. 20. Зависимость удельных скоростей выделения ( $E_d$ ) РОВ от различной плотности посадки *S. droebachiensis* в эксперименте. Температура морской воды:

1 — 9,5° С; 2 — 7,5° С; 3 — 4° С  
(1 — животные перед опытом интенсивно питались).

Таблица 34. Контролируемые факторы при исследовании выделения РОВ

Фактор	Наименование	Область определения	Точность измерения
$X_1$	Температура морской воды, °С	4,0—9,6	0,1
$X_2$	Плотность посадки, г/л	9,5—167,5	0,5
$X_3$	Масса тела, г	0,78—34,30	0,01
$X_4$	Количество экземпляров в сосуде, шт.	1—30	—
$X_5$	Продолжительность опыта, ч	1,5—48	0,15

**Выделение морскими ежами азота и фосфора в составе РОВ.** В морской воде сосудов, в которых содержались *S. droebachiensis*, мы наблюдали повышение концентрации органического и минерального фосфора и азота. Содержание фосфора и азота в РОВ, выделенном морскими ежами, составляет соответственно 0,78—12 мг и 5,6—930 мг/г сухой массы РОВ (Гаркавая, Рябушко, Холодов, 1972). В связи с высокой вариабельностью экспериментальных данных мы не смогли определить удельные скорости выделения этих химических элементов. Более тщательно эта работа была выполнена М. В. Проппом (1977а), который определил, что содержание фосфора в растворенных выделениях составляет 0,125%, то есть 1,250 мг/г сухой массы. Эту величину следует считать ориентировочной, так как она, по-видимому, зависит от химического состава корма и физиологического состояния животного. По данным этого же автора, основное выделение азота приходится на экскрецию аммиака, мочевины и мочевой кислоты, а 50% выделенного фосфора составляет ортофосфат (Пропп, 1977а).

Валовое выделение морскими ежами растворенного органического азота в летнее время может быть рассчитано по формуле (Пропп, 1977б)

$$E_{N_{орг}} = 23,7W^{0,86} \text{ мкг/экз} \cdot \text{сут},$$

где  $W$  — сухая масса тела, г.

Выделяемый растворенный фосфор связан с массой тела *S. droebachiensis* следующими соотношениями (Пропп, 1977б):

$$\text{Май} \quad E_{P_{орг}} = 9,99W^{0,56} \text{ мкг/экз} \cdot \text{сут};$$

$$\text{Июнь} \quad E_{P_{орг}} = 5,85W^{0,91};$$

$$\text{Июль} \quad E_{P_{орг}} = 9,8W^{0,59};$$

$$\text{Август} \quad E_{P_{орг}} = 3,8W^{0,88}.$$

М. В. Проппом (1977б) рассчитаны уравнения, связывающие скорости выделения азота и фосфора с массой тела *S. nudus* и *S. intermedius*.

## ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БАЛАНС МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Наблюдаемые у организмов разнообразные приспособления, реакции на воздействие среды, создание ими резервов во внутренней и внешней средах и т. д. определяют, по словам Н. И. Калабухова (1946), общую кардинальную характеристику организма — его энергетический баланс.

«Экология, по сути дела, изучает связь между светом и экологическими системами и способы превращения энергии внутри системы» (Одум, 1975). Высказывание Ю. Одума подчеркивает важную роль работ по изучению энергетики организмов и надорганизменных систем в экологических исследованиях. Энергетический баланс позволяет количественно оценить все потоки энергии, заключенной в трансформируемом веществе, а также этапы превращения энергии популяцией. Поэтому исследование энергобаланса является необходимым условием получения достаточно полного представления об экологической нише изучаемого вида; для последующих исследований различных экологических механизмов, например, методами математического моделирования и т. д.

Составление энергетического баланса возможно при измерении энергии (способности совершать работу), содержащейся в органическом веществе, единой мерой — калорией, служащей своего рода «экологической валютой».

В своей работе мы поставили задачу оценки энергетической роли различных форм пищи и экскреции в энергобюджете *S. droebachiensis*, непосредственно измеряя количество усваиваемой с пищей энергии; энергию при выделении органического вещества в твердой и жидкой форме, а также энергию, заключенную в выделяемой органической взвеси (слизи, хроматине и т. д.).

Как показано в главе I, *S. droebachiensis*, поедая смешанный (растительный и живогный) корм, занимает промежуточное положение между первичными и вторичными консументами. Расширенное балансовое равенство, составленное из элементов, характеризующих потоки поступающей энергии (левая часть) и израсходованной энергии (правая часть), имеет вид

$$R_p + A_d = T + P + G + H_p + E_d + E_p,$$

где  $R_p$  — рацион при питании оформленной пищей или поток

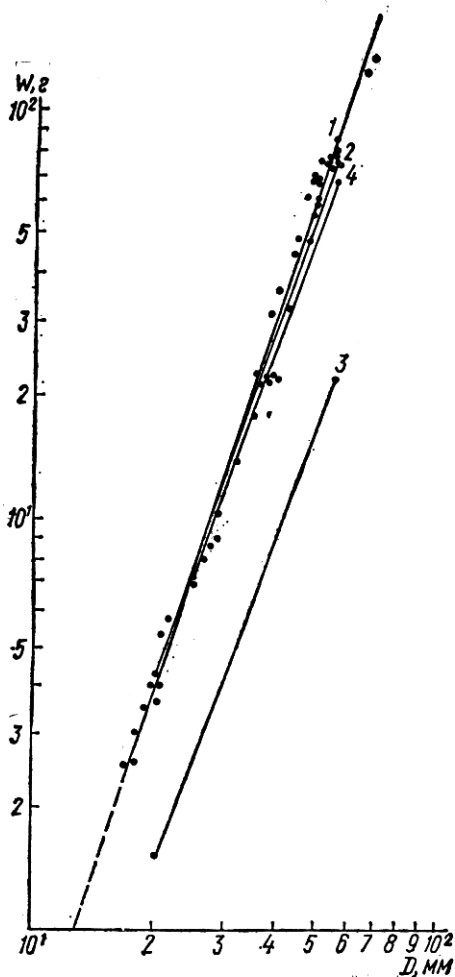


Рис. 21. Зависимость массы тела ( $W$ ) от диаметра панциря ( $D$ ):

1 —  $W = 0,0004436D^{3,035}$  *S. droebachiensis*. Сырая масса (Холодов, 1978 б); 2 —  $W = 0,0008D^{2,86}$  *S. droebachiensis*. Сырая масса (Miller, Mann, 1973); 3 —  $W = 0,0005575D^{2,64}$  *S. droebachiensis*. Сухая масса (Холодов, 1978 б); 4 —  $W = 0,0005272D^{2,937}$  *S. intermedius*. Сырая масса (Брегман, 1971).

энергии от предыдущего трофического уровня;  $A_d$  — ассимилированное РОВ морской воды;  $T$  — траты на дыхание, или энергия, затрачиваемая на поддержание внутренней упорядоченности структуры биомассы;  $P$  — прирост тела, характеризующий энергию, доступную следующему трофическому уровню;  $G$  — генеративная продукция;  $H_p$  — неусвоенная пища в твердой форме или поток энергии, поступающей от пастищной цепи в детритную;  $E_d$  — жидкая экскреция органического вещества, включающая в себя энергию неусвоенной растворенной пищи и части продукции;  $E_p$  — выделение взвешенного органического вещества — часть продукции.

Обозначения элементов аналогичны принятым Международной биологической программой (Зайка, 1972), но дополнены индексами, отражающими динамику оформленных и растворенных форм вещества (Биохимическая..., 1974). Элементы балансового равенства выражены в калориях и представлены как функции сухой массы тела животных, измеренной в граммах.

Перед анализом баланса рассмотрим энергетические характеристики морских ежей.

*Связь линейного роста и роста массы тела.* В полевых исследованиях наиболее легко измеряемым показателем роста животного является диаметр панциря в его наиболее широкой части. В литературе данные по росту морских ежей приводятся, главным образом, как диаметры панцирей в миллиметрах, соответствующие

некоторой возрастной группе (возраст в годах). Для перехода от линейного роста к росту массы необходимо знать связь массы животных с линейным параметром их тела, в данном случае диаметром

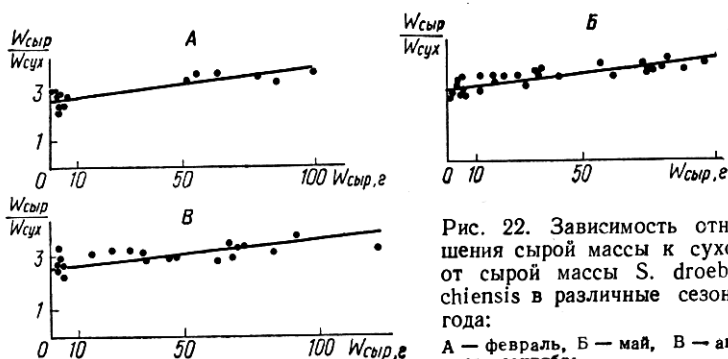


Рис. 22. Зависимость отношения сырой массы к сухой от сырой массы *S. droebachiensis* в различные сезоны года: А — февраль, Б — май, В — август—сентябрь.

панциря. Зависимость массы от диаметра, рассчитанная методом наименьших квадратов, аппроксимируется степенным уравнением

$$W = 0,000557D^{2,64},$$

где  $W$  — сухая масса, г;  $D$  — диаметр панциря, мм. Параметры зависимости сырой массы от диаметра имеют вид

$$W = 0,0004436D^{3,035}.$$

Логарифмы массы и диаметра находятся в линейной связи друг с другом (рис. 21). Бóльший степенной показатель в уравнении зависимости сырой массы от диаметра, по сравнению с зависимостью сухой массы от диаметра, свидетельствует о том, что с ростом животных содержание воды в них увеличивается. Из рис. 21 видно, что сырая масса животных с увеличением их диаметра растет быстрее, чем сухая. Действительно, отношение сырой массы к сухой морских ежей ( $K$ ) тем больше, чем масса животного (рис. 22). Из данных графиков следует, что для каждой размерной группы величина  $K$  не зависит от сезона года. М. В. Пропп (1977а) предлагает следующее соотношение сырой и сухой масс для любого сезона:

$$\frac{W_{\text{сыр}}}{W_{\text{сух}}} = 2,9 + 0,005W_{\text{сыр}}.$$

Непосредственных определений зависимости содержания карбонатов кальция в скелете от массы животных мы не производили. Но

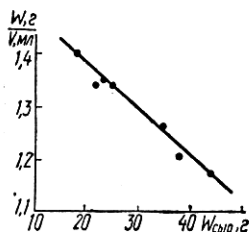


Рис. 23. Зависимость плотности тела  $\left(\frac{W}{V}\right)$  *S. droebachiensis* от их массы.

уменьшение с возрастом содержания извести в теле может быть обнаружено косвенно не только по увеличению отношения масс мягких тканей к твердым, но и по уменьшению плотности животных старших групп (рис. 23). Уменьшение содержания извести должно привести к увеличению калорийности тела животных с ростом их массы.

*Калорийность тела животных различного размера.* Зависимость калорийности от массы тела *S. droebachiensis* была исследована Р. Ж. Миллером и К. Г. Мэном (Miller, Mann, 1973).

Эти авторы рассчитали линейное уравнение

$$E = 208 - 1,037 W,$$

где  $E$  — калорийность тела без гонад, ккал/г сырой массы;  $W$  — сырая масса, г.

Сезонные изменения калорийности тела обнаружить не удалось из-за недостаточного числа измерений. Названные авторы перед

Таблица 35. Калорийность *S. droebachiensis* (экспериментальные данные)

Месяц	Масса, г	Число измерений	Калорийность, ккал/г
Февраль	0,42	8	0,545
	6,47	8	0,932
Май	0,44	8	0,875
	5,37	8	0,719
Сентябрь	0,42	4	0,667
	7,80	4	0,957

определением калорийности животных удаляли из них гонады и содержимое желудков, а образовавшиеся пустоты заполняли водой — это обстоятельство и объясняет снижение калорийности взрослых животных. В табл. 35 приведены значения калорийности небольших животных, определенные нами методом мокрого сжигания. Калорийность более крупных животных определена расчетным путем. Калорийность тела может быть приближенно рассчитана по содержанию органического вещества

в пробе. Установлено, что зависимость калорийности водных организмов от содержания органического вещества в них описывается уравнением (Остапеня, Сергеев, 1963)

$$Y = 0,0559 X,$$

где  $Y$  — калорийность сухого вещества, ккал/г;  $X$  — процент органического вещества в пробе.

Определение органического вещества в мягких и твердых тканях тела морских ежей различной массы позволило рассчитать калорийность животных (табл. 36).

Полученным данным соответствует уравнение зависимости калорийности тела ежей от их массы

$$Y = 0,630 + 0,0102 W,$$

где  $Y$  — калорийность, ккал/г;  $W$  — сухая масса, г.

Таблица 36. Таблица расчета калорийности тела морских ежей\*

Сухая масса ежа, г	Сухая масса мягких тканей, г	Органическое вещество в мяг- ких тканях, г	Сухая масса твердых тканей, г	Органическое вещество в твер- дых тканях, г	Общее органиче- ское вещество, г	Органическое вещество Сухая масса X 100%	Калорийность, ккал/г
2,970	0,100	0,0705	2,870	0,244	0,3145	10,6	0,592
4,055	0,180	0,1270	3,875	0,329	0,456	11,2	0,625
4,360	0,170	0,1200	4,460	0,379	0,499	10,8	0,603
5,450	0,220	0,1550	5,230	0,444	0,599	11	0,615
6,400	0,680	0,479	5,720	0,486	0,965	15	0,838
8,240	0,720	0,508	7,520	0,640	1,148	13,9	0,777
9,250	0,880	0,620	8,370	0,711	1,331	14,4	0,805
9,270	0,500	0,352	8,770	0,745	1,097	11,8	0,660
9,490	0,460	0,324	9,030	0,767	1,091	11,5	0,643
11,210	0,280	0,197	10,930	0,929	1,126	10	0,559
11,590	0,690	0,487	10,900	0,926	1,413	12,2	0,682
13,140	0,690	0,487	12,450	1,058	1,545	11,7	0,653
13,635	0,595	0,419	13,040	1,108	1,527	11,2	0,625
14,970	0,550	0,388	14,420	1,227	1,615	10,8	0,603
16,270	0,500	0,352	15,770	1,340	1,692	10,4	0,581
17,000	0,610	0,430	15,835	1,348	1,778	10,4	0,581
17,445	0,550	0,388	16,450	1,398	1,786	10,2	0,570
19,310	0,970	0,683	18,340	1,560	2,243	11,6	0,647
20,540	1,420	1,002	19,120	1,625	2,627	12,8	0,715
23,190	2,850	2,001	20,340	1,729	3,730	16,1	0,900
23,550	0,650	0,458	22,900	1,947	2,405	10,2	0,570
26,900	0,650	0,458	26,250	2,235	2,693	10	0,559
27,600	1,050	0,740	26,550	2,255	2,995	10,8	0,603
28,115	3,715	2,62	24,400	2,08	4,70	16,8	0,940

\* Органическое вещество твердых тканей — 8,5%, мягких тканей — 70,5%.

То есть калорийность животных с увеличением массы их тела возрастает в результате повышения содержания органического вещества в них (табл. 36), а, следовательно, понижения содержания кальция в теле более взрослых животных.

### Элементы энергетического баланса

**Ассимилированная энергия.** Потенциальная энергия, заключенная в ассимилируемой пище, представляет собой поток энергии через организм либо популяцию. Так как морские ежи способны потреблять разные формы пищи, поток поступающей в организм энергии следует, в первом приближении, разделить на поток энергии, образованный ассимилированным твердым кормом ( $A_p$ ) и утилизированным РОВ морской воды ( $A_d$ ).

*Энергия, ассимилируемая из оформленной пищи ( $A_p$ ).* Количественные зависимости питания морских ежей оформленной пищей рассмотрены в главе II. Для перехода от особенностей потребления

животными вещества к энергетическим характеристикам необходимо определить энергетический эквивалент корма и неусвоенной пищи, то есть измерить их калорийность (см. табл. 14 и 32). Соотношения сырой и сухой массы водорослей приведены в табл. 37.

Кроме экспериментального определения калорийности корма, ее можно рассчитать по химическому составу (табл. 38) по формуле (Методы..., 1968)

$$E = \frac{5,65B + 4,10Y + 9,45Ж}{100},$$

где  $E$  — калорийность, ккал/г;  $B$ ,  $Y$ ,  $Ж$  — процентное содержание соответственно белков, углеводов, жиров.

Таблица 37. Соотношение сырой и сухой массы трех видов водорослей

Водоросль	Месяц	Сырая масса Сухая масса
Ламинария	Январь	5,35 ± 0,18
	Май	5,50 ± 0,27
	Октябрь	4,75 ± 0,15
Родимения	Январь	5,64 ± 0,28
	Май	5,12 ± 0,28
	Октябрь	4,05 ± 0,23
Аскофиллум	Январь	3,44 ± 0,25
	Май	4,86 ± 0,24
	Октябрь	3,47 ± 0,27

Таблица 38. Содержание углеводов, белков и липидов в сухом веществе водорослей (Барашков, Вахрашина, 1968; Барашков, 1972)

Водоросль	Угле- воды	Липиды	Белки
Ламинария	54,7	1,3	9,7
Родимения	40,5*	0,8	20,7
Аскофиллум	65,6	2,3	7,5

\* Рассчитано по содержанию золы (Барашков, 1972).

Ассимилированное РОВ составляет дополнительный источник энергии. В терминах энергетического баланса величина накопленной пищи ( $P_d$ ) соответствует приросту тела за счет растворенной пищи. Очевидно, что общее количество энергии, ассимилированной с растворенной пищей, равно энергии прироста тела ( $P_d$ ) плюс энергия растворенной пищи ( $T_d$ ), окисленная за время опыта в процессе дыхания. Выше (глава 2) были приведены уравнения зависимости

Отклонение расчетных данных от полученных экспериментально, выраженное в процентах, дает представление об ошибке, соответствующей таким приближенным расчетам (табл. 39).

При расчете усвояемости морскими ежами водоросли *La-minaria longicuris*, Р. Ж. Миллер и К. Г. Мэн (Miller, Mann, 1973) измеряли калорийность корма и экскрементов в калориметрической микробомбе. Авторы приводят средние величины калорийности сухого корма (2,6 ккал/г) и экскрементов (2,6 ккал/г). По-видимому, столь высокое значение калорийности экскрементов — просто опечатка в тексте, так как усвояемость этой водоросли в среднем равна 60%. Учитывая калорийность корма, преобразуем величины рационов, выраженных в весовых единицах, в энергетические (табл. 40).

*Энергия, поступающая с растворенной формой пищи ( $A_d$ ).*

Таблица 39. Сравнение величины калорийности корма, полученной экспериментально ( $E_{\text{эксп}}$ ), с калорийностью, рассчитанной по химическому составу ( $E_{\text{расч}}$ )

Водоросль	Вид навески	$E_{\text{эксп}}$	$E_{\text{расч}}$	$E_{\text{эксп}} - E_{\text{расч}}$	$\frac{E_{\text{эксп}} - E_{\text{расч}}}{E_{\text{эксп}} \cdot 100\%}$
Ламинария	Корм	$2,64 \pm 0,07$	2,91	0,27	10,2
	Экскременты	$1,58 \pm 0,007$	—	—	—
Родимения	Корм	$3,06 \pm 0,09$	2,90	0,16	5,3
	Экскременты	$2,06 \pm 0,05$	—	—	—
Аскофиллум	Корм	$3,20 \pm 0,04$	3,34	0,14	4,4
	Экскременты	$1,78 \pm 0,04$	—	—	—

величин накопления  $^{14}\text{C}$  гидролизата водорослей от массы тела животных и уравнения динамики ассимиляции РОВ морской воды, моделью которого служит гидролизат водорослей. Калорийность гидролизата водорослей, полученного из смеси шести видов макрофитов, непосредственно не определялась, а была найдена расчетным путем. Средняя калорийность смеси сухих водорослей приближенно равна 3,00 ккал/г. Органическое вещество составляет примерно 75% сухой массы. Тогда калорийность органического вещества смеси, а, следовательно, гидролизата водорослей, равна

$$E = \frac{3 \cdot 100}{75} = 4 \text{ ккал/г.}$$

Уравнения зависимости удельных величин накопления гидролизата водорослей от массы тела *S. droebachiensis* (табл. 21) преобразуем в уравнения зависимости ассимиляции гидролизата водорослей от массы, для чего правые части уравнений умножим на  $W$  и на  $g$  (уравнение 7). Учитывая калорийность гидролизата, получим следующие зависимости ассимиляции *S. droebachiensis* энергии РОВ от их массы:

$$\text{зима — весна } A_d = 3,747W^{0,769};$$

$$\text{лето — осень } A_d = 3,576W^{0,818},$$

где  $A_d$  — скорость ассимиляции энергии РОВ, ккал/экз · сут;  $W$  — сухая масса тела, г.

Энергия соматического роста. Прирост тела морских ежей рассчитывают по линейному росту, данные для которого находят из размерно-частотного анализа природной популяции (Walford, 1946). Частоты встречаемости животных с определенными размерами диаметров панцирей образуют ряд пиков, по которым популяцию разбивают на размерные классы. Каждому размерному классу сопоставляют соответствующий возраст в годах. М. В. Пропп (1977а) определил размерную структуру популяции *S. droebachiensis* из района наших исследований. Темп роста прослежи-

Таблица 40. Зависимость энергии, потребляемой *S. droebachiensis* с твердой пищей, от массы тела животных из различных ареалов

Условия наблюдений			Потребление, кал/экз · сут	Условия наблюдений		Потребление, кал/экз · сут
Сезон	Корм	Температура, °C		Месяц	Температура, °C	
Холодов 1978 а, б*			Miller, Mann, 1973**			
Зима	Ламинария	+1,4—+1,7	$2,64 \cdot (-0,99 \cdot 10 + 0,24 \cdot 10^2 W - 0,16 \cdot 10 W^2 + 0,42 \cdot 10^{-1} W^3 - 0,37 \cdot 10^{-3} W^4)$	Декабрь — январь	7,5	$8,8 W^{0,839}$
	Родимения		$3,06 \cdot (0,35 \cdot 10 + 0,92 \cdot 10 W - 0,34 W^2 + 0,41 \times 10^{-2} W^3 - 0,11 \cdot 10^{-4} W^4)$	Февраль — март	2	$5,3 W^{0,823}$
	Аскофиллум		$3,19 \cdot (-51 \cdot 10 + 0,77 \cdot 10 W - 0,31 W^2 + 0,51 \times 10^{-2} W^3 - 0,20 \cdot 10^{-4} W^4)$			
Весна	Ламинария	3—4	$2,64 \cdot (0,14 \cdot 10^3 - 0,65 \cdot 10^2 W + 0,94 \cdot 10 W^2 - 0,41 W^3 + 0,53 \cdot 10^{-2} W^4)$	Апрель — май	4	$12,1 W^{0,717}$
	Родимения		$3,06 \cdot (-0,70 \cdot 10 + 0,18 \cdot 10^2 W - 0,19 \cdot 10 W^2 + 0,99 \cdot 10^{-1} \cdot W^3 - 0,15 \cdot 10^{-2} W^4)$			
	Аскофиллум		$3,19 \cdot (-0,87 \cdot 10 + 0,12 \cdot 10^2 W - 0,42 W^2 + 0,78 \cdot 10^{-2} W^3 - 0,20 \cdot 10^{-4} W^4)$			
Лето — Осень	Ламинария	5—9,5	$2,64 \cdot (-0,17 \cdot 10^2 + 0,30 \cdot 10^2 W - 0,19 \cdot 10 W^2 + 0,47 \cdot 10^{-1} W^3 - 0,30 \cdot 10^{-3} W^4)$	Июнь — июль	11	$18,7 W^{0,787}$
	Родимения		$3,03 \cdot (0,68 \cdot 10 - 0,22 \cdot 10^2 W - 0,20 \cdot 10 W^2 + 0,75 \cdot 10^{-1} W^3 - 0,92 \cdot 10^{-3} W^4)$	Август — сентябрь	17	$22,7 W^{0,703}$
	Аскофиллум		$3,04 \cdot (-0,93 \cdot 10 + 0,96 \cdot 10 W - 0,32 W^2 - 0,12 \cdot 10^{-1} W^3 + 0,57 \cdot 10^{-3} W^4)$	Октябрь — ноябрь	8,5	$15,8 W^{0,794}$

\* Сухая масса, г.

\*\* Сырая масса, г; корм *Laminaria longicuris*.

вался как по размерной структуре, так и путем последовательного из года в год измерения отдельных поколений.

Графический метод позволяет четко различать лишь первые возрастные группы, чаще — первые три группы (Брыков, 1975). После наступления половой зрелости наблюдается снижение темпов роста морских ежей и, учитывая большие индивидуальные различия размеров одновозрастных особей, выделение одновозрастных групп становится трудной задачей. Для определения возраста правильных и неправильных морских ежей в последнее время чаще применяют метод анализа зон роста на пластинках скелета (Deutler, 1926; Moore, 1935; Jensen, 1969a, b; Birkeland, Chia Fu-shiang, 1971; Sumich, McCauley, 1973; Kobayashi, Taki, 1974; Брыков, 1975). В табл. 41 приведена сводка литературных данных по линейному росту *S. droebachiensis*. Данные по линейному росту с помощью уравнения  $W_{сы} = 0,0004436 D^{3,03}$  пересчитаны на сырую массу тела животных, что позволяет анализировать рост массы тела. Из табл. 41 следует, что различия в росте животных, исследованных разными авторами, очень велики. Е. Ф. Сван (Swan, 1961), наиболее тщательно изучивший рост *S. droebachiensis*, пришел к выводу, что темп роста варьирует в зависимости от различий в питании, факторов окружающей среды, генетических различий между популяциями и т. д. По его данным, линейный рост *S. droebachiensis* в районе Friday Harbor (лаборатория

Таблица 41. Линейный рост и прирост массы *S. droebachiensis* (по литературным данным)

Возрастные классы, год	Литературный источник											
	Пропп, 1977а		Miller, Nann, 1973		Swan, 1961			Шорыгин, 1928			Swan, 1961	
	D	W	D	W	D	W	D	D	W	D	D	W
0	—	0	—	0,5—1,5	0	6—10	0,25	—	—	0,5—2,5	—	0,001
1	10	1	10,5	8—10	0,34	12—22	2,40	—	1,99	5—6	—	0,079
2	24	7,5	23	24—26	7,59	22—33	10,23	—	8,57	15	—	1,66
3	36,5	25	32	40—42	16,6	33—40	22,39	—	24,15	24—32	—	10,72
4	46	42,5	38	46—54	36,67	43—52	52,48	—	52,48	40	—	31,62
5	53	60	44	—	63,1	52—60	87,1	—	91,20	50	—	63,1
6	60	80	47	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	64	97,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	67,5	108	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. W — сырая масса, г; D — диаметр панциря, мм.

Вашингтонского университета), питавшихся бурой водорослью *Nereocystis*, шел на 65—70% быстрее, чем у морских ежей, поедавших *Laminaria digitata* в районе залива Мэн (Северо-Восточная часть побережья США). По-видимому, в этом эксперименте различия в темпах роста обусловлены не природой корма, а генетическими различиями обеих популяций. В более поздних экспериментах, поставленных в Лаборатории Вашингтонского университета, выяснилось, что темп роста *S. droebachiensis* одинаков как при поедании *Nereocystis*, так и *Laminaria* (Vadas, 1968). Однако следует отметить, что по многочисленным наблюдениям скорость роста (соматического и генеративного) правильных морских ежей зависит от вида корма (Swan, 1971; Fuji, 1967; Vadas, 1968; Leighton, 1968, 1971; Jensen, 1969; Lawrence, 1975).

Одним из возможных источников разброса данных по росту *S. droebachiensis* может явиться сильная индивидуальная изменчивость представителей рода *Strongylocentrotus*. Близкие виды этого рода (*S. pallidus* и *S. droebachiensis*) внешне весьма сходны, что приводит к тому, что некоторые авторы рассматривают оба вида как один сильно изменчивый вид *S. droebachiensis* (O. F. Muller) (Баранова, 1973). Существует мнение, что А. А. Шорыгин в 1928 г. исследовал не чистый вид *S. droebachiensis*, а смесь двух видов *S. droebachiensis* и *S. pallidus* (Vasseur, 1951, 1952; Swan, 1961). Вариация, названная А. А. Шорыгиным «*atroviolaceus*», позже была классифицирована как *S. droebachiensis* (Vasseur, 1951, 1952). А вид, названный А. А. Шорыгиным *S. droebachiensis*, в действительности оказался *S. pallidus*. Известно, что *S. pallidus* питается в основном илом, детритом, мелкими организмами, в то время как основным кормом *S. droebachiensis* являются бурые водоросли. Различия в рационах животных обоих видов, по-видимому, сказываются и на темпах их роста.

В верхней сублиторали Восточного Мурмана встречается в основном *S. droebachiensis*, а *S. pallidus* — в центральном и восточном районах Баренцева моря (Баранова, 1973). *S. droebachiensis* заселяет каменистые грунты на глубинах от 0 до 50 м, а *S. pallidus* предпочитает глубины, превышающие 50 м, и встречается на каменистых и илистых грунтах.

Представляет интерес графический анализ кривых роста животных. В результате такого анализа появляется возможность выделения характерных этапов в онтогенезе животных, связанных с различиями в типах роста, а также выдвижения гипотез относительно механизмов роста. Графический анализ роста *S. droebachiensis*, обитающих в верхней сублиторали Баренцева моря у Мурманского побережья, выполнялся нами путем графического дифференцирования кривой роста, причем дифференцирование выполняли дважды. На рис. 24 под кривой роста изображена кривая темпов роста или скорости роста; на нижнем графике показано изменение темпов роста или ускорение роста. Отчетливо выделяются три периода в онтогенезе: ювенильный (0—3 года) с увеличивающимся темпом

роста и положительными значениями ускорения роста; период зрелости (3—6,5 лет) с постоянной скоростью роста и нулевым ускорением; период старения (6,5 лет и старше), отличающийся резким снижением скорости роста. В соответствии с кривой скорости темпа роста ювенильный период разбивается на две стадии: с увеличением скорости темпов роста (0—2 года) и со снижением этой скорости до нуля (3—2 года). Процесс полового созревания связан с формированием и развитием репродуктивной системы, что выражается, в частности, в увеличении числа клеток в организме и в их росте. По-видимому, увеличение числа клеток с постоянной интенсивностью происходит до двухлетнего возраста. В период с 2 до 3 лет наблюдается замедление роста числа клеток до нуля. Однако рост самих клеток постоянен до наступления старости, когда рост клеток замедляется. Период зрелости можно назвать периодом клеточного гомеостаза, что «выражается в сохранении количественного постоянства определенных клеточных структур путем замены погибших клеток вновь образующимися» (цит. по Бердышеву, 1968).

Если принять, что в период клеточного гомеостаза число клеток равно  $N_{\max}$  то, как следует из графика темпа роста тела, скорость роста одной клетки равна

$$V_{\text{кл}} = \frac{6}{N_{\max}}, \text{ г/год.} \quad (10)$$

Число клеток в период до двухлетнего возраста увеличивается с постоянной интенсивностью, равной  $k$

$$\frac{dN}{N dT} = k. \quad (11)$$

Решение уравнения (11) имеет вид

$$N(T) = N_0 e^{kT}, \quad (12)$$

где  $N_0$  — число клеток у животных, только что закончивших метаморфоз (с нулевым возрастом). Умножив (10) на (12), получим уравнение скорости весового роста *S. droebachiensis* в период от 0 до 2 лет:

$$\frac{dW}{dT} = 6 \frac{N_0}{N_{\max}} e^{kT}. \quad (13)$$

Из уравнения (13) с помощью кривой темпа роста (рис. 24) легко находится значение  $k = 1,727 \text{ год}^{-1}$  и соотношение  $\frac{N_0}{N_{\max}} = 0,0237$ .

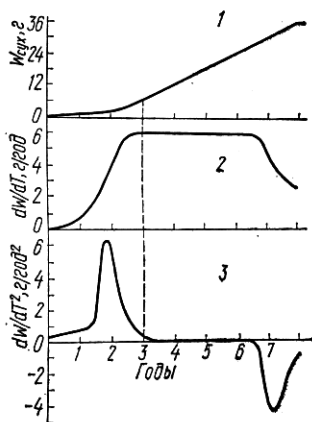


Рис. 24. Рост (1), темп роста (2) и скорость темпа роста (3) *S. droebachiensis*. Пунктиром показано наступление половой зрелости.

Эти параметры кроме практического представляют и теоретический интерес. Интегрируя (13), получим уравнение весового роста для того же интервала времени

$$W(T) = \frac{6}{k} \frac{N_0}{N_{\max}} e^{kT} + W_0. \quad (14)$$

Здесь  $W_0$  — сухая масса ежа, закончившего метаморфоз. В численной форме уравнение (14) принимает вид

$$W(T) = 0,0824e^{1,727T} + 0,00056 \text{ при } 0 \leq T \leq 2. \quad (15)$$

Отметим, что уравнение (15) хорошо описывает экспериментальные данные.

Следующий интервал времени от двух до трех лет характеризуется снижением до нуля скорости темпов роста, что обусловлено, по нашим предположениям, достижением стабильного числа клеток в организме. При этом интенсивность увеличения количества клеток снижается от  $k = 1,727$  при  $T = 2$  года, до  $k = 0$  при  $T = 3$  года

$$\frac{dN}{N dT} = k - k(T - 2) = k(3 - T). \quad (16)$$

Интегрируя (16) и принимая во внимание, что исследуется период от двух до трех лет, получим

$$N(T) = N_{\max} e^{-\frac{k}{2}(T-3)}. \quad (17)$$

Темп роста животных на этом этапе

$$\frac{dW}{dT} = 6e^{-\frac{k}{2}(T-3)}.$$

Темп роста зрелых животных постоянен и равен

$$\frac{dW}{dT} = \frac{6}{N_{\max}} N_{\max} = 6 \text{ г/год.}$$

Уравнение роста для животных этого периода

$$W(T) = W_3 + 6(T - 3) = 8,3 + 6(T - 3) \text{ при } 3 \leq T \leq 6,5.$$

Последний этап онтогенеза — период старости — описывается следующим эмпирическим уравнением:

$$W(T) = 39(1 - e^{-2,45(T-6,5)}) \text{ при } 6,5 \leq T.$$

В литературе имеется математическое описание роста морского ежа *S. intermedius*, близкого по биологии к *S. droebachiensis*. Половое созревание *S. intermedius* наступает к 2,25 годам, что несколько раньше, чем у *S. droebachiensis*. Рост неполовозрелых *S. intermedius* описывается уравнением (Брегман, 1971)

$$W(T) = 0,107e^{2,27T},$$

где  $W(T)$  — количество килокалорий, заключенное в органическом веществе тела животного, возраста  $T$ .

Более высокий степенной показатель, чем в уравнении (15), отражает эффект увеличения калорийности тела у растущих половозрелых морских ежей, а также более высокий темп роста *S. intermedius*.

Рост половозрелых *S. intermedius* описывается уравнением (Брегман, 1971)

$$W(T) = [3,82 - 1,36e^{-1,07(T-2,25)}]^{2,94}.$$

Здесь  $W(T)$  также измеряется в килокалориях.

Последнее уравнение построено на основе теории роста Л. Берталанфи — Г. Г. Винберга (Bertalanffy, 1951; Винберг, 1966, 1971). По полученным нами уравнениям роста *S. droebachiensis* рассчитана энергия соматического прироста для морских ежей от 0 до 8 лет. Результаты расчета, так же как и значения остальных элементов энергетического баланса, приведены в сводной таблице (табл. 44).

**Энергетические траты на дыхание.** Интенсивность потребления кислорода иглокожими зависит от их размера и интенсивности питания, а также от парциального давления кислорода, величины рН, солености и температуры среды (Farmanfarmaian, 1963b, 1966). Имеющиеся в настоящее время данные не позволяют достаточно четко определить характер зависимости скорости дыхания от концентрации кислорода в воде. Одни авторы относят морских ежей к животным с зависимым типом дыхания (Farmanfarmaian, 1966; Сравнительная..., 1977), другие — считают, что взрослые морские ежи могут регулировать скорость потребления кислорода (Johansen, Vadas, 1967; Ulbricht, Pritchard, 1972; Рябушко, 1978б).

Интенсивно питающиеся животные больше поглощают кислорода. Причем увеличению потребления кислорода способствует, по-видимому, не только твердая пища, но и растворенная. Так, в опытах Г. Коллера (Koller, 1930) морская звезда *Asterias rubens*, будучи помещенной в раствор глюкозы в морской воде, потребляла кислород на 10—20% интенсивнее, чем в обычной воде. В лабораторных условиях морские ежи потребляют меньше кислорода, чем в естественных условиях. Морские ежи *S. purpuratus*, содержащиеся в аквариуме в течение месяца, в конце этого периода снизили потребление кислорода в сравнении с первоначальным на 50% (Farmanfarmaian, 1966). Однако Р. Ж. Миллер и К. Г. Мэн (Miller, Mann, 1973) в непродолжительных опытах с *S. droebachiensis* получили обратные результаты: свежесобранные животные потребляли кислород менее интенсивно, чем животные, предварительно содержащиеся в лаборатории при избытке корма. Авторы предполагают, что лабораторные животные питались интенсивнее, что и привело к большему потреблению кислорода. Они отмечают, что потребление кислорода морскими ежами в проточных respirometрах было в 1,5 раза выше, чем в непроточных. Иглокожие, как правило,

живут в морской воде с рН, близкой к 0,8. Если рН среды несколько повышается, то потребление кислорода возрастает. Снижение рН приводит к уменьшению потребления кислорода (Meuer, 1935; Hiestand, 1940). Не ясно, какими причинами вызвано изменение интенсивности дыхания в этом случае: изменением интенсивности метаболизма либо поведенческой реакцией.

При изучении влияния солености на интенсивность потребления кислорода морскими ежами, которые, как известно, не имеют механизма осмотической регуляции, следует учитывать изменение сырой массы этих животных при помещении их в среду с иным осмотическим давлением. Игнорирование этого явления приводит к артефактам, которые интерпретируются исследователями как экспериментальные результаты (Fagmanfarmaian, 1966). У большинства иглокожих интенсивность дыхания почти не изменяется в воде с соленостью от 50 до 120‰ солености океанической (35‰) воды. За этими пределами интенсивность дыхания резко падает. Для морского ежа *S. purpuratus* этот интервал несколько сужается: 70—120‰ морской воды, причем интенсивность дыхания особенно быстро падает при изменении солености в гипертоническую сторону (Giese, Fagmanfarmaian, 1963). Для других видов мы не располагаем данными.

Влияние репродуктивного цикла на потребление кислорода *S. purpuratus* было изучено А. К. Гизом с сотрудниками (Giese et al., 1966). Они установили, что с увеличением гонадного индекса растет и потребление кислорода. Этот факт может объяснить возрастание интенсивности дыхания в весенний сезон, т. е. в период роста гонад. Но окислительные процессы в гонадах протекают значительно слабее, чем в тканях других органов, поэтому потребление кислорода на единицу массы азота падает. Отсюда можно заключить, что ассимиляция пищи весной по сравнению с зимним периодом должна возрасти значительно, чем потребление кислорода — это условие обеспечит прирост тканей гонад.

На Баренцевом море в течение 1971—1973 гг. дыхание *S. droebachiensis* было исследовано В. И. Рябушко (Рябушко, 1974, 1975, 1977, 1978а, б; Пропп, Рябушко, 1972, 1973, 1974), который изучал энергетический обмен иглокожих Баренцева и Японского морей. Этим исследователем на 17 видах иглокожих были изучены закономерности энергетического обмена на местах обитания животных и в аквариумах в зависимости от массы тела, сезона, температуры, приливо-отливного и суточного ритмов, концентрации кислорода в среде. По данным В. И. Рябушко, снижение концентрации кислорода в среде до 50% насыщения не оказывает лимитирующего влияния на скорость его потребления морскими ежами *S. droebachiensis*, *S. intermedius* и *S. nudus*. У *S. droebachiensis* не обнаружен групповой эффект или влияние числа животных на скорость потребления кислорода. Дыхание этого морского ежа не связано с ритмом приливов и отливов, так же как и дыхание *S. purpuratus* (Ulbricht, Pritchard, 1972).

Зависимость потребления кислорода *S. droebachiensis* от массы тела описывается степенным уравнением  $T = AW^k$ , где  $T$  — скорость потребления кислорода, мл/ч, животным сухой массой  $W$ . В табл. 42 приведены параметры этого уравнения, определенные в разные сезоны года в районе проводимых нами исследований (Рябушко, 1975).

Параметры уравнения, связывающего потребление кислорода с массой тела морских ежей, зависят от температуры среды (Рябушко, 1978б):  $T = 0,0122 e^{0,14t} W^{1,039 - 0,027t}$  — *S. droebachiensis*,  $T = 0,0483 e^{0,084t} \times W^{0,518}$  — *S. intermedius*,  $T = 0,0205 e^{0,11t} W^{0,714}$  — *S. nudus*. Интенсивность дыхания *S. droebachiensis* выше (Steen, 1965; Percy, 1972; Miller, Mann, 1973), чем дыхание морских ежей из баренцевоморской популяции, что частично можно объяснить более высокой температурой среды.

Экологический интерес представляет сравнение сезонных изменений интенсивности дыхания *S. droebachiensis* из двух районов (табл. 43): Восточного Мурмана с географическими координатами 36° в. д. и 69° с.ш. и побережья Новой Шотландии (Канада) с координатами 65° з. д. и 43° с. ш. (Пропп, Рябушко, 1973; Miller, Mann, 1973).

Таблица 43. Потребление кислорода\* *S. droebachiensis* из двух различных ареалов

Месяц	Новая Шотландия		Восточный Мурман**	
	Температура воды, °C	Потребление O <sub>2</sub>	Температура воды, °C	Потребление O <sub>2</sub>
Февраль, март	2	0,437W <sup>0,795</sup>	0,6	0,080W <sup>1,015</sup>
Апрель, май	4	0,647W <sup>0,772</sup>	3	0,120W <sup>1,035</sup>
Июнь, июль	11	0,772W <sup>0,823</sup>	8	0,280W <sup>0,861</sup>
Август, сентябрь	17	0,793W <sup>0,877</sup>	12	0,654W <sup>0,711</sup>
Октябрь, ноябрь	8,5	0,647W <sup>0,792</sup>	4,8	0,168W <sup>0,916</sup>
Декабрь, январь	7,5	0,463W <sup>0,893</sup>	3	0,312W <sup>0,768</sup>
			1,5	0,112W <sup>1,006</sup>

\* Потребление кислорода выражено в мл O<sub>2</sub>/экз.сут. Масса — сырая, г.

\*\* Оригинальные данные преобразованы нами для расчета потребления O<sub>2</sub> животными с сырой массой  $W$ , г, в течение суток.

Таблица 42. Параметры уравнения зависимости потребления кислорода *S. droebachiensis* от массы тела (по Рябушко, 1975)

Месяц	Температура воды, °C	Число особей	Параметры	
			A	k
Февраль	0,6	20	0,010	1,015
	2,5	21	0,009	0,993
Апрель	3	17	0,015	1,035
Май	3,5	23	0,036	0,733
	3,2	9	0,035	0,816
Июнь	4,7	26	0,027	0,959
	3,5	10	0,022	0,994
	8	32	0,035	0,861
Август	12	14	0,082	0,711
Сентябрь	9	11	0,031	0,964
	9,5	12	0,104	0,60
Ноябрь	4,8	30	0,021	0,906

Из данных таблицы следует, что интенсивность потребления кислорода ежами, обитающими в Баренцевом море, значительно ниже, чем в Атлантике, несмотря на то что баренцевоморские животные растут быстрее. По-видимому, последние менее подвижны. Более наглядное представление об изменении интенсивности дыхания в течение годового цикла неполовозрелых животных (сырая масса 1 г) и половозрелых (сырая масса 40 г) дает рис. 25. М. В. Пропп и В. И. Рябушко (1973) отмечают, что обмен морских ежей в верхней сублиторали Баренцева моря зависит от уровня температуры слабее, чем можно ожидать по кривой Крюга. Весной интенсивность обмена возрастает быстрее, чем повышается температура. Максимум дыхания животных в обеих популяциях наблюдается в августе — сентябре, когда температура воды наиболее высокая. Весеннее повышение интенсивности обмена, которое наблюдается у животных Баренцева моря, очевидно связано с физиологической активизацией во время перехода от полярной ночи к быстро увеличивающемуся световому дню и развитием гонад в это время.

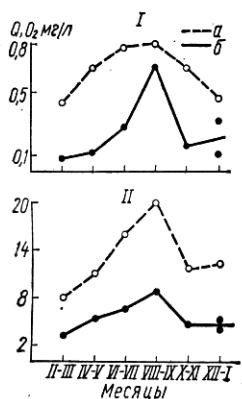


Рис. 25. Потребление кислорода ( $Q$ ) *S. droebachiensis* из Баренцева моря (б) и побережья Канады (а):

I — неполовозрелые ( $W=1$  г),  
II — взрослые ( $W=40$  г).

Энергию, расходуемую в процессе дыхания *S. droebachiensis*, мы рассчитали с помощью энергетического эквивалента кислорода —  $1 \text{ мл } O_2 = 4,86 \text{ кал}$ . Результаты расчета приведены в сводной таблице энергетического баланса (табл. 44).

**Энергетические траты на размножение.** Определение энергии, выделяемой с генеративными продуктами, связано с рядом трудностей. Обычно количество выделяемых продуктов измеряют по разности максимальной и минимальной масс гонад перед нерестом и после него. Получаемая оценка массы половых продуктов, по-видимому, является сильно заниженной. Действительно, нерест протекает периодически по мере созревания гамет. В результате после выхода зрелых гамет при созревании новой партии гамет происходит компенсация объема гонад, уменьшающегося за счет первого периода нереста и т. д. Х. Б. Мур с сотрудниками (Moore et al., 1963) считают, что объем выделенной генеративной продукции у ежа *Lytechinus variegatus* составляет у самцов 183% максимального объема гонад и у самок 249%. Максимальные размеры гонад варьируют из года в год у одного и того же вида. Ж. Беннет и А. К. Гиз (Bennet, Giese, 1955) определили, что гонады *S. purpuratus* и *S. franciscanus* в теплые годы бывают вдвое крупнее, чем в холодные годы. На размеры гонад оказывает влияние ряд факторов среды: глубина, на которой обитает животное, температура. Например, по данным

Таблица 44. Энергетический баланс морских ежей *S. droebachiensis* при питании водорослями

Возраст, год	W, г	R <sub>p</sub> , ккал	A <sub>d</sub> , ккал	T, ккал	P, ккал	G, ккал	H <sub>p</sub> , ккал	A = A <sub>p</sub> + A <sub>d</sub> , ккал	E <sub>d</sub> , ккал	E <sub>p</sub> , ккал	A - ΣТрат A · 100%
<i>L. saccharina</i>											
0-1	0,18	6,89	0,21	0,22	0,22	0	1,69	4,41	0,33	0,01	82
1-2	1,53	26,93	1,14	1,55	1,49	0	10,50	17,57	2,64	0,11	67
2-3	5,40	76,334	2,67	4,13	4,24	0	29,77	49,23	9,62	0,38	63
3-4	11,25	121,04	5,41	11,15	4,54	2,67	47,21	79,24	19,1	0,77	52
4-5	16,20	150,76	7,36	16,42	4,82	4,42	58,79	99,93	22,12	1,14	50
5-6	21,7	162,42	8,66	22,26	5,93	6,52	63,34	107,74	24,22	1,54	44
6-7	26,8	171,68	9,49	26,51	6,77	8,26	66,96	114,22	24,90	1,90	41
7-8	30,3	191,57	11,89	30,37	3,50	9,89	74,71	128,75	25,73	2,14	44
<i>A. nodosus</i>											
0-1	0,18	1,04	0,21	0,22	0,22	0	0,43	0,82	0,33	0,01	5
1-2	1,53	6,25	1,14	1,55	1,49	0	2,58	4,82	2,64	0,11	15
2-3	5,40	41,54	2,67	4,13	4,24	0	17,24	26,97	9,62	0,38	32
3-4	11,25	67,21	5,41	11,15	4,54	2,67	27,89	44,72	19,1	0,77	14
4-5	16,2	78,77	7,36	16,42	4,82	4,42	32,69	53,44	22,12	1,14	8
5-6	21,7	91,98	8,66	22,26	5,93	6,52	38,17	62,47	24,22	1,54	3
6-7	26,8	114,66	9,49	21,51	5,77	8,26	47,58	76,57	24,90	1,90	12
7-8	30,3	137,14	11,89	30,37	3,50	9,89	56,91	92,12	25,73	2,14	22

Х. Б. Мура (Moore, 1934, 1937), у морских ежей *Echinus esculentus*, обитающих на сравнительно больших глубинах, гонады мельче, чем у ежей с мелководных участков. Описаны многолетние изменения объема генеративной продукции у *Triploneustes esculentus* (Moore, et al., 1963).

На размеры и степень развития гонад оказывает влияние вид поедаемого корма. У *S. droebachiensis* гонады развиваются наиболее быстро, если они поедают *Nereocystis*, а при поедании *Agarum* гонады почти не развиваются (Vadas, 1968). Гонады у *S. intermedius* развиваются и растут быстро, если животные поедают *Laminaria* и особенно *Alaria*; темп развития гонад снижается при поедании *Ulva*, *Rhodomenia*, *Sargassum*, а при поедании *Agarum* гонады почти не развиваются (Fuji, 1967). Рост гонад морских ежей зависит от количества доступной пищи, а следовательно, и от интенсивности питания (Giese, 1959; Holland, 1965a; Vadas, 1968; Leighton, 1968; Pearse, 1969a, b, 1970; Kelso, 1970; Pearse et al., 1970; Giese, Pearse, 1974).

По нашим данным, калорийность половых продуктов самцов ( $5,581 \pm 0,163$ ) и самок ( $5,620 \pm 0,199$ ) не различается статистически (Холодов, 1978б), что подтверждается и литературными данными (Miller, Mann, 1973). Генеративные продукты животных разных

размеров получены нами с применением метода стимуляции нереста (Costello et al., 1957; Tyler, Tyler, 1966). Основываясь на измерениях энергии, выделяемой при размножении животными различной массы, мы рассчитали зависимость энерготрат на размножение от массы тела животных

$$G = 0,121 W^{1,292},$$

где  $G$  — годовая генеративная продукция, ккал/экз в год;  $W$  — сухая масса тела, г.

В исследуемом районе масса тела морских ежей, достигших половой зрелости, составляет 8,2 г. В этом же районе М. В. Пропп (1972а) измерил массу гонад и половых продуктов *S. droebachiensis* разного возраста. При определении гонадного индекса М. В. Проппу удалось определить только пределы варьирования величин, отличающихся в два раза, так как он не исключает возможности порционного вымета и частичной резорбции гамет.

**Энергия, выделяемая с неусвоенной пищей.** Выделяемую с твердыми экскрементами энергию можно определить по уравнениям зависимости количества выделенных за сутки экскрементов от массы тела (глава IV) и калорийности экскрементов (глава II).

В главе IV было показано, что выделение морскими ежами органического вещества в растворенной форме происходит главным образом во время переваривания пищи. Поэтому экскретируемое растворенное вещество представляет собой органическое вещество поедаемых водорослей и, в терминах энергетического баланса, должно быть отнесено к неусвоенной пище, а его калорийность приближенно можно принять равной калорийности органического вещества водорослей, т. е. 4 ккал/мг. Энергия, выделяемая с экскрецией ПОВ, рассчитана по следующим уравнениям, составленным на основе данных табл. 33:

$$\text{Зима} \quad E_d = 0,58W^{0,702}$$

$$\text{Весна} \quad E_d = 5,26W^{0,664}$$

$$\text{Лето—осень} \quad E_d = 5,46W^{0,822}$$

**Энергия, содержащаяся в составе выделяемого взвешенного вещества.** В железах, расположенных под поверхностным эпителием морских ежей, продуцируется слизь, которая выделяется на поверхность панциря и далее с помощью ресничной активности перемещается с аборальной области вниз, а также наползает на иглы, и в виде мелких комочков смывается с концов игл (Réquignat, 1970). Установлено, что поверхностная слизь участвует в кожном пищеварении.

Как уже отмечалось выше, в метаболических процессах иглокожих разнообразную роль играют целомочиты. Часть целомочитов постоянно разрушается и находящийся в них хроматин высвобождается в среду, окрашивая воду в слегка фиолетовый цвет.

Слизь и хроматин образуют органическую взвесь, которую можно легко обнаружить под бинокляром в воде, в которой находились животные.

Калорийность сухого вещества взвеси, определенная нами методом мокрого сжигания, равна 4,21 кал/мг. Суточная энергия (кал/экз · сут), выделяемая со слизью и хроматином одним экземпляром (энерготраты с отчуждаемыми прижизненно продуктами), находится по формуле

$$E_p = 0,194W.$$

По приведенным в данной главе формулам рассчитаны элементы балансового равенства для животных от 0 до 8 лет. В качестве твердой пищи выбраны ламинария и аскофиллум, как поедаемые наиболее и наименее интенсивно, что дает представление о верхней и нижней границах рациона при поедании твердой пищи. Результаты расчета приведены в сводной табл. 44.

### Обсуждение энергетического баланса

В данном разделе обсуждаются некоторые аспекты структуры энергетического баланса, связанные с несоответствием ассимилированной энергии и энергии израсходованной, а также роль потоков оформленного и растворенного органического вещества в энергобалансе *S. droebachiensis*. Более тщательный анализ баланса, выполненный с применением методов многомерной статистики, проводится в разделе «Анализ структуры энергетического баланса».

**Несходимость энергетического баланса.** В последней графе табл. 44 в процентах от ассимилированной пищи показано несоответствие энергии ассимилированной пищи сумме всех энергетических трат, которое рассчитывали по формуле

$$\frac{A(T + P + G + E_d + E_p)}{A} \cdot 100\%.$$

Следует отметить, что несходимость энергетического баланса у фитофагов наблюдается часто. Так, при исследовании энергобаланса *S. droebachiensis*, питавшегося водорослью *Laminaria longicuris*, выяснилось, что количество энергии, поступающей с пищей в организм, на 66—72% превышает сумму всех энергетических трат в теле животных (Miller, Mann, 1973). Авторы предположили, что дисбаланс обусловлен неучитываемой в эксперименте величиной энергии, выносимой с экскретируемым РОВ. Эти же авторы приводят данные, с ссылкой на источник, по несходимости энергетического баланса у пяти видов морских ежей, моллюска и ракообразного, у которых дисбаланс, как правило, составляет свыше 50%. Для того чтобы свести величину дисбаланса к нулю, исследователи увеличивают некоторые экспериментально наблюдаемые величины трат (чаще энергообмен) либо вводят дополнительные

траты, которые не измеряются в эксперименте (Carefoot, 1967; Miller, Mapp, 1973). Предполагают также, что морские ежи поедают завышенные, с точки зрения энергетических потребностей, рационы, так как это необходимо для обеспечения азотного и фосфорного обмена, а лишние углеводы выделяют вместе с экскретируемым РОВ (Miller, Mapp, 1973; Пропп, Рябушко, 1974; Пропп, 1977а). Такое предположение может быть теоретически обосновано. Действительно, показано, что отношение углерода к азоту у двух видов ламинарий находится между 13,8 : 1 и 27,2 : 1 (Mapp, 1972). В то же время установлено, что фитофаги нуждаются в пище с соотношением меньше, чем 17 : 1 (Russel-Hunter, 1970).

Сравнение величин дисбаланса (табл. 44), полученных в опытах при питании обоими видами водорослей, в значительной мере объясняет причины появления дисбаланса. Они обусловлены в первую очередь некорректным построением энергобаланса. Анализ литературных данных показывает, что исследователи, изучая особенности питания животных — полифагов, в качестве корма выбирают водоросль с высокой предпочитаемостью, причем корм выдается в избытке. В естественных условиях нередко наблюдается лимитирование по пище, особенно наиболее предпочитаемой. Размер же рациона существенно зависит от вида поедаемой водоросли (табл. 44). В то же время величины энергозатрат измеряют на животных, питающихся в естественных условиях: энергию прироста рассчитывают по размерно-возрастному анализу природной популяции, энергетический обмен измеряют на свежесобранных животных, генеративную продукцию определяют у представителей природной популяции.

Следующая причина, приводящая к нарушению энергетического равенства, — неучитывание жидкой экскреции органического вещества. Несмотря на то что *S. droebachiensis* поглощает РОВ морской воды, энергия выделяемого морским ежом РОВ выше энергии потребляемого в 2—3,3 раза, поэтому общий учет энергии потребляемого и выделяемого РОВ приводит к снижению величины дисбаланса. Увеличивают дисбаланс и заниженные величины энергообмена, получаемые в непроточных респирометрах, о чем говорилось выше. Кроме этого существуют трудноучитываемые траты энергии на регенерацию игл, амбулакральных ножек, стачивающегося ротового аппарата и на жизнедеятельность паразитов.

**Роль растворенных форм органического вещества в энергетическом балансе.** Для оценки роли энергии потребляемого РОВ морской воды сравнивали эту величину с величинами энергии, усвоенной с ламинарией и с аскофиллумом. Так как эксперименты по накоплению животными РОВ мы проводили при концентрации субстрата 10 мг/л, а концентрация трофически ценных компонентов РОВ морской воды в биотопе животных находится в пределах 4—10 мг/л, были сделаны две оценки роли потребляемого РОВ в энергобалансе животных при концентрациях 4 и 10 мг/л (табл. 45). Очевидно, что энергию, получаемую с потребленным РОВ, нужно

сопоставлять с энергией твердой пищи, ассимилированной телом:  $A_{рас} = A_p - E$ .

Сопоставление энергии РОВ, потребляемой при концентрации 4 мг/л, и энергии, ассимилируемой с поедаемым аскофиллумом, отражает роль растворенной и оформленной пищи в питании морских ежей. Действительно, из табл. 44 следует, что рацион при питании аскофиллумом близок к естественному (величины дисбаланса малы), а, по нашим измерениям, концентрация 4 мг/л является типичной концентрацией трофически ценных компонентов РОВ в биотопе морских ежей.

Как уже отмечалось, скорость выделения РОВ морскими ежами зависит от интенсивности их питания перед опытом. Поэтому удельные скорости выделения мы определяли на свежесобранных животных; это дает основание считать, что в табл. 44 приведены величины энергии, близкие к тем, которые наблюдаются в естественных условиях. Сравнив эти величины с количеством неусвоенной пищи при поедании ламинарии и аскофиллума, получим в процентах вклад экскреции РОВ в общий канал выделения неусвоенной энергии (табл. 46).

Таблица 45. Сравнение энергии растворенной (концентрация 4 мг/л и 10 мг/л) и оформленной пищи, ассимилируемой морскими ежами при поедании ламинарии (ламин) и аскофиллума (аскоф)

Возраст (годы)	Концентрация 4 мг/л		Концентрация 10 мг/л	
	· 100%		· 100%	
	$\frac{A}{A_p}$ ас-ламин	$\frac{A}{A_p}$ ас-аскоф	$\frac{A}{A_p}$ ас-ламин	$\frac{A}{A_p}$ ас-аскоф
0—1	2,2	30	5,4	75
1—2	3,3	20,6	8,7	65
2—3	2,9	7,32	7,2	18,2
3—4	4,0	10,7	9,9	26,8
4—5	4,2	12,3	10,5	30,7
5—6	4,6	11,9	11,6	29,6
6—7	4,8	9,0	11,9	22,5
7—8	5,2	8,7	13,0	21,8

Таблица 46. Соотношение энергии, выделяемой с экскрецией растворенного ( $E_d$ ) и оформленного ( $H_p$ ) неусвоенного органического вещества

Возраст (годы)	$\frac{E_d \cdot 100\%}{H_p}$ ламин	$\frac{E_d \cdot 100\%}{H_p}$ аскоф	Возраст (годы)	$\frac{E_d \cdot 100\%}{H_p}$ ламин	$\frac{E_d \cdot 100\%}{H_p}$ аскоф	Возраст (годы)	$\frac{E_d \cdot 100\%}{H_p}$ ламин	$\frac{E_d \cdot 100\%}{H_p}$ аскоф
0—1	12,3	76,7	3—4	40,4	68,4	6—7	37,1	52,3
1—2	25,1	62,1	4—5	37,6	67,6	7—8	34,4	45,2
2—3	32,3	55,8	5—6	38,2	63,5			

Оценка, полученная при сопоставлении  $E_d$  с  $H_p$  аскоф, близка к оценке роли  $E_d$  в экскреции неусвоенного органического вещества животными в естественных условиях. Учет растворенной неусвоенной пищи при расчете усвояемости корма существенно снизит величину усвояемости. Так, если усвояемость корма, рас-

считанная по энергии твердой, съеденной и неусвоенной пищи, для ламинарии равна 61%, а аскофиллума — 58,5%, то с учетом энергии всей неусвоенной пищи эти величины составляют соответственно 45 и 30%.

Таким образом, традиционный подход к изучению трансформации вещества и энергии популяцией морских ежей, учитывающий только твердые формы пищи и экскреции и тем более лишь один вид твердой пищи, в данном случае применим для предварительных грубоориентировочных расчетов.

### Анализ структуры энергетического баланса *S. droebachiensis* методом главных компонент

Основная цель метода главных компонент — выявление наиболее общих свойств изучаемого процесса, вызывающих коррелированное изменение измеряемых признаков (Андрукович, 1973). Предполагается при этом, что изучаемый процесс обусловлен действием небольшого числа закономерностей (первопричин). Кроме этой задачи, можно выделить, по крайней мере, еще четыре, которые решаются методом главных компонент (Дубров, 1978):

— сжатие информации, или описание изучаемого процесса числом главных компонент, значительно меньшим, чем число измеряемых признаков;

— исследование связей между признаками и главными компонентами, что позволяет проанализировать природу признаков;

— прогнозирование поведения изучаемого объекта, что выполняется на основе уравнения регрессии, построенного по полученным главным компонентам;

— классификация наблюдений, либо исследуемых объектов.

Таблица 47. Коэффициенты корреляции между признаками энергобаланса

	<i>W</i>	<i>R<sub>p</sub></i>	<i>A<sub>d</sub></i>	<i>T</i>	<i>P</i>	<i>G</i>	<i>H<sub>p</sub></i>	<i>A<sub>p</sub></i>
<i>t</i>	0,98	0,85	0,98	0,89	0,51	0,89	0,84	0,84
<i>W</i>		0,85	0,99	0,91	0,43	0,92	0,84	0,84
<i>R<sub>p</sub></i>			0,86	0,98	0,74	0,93	0,99	1,00
<i>A<sub>d</sub></i>				0,91	0,45	0,91	0,86	0,85
<i>T</i>					0,60	0,99	0,97	0,98
<i>P</i>						0,46	0,73	0,74
<i>G</i>							0,93	0,93
<i>H<sub>p</sub></i>								0,99
<i>A<sub>p</sub></i>								

Применение метода главных компонент особенно эффективно, когда измеряемые признаки сильно коррелированы, в то время как многомерный регрессионный анализ применяется при исследовании слабо коррелируемых нормально распределенных переменных.

Для анализа выбраны 16 признаков, характеризующих энергетический баланс. Одиннадцать из них являются основными и отражают общее состояние процесса превращения энергии животным: *t* — возраст; *W*; *R<sub>p</sub>*; *A<sub>d</sub>*; *T*; *P*; *G*; *H<sub>p</sub>*; *A<sub>p</sub>*; *E<sub>d</sub>*; *E<sub>p</sub>*. Остальные пять признаков являются производными основных:  $\frac{P}{A}$  — трофический коэффициент второго порядка (Ивлев, 1939) или выход продукции (Дажо, 1975);  $\frac{P+G}{A}$  — эффективность продуцирования;  $\frac{P}{T}$  — соотношение соматического роста и энергообмена; *P* + *G* — продукция;  $(P+G)/(P+G+T)$  — эффективность общего роста (соматического и генеративного). Связи между перечисленными признаками у животных возрастом до 8 лет отражены в матрице парных коэффициентов корреляции (табл. 47).

Корреляционная матрица разбивается на две части: с положительными коэффициентами корреляции между признаками, значение которых возрастает в процессе онтогенеза, и с отрицательными коэффициентами корреляции, изменяющимися с возрастом животных противоположным образом. Прирост тела, в отличие от остальных признаков, слабо связан почти со всеми элементами баланса. Последние одинаково коррелируют с возрастом и массой, что отчасти объясняется тем, что возраст и масса определялись по размерам панцире животных.

морских ежей *S. droebachiensis*

<i>E<sub>d</sub></i>	<i>E<sub>p</sub></i>	<i>P/A</i>	$(P+G)/A$	<i>P+G</i>	<i>P/T</i>	$(P+G)/(P+G+T)$
0,80	0,89	−0,94	−0,84	0,86	−0,91	−0,87
0,77	0,90	−0,94	−0,79	0,85	−0,93	−0,87
0,98	0,98	−0,84	−0,77	0,99	−0,82	−0,79
0,80	0,90	−0,97	−0,86	0,85	−0,95	−0,91
0,92	1,00	−0,86	−0,74	0,97	−0,85	−0,80
0,83	0,62	−0,47	−0,54	0,77	−0,41	−0,42
0,85	0,98	−0,86	−0,71	0,92	−0,87	−0,81
0,98	0,97	−0,84	−0,78	0,99	−0,82	−0,79
0,98	0,98	−0,83	−0,76	0,99	−0,81	−0,78
<i>E<sub>d</sub></i>	0,92	−0,82	−0,80	0,97	−0,78	−0,78
<i>E<sub>p</sub></i>		−0,85	−0,73	0,97	−0,83	−0,78
		<i>P/A</i>	−0,94	−0,83	0,99	0,98
		$(P+G)/A$		−0,74	0,90	0,92
			<i>P+G</i>		−0,80	−0,77
				<i>P/T</i>		0,99
						$(P+G)/(P+G+T)$

Известно, что коэффициент корреляции между двумя признаками отражает среднюю или результирующую связь между ними. Однако связь признаков на протяжении жизни животного может меняться как по величине, так и по знаку. С другой стороны, каждый из рассматриваемых признаков, взаимодействуя с другими признаками, может образовывать с ними тесно связанные группы. При этом, в зависимости от того, попадут ли в том или ином случае рассматриваемые признаки в одну группу или в разные группы, изменяются соответственно знак и величина коэффициента корреляции между этими признаками. Таким образом, можно утверждать, что метод главных компонент «расщепляет» коэффициенты корреляции на составляющие.

По корреляционной матрице рассчитаны главные компоненты, которые вносят разный вклад в объяснение всей изменчивости энергобаланса: первая извлекает 86% всей дисперсии; вторая — 8; третья — 3,8; четвертая — 1,3%. Вклад последующих компонент очень мал, поэтому они не анализируются. Первые четыре главные компоненты объясняют 99,1% всей наблюдаемой изменчивости признаков энергобаланса. Для удобства анализа структуры главных компонент и их биологической интерпретации главные компоненты представлены не в виде линейных многочленов, а в форме диаграмм (рис. 26). Высота прямоугольников в диаграммах соответствует весовым коэффициентам признаков в данной главной компоненте.

Первая главная компонента отражает основную (86% всей дисперсии) закономерность энергетического баланса морских ежей, вызванную их онтогенезом: возрастание всех основных признаков баланса с увеличением возраста (приrost увеличивается в меньшей степени), снижение трофического коэффициента ( $P/A$ ) и эффективности продуцирования ( $\frac{P+G}{A}$ ) при уменьшении соотношения пластического и энергетического обменов ( $P/T$ ). Величина этой компоненты максимальна для старых животных и минимальна для самых молодых. Иными словами, первая главная компонента количественно характеризует развитие и рост животных. Для краткости эта компонента названа нами «индивидуальное развитие энергобаланса ежа».

Вторая главная компонента, как и первая, разбивает все признаки на две группы с разными знаками. В первую группу входят признаки, увеличивающие величину главной компоненты (с положительными знаками), характеризующие пластический обмен и интенсивность биопродуцирования. Этим параметрам противопоставляются масса тела и возраст. Вторая компонента отражает соотношение биопродуцирования и массы тела морских ежей. Кроме этого в данной компоненте противопоставляются признаки, характеризующие питание оформленным кормом — ассимиляции РОВ. В предыдущих разделах было показано, что питание оформленной пищей, а также рост морских ежей в значительной мере обуслов-

лены действием факторов среды, в то время как ассимиляция РОВ в течение года изменяется незначительно и признак  $A_d$  очень тесно связан с массой животного и его возрастом (см. табл. 47).

Таким образом, вторая компонента отражает еще и связь признаков, зависящих от внешней среды и признаков, определяемых внутренними факторами. Из структуры этой компоненты сле-

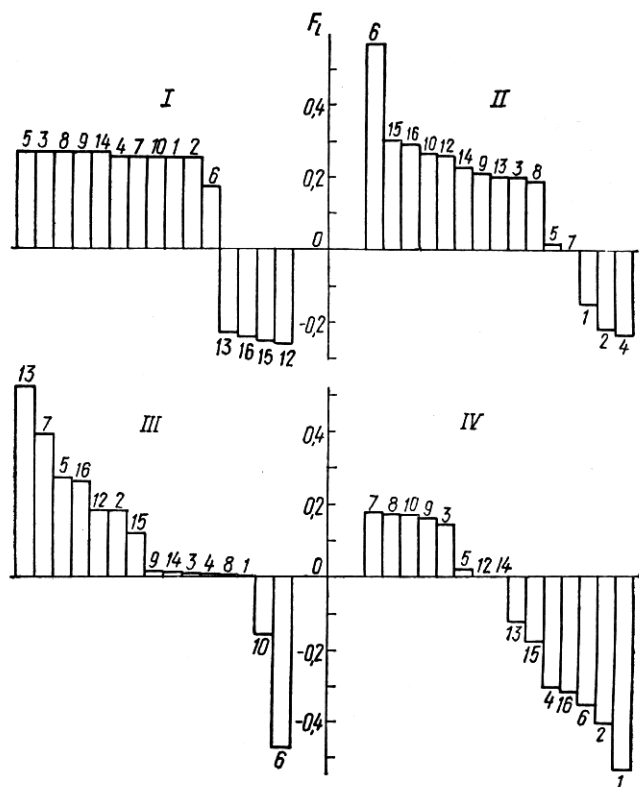


Рис. 26. Структура четырех главных компонент (I—IV) энергетического баланса *S. droebachiensis*.  $F_e$  — факторные нагрузки. Признаки:

1 —  $t$ ; 2 —  $W$ ; 3 —  $R_p$ ; 4 —  $A_d$ ; 5 —  $T$ ; 6 —  $P$ ; 7 —  $G$ ; 8 —  $H_p$ ; 9 —  $A_p$ ; 10 —  $E_d$ ; 11 —  $E_p$ ; 12 —  $P/A$ ; 13 —  $(P + G)/A$ ; 14 —  $P + G$ ; 15 —  $P/T$ ; 16 —  $(P + G)/(P + G + T)$ .

дует, что она максимальна у неполовозрелых животных и наоборот. Поэтому можно заключить, что энергобаланс молодых животных характеризуется, с одной стороны, большим пластическим обменом, а также высокой эффективностью роста и интенсивностью питания, а с другой — в большей мере подвержен воздействиям среды, чем взрослых. Действительно, величина дисбаланса, иллюстрирующая пределы колебаний признаков энергобаланса относительно величин,

соответствующих естественным условиям, зависит от вида поедаемого корма и особенно она велика у молодых животных (табл. 44).

Резюмируя сказанное, отметим, что вторая компонента является в сущности «закономерностью биопродуцирования».

Третья главная компонента существенно зависит от эффективности использования усвоенной пищи на образование генеративных продуктов, от валового производства генеративной продукции и в меньшей мере — от трат на обмен и массы животных. Увеличение пластического обмена сильно снижает величину этой компоненты. Экскреция РОВ также несколько понижает величину компоненты. Очевидно, что сущностью данной компоненты является противопоставление двух тенденций в изменении энергобаланса при увеличении массы животного: 1) значительного увеличения репродуктивной способности и в меньшей мере — трат на обмен; 2) сильного снижения величины прироста при некотором увеличении эффективности роста, что является следствием снижения интенсивности питания животных при опережающем увеличении их массы по сравнению с ростом рациона.

Итак, третья главная компонента отражает противоположные тенденции в изменении пластического обмена, выражающиеся в постепенном замещении соматического роста генеративным. Назовем эту компоненту «преобразованием пластического обмена».

Четвертая главная компонента извлекает незначительную часть общей дисперсии и поэтому отражает закономерность, проявляющуюся сравнительно редко. По этой причине биологическая интерпретация четвертой компоненты представляет трудности. В данном случае генеративная продукция и параметры питания за счет оформленной пищи противопоставляются возрасту животных, массе, приросту тела и в меньшей мере эффективности продуцирования. По-видимому, четвертая компонента выявляет изменения, которые происходят в энергобалансе в момент полового созревания животных: резкое уменьшение соматического прироста при увеличении интенсивности питания; появление генеративного прироста; снижение эффективности продуцирования. Следовательно, четвертую компоненту можно классифицировать как «физиологические особенности созревания морских ежей».

Из анализа четырех главных компонент следует вывод, что изменения структуры энергетического баланса *S. droebachiensis* практически полностью объясняются действием следующих основных причин: онтогенезом животных; закономерностью биопродуцирования; преобразованием пластического обмена у растущих животных; особенностью полового созревания.

Связи между признаками энергобаланса и первыми четырьмя главными компонентами приведены в табл. 48. Все признаки, кроме соматического роста, весьма тесно связаны с первой компонентой, т. е. их величины в значительной мере определяются онтогенезом животного. Как уже отмечалось, эти признаки в совокупности характеризуют количественно стадию онтогенеза, что отражено

в структуре первой главной компоненты. В то же время значение каждого признака определяется стадией онтогенеза животного (табл. 48). Проанализируем связи некоторых признаков с главными компонентами. Возраст животного и его масса прямо, причем в равной мере, связаны со стадией онтогенеза (первая компонента). Однако продуцирование органического вещества обратно связано с этими признаками (вторая компонента) — животные на стадии интенсивного соматического роста должны быть молодыми и особенно с малой массой тела. Эффект «преобразования пластического обмена» проявляется с увеличением массы животного (третья компонента). Проявление особенностей полового созревания «снижает» возраст и массу животных, т. е. эти особенности проявляются у молодых и некрупных животных (четвертая компонента).

Таблица 48. Зависимость признаков энергетического баланса морских ежей от четырех главных компонент

Признак	Компонента			
	I	II	III	IV
$t$	0,94	-0,21	0,02	-0,25
$W$	0,94	-0,25	0,14	-0,19
$R_p$	0,97	0,23	0,05	0,07
$A_d$	0,95	-0,26	0,05	-0,14
$T$	0,97	0,09	0,21	0,04
$P$	0,65	0,64	-0,36	-0,18
$G$	0,95	-0,04	0,30	0,08
$H_p$	0,97	0,22	0,05	0,08
$A_p$	0,97	0,24	0,06	0,07
$E_d$	0,94	0,30	-0,12	0,08
$E_p$	0,97	0,12	0,21	0,01
$P/A$	-0,94	0,29	0,14	-0,01
$(P + G)/A$	-0,86	0,23	0,41	-0,06
$P + G$	0,96	0,26	0,06	-0,02
$P/T$	-0,92	0,34	0,09	-0,09
$(P + G)/(P + G + T)$	-0,90	0,34	0,21	-0,15

Параметры эффективности использования ассимилированной пищи на рост ( $P/A$ ) и продукцию  $\frac{P+G}{A}$  обратно связаны со стадией онтогенеза, особенно первый признак. Оба признака и, в большей мере  $P/A$ , возрастают у животных с максимальной выраженной способностью продуцирования. Эффект «преобразования пластического обмена» приводит к резкому увеличению признака  $\frac{P+G}{A}$  за счет увеличения генеративной продукции.

Расположение признаков в пространстве первых двух главных компонент, что выполнено по данным табл. 48, позволяет разбить все 16 признаков на классы (рис. 27): I кл. —  $T, E_p, H_p, R_p, P, P + G, A_p, E_d$ ; II кл. —  $P$ ; III кл. —  $\frac{P+G}{A}, \frac{R+G}{P+G+T}, \frac{P}{T}, \frac{P}{A}$ ;

IV кл. —  $W$ ,  $t$ ,  $A_d$ . Признак  $G$  занимает промежуточное положение между I и IV классами. Такое распределение признаков отражает их сходство и различия и, кроме того, дает возможность сократить число признаков, необходимых для описания состояния энергобаланса.

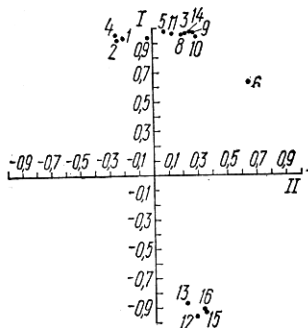


Рис. 27. Расположение признаков энергобаланса *S. droebachiensis* в пространстве первой (I) и второй (II) главных компонент. Обозначения признаков те же, что и на рис. 26.

В данном случае состояние энергобаланса могут отражать четыре-пять признаков, взятых по одному из каждого класса.

Подводя итог анализу энергетического баланса методом главных компонент, отметим, что этот метод позволил выявить основные закономерности, определяющие трансформацию вещества и энергии морскими ежами. Эти закономерности, а также связи между параметрами энергетического баланса выражены в количественной форме, что существенно облегчает моделирование изучаемого процесса с целью более глубокого исследования биологических механизмов трансформации.

### Рост и энергетический баланс морских ежей в условиях различного питания

Выше мы отмечали, что рост морских ежей изменяется в широких пределах и в значительной мере зависит от интенсивности их питания. Но интенсивность питания определяется видом поедаемой водоросли. Поэтому представляет интерес изучение роста и параметров энергетического баланса морских ежей, питающихся длительное время различным кормом: ламинарией, аскофиллумом, кормом из биотопа (или при питании в естественных условиях). Такое исследование мы проводили на математической модели роста морских ежей (рис. 28), основанной на предположении, что энергия роста тела равна разности между поступающей энергией и суммой всех энергетических трат животного (Зайка, 1972). В модели энергетические траты представлены как линейные комбинации трех параметров: массы тела, размера рациона и потребляемого РОВ, что позволяет рассчитывать траты с приемлемой точностью, так как множественные коэффициенты корреляции между тратами и тремя параметрами находятся в пределах 0,97—0,99. Величины поступающей в течение года в организм энергии

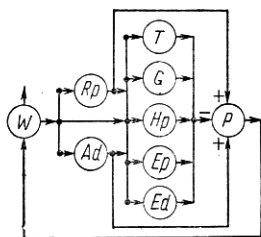


Рис. 28. Структурная схема математической модели роста *S. droebachiensis*.

представлены как степенные зависимости от массы тела, так как сезонные различия в размерах рационов нивелируются при расчете среднегодовых рационов. В численной форме математическая модель роста морских ежей имеет вид

$$\frac{dW_e}{dt} = (R_p + A_d) - (T + G + H_p + E_d + E_p).$$

$$R_p = \begin{cases} 5,022W^{0,925}; & U^{-1} = 0,60 \text{ (естественные условия);} \\ 21,995W^{0,660}; & U^{-1} = 0,61 \text{ (корм — ламинария);} \\ 5,218W^{0,975}; & U^{-1} = 0,58 \text{ (корм аскофиллум).} \end{cases}$$

$$A_d = 0,700W^{0,850};$$

$$H_p = R_p - R_p U^{-1};$$

$$T = 1,435 + 1,019W + 0,210R_p - 1,784A_d;$$

$$G = \begin{cases} 0 \text{ при } t \leq 3; \\ -1,278 + 0,537W + 0,054R_p - 0,908A_d \text{ при } t > 3; \end{cases}$$

$$E_d = 0,692 - 1,373W + 0,277R_p + 3,272A_d;$$

$$E_p = -0,052 + 0,080W + 0,015R_p - 0,157A_d;$$

$$W_e = W(0,63 + 0,0102W);$$

$$W = W_e(1,6 - 0,0167W_e).$$

Здесь  $t$  — возраст животного,  $W$  — среднегодовая масса тела,  $g$ ,  $W_e$  — энергия, заключенная в массе  $W$ , ккал.

Таблица 49. Энергетический баланс *S. droebachiensis*, полученный в результате моделирования роста при питании различным кормом

Год	W, г	W <sub>e</sub> , ккал	R <sub>p</sub> , ккал	A <sub>d</sub> , ккал	A <sub>p</sub> , ккал	H <sub>p</sub> , ккал	T, ккал	G, ккал	E <sub>d</sub> , ккал	E <sub>p</sub> , ккал
<i>Питание в естественных условиях</i>										
0—1	0,32	0,20	1,75	0,27	1,05	0,70	0,00	0,00	1,61	0,00
1—2	1,85	1,20	8,86	1,18	5,31	3,54	0,20	0,00	4,46	0,05
2—3	4,62	3,13	20,66	2,57	12,40	8,26	3,03	0,00	8,47	0,23
3—4	9,51	6,91	40,31	4,75	24,19	16,12	8,25	1,71	14,32	0,58
4—5	15,55	12,26	63,52	7,21	38,11	25,41	14,89	3,98	20,51	1,03
5—6	22,53	19,37	89,52	9,88	53,71	35,81	22,70	6,72	26,86	1,56
6—7	29,60	27,58	115,22	12,46	69,13	46,09	30,70	9,57	32,70	2,12
7—8	35,02	34,58	134,62	14,38	80,77	53,85	36,88	11,80	36,89	2,55
<i>A. nodosum</i>										
0—1	0,32	0,20	1,72	0,27	1,00	0,71	0,00	0,00	1,60	0,00
1—2	1,80	1,17	9,27	1,15	5,42	3,85	0,29	0,00	4,56	0,05
2—3	4,42	2,98	22,20	2,47	12,99	9,21	3,32	0,00	8,86	0,25
3—4	8,93	6,44	44,15	4,50	25,83	18,32	8,91	1,83	15,37	0,63
4—5	14,36	11,15	70,12	6,74	41,02	29,10	15,91	4,13	22,42	1,11
5—6	20,60	17,30	99,69	9,16	58,32	41,37	24,16	6,89	29,95	1,68
6—7	27,16	24,63	130,55	11,59	76,37	54,18	33,00	9,89	37,42	2,29
7—8	32,88	31,74	157,29	13,63	92,01	65,28	40,80	12,56	43,65	2,84
<i>L. saccharina</i>										
0—1	0,32	0,20	7,09	0,27	4,33	2,77	0,00	0,00	2,94	0,04
1—2	7,02	4,92	79,61	3,67	48,56	31,05	15,90	0,00	25,08	1,14
2—3	37,15	37,48	239,15	15,12	145,88	93,27	59,70	0,00	65,31	4,19

В результате реализации модели на ЭВМ получены значения энергобаланса, соответствующие разным условиям питания животных (см. табл. 49). Величины параметров энергобаланса, полученные при имитировании питания морских ежей в биотопе, наиболее близки к их значениям в естественных условиях, что позволяет использовать их в экологических расчетах.

Проверку адекватности модели выполняли, сравнивая расчетную кривую роста животных при питании в естественных условиях с кривой роста, полученной при анализе природной популяции (рис. 29). Кроме этого результаты роста молодых животных при

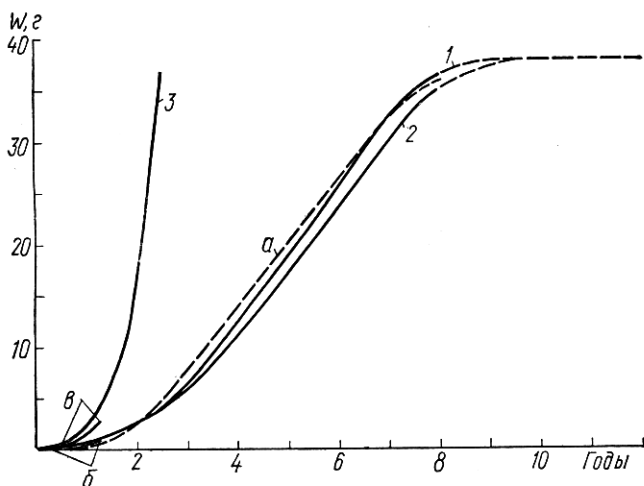


Рис. 29. Результаты моделирования роста *S. droebachiensis* при питании в естественных условиях (1), поедании *A. nodosum* (2) и *L. saccharina* (3). Результаты натурных наблюдений (литературные данные):

а — анализ природной популяции (Пропп, 1977а); б — рост при поедании *A. nodosum* (Swan, 1961) и в — рост при поедании *L. digitata* (Swan, 1961).

питании аскофиллумом и ламинарией сравнивали с данными, полученными Е. Ф. Свеном (Swan, 1961). В его экспериментах, длившихся один год, диаметры панцирей *S. droebachiensis*, питавшихся только аскофиллумом, увеличились за год с 5 до 15,4 мм, а животных, питавшихся только ламинарией (*L. digitata*), — до 22,1 мм. Используя эти данные, мы рассчитали, что прирост при питании ламинарией в 2,7 раза превышает прирост при питании аскофиллумом и в 2,3 раза — прирост животных природной популяции, обитающих в районе исследований Е. Ф. Свена. Из рис. 29 следует, что рост животных, питавшихся ламинарией, по модельным данным шел интенсивнее, чем это получено экспериментально Е. Ф. Свеном. Однако этот же автор указывает, что линейный рост *S. droebachiensis*, питавшихся водорослью макроцистис, на 65—70% превышает рост этого животного при питании ламинарией. Поэтому

можно предположить, что высокие значения темпа роста в случае питания ламинарией, полученные нами на модели, могут быть реальными. В течение 2,5 лет масса морских ежей достигла 37,15 г. Дальнейшее исследование роста в этом случае является невозможным, так как мы не располагаем соответствующими эмпирическими зависимостями для животных с массой, превышающей 37 г.

Если результаты моделирования энергетического баланса и роста морских ежей экстраполировать за пределы 8 лет, то обнаруживается, что в возрасте 9—9,5 лет дальнейший рост морских ежей прекращается почти полностью (рис. 29). Однако мы не можем рассчитать точность такой экстраполяции, поэтому утверждение о том, что заметный рост морских ежей наблюдается в возрасте 0—8,5 лет, принимаем в качестве рабочей гипотезы. Из этого предположения следует, что размерно-частотный анализ природной популяции может привести к неверному выводу о малой продолжительности жизни морских ежей (до 8—9 лет), в то время как в действительности они живут дольше.

Различия в размерах морских ежей обусловлены не только их возрастом, но в не меньшей мере и условиями питания: видом и количеством доступного корма, интенсивностью водообмена и т. д. Таким образом, результаты размерно-частотного анализа популяции морских ежей справедливы только с учетом высказанных ограничений.

### **Итоги исследования трансформации вещества морскими ежами *S. droebachiensis***

В данном разделе подведены итоги собственных исследований трофодинамики *S. droebachiensis*. Обсуждение экологической роли *S. droebachiensis* и других правильных морских ежей выполнено в заключительной главе.

В результате исследования трансформации морскими ежами *S. droebachiensis* различной по физическому и химическому составу пищи, получены качественные и количественные данные об участии *S. droebachiensis* в круговороте вещества и энергии в верхней сублиторали Баренцева моря. Морские ежи потребляют и выделяют разные по составу вещества, поэтому *S. droebachiensis* оказывает многостороннее воздействие на общий биологический круговорот. Органические соединения в экосистеме генетически связаны с организмами. Морские ежи, потребляя и выделяя различные органические вещества, вступают в трофические связи с гидробионтами, причем эти связи весьма разнообразны и не ограничиваются трофическими связями типа хищник — жертва. Расширение представлений о трофических связях в морских системах стимулирует более интенсивное применение системного подхода в гидробиологических исследованиях и развитие гидробиологии, изучающей системы: экосистемы, сообщества, популяции и анализирующей связи в системах.

Ассимиляция морскими ежами различных растворенных органических соединений такой же трофодинамический процесс, как и питание оформленной пищей. В работе показано, что различные вещества с разной скоростью накапливаются и по-разному используются в обмене животных. Этот факт делает необходимыми биохимические исследования межорганизменного обмена веществ, протекающего по разным трофическим каналам. Дополнение связей типа хищник — жертва связями при участии взвешенных и растворенных органических веществ способствует также уяснению того, как обмен веществ внутри сообщества связан с круговоротом вещества в океане.

Процесс трансформации вещества морскими ежами *S. droebachiensis* складывается из потребления водорослей и их остатков, растворенных органических соединений различной химической природы; превращения усвоенных веществ внутри организма; выведения наружу твердых и растворенных веществ.

Анализ результатов исследования питания морских ежей твердой и растворенной формами пищи позволяет выявить основные особенности питания морских ежей. Так, при изучении питания морских ежей многоклеточными водорослями установлено, что усвояемость пищи зависит от вида пищи и варьирует в интервале 58,5—75% и не зависит от возраста животного. Однако экспериментально установлено, что морские ежи выделяют неусвоенную пищу как в твердой форме, так и в растворенной, причем энергия выделяемого РОВ в среднем составляет 60% энергии выделяемых твердых экскрементов. Полный учет неусвоенной пищи при расчете усвояемости твердого корма значительно снизит величину усвояемости, получаемую с учетом только выделения твердых экскрементов. Литературные данные по усвояемости корма морскими ежами, а возможно, и другими фитофагами, по-видимому, являются сильно завышенными. Так, если усвояемость корма, рассчитанная по энергии твердой съеденной и неусвоенной пищи, для ламинарии равна 61%, а аскофиллума — 58,5%, то с учетом энергии всей неусвоенной пищи эти величины составляют соответственно 45 и 30%. Поедание водорослей — процесс, протекающий с переменной интенсивностью, изменения которой обусловлены длиной периода переваривания пищи. Продолжительность переваривания пищи должна приниматься за основу при выборе частоты измерения индивидуальных рационов у животных. Если среднесуточные рационы увеличиваются в течение онтогенеза животных в меньшей степени, чем их масса, максимальные рационы — почти пропорционально массе тела. Это приводит к более равномерной интенсивности питания крупных животных, а также сокращению у них периода перехода от максимального рациона к среднесуточному.

Весьма важной особенностью является тесная связь интенсивности питания морских ежей с их возрастом, сезоном и видом корма. Установлены различия между характером зависимостей интенсивности питания от массы тела у неполовозрелых и взрослых живот-

ных, поэтому степенное уравнение, используемое для аппроксимации величин рационов животных разной массы и всех возрастов, не применимо. Рационы молодых животных изменяются в течение года сравнительно слабо, а рационы морских ежей старших возрастов наиболее подвержены изменениям: весной в период роста гонад они максимальны, осенью, перед наступлением зимы, рационы самых крупных животных особенно велики, что, по-видимому, связано с запасанием питательных веществ на зимний период. Действительно, по наблюдениям В. В. Кузнецова (1946), содержание органического вещества в морских ежах и некоторых других беспозвоночных, зимующих на литорали и на верхних этажах сублиторали Баренцева моря, достигает максимума перед наступлением зимы. Но во время зимних штормов крупные морские ежи, зимующие выше мелких, крепко прикрепившись к субстрату, малоподвижны и почти не питаются. При поедании же разных видов макрофитов интенсивность их потребления и сам характер зависимости интенсивности питания от массы тела менее различаются у крупных животных, чем у неполовозрелых.

В результате изучения питания *S. droebachiensis* за счет компонентов РОВ определены удельные скорости накопления и ассимиляции морскими ежами РОВ различной химической природы. Наиболее интенсивно накапливаются вещества белковой природы, менее интенсивно — углеводной, и самые минимальные скорости накопления и ассимиляции были получены в опытах с использованием в качестве растворенного субстрата мочевины. Установлено, что роль микроорганизмов в накоплении РОВ морскими ежами настолько мала, что ее вклад невозможно обнаружить доступными экспериментальными методами. Рассчитаны уравнения кинетики накопления РОВ в различные сезоны года.

Ассимиляция РОВ как ферментативный процесс зависит от концентрации органического субстрата, причем активность ферментов, участвующих в ассимиляции того или иного субстрата, различается в 250 раз, в то время как различия исходных количеств ферментов не превышают 7 раз. Понижение температуры морской воды приводит к уменьшению активности ферментов, что компенсируется увеличением их количества в организме. Содержание в организме малоактивных ферментов выше, чем высокоактивных, поэтому процесс ассимиляции с участием низкоактивных ферментов не насыщается и при относительно высоких концентрациях ассимилируемого субстрата. Молодые морские ежи накапливают РОВ более интенсивно, чем взрослые. При этом зависимость удельных скоростей накопления РОВ от массы тела животных описывается степенным уравнением. Независимо от химического состава РОВ, его концентрации и температуры морской воды, степенные коэффициенты в уравнении накопления РОВ статистически неразличимы, хотя удельные скорости накопления субстратов различной химической природы животными одинаковой массы различаются на два порядка. Увеличение плотности посадки животных

в эксперименте приводит к уменьшению удельных скоростей накопления РОВ.

Ассимиляция водорослей протекает менее интенсивно, чем изученных растворенных субстратов с более простым химическим строением. Однако ассимилируемые компоненты водорослей непосредственно включаются в биосинтез большей части тканей тела, в то время как растворенные субстраты накапливаются незначительной массой тканей. Поэтому валовая ассимиляция пищи, получаемой из водорослей, превышает ассимиляцию компонентов РОВ в зависимости от их химической природы в 2,5—300 раз.

Изучены особенности ассимиляции различных форм пищи морскими ежами. С помощью автордиограмм получена качественная картина распределения ассимилированных пищевых субстратов в теле животных. Экспериментально установлено, что роль различных физических форм пищи в снабжении питательным материалом морфологических структур тела *S. droebachiensis* неодинакова. Так, если пищевые потребности *S. droebachiensis* удовлетворялись за счет потребления РОВ на 13%, то роль РОВ в питании наружных структур составила 27—37%, а в питании внутренних органов — 1—2,5% всего поступившего в эти структуры углерода пищи. Поедаемые водоросли в большей степени ассимилируются внутренними органами: кишечником и гонадами, в то время как РОВ почти полностью накапливаются наружными структурами тела. При питании твердой пищей наибольшую накапливающую активность проявляет кишечник, а в процессе накопления растворенной пищи — иглы. Характер распределения в теле животных утилизированных растворенных субстратов зависит от их химической природы.

С использованием идентичной в отношении физической и химической природы пищи выявлены различия в распределении между основными руслами биосинтеза углерода пищи, поступающей в организм через поверхность панциря и через кишечник. Характер распределения пищи по морфологическим структурам тела зависит от пути поступления пищи в организм, но путь поступления пищи не оказывает влияния на включение ее в такие биохимические компоненты тела, как белки и липиды.

Потребляя большую часть продукции прибрежных водорослей, морские ежи освобождают во внешнюю среду неусвоенную твердую пищу и различные метаболиты, обеспечивая таким образом доступность органического вещества для других гетеротрофных организмов. Рассчитаны удельные скорости выделения твердых экскретов морскими ежами. Органическое вещество в экскрементах составляет 35—47% сухой массы экскрементов, а калорийность — 1,58—2,07 кал/мг. Интенсивность выделения растворенной органики морскими ежами в значительной степени зависит от времени года, от интенсивности их питания твердой пищей, от массы тела и плотности популяции, поэтому удельные скорости выделения варьируют в пределах 0,014—1,01 мкг/мг · сут. Рассчитаны урав-

нения зависимостей удельных скоростей выделения РОВ от массы животных и от плотности их посадки в эксперименте.

С целью удобства практического использования экспериментальных данных, полученных при исследовании накопления РОВ морскими ежами и его выделения, соответствующий экспериментальный материал с помощью многомерного регрессионного анализа сведен к двум полиномиальным уравнениям: зависимости удельных величин накопления растворенного гидролизата смеси макрофитов от пяти экологических факторов (концентрации гидролизата, массы животных, плотности популяции, температуры воды, продолжительности эксперимента) и зависимости удельных величин выделения РОВ от температуры морской воды, плотности популяции, массы тела животных, их количества и продолжительности эксперимента.

Для количественного сопоставления различных трофодинамических потоков в популяции морских ежей составлено расширенное энергетическое балансовое равенство *S. droebachiensis*. При этом, кроме традиционных элементов, учтена энергия, поступающая с растворенной формой пищи, энергия экскретируемого растворенного органического вещества и органической взвеси. Из двух потребляемых потоков органического вещества разной физической природы более мощным является потребление твердого корма, на долю которого у взрослых животных, как правило, приходится около 90% общей ассимиляции. У неполовозрелых животных ассимиляция РОВ составляет 15—25% общей ассимиляции. Однако соотношение потоков обеих форм вещества варьирует в зависимости от вида и обилия твердого корма, концентрации ассимилируемого РОВ, возраста животного. Величина ассимилированного животным РОВ зависит, главным образом, от массы тела, в то время как на потребление твердого вещества оказывают значительное влияние внешние условия.

Анализ структуры энергетического баланса показывает, что 86% всей наблюдаемой изменчивости в энергетическом балансе животных разного возраста вызвано онтогенезом животных. Другая причина, объясняющая 8% всей изменчивости энергобаланса, вызвана закономерностями биопродуцирования или соотношением эффективности продуцирования и массы тела. Следующая причина, объясняющая 3,8% изменчивости — возрастание роли генеративной продукции в общем пластическом обмене *S. droebachiensis*. Изменения в энергобалансе происходят и в период полового созревания морских ежей: замедляется соматический прирост, появляется генеративный; эффективность биопродуцирования снижается, возрастает энергетический обмен. Если соматический рост в период полового созревания увеличивается, а затем он почти неизменен, то эффективность роста и продукции снижается. В процессе роста морских ежей непрерывно снижается соотношение пластического и энергетического обмена.

Результаты математического моделирования роста позволяют

предположить, что размеры животных, старше девяти лет, не изменяются, что делает невозможным определение возраста этих животных по размерно-частотному анализу популяции. На модели показано также как рост, размеры и энергетический баланс животных зависят от вида поедаемого корма. Поэтому анализировать природные популяции можно только в том случае, если одновозрастные особи популяции обитают в идентичных условиях.

Учитывая высокую численность и биомассу изученного вида в сублиторали северных морей Атлантики и Тихого океана, можно полагать, что исследование трофодинамики *S. droebachiensis* поможет уточнению представлений об особенностях трансформации органического вещества в прибрежной зоне северных морей, что представляет как теоретический интерес, так и практический при проектировании управляемых морских хозяйств, а также при исследовании самоочистительной функции акваторий.

Следует отметить, что применение методов, не являющихся для трофодинамики традиционными (теории автоматического регулирования, камерного анализа, аппарата формальной кинетики, многомерной статистики и др.), позволило обнаружить важные закономерности изучаемых процессов, выполнить частичный анализ их механизмов. Поэтому представляется целесообразным широкое использование аналогичных методов для исследования многообразных пищевых связей между организмами, входящими в состав сложных морских экосистем.

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Морские ежи, образуя в верхней сублиторали, а иногда и литорали, большие скопления, оказывают существенное влияние на среду. Это влияние многосторонне: выедание растительных и животных организмов; очищение территории от разлагающегося органического вещества и образование дисперсного детрита; изменение химического состава морской воды; сами же морские ежи поедаются многими видами хищников и добываются человеком, что опровергает бытующее мнение о морских ежах как о трофическом тупике.

Хозяйственной деятельности морские ежи могут причинять вред при культивировании макрофитов. Но при добыче морские ежи как источник ценных продуктов считаются полезными животными.

### Уничтожение морскими ежами донных организмов

В настоящее время не вызывает сомнений, что плотные скопления морских ежей наносят значительный урон водной растительности, а иногда и уничтожают ее полностью, поедая при этом и мелких животных (Lawrence, 1975). Полевыми исследованиями установлено, что морские ежи играют роль фактора, ограничивающего распространение и биомассу макрофитов во многих районах Мирового океана: Красном море (Ormond, Campbell, 1971); у берегов Англии (Forster, 1959; Kitching, Ebling, 1961; Jones, Kain, 1967); Ньюфаундленда (Himmelman, 1969); США и Канады (Lewis, 1958; Vadas, 1968; Paine, Vadas, 1969; Bernard, Miller, 1973; Dayton, 1975; Low, 1975; Vadas, 1977); Австралии (Shepherd, 1973).

Непосредственные наблюдения за передвижением скоплений морских ежей позволяют количественно оценить урон, наносимый морскими ежами донным сообществам. Описано продвижение фронта выедания макрофитов морскими ежами *S. franciscanus* и *S. purpuratus* на побережье Южной Калифорнии (Leighton, 1966). Скорость продвижения фронта выедания составила в среднем 10,2 м/месяц. Росшие в основном крупные бурые водоросли *Macrocystis*, *Pelagophycus*, *Pterygophora* были полностью уничтожены, причем поедалась лишь часть водорослей. Остальные части талломов выносились течением из биотопа, где оставались только литотамниевые водоросли.

М. В. Проппом (1971) описаны сезонные миграции *S. droebachiensis*, в ходе которых, особенно в весеннее время, выедаются сезонные водоросли и оттесняется кверху нижняя граница многолетних макрофитов, главным образом, ламинариевых. Потребление органического вещества в это время преобладает над его продукцией, а дефицит покрывается за счет привноса растительных остатков из других участков, главным образом литорали. Верхняя граница массовой встречаемости *S. droebachiensis* в Баренцевом море на Мурманском побережье смещается с глубины 10—15 м в феврале до 3—6 м в мае (Пропп, 1971). Вначале морские ежи поедают сезонные зеленые водоросли, затем ламинарии и алярии. Литотамний поедается незначительно.

Аналогичным образом *S. droebachiensis* поедает алярии в районе Ньюфаундленда (Himmelman, 1969; Himmelman, Steele, 1971). В течение апреля и мая непрерывная лента *S. droebachiensis* находилась вблизи зарослей алярий. В июне—июле макрофиты были полностью уничтожены. Охотнее морские ежи поедали спорофиты и пластины старых растений, но иногда потребляли в небольших количествах и известковые водоросли (Himmelman, Steele, 1971).

Популяция *Lytechinus variegatus* опустошает заросли морской травы в прибрежье Флориды. Разрушая корневища, морские ежи наносят большой урон зарослям морской травы, тем более что восстановление происходит очень медленно (Camp, Cobb et al., 1973).

Установлено, что популяции *Diadema antillarum*, обитающие на коралловых рифах, не только снижают биомассу макрофитов, но изменяют видовой состав, доминирование и численность видов растений и беспозвоночных. Иначе говоря, *D. antillarum* контролирует структуру сообществ коралловых рифов (Sammarco, Jeffrey et al., 1974).

В связи с различной предпочитаемостью морскими ежами водорослей, в естественных условиях имеет место выборочное поедание (Vadas, 1977). Поедание морскими ежами *S. droebachiensis*, *S. franciscanus*, *S. purpuratus* тех или иных многоклеточных водорослей представляет собой оптимальное соотношение встречаемости водорослей, с одной стороны, и их предпочитаемости, с другой. Таким образом, спектр питания не определяется только обилием доступных видов водорослей (Vadas, 1977).

Различные аспекты изменения структуры прибрежных сообществ под влиянием трофической активности морских ежей отмечались и другими исследователями (Kitcing, Ebling, 1961; Leighton, 1966; Paine, Vadas, 1969; Pearse, Hines, 1979).

Если популяция морских ежей распределена на поверхности грунта случайно, то становится возможным приближенный расчет величины выедания эпифауны и водорослей при различной плотности популяции животных по формуле (Пропп, 1971, 1977а):

$$P = e^{-\frac{mbvT}{S}}, \quad (18)$$

где  $P$  — часть площади  $S$ , оставшаяся нетронутой животными, спустя время  $T$ ;  $m$  — количество животных на площади  $S$ ;  $v$  — средняя скорость передвижения животного;  $b$  — ширина полосы, очищаемая животным.

Согласно формуле (18) и исследованиям М. В. Проппа (1971, 1977а), *S. droebachiensis* на малых глубинах, где численность высока, каждые несколько дней соскабливает с поверхности грунта всю растительность и доступных животных. В таких условиях могут развиваться только организмы, защищенные внешним скелетом, либо организмы достаточно крупных размеров или с коротким циклом развития.

В литературе содержатся сведения о воздействии разной численности морских ежей на растительный покров. В отсутствие морских ежей *Paracentrotus* субстрат полностью покрывался энтероморфой. Но при помещении одного животного на площади  $64 \times 43$  см через два месяца оставалось не тронутым 33—50% участка, трех животных — сохранялось 30% покрытия, шести — растительность полностью уничтожалась (Kitching, Ebling, 1961).

После удаления либо уничтожения морских ежей сообщества макрофитов восстанавливаются. Так, участки, опустошенные морскими ежами *Paracentrotus lividus*, после элиминации морских ежей покрываются на 50% энтероморфой в течение двух месяцев. Но полностью покрытие восстанавливалось только через год (Kitching, Ebling, 1961). В последнее время удалось экспериментально установить, что сообщества макрофитов сохраняются при условии, что количество ежей на  $1 \text{ м}^2$  составляет в зависимости от вида животных от одного до десяти (иногда и больше) экземпляров: один *S. franciscanus*; десять *S. purpuratus*; десять *Lytechinus anamesus* (Lawrence, 1975). Присутствие 16 *Diadema* на кв. ярде не препятствует росту многих водорослей (Randall, Schroeder et al., 1964). Изучено восстановление сублиторальных макрофитов после удаления *Echinus esculentus* (Kain, Jones, 1966; Jones, Kain, 1967). Эти авторы установили, что нижняя граница массовой встречаемости ламинарий контролируется *E. esculentus*. Описаны развитие и рост водорослей на участках, освобожденных от морских ежей *Arbacia lixula* и *Paracentrotus lividus* (Neill, Larkum, 1966). Подробно исследованы рост растений и восстановление водорослевого покрова в отсутствие морских ежей у побережья Калифорнии (Dawson, Neuschul et al., 1960; North, 1963; Leighton, Jones et al., 1966). После искусственного уничтожения популяции морских ежей известью ( $\text{CaO}$ ) на участках побережья Южной Калифорнии обильно развивались заросли крупных водорослей, особенно *Macrocystis* (North, 1974). Данная водоросль является сырьем для производства химикатов, удобрений, используется в качестве подкормки скоту. Кроме того, макроцистис служит укрытием и субстратом для многих видов. При повышении температуры воды на десять градусов возникает экологический дисбаланс, заключающийся в несоответствии скоростей роста макроцистиса и его

потребления *S. franciscanus* и *S. purpuratus* (скорость роста водоросли увеличивается в 2 раза, а потребление — в 4 раза). К экологическому дисбалансу привело и сокращение численности наиболее действенных хищников — морских выдр. Поэтому морских ежей уничтожают комками CaO диаметром 1—4 см при плотности разбрасывания извести 0,5 кг/м<sup>2</sup>. Известь сбрасывают с кормы моторной лодки, ширина обрабатываемой полосы 3—6 м (Leighton, Jones et al., 1966). Массовая смертность *S. franciscanus* в 1976 г. в районе Санта-Крус (Калифорния) создала благоприятные условия для роста и распространения макрофитов (Pearse, Costa et al., 1977). В последующие два года в этом районе наблюдалось распространение четырех видов бурых водорослей: *Macrocystis purifera*, *Laminaria dentigera*, *Pterygophora californica* и в меньшей мере *Nereocystis leutkeana*. Появился и новый для этих участков вид — *Cystoseira asmundacea*. Отмечается, что в течение первого года после гибели морских ежей конкуренция между макрофитами была особенно жесткой, затем доминирующим видом стал *Macrocystis purifera*, сформировавший почти одновидовой покров (Pearse, Hines, 1979).

Из результатов наших исследований, выполненных в сублиторали Баренцева моря, следует, что величина выедания макрофитов популяцией *S. droebachiensis* тесно связана с качественным составом сообщества макрофитов и обеспеченностью доступным кормом (Рябушко, Холодов, 1974б). В районе исследований наибольшие скопления морских ежей наблюдались в нижней зоне ламинариевых и несколько ниже — на глубинах от 4 до 8 м. В среднем ширина этой полосы составляет 8 м. Учитывая данные по скорости потребления корма в разные сезоны года, можно рассчитать минимальные и максимальные величины выедания, соответствующие поеданию наименее и наиболее предпочитаемых видов макрофитов. На погонный метр полосы массовой встречаемости *S. droebachiensis* выедание составляет (в килограмме сырой массы):

Зима — 2,84; 10,23;  
Весна — 6,78; 13,97;  
Лето — осень — 3,31; 17,11;  
За год — 12,93; 41,31.

По энергетическому балансу *S. droebachiensis*, учитывая суммарную энергию элементов балансового равенства, расчетное количество потребляемых в биотопе водорослей на метр полосы скопления составляет в год 16,5 кг сыр. массы. Годовая продукция ламинариевых Восточного Мурмана в среднем составляет 71 кг на метр береговой полосы. Из выполненных нами расчетов следует, что морские ежи потребляют 23% годовой продукции ламинариевых. Но при достаточной обеспеченности животных ламинариевыми, выедание может достигнуть максимальной величины, равной 58% продукции. Однако одна из наиболее ценных в хозяйственном отношении водоросль *Laminaria saccharina* растет в губах на участках со слабой турбулентностью, где отсутствуют морские ежи. Поэтому популяция *S. droebachiensis* не причиняла бы вреда хозяйствам,

культивирующим эту водоросль, а также литоральные виды макрофитов.

Следует отметить, что процветание макрофитов нередко зависит от обилия хищников, поедающих морских ежей: морских звезд (Paine, Vadas, 1969); крабов (Muntz, Ebling et al., 1965); омаров (Mann, Breen, 1972; Breen, 1974); морских выдр (McLean, 1962; Ebert, 1968; Lowry, Pearse, 1973; Estes, Palmisano, 1974). Сокращение человеком численности омаров и особенно морских выдр привело в ряде районов к росту популяций морских ежей и, как следствие, — тревожному уменьшению запасов донных многоклеточных водорослей (Breen, Mann, 1976a).

### Влияние на окружающую среду

Преобразование морскими ежами водорослей и их остатков в дисперсный детрит имеет важное значение в формировании прибрежных сообществ. В верхней сублиторали Восточного Мурмана в придонном слое воды и в углублениях грунта биотопа *S. droebachiensis* почти всегда можно наблюдать скопления экскрементов морских ежей. Размытые мелкие фрагменты экскрементов встречаются в пробах морской воды, взятой из губ и в непосредственной близости от берега (Пропп, 1971). По нашим расчетам, образование детрита протекает наиболее интенсивно у нижней границы пояса многолетних сублиторальных водорослей, главным образом ламинарий и алярий, и на глубине 0—5 м составляет 6223 ккал/м<sup>2</sup> · год. С увеличением глубины процесс образования детрита быстро ослабевает и уже на глубинах 5—10 м скорость образования детрита в среднем равна 464 ккал/м<sup>2</sup> · год, а на глубине 20—25 м — 13 ккал/м<sup>2</sup> · год. По-видимому, фекалии морских ежей большей частью скатываются на более глубокие участки сублиторали и там потребляются детритофагами и селитофагами.

Исследование выделений продуктов метаболизма животными, постоянно обитающими в определенных участках, важно при изучении химизма вод. Изучено влияние популяции *S. droebachiensis* на гидрохимический режим прибрежных вод Восточного Мурмана (Гаркавая,

Таблица 50. Выделение азота и фосфора популяцией *S. droebachiensis* из Баренцева моря (ориентировочные оценки)

Элемент	Глубина, м				
	0—5	5—10	10—15	15—20	20—25
Экскреция, мг/м <sup>2</sup> · год					
Азот	1884	2031	1116	622	342
Фосфор	324	350	192	107	59

Рябушко, Холодов, 1972; Пропп, Рябушко, 1973; Пропп, 1977б). Популяции морских ежей можно рассматривать в качестве поставщиков биогенных солей, что с экологической точки зрения особенно важно в летний период дефицита азота и фосфора. В настоящее время представляется возможным расчет только ориентировочных оценок выделения азота и фосфора популяцией *S. droebachiensis* (табл. 50).

Таблица 51. Энергетический баланс популяции *S. droebachiensis* у побережья Восточного Мурмана в различные сезоны года, кал/м<sup>2</sup> · сут

Глубина, м	Количество экземпляров, шт., $N$	Биомасса, ккал, $B$	Рацион $R$	Усвоенная твердая пища $A_p$	Ассимиляция РОВ $A_d$	Неусвоенная твердая пища $H_d$	Дыхание $T$	Прирост $P$	Генеративная продукция $G$	Выделение РОВ $E_d$
<i>Зима</i>										
0—5	23	294,9	991,4	594,8	181,7	396,9	497,6	103,5	81,5	94,0
5—10	41	572,4	1751,5	1050,9	330,1	700,6	864,0	187,2	153,8	176,0
10—15	30	195,4	954,2	462,2	110,5	492,3	326,2	115,0	50	81,5
15—20	17	111,2	542,2	263,5	61,8	278,7	185,5	65,2	28,4	46,3
20—25	10	60,0	302,3	143,3	38,1	159,0	101,0	37,9	14,6	28,8
<i>Весна</i>										
0—5	26	431,6	4091,0	2450,0	966,0	1641,4	959,8	234,0	1243,5	979,6
5—10	31	446,4	4251,2	2345,6	1181,5	1705,6	1074,4	269,2	1280,4	1103,1
10—15	22	206,8	2791,6	1671,6	706,2	1120,0	692,2	184,1	784,4	717,2
15—20	16	128,0	1568,2	939,0	333,4	629,1	389,7	121,3	347,8	413,6
20—25	10	72,0	908,4	543,9	175,6	364,4	217,0	73,9	195,7	232,9
<i>Лето — осень</i>										
0—5	31	620,5	6944,0	4166,4	1647,1	2777,6	2765,8	873,9	283,7	2237,44
5—10	23	345,8	3649,3	2189,6	1015,7	1459,7	1743,8	625,7	156,3	1375,3
10—15	18	217,0	2707,2	1624,3	686,2	1082,9	1199,1	463,2	94,1	926,8
15—20	15	140,8	2256,2	1353,6	482,1	902,4	859,9	360,3	57,8	649,2
20—25	10	79,2	1472	883,2	285,3	588,8	516,2	232,8	30,7	383,4

## Преобразование морской ежами энергии

Достаточно полное исследование энергетики популяции выполнено пока только для одного вида морских ежей — *S. droebachiensis* (Miller, Mann, 1973; Пропп, 1977а; Холодов, 1978б).

Энергетический баланс популяции *S. droebachiensis* составлен нами для трех сезонов годового цикла для глубин 0—25 м (табл. 51). Поток энергии рассчитывался в  $\text{ккал}/\text{м}^2 \cdot \text{сут}$ . Величины суточного

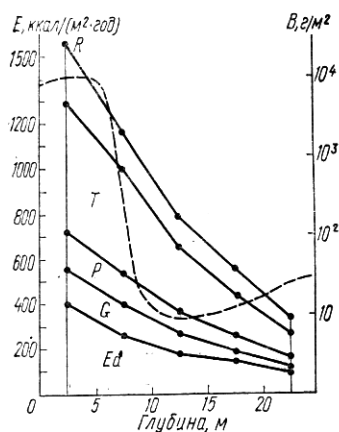


Рис. 30. Элементы годового потока энергии ( $E$ ) через популяцию *S. droebachiensis* на глубинах 2,5—22,5 м. Пунктир — распределение биомассы ( $B$ ) водорослей.

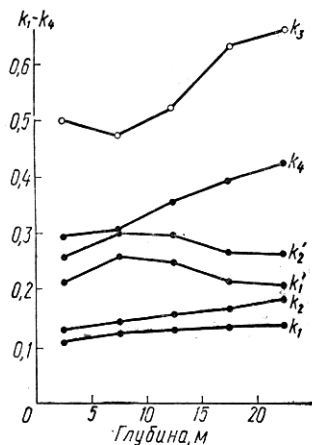


Рис. 31. Среднегодовые коэффициенты эффективности [ $k_1 = P/R$ ;  $k_2 = P/A$ ;  $k_1^1 = (P + G)/R$ ;  $k_2^1 = (P + G)/A$ ] использования энергии пищи популяцией *S. droebachiensis* на разных глубинах и соотношение энергии соматического роста и пластического обмена [ $k_3 = P(P + G)$ ], а также энергетического обмена ( $k_4 = P/T$ ).

потока энергии суммировались для получения годового энергобаланса, параметры которого приведены в табл. 52. Максимальные значения потока энергии приходится на верхние участки сублиторали, где обитают наиболее крупные особи и обеспеченность кормом — максимальная (рис. 30). С увеличением глубины величины параметров потока преобразуемой энергии снижаются экспоненциально. Максимальные значения годового потока энергии на самом верхнем этапе сублиторали обусловлены большим потоком энергии в летнее время. Несмотря на то, что в зимний и весенний сезоны распределение численности и биомассы *S. droebachiensis* таково, что поток энергии достигает максимума на глубинах 10 м, вклад этих сезонов в годовой поток невелик (малая продолжительность сезонов и слабая интенсивность потоков в это время).

Таблица 52. Энергобаланс популяции *S. droebachiensis* у побережья

Параметры популяции				Энергобаланс,			
Глубина, м	Количество, экз/м <sup>2</sup>	Средняя сухая масса, г	Биомасса, ккал/м <sup>2</sup>	R	T	P	G
0—5	26,7	19,6	449	1555	571	168	168
5—10	31,7	17,8	455	1160	267	143	160
10—15	23,3	13,3	206	786	287	102	93
15—20	16,0	10,8	127	555	190	74	44
20—25	10,0	9,5	70	345	111	47	24

С увеличением глубины возрастает соотношение пластического и энергетического обменов, а также эффективность использования пищи на рост (рис. 31). Однако эффективность использования потребленной, так же как и ассимилированной пищи на пластический (соматический + генеративный) обмен почти одинакова на всех глубинах (рис. 31). Отмеченные особенности объясняются характером распределения популяции по глубинам: чем мельче и моложе животные, тем глубже они располагаются. Молодь морских ежей, как и других донных организмов, укрывается на больших глубинах в пустотах коры литотамниевых водорослей — своеобразных выводковых камерах (Пропп, 1971). Ассимилированная животными этих участков пища идет в большей степени на соматический рост. На минимальных глубинах обитают крупные морские ежи, пластический обмен которых направлен на производство генеративных продуктов. Поэтому верхние этажи ареала морских ежей можно классифицировать как «зоны репродукции».

Итак, среда разных участков биотопа популяции *S. droebachiensis* используется различным образом: выживание молоди обеспечивается на больших глубинах за счет укрытий и относительно слабого пресса хищников, а размножение осуществляется на верхних горизонтах с наилучшими условиями для питания.

С увеличением глубины возрастает мера термодинамической упорядоченности (Одум, 1975) или отношение энергии поддержания жизнедеятельности к энергии, заключенной в структуре тела животных (рис. 32). Однако в зимний сезон, когда различия потока

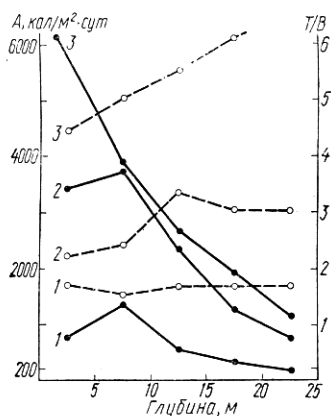


Рис. 32. Поток энергии (А, сплошная линия) и соотношение энергии, поддерживающей жизнедеятельность, к заключенной в биомассе *S. droebachiensis* (Т/В, пунктир):

1 — зима, 2 — весна, 3 — лето-осень.

ккал/м <sup>2</sup> · год				Коэффициент эффективности			
$A_p$	$E_d$	$A_d$	$A$	$\frac{P}{R}$	$\frac{P}{A}$	$\frac{P}{T}$	$\frac{P+G}{A}$
935	444	363	1298	0,108	0,129	0,294	0,258
696	334	304	1000	0,123	0,143	0,305	0,303
471	218	183	654	0,129	0,155	0,354	0,296
333	143	112	445	0,134	0,167	0,391	0,266
207	83	64	271	0,136	0,173	0,423	0,264

энергии на всех глубинах относительно невелики, мера термодинамической упорядоченности стабильна. С наступлением лета поток энергии на глубинах 20—25 м увеличивается в меньшей степени, чем на глубинах 0—5 м, однако термодинамическая упорядоченность на глубинах 20—25 м возрастает весьма значительно (рис. 32). Это явление свидетельствует о том, что в нижней части биотопа энергия преобразуется менее совершенным образом, чем в верхней. Наблюдения показывают, что отношение поддерживающего метаболизма к структурному природа «стремится довести» до минимума (Одум, 1975).

Продукционная эффективность по потребленной и ассимилированной пище *S. droebachiensis* из популяции в районе Новой Шотландии ниже, чем баренцевоморской популяции и составляет соответственно 0,04—0,13 и 0,28 (Miller, Mann, 1973). Выше отмечалось, что *S. droebachiensis* у побережья Канады питаются более интенсивно, однако у них интенсивнее протекает и энергообмен, а темп роста ниже. Продолжительность жизни животных канадской популяции вследствие большего обилия хищников короче, чем *S. droebachiensis* из Восточного Мурмана. Канадская популяция лучше обеспечена кормом, а потребление популяцией составляет всего 1—7% продукции бентосных макрофитов. По-видимому, более жесткие условия, связанные с ограниченностью кормовых запасов у побережья Мурмана, способствовали появлению более высокой экологической эффективности в данном районе (Пропп, 1977а).

Изложенные данные по энергетическому балансу *S. droebachiensis* позволяют рассчитывать потребление первичной продукции, влияние популяции на химизм вод в прибрежной зоне, а также уточнить представления о трансформации вещества в верхней сублиторали Баренцева моря.

#### Потребление хищниками и добыча морских ежей

Этот раздел не имеет прямого отношения к процессу трансформации органического вещества морскими ежами. Однако он, хотя бы в краткой форме, необходим для прослеживания судьбы органиче-

ского вещества, синтезированного морскими ежами, а также для анализа факторов, ограничивающих масштабы трансформации.

Различные хищники (ракообразные, моллюски, морские звезды, рыбы, птицы, морские и наземные млекопитающие) контролируют распространение и обилие морских ежей. На участках с сильным прессом хищников морские ежи прячутся в углублениях, маскируются остатками водорослей и кусочками грунта либо выходят на пастбу в ночное время (Muntz et al., 1965; Sammarco et al., 1974; Lawrence, 1975). Если же хищники активны ночью, то морские ежи питаются днем (Ebling, Hawkins et al., 1966).

В районе наших исследований основные хищники — морские звезды и чайки, по-видимому, не оказывают значительного влияния на численность *S. droebachiensis*, так как корреляционные связи между численностью хищников и морских ежей отсутствуют (Пропп, 1971). Однако другие популяции *S. droebachiensis* заметно контролируются хищниками, прежде всего омарами и рыбами (Himmelman, Steele, 1971; Mann, Breen, 1972; Miller, Mann, 1973; Breen, 1974; Breen, Mann, 1976). Увеличение плотности популяции омаров и особенно морских выдр могло бы привести к резкому сокращению численности морских ежей *S. droebachiensis* и развитию сообществ макрофитов. Другие хищники — морские звезды, крабы, рыбы, чайки не оказывают заметного влияния на популяции *S. droebachiensis* (North, 1965; Himmelman, Steele, 1971). Морские ежи *S. droebachiensis* и *Loxechinus albus* с помощью педициллярий успешно защищаются от нападения морских звезд, поэтому звездам необходимо объединяться по две и более особи, что не всегда возможно (Himmelman, Steele, 1971; Dayton, Rosenthal et al., 1977). Взаимодействия между морскими звездами и морскими ежами (и другими видами жертв) особенно интенсивно стали исследоваться в последние годы (Feder, Christensen, 1966; Mauzey, Birkeland et al., 1968; Christensen, 1970; Birkeland, 1974; Dayton, Dayton, 1974; Dayton et al., 1977).

Различные виды крабов специализируются в поедании морских ежей того или иного размера. Например, краб *Carcinus maenas* охотится на мелких *Paracentrotus*, краб *Portunus puber* — на животных среднего размера, а *Cancer pagurus* — поедает морских ежей всех размеров (Muntz et al., 1965). Морских ежей *S. droebachiensis* и *Echinarachnius pagus* в Беринговом море интенсивно поедают крабы, достигшие достаточно крупных размеров: синий, камчатский и краб-стригун (Тарвердиева, 1974, 1976, 1979). Подчеркивается, что роль крупных крабов в обеспечении целостности бентосной растительности значительна (Lawrence, 1975). Особенно этот вывод справедлив для биотопов *Paracentrotus*.

С целью сокращения численности морских ежей, особенно стронгилоцентротид, что необходимо для расширения зарослей макрофитов, предлагается увеличить поголовье, либо акклиматизировать морских выдр (McLean, 1962; North, 1965; Lowry, Pearse, 1973). Роль морских ежей в питании выдр велика, поэтому этот

хищник очень эффективен как фактор, ограничивающий плотность популяции морских ежей. Действительно, обнаруживается четкая связь между увеличением поголовья выдр и падением численности морских ежей (North, 1965; Lowry, Pearse, 1973).

Влияние хищных птиц на популяции морских ежей сравнительно невелико (Moore et al., 1963; Ebert, 1966; Himmelman, 1969; Himmelman, Steele, 1971; Пропп, 1971, 1977a). Морских ежей поедают и бентосоядные рыбы (Randall, Schroeder, Stark, 1964; Randall, 1965; Leighton et al., 1966; McPherson, 1968; Himmelman, 1969; Dix, 1970a; Leighton, 1971).

Морские ежи издавна добываются человеком. Основной промысел съедобных ежей производится в прибрежных водах Японии, Америки, Новой Зеландии, в тропических морях. В Средиземном море добывают ежегодно 10 млн. шт. (Баранова, 1968). В Японии в последние годы добывают по 25000 т морских ежей, преимущественно *S. intermedius*. Морские ежи для Японии стали экономически важным пищевым ресурсом (Kawamura, 1973). По берегам Калифорнии добываются *S. franciscanus* и *S. purpuratus*. Первый вид используется в качестве пищевого продукта, а второй — в научных исследованиях (в основном по биологии развития) и в процессе обучения студентов биологических специальностей (Tegner, Dayton, 1977).

В последние годы морские ежи привлекают к себе все большее внимание как важный ресурс для пищевой промышленности, научных исследований, а также как кормовая база для разведения каланов.

Безусловно морские ежи играют значительную роль в формировании структуры и метаболизме морских прибрежных экосистем. Однако наши знания о биологии подавляющего большинства представителей этого своеобразного класса пока еще остаются весьма скромными.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрукович П. Ф.* Применение метода главных компонент в практических исследованиях.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1973.— 123 с.
- Баранова З. И.* Класс морские ежи (Echinoidea).— В кн.: Жизнь животных. М.: Просвещение, 1968, т. 2, с. 271—286.
- Баранова З. И.* Некоторые особенности распределения и экологии морских ежей рода *Strongylocentrotus* в Баренцевом море.— В кн.: Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря. Тез. докл. науч. конф. Мурманск: Обл. изд-во, 1973, с. 72—75.
- Барашков Г. К.* Сравнительная биохимия водорослей.— М.: Пищепромиздат, 1972.— 335 с.
- Барашков Г. К., Вахрашина А. В.* Содержание азотистых веществ в крупных водорослях Мурмана: Науч. отчет/Арх. Кол. фил. АН СССР.— Апатиты, 1968.— 200 с.
- Бердышев Г. Д.* Генетически обусловленная гибель клеток: Ее механизмы и значение в многоклеточном организме.— Успехи соврем. биологии, 1968, 66, вып. 21, с. 226—246.
- Биохимическая трофодинамика в морских прибрежных экосистемах/Под ред. К. М. Хайлова.*— Киев: Наук. думка, 1974.— 176 с.
- Брегман Ю. Э.* Взаимосвязь интенсивности обмена и скорости роста у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Echinodermata).— Зоол. журн., 1971, 5, вып. 10, с. 1530—1538.
- Брыков В. А.* Об индивидуальном возрасте и продолжительности жизни некоторых видов морских ежей Японского моря.— Биология моря, Владивосток, 1975, вып. 2, с. 39—44.
- Бубнова П. П.* Рацион и усвояемость пищи детритоидным моллюском *Portlandia arctica*.— Океанология, 1971, 11, вып. 2, с. 302—305.
- Вайцюлис В. А.* О накоплении и утилизации растворенного органического вещества личиночными стадиями некоторых беспозвоночных.— В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных (9—11 окт. 1972, Севастополь). Тез. докл. науч. симпоз. Киев: Наук. думка, 1972, с. 27—29.
- Винберг Г. Г.* Интенсивность обмена и размеры ракообразных.— Журн. общ. биологии, 1950, 11, № 5, с. 367—380.
- Винберг Г. Г.* Скорость роста и интенсивность обмена у животных.— Успехи соврем. биологии, 1966, 61, № 2, с. 274—293.
- Витюк Д. М.* Некоторые данные о содержании органического углерода в поверхностном слое Эгейского моря.— В кн.: Основные черты геологического строения, гидрологического режима и биологии Средиземного моря. М.: Наука, 1965, с. 112—123.
- Гаркавая Г. П., Рябушко В. И., Холодов В. И.* О влиянии популяции морских ежей на химизм вод верхней сублиторали Мурманского побережья.— В кн.: Вопросы океанологии и комплексных исследований шельфа Баренцева и Белого морей (дек. 1972, Мурманск). Тез. докл. науч. совещ. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, с. 14—15.

- Горбенко Ю. А.* Роль морских перифитонных бактерий в формировании обрастаний на предметах, погруженных в морскую воду: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Москва; Севастополь, 1964.— 25 с.
- Гродинз Ф. С.* Теория регулирования и биологические системы.— М.: Мир, 1966.— 252 с.
- Дажо Р.* Основы экологии.— М.: Прогресс, 1975.— 412 с.
- Дацко В. Г.* Органическое вещество в водах южных морей СССР.— М.: Изд-во АН СССР, 1959.— 271 с.
- Дубров А. М.* Обработка статистических данных методом главных компонент.— М.: Статистика, 1978.— 133 с.
- Дьяконов А. М.* Иголокожие северных морей.— Л.: Изд-во АН СССР, 1933.— 166 с.
- Ерохин В. Е.* Потребление внешних органических метаболитов водорослей морскими беспозвоночными: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Севастополь, 1971.— 26 с.
- Ерохин В. Е.* Растворенные углеводы некоторых биотопов прибрежной зоны моря.— Океанология, 1972, 12, вып. 2, с. 291—293.
- Заика В. Е.* Удельная продукция водных беспозвоночных.— Киев: Наук. думка, 1972—142 с.
- Зацепин В. И., Риткин А. А.* Количественное распределение донной фауны и различных экологических групп в прибрежной зоне Баренцева моря.— Сб. тр./Моск. о-во испытателей природы, 1968, 30, с. 49—82.
- Злобин В. С.* Основы прогнозирования первичной продукции фотического слоя океана.— Мурманск: Обл. кн. изд-во, 1973.— 516 с.
- Ивлев В. С.* Метод определения калорийности гидробиологических проб.— Науч.-метод. зап./Главн. упр. по заповедникам, 1939, вып. 5, с. 18—23.
- Калабухов Н. И.* Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации.— Журн. общ. биологии, 1946, 7, № 6, с. 417—434.
- Кемпбелл Дж. У.* Выделение продуктов азотистого обмена.— В кн.: Сравнительная физиология животных/Под ред. Л. Проссера. М.: Мир, 1977, с. 536—590.
- Кузнецов А. П.* Закономерности распределения пищевых группировок донных беспозвоночных в Баренцевом море.— Сб. тр./Ин-т океанологии, 1970, 88, с. 5—80.
- Кузнецов В. В.* Питание и рост растенияядных морских беспозвоночных Восточного Мурмана.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1946, № 4, с. 431—451.
- Кузнецов В. В.* Популяции некоторых массовых видов морских беспозвоночных Восточного Мурмана.— Зоол. журн., 1947, 26, № 2, с. 109—124.
- Маркова Е. В.* Руководство по применению латинских планов при планировании эксперимента с качественными факторами.— Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 1971.— 144 с.
- Маркова Е. В., Лисенков А. Н.* Планирование эксперимента в условиях неоднородностей.— М.: Наука, 1973.— 217 с.
- Методы определения продукции водных животных/Под ред. Г. Г. Винберга.*— Минск: Вышэйшая школа, 1968.— 245 с.
- Николаева Е. А.* О бихроматном методе определения окисляемости органического вещества в пресных водах.— Гидрохим. материалы, 1953, 20, с. 68—78.
- Одум Ю.* Основы экологии.— М.: Мир, 1975.— 740 с.
- Остапеня А. П., Сергеев А. И.* Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных.— Вопр. ихтиологии, 1963, 3, № 1, с. 177—183.
- Попов Б. В.* Определение параметров многокамерных моделей.— Сб. тр./Ин-т экологии растений и животных, 1976, 103, с. 99—108.
- Пропп М. В.* Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря.— Л.: Наука, 1971.— 128 с.
- Пропп М. В.* Экология морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* Баренцева моря: метаболизм и регуляция численности.— Биология моря. Владивосток, 1977а, вып. 1, с. 39—51.
- Пропп М. В.* Азотный и фосфорный обмен иглокожих.— В кн.: Систематика,

- эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Ленинград, 1977. Материалы конф.— Л. : Наука, 1977, с. 54—56.
- Пропп М. В., Рябушко В. И.* Реальный обмен некоторых массовых сублиторальных беспозвоночных Баренцева моря в естественных условиях.— В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных (9—11 окт., 1972. Севастополь). Тез. докл. науч. симпоз. Киев : Наук. думка, 1972, с. 182—184.
- Пропп М. В., Рябушко В. И.* Популяция морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* Баренцева моря и ее влияние на динамику биогенных элементов.— В кн.: Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря (Мурманск, 1973). Тез. докл. науч. конф. Мурманск : Обл. кн. изд-во, 1973, с. 43—46.
- Пропп М. В., Рябушко В. И.* Энергетический обмен массовых видов донных сообществ сублиторали Баренцева моря.— В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана (18—21 нояб., 1974. Ленинград). Тез докл. науч. конф. Л. : Наука, 1974, с. 130—132.
- Родина А. З.* Кормовое значение и строение детрита.— В кн.: Вопросы гидробиологии.— М. : Наука, 1965, с. 366—367.
- Романкевич Е. А.* Геохимия органического вещества в океане.— М. : Наука, 1977.— 256 с.
- Рубин А. Б., Пытьева Н. Ф., Ризниченко Г. Ю.* Кинетика биологических процессов.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1977.— 328 с.
- Рябушко В. И.* Энергетический обмен морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*.— В кн.: Биология морских моллюсков и иглокожих (Находка, 1974). Материалы сов.-яп. симпоз. Владивосток, 1974, с. 132—133.
- Рябушко В. И.* Влияние факторов среды на дыхание морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*.— Биология моря. Владивосток, 1975, вып. 5, с. 23—28.
- Рябушко В. И.* Влияние температуры на скорость метаболизма иглокожих Баренцева и Японского морей.— В кн. Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих. Ленинград, 1977. Материалы конф.— Л. : Наука, 1977, с. 58—59.
- Рябушко В. И.* Энергетический обмен некоторых иглокожих Баренцева и Японского морей.— Биология моря, Владивосток 1978а, вып. 2, с. 58—65.
- Рябушко В. И.* Энергетический обмен иглокожих верхней сублиторали Баренцева и Японского морей : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Севастополь, 1978б.— 16 с.
- Рябушко В. И., Холодов В. И.* Аспекты изучения энергетического баланса фито- и детритофагов на примере морских ежей.— В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана (18—21 нояб., 1974, Ленинград). Тез. докл. науч. конф. Л. : Наука, 1974а, с. 112—113.
- Рябушко В. И., Холодов В. И.* Выедание макрофитов морскими ежами *Strongylocentrotus droebachiensis* в верхней сублиторали Баренцева моря.— В кн.: Тез. докл. Всесоюз. совещ. по Мор. альгологии — макрофитобентосу (Москва, 1974).— М. : Изд-во АН СССР, 1974б, с. 114—115.
- Систематика, эволюция, биология и распространение современных и вымерших иглокожих : Материалы конф.— Л. : Наука, 1977.— 76 с.*
- Скопичев Б. А.* Органическое вещество в природных водах (водный гумус).— Сб. тр./Гос. океаногр. ин-т, 1950, 17, вып. 29, с. 3—38.
- Скопичев Б. А.* О балансе органического углерода в водах Мирового океана.— Докл. АН СССР, 1967, 174, вып. 6, с. 1417—1418.
- Скопичев Б. А., Тимофеева С. Н.* Содержание органического углерода в воде северо-восточной части Атлантического океана.— Докл. АН СССР, 1960, 133, № 3, с. 677.
- Соколова М. Н.* Питание некоторых хищных глубоководных бентосных беспозвоночных дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана.— Сб. тр./Ин-т океанологии АН СССР, 1957, 20, с. 279—301.

- Соколова М. Н., Кузнецов А. П. О характере питания и роли трофического фактора в распределении плоского ежа *Echinagastrius parma* Lam.— Зоол. журн., 1960, 34, вып. 8, с. 1253—1255.
- Сравнительная физиология животных/Под ред. Л. Проссера.— М.: Мир, 1977.— Т. 1. 606 с.
- Старикова Н. Д. Растворенное органическое вещество.— В кн.: Химия Тихого океана. М.: Наука, 1966, с. 245—249.
- Тарвердиева М. И. Питание крабов в Беринговом море.— В кн.: Гидробиология и биогеография шельфов холод. и умер. вод Мирового океана (18—21 нояб., 1974. Ленинград). Тез. докл. науч. конф. Л.: Наука, 1974, с. 67.
- Тарвердиева М. И. Питание камчатского краба *P. camtschatica*, крабов-стригунов *Ch. bairdi* и *Ch. orpio* в юго-восточной части Берингова моря.— Биология моря. Владивосток, 1976, вып. 1, с. 41—48.
- Тарвердиева М. И. Питание синего краба *P. platypus* в Беринговом море.— Биология моря, Владивосток, 1979, вып. 1, с. 53—57.
- Уголев А. М. Физиология и патология пристеночного пищеварения.— Л.: Наука, 1967.— 117 с.
- Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных.— М.: Наука, 1966.— 404 с.
- Филимонова Г. Ф. Функциональная морфология пищеварительной системы иглокожих.— Л.: Наука, 1979.— 119 с.
- Хайлов К. М. Об эволюции метаболических связей в сообществах морских организмов.— В кн.: Физиология морских животных.— М.: Наука, 1966, с. 92—106.
- Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море.— Киев: Наук. думка, 1971а.— 252 с.
- Хайлов К. М. Феномен прямого включения карбонатов, растворенных в морской воде, в биосинтез и рост мидий.— Океанология, 1971б, 11, вып. 3, с. 494—500.
- Хайлов К. М. Различия в использовании углерода разных физических и химических форм пищи на биосинтез и рост морских беспозвоночных.— В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных (9—11 окт., 1972, Севастополь). Тез. докл. науч. симпоз. Киев: Наук. думка, 1972, с. 222—224.
- Хайлов К. М., Бурлакова З. П. Определение концентрации растворенного органического вещества морской воды методом прямой ультрафиолетовой фотометрии.— В кн.: Тез. докл. IV Всесоюз. конф. по химии моря (Москва, 1968). М.: Наука, 1968, с. 86.
- Хайлов К. М., Горбенко Ю. А. Об участии сообществ перифитонных микроорганизмов в экологическом метаболизме в море: Методы исслед.— Океанология, 1967, 7, вып. 4, с. 718—727.
- Холодов В. И. Включение различных форм пищи в морфологические и биохимические компоненты тела *Strongylocentrotus droebachiensis*.— В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных (9—11 окт., 1972, Севастополь). Тез. докл. науч. симпоз. Киев: Наук. думка, 1972, с. 231—233.
- Холодов В. И. Потребление растворенных органических веществ морскими ежами *Strongylocentrotus droebachiensis*.— В кн.: Проблемы изучения и освоения природных ресурсов Севера (Апатиты, 1973). Тез. докл. науч. конф. Апатиты; Изд-во Кол. фил. АН СССР, 1973, с. 134—135.
- Холодов В. И. Ассимиляция различных форм пищи морскими ежами *Strongylocentrotus droebachiensis*.— Гидробиол. журн., 1975а, 11, № 6, с. 41—46.
- Холодов В. И. Трансформация различных форм пищи морскими ежами *Strongylocentrotus droebachiensis*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Севастополь, 1975б.— 22 с.
- Холодов В. И. Питание морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* многоклеточными водорослями.— Биология моря, Киев, 1978а, вып. 44, с. 74—86.

- Холодов В. И.* Энергетический баланс морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*, использующего разные формы пищи.— Биология моря, Киев, 1978б, вып. 44, с. 86—105.
- Холодов В. И., Сивцов В. В., Чербаджи И. И.* К вопросу о потреблении морскими ежами *Strongylocentrotus droebachiensis* водорослей и их метаболитов в зимнее время.— В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных (9—11 окт., 1972. Севастополь). Тез. докл. науч. симпоз. Киев: Наук. думка, 1972, с. 228—235.
- Холодов В. И., Половичев В. Н.* Исследование процессов потребления и ассимиляции органических веществ морским ежом *Strongylocentrotus droebachiensis*.— Биология моря, Киев, 1979, вып. 51, с. 77—87.
- Шорыгин А. А.* Иголокожие Баренцева моря.— Сб. тр./Мор. науч. ин-т, 1928, 3, вып. 4, с. 1—128.
- Яковлев С. Н.* Динамика нереста морских ежей *Strongylocentrotus intermedius* и *Strongylocentrotus nudus* в Японском море.— В кн.: Тез. докл. 1-го съезда сов. океанологов (20—25 июня, 1977. Москва). М.: Наука, 1977, с. 36—37.
- Anderson T. M.* Structure and function in the pyloric caeca of *Asterias forbesi*.— Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, 1953, 105, N 1, p. 47—61.
- Anderson T. M.* Studies on visceral regeneration in sea-stars. 1. Regeneration of pyloric caeca in *Henricia levinacula*.— Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, 1962, 122, N 2, p. 321—342.
- Anderson T. M.* Aspects of digestive physiology among echinoderms.— Proc. 16th Intern. Conf. Zool., 1963, 3, p. 124—129.
- Anderson T. M.* Aspects of nutritional physiology.— In: Physiology of Echinodermata. New York etc.: Intersci. publ., 1966, p. 329—357.
- Arnold D. S.* Local denaturation of the sublittoral frigate by the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*.— Can. Field — Nat., 1976, 90, N 2, p. 186—187.
- Beers C. D.* The ciliates of *Strongylocentrotus droebachiensis*: incidence, distribution in the host and division.— Biol. Bull., 1948, 94, N 1, p. 99—119.
- Beers C. D.* The obligate commensal ciliates of the *Strongylocentrotus droebachiensis*: occurrence and division in urchins of diverse ages: survival in sea water in relation to infectivity.— Biol. Bull., 1961, 121, N 1, p. 69—81.
- Bennet J., Giese A. C.* The annual reproductive and nutritional cycles in two western sea urchins.— Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, 1955, 109, N 2, p. 226—237.
- Berg W. E.* Kinetics of uptake and incorporation of valine in the sea urchin embryo.— Exp. Cell. Res., 1968, 49, N 3, p. 379—395.
- Bernard C.* Leçon sur les phénomènes de la vie.— Paris: Lacrampe fils et co., 1878.— 190 p.
- Bernard F. R.* Fichery and reproductive cycle of the red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus* in British Columbia.— J. Fish. Res. Board Can., 1977, 34, N 3, p. 604—610.
- Bernard F. R., Miller D. C.* Preliminary investigation the red sea urchin resources of British Columbia. Rep. 400, S. e.: Fish. Res. Board Can. Technol., 1973.— 37 p.
- Bertalanffy L. von* Metabolic types and growth types.— Amer. Natur., 1951, 85, N 820, p. 111—119.
- Birkeland C.* Interactions between a sea pen and seven of its predators.— Ecol. Monogr., 1974, 44, N 3, p. 211—232.
- Birkeland C., Chia Fu-shiang.* Recruitment risk, growth, age and predation in two population of sand dollars *Dendraster excentricus* (Eschscholtz).— J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1971, 6, N 3, p. 265—278.
- Boooloottian R. A.* The effect of temperature on gonadal growth of *Strongylocentrotus purpuratus*.— Anat. rec., 1960, 137, N 4, p. 342—343.
- Boooloottian R. A.* A histological study of the food canal of *Strongylocentrotus franciscanus*.— Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch., 1964, 11, N 2, p. 118—127.

- Booolootian R. A.* Reproductive physiology.— In: Physiology of Echinodermata. New York etc. : Intersci. publ., 1966, p. 561—613.
- Booolootian R. A., Giese A. C.* The effect of latitude on the reproductive activity of *Strongylocentrotus purpuratus*.— In: Intern. Oceanogr. Congr., 1959. New York, Publ. 67. Washington, 1959, p. 216—217. (Oceanogr. prepr. A. A. A.S.).
- Booolootian R. A., Giese A. C., Tucker J. S.* et al. A Contribution to the biology of a deep-sea echinoid, *Alloccentrotus fragilis* (Jackson).— Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, 1959, 116, N 2, p. 362—372.
- Booolootian R. A., Lasker R.* Digestion of brown algae and the distribution of nutrients in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*.— Comp. Biochem. and Physiol., 1964, 11, N 2, p. 273—289.
- Breen P. A.* Relation among lobster, sea urchins and kelp in Nova Scotia: Philosophie Doctor Thes. Dalhousie Univ., Halifax.— Nova Scotia, 1974.— 198 p.
- Breen P. A., Mann K. H.* Changing lobster abundance and the destruction of kelp beds by sea urchins.— Mar. Biol., 1976a, 34, N 2, p. 137—142.
- Breen P. A., Mann K. H.* Destructive grazing of kelp by sea urchins in Eastern Canada.— J. Fish. Res. Board Can., 1976b, 33, N 6, p. 1278—1283.
- Buchanan J. B.* The biology of *Echinocardium cordatum* (Echinodermata, Spatangoidae) from different habitat.— J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1966, 46, N 1, p. 97—114.
- Buchanan J. B.* Feeding and control of volume with in the tests of regular sea urchins.— J. Zool., 1969, 159, N 1, p. 51—64.
- Bull H. O.* The growth of *Psammechinus miliaris* under aquarium conditions.— Rep. Dove Mar. Lab., 1939, 3, N 6, p. 39—42.
- Camp D. K., Cobb S. P., van Breedveld J. F.* Over grazing of seagrasses by a regular urchin, *Lytechinus variegatus*.— Bio-Science, 1973, 23, N 1, p. 37—38.
- Campbell A. C., Laverack M. S.* The responses of pericellariae from *Echinus esculentus* (L.).— J. exp. Mar. Biol. Ecol., 1968, 2, N 3, p. 191—214.
- Campbell A. C., Dart J. K. G., Head S. M., Ormond R. F. G.* Observation on the activity of echinoid pedicellariae. I. Stem responses and their significance.— Mar. Behav. and Physiol., 1973, 2, N 1, p. 155—169.
- Carefoot T. H.* Growth and nutrition of *Aplysia punctata* feeding on a variety of marine algae.— J. Mar. Biol. Assoc U. K., 1967, 47, N 3, p. 565—589.
- Castro P.* Symbiosis between *Echinoecus pentagonus* (Echinoidea).— In: Aspects of the biology of symbiosis. Baltimore : Univ. Park press, 1971, p. 229—247.
- Caulley M.* Sur la structure et fonctionnement des gonades chez les Echinides.— Traveaux Station Zool., Wimereux, 1925, 9, p. 21—35.
- Chadwick H. C.* Regeneration of spines in *Echinus esculentus*.— Nature, London, 1929, 124, N 3205, p. 760—761.
- Christensen A. M.* Feeding biology of the sea-star *Astropecten irregylaris*.— Ophelia, 1970, 8, N 1, p. 1—134.
- Collier A.* The significance of organic compounds in sea water.— In: Trans. 18th North. Amer. Wildl. Conf., Wildlife Hanag. Inst. Washington, D. C., 1953, p. 217—245.
- Collier A.* Gulf of Mexico : Physical and chemical data from Alaska cruises. U. S. Fish and wildlife serv., Spec. sci. rep. fish.— Washington, D. C., 1958.— 249 p.
- Collier A., Ray S., Magnitsky W.* Preliminary note on naturally occurring organic substances in sea water affecting the feeding of oyster.— Science, 1950, 3, N 2876, p. 151.
- Collier A., Ray S., Magnitsky W., Bell J.* Effect of dissolved organic substances on oyster.— U. S. Fish. Bull., 1953, 54, N 2, p. 84—167.
- Conover R. J., Francis V.* The use of radioactive isotopes to measure the transfer of materials in aquatic food chains.— Mar. Biol., 1973, 18, N 4, p. 272—283.

- Cuénnot L.* Anatomie, étologie et systématique des Echinoderms.— *Traité zoologie*, 1948, 11, p. 3—272.
- Cutress B. M.* Observations on growth in *Eucidaris tribuloides* (Lamarck), with special reference to the origin of the oral primary spines.— *Bull. Mar. Sci.*, 1965, 15, N 5, p. 797—834.
- Dart J. K. G.* Echinoids, algal lawn and coral recolonization.— *Nature*, London, 1972, 239, N 5366, p. 50—51.
- Das P. K., Watts R. L., Watts P. C., Dimelow E. J.* Distribution, specificity and function of some proteases general esterases and cholinesterases from several species of starfish.— *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1971, 39, N 413, p. 979—997.
- Dawson E. Y., Neuschul M., Wildman R. D.* Seaweeds associated with kelp beds along Southern California and North-Western Mexico.— *Pacific Nat.*, 1960, 1, N 14, p. 1—81.
- Dayton P. K.* Experimental studies of algal canopy interactions in sea-otter dominated kelp community at Amchitka Island, Alaska.— *Fish. Bull.*, U. S., 1975, 73, N 3, p. 230—237.
- Dayton P. K., Dayton L. B.* Biological accommodation in the benthic community at McMurdo Sound, Antarctica.— *Ecol. Monogr.*, 1974, 44, N 2, p. 105—128.
- Dayton P. K., Rosenthal R. J., Mahen L. C.* Antezana. Population structure and foraging biology of the predaceous chilean asteroid *Meyenaster gelatinosus* and the escape biology of its prey.— *Mar. Biol.*, 1977, 39, N 4, p. 361—370.
- Dearborn J. H.* Reproduction in the nototheniid fish *Thematomus bernacchii* Boulenger at McMurdo, Sound Antarctica: Doct. diss. San Diego, 1965.— 244 p.
- Delaunay H.* L'excrétion azotée des invertébrés.— *Biol. Rev.*, 1931, 6, N 3, p. 265—301.
- Deutler F.* Über das Wachstum des Seeigelskellets.— *Zool. Jb. Abt. Anat. und Ontogenie Tierre*, 1926, 48, N 2, S. 119—200.
- Devéze L.* Contribution à l'étude de la nutrition des stades larvaires planctoniques. II. Mise en évidence de l'utilisation possible de contenu bactérien des eaux par les plutei de *Sphaerichinus granularis* (Lamarck), *Paracentrotus lividus* (Mortensen), et d'*Arbacia aequituberculata* (Blainville).— *Rec. Trav. sta. mar. d'endonne*, 1953, 8, N 3, p. 55—59.
- Dix T. G.* Larval life span of the echinoid *Evechinus chloroticus* (Val.).— *N. Z. J. Mar. and Freshwater Res.*, 1969, 3, N 1, p. 13—16.
- Dix T. G.* Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from different localities. I. General.— *N. Z. J. Mar. and Freshwater Res.*, 1970a, 4, N 2, p. 91—116.
- Dix T. G.* Biology of *Evechinus chloroticus* (Echinoidea: Echinometridae) from different localities. II. Movement.— *N. Z. J. Mar. and Freshwater Res.*, 1970b, 4, N 3, p. 267—277.
- Dix T. G.* Covering response of the echinoid *Evechinus chloroticus* (Val.).— *Pacif. Sci.*, 1970c, 24, N 2, p. 187—194.
- Durham J. W.* Mode of growth in some echinoids.— *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 1951, 62, N 6, p. 1455.
- Durham J. W.* Echinodermata.— In: *Treatise on Invertebrates paleontology/* Ed. by R. C. Moore. New York: Geol. Soc. Amer. Inc.; Univ. Kansas Press, 1966, 3, N 1, p. 270—295.
- Durham J. W., Melville R. V.* A classification of Echinoids.— *J. Paleontol.*, 1957, 31, N 1, p. 242—272.
- Duursma E. K.* The dissolved organic constituents of sea water.— In: *Chemical oceanography*. London; New York: Acad. press, 1965, p. 433—475.
- Ebert T. A.* A technique for the individual marking of sea urchins.— *Ecology*, 1965a, 46, N 1, p. 193—194.
- Ebert T. A.* Test diameter changes in natural populations of the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*.— *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 1965b, 46, N 1, p. 3—166.

- Ebert T. A. Local variations of the growth, feeding, regeneration and size structure in a natural population of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*: Philosophie Doctor Thes. Univ. Oregon.—Portland, 1966—133 p.
- Ebert T. A. Negative growth and longevity in the purple sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*.—*Science*, 1967a, 157, N 3788, p. 557—558.
- Ebert T. A. Growth and repair of spines in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*.—*Biol. Bull.*, 1967b, 133, N 1, p. 141—149.
- Ebert T. A. Growth rates of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spaine abrasion.—*Ecology*, 1968, 49, N 6, p. 1075—1090.
- Ebert T. A. A preliminary qualitative survey of the echinoid fauna of Keala-kekua and Honaunau Bays, Hawaii.—*Pacif. Sci.*, 1971, 25, N 1, p. 112—131.
- Ebert E. E. A food habits study of the southern sea otter, *Enhydra lutris ne-reis*.—*Calif. Fish and Game*, 1968, 54, N 1, p. 33—42.
- Ebling F. J., Hawkins A. D., Kitching J. A., Muntz L., Pratt V. M. The ecology of Lough Ine. XVI. Predation and diurnal migration in the *Paracentrotus* community.—*J. Animal Ecol.*, 1966, 35, N 3, p. 559—566.
- Elmhirst R. Habits of *Echinus esculentus*.—*Nature*. London, 1922, 110, N 3103, p. 67—68.
- Emlen J. M. Ecology, on evolutionary approach.—Addison-Wesley Publ. co, Inc., Reading, Mass., 1973.—493 p.
- Endean R. The coelomocytes and coelomic fluids.—In: *Physiology of Echinodermata*. New York; London; Sydney: Interscience, 1966, p. 301—328.
- Estes J. A., Palmisano J. F. Sea Otters: their role in structuring nearshore communities.—*Science*, 1974, 185, N 4123, p. 1058—1060.
- Farmanfarmaian A. The respiratory surface of the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*): Philosophie Doctor Thes. Stanford Univ.—San Diego (Cal.), 1959.—233 p.
- Farmanfarmaian A. Transport of nutrients in echinoderms.—In: *Proc. 16th Int. Cong. Zool.*, 1963a, vol. 1, p. 118—119.
- Farmanfarmaian A. Respiration in Echinoderms.—In: *Proc. 16th Int. Congr. Zool.*, 1963b, vol. 3, p. 123—124.
- Farmanfarmaian A. The respiratory physiology of Echinoderms.—In: *Physiology of Echinodermata*. New York etc.: Intersci., 1966, p. 245—266.
- Farmanfarmaian A., Giese A. C., Boolootian R. A., Bennet J. Annual reproductive cycles in four species of west coast Starfishes.—*J. Exp. Zool.*, 1958, 138, N 4, p. 355—367.
- Farmanfarmaian A., Phillips J. H. Digestion, storage and translocation of nutrients in the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*).—*Biol. Bull., Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 1962, 123, N 1, p. 105—120.
- Feder H., Christensen A. Aspects of asteroid biology.—In: *Physiology of Echinodermata*. New York; London; Sydney: Interscience, 1966, p. 87—127.
- Ferguson J. C. Nutrient transport in the starfish, *Asterias forbesi*, as studied with isolated digestive glands.—*Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 1962, 123, N 3, p. 482—483.
- Ferguson J. C. An autoradiographic study of the utilisation of free amino acids by Starfishes.—*Biol. Bull.*, 1967a, 133, N 2, p. 317—329.
- Ferguson J. C. Utilisation of dissolved nutrients by Starfishes.—*Biol. Bull.*, 1967b, 132, N 1, p. 161—173.
- Ferguson J. C. Feeding, digestion, and nutrition in Echinodermata.—In: *Chemical zoology*. New York: Acad. press, 1969, p. 71—100.
- Field J. G. Some observations on the release of dissolved organic carbon by the sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*.—*Limnol. and Oceanogr.*, 1972, 17, N 5, p. 759—761.
- Foreman R. E. Benthic community modification and recovery following extensive grazing by *Strongylocentrotus droebachiensis*.—*Helgoländ. wiss. Meeresunters*, 1977, 30, N 6, p. 468—484.
- Forster G. R. Underwater observations on the fauna of shallow rocky areas in the neighbourhood of Plymouth.—*J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1958, 37, N 3, p. 473—482.

- Forster G. R.* The ecology of *Echinus esculentus*. Qualitative distribution and rate feeding.— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1959, **38**, N 2, p. 361—373.
- Franssen J., Jeuniaux C.* Digestion de l'acide alginique chez les invertébrés.— *Cahiers biol. mar.*, 1965, **6**, N 1, p. 1—21.
- Fuji A.* Studies on the biology of the sea urchin. I. Superficial and histological gonadal changes in gametogenic process of two sea urchins *Strongylocentrotus nudus* and *Strongylocentrotus intermedius*.— *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1960a, **11**, N 2, p. 1—14.
- Fuji A.* Studies on the biology of the sea urchin. II. Size at first maturity and sexuality of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *Strongylocentrotus intermedius*.— *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1960b, **11**, N 2, p. 43—48.
- Fuji A.* Studies on the biology of the sea urchin. III. Reproductive cycle of two sea urchins, *Strongylocentrotus nudus* and *Strongylocentrotus intermedius* in Southern Hokkaido.— *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1960c, **11**, N 2, p. 49—57.
- Fuji A.* Studies on the biology of the sea urchin. IV. Histological observation of the food canal of *Strongylocentrotus intermedius*.— *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1961, **11**, N 4, p. 195—202.
- Fuji A.* Studies on the biology of the sea urchin. V. Food consumption of *Strongylocentrotus intermedius*.— *Jap. J. Ecol.*, 1962, **12**, N 5, p. 181—186.
- Fuji A.* On the growth of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus*.— *Bull. Jap. Soc. sci. fish.*, 1963, **29**, N 4, p. 118—126.
- Fuji A.* Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz).— *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1967, **15**, N 2, p. 83—160.
- Fuji A., Kawamura K.* Studies on the biology of the sea urchin. VI. Habitat structure and regional distribution of *Strongylocentrotus intermedius* on a rocky shore of Southern Hokkaido.— *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1970a, **36**, N 4, p. 755—762.
- Fuji A., Kawamura K.* Studies on the biology of the sea urchin. VII. Bio-economics of the population of *Strongylocentrotus intermedius* on a rocky shore of Southern Hokkaido.— *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1970b, **36**, N 4, p. 763—775.
- Fukushi T.* The external features of the development of the sea urchin: *Clyptocidaris crenularis* (Agassiz).— *Bull. Mar. biol. st. Asamushi*, 1960, **10**, N 1, p. 57—64.
- Giese A. C.* Comparative physiology: Annual reproductive cycles of marine invertebrates.— *A. rev. Physiol.*, 1959, **21**, N 3, p. 547—576.
- Giese A. C.* Further studies on *Alloentrotus fragilis*, a deep-sea echinoid.— *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 1961, **121**, N 1, p. 141—150.
- Giese A. C.* On the biochemical constitution of some Echinoderms.— In: *Physiology of Echinodermata*. New York etc. : Intersci., 1966, p. 757—797.
- Giese A. C., Farmanfarmaian A.* Resistance of the purple sea urchin to osmotic stress.— *Biol. Bull. mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 1963, **124**, N 1, p. 182—192.
- Giese A. C., Farmanfarmaian A., Hilden S., Doezema P.* Respiration during the reproductive cycle in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*.— *Biol. Bull., Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 1966, **130**, N 1, p. 192—201.
- Giese A. C., Greenfield L., Huang H., Farmanfarmaian A., Booloottian R. A., Lasker R.* Organic productivity in the reproductive cycle of the purple sea urchin.— *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 1958, **116**, N 1, p. 49—58.
- Giese A. C., Krishnaswamy S., Vasu B. S., Lawrence J.* Reproductive and biochemical studies on a sea urchin, *Stomopneustes variolaris* from Madras Harbor.— *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1964, **13**, N 3, p. 367—380.
- Giese A. C., Pearse J. S.* Reproduction of marine invertebrates. New York: Acad. press, 1974.— 41 p.
- Goodbody J.* The feeding mechanism in the sand dollar *Melita sexiesperforata* (Leske).— *Biol. Bull.*, 1960, **119**, N 1, p. 80—86.

- Greenfield L., Giese A. C., Farmanfarman A., Boolootian R. A.* Cyclic biochemical changes in several echinoderms.—*J. Exp. Zool.*, 1958, **139**, N 3, p. 507—524.
- Hagström B. E., Sunniva L.* Experimental studies of *Strongylocentrotus droebachiensis* and *Strongylocentrotus pallidus*.—*Sarsia*, 1967, **29**, N 2, p. 165—176.
- Hancock D. A.* The feeding behaviour of the sea urchin, *Psammechinus miliaris* (Gmelin) in the laboratory.—*Proc. Zool. Soc. London*, 1957, **129**, N 2, p. 255—261.
- Hargave B. T.* An energy budget for a deposit-feeding amphipod.—*Limnol. and Oceanogr.*, 1971, **16**, N 1, p. 99—103.
- Harvey G. W.* Microlayer collection from the sea surface: a new method and initial results.—*Limnol. and Oceanogr.*, 1966, **11**, N 4, p. 608.
- Hechmann R.* Entocommensal ciliates of sea urchins in Hawaii, initial observations.—*J. Protozool.*, 1961, **8**, N 1, suppl., p. 17—18.
- Herring P. J.* Observations on the distribution and feeding habits of some littoral echinoids from Zanzibar.—*J. Natur. Hist.*, 1972, **6**, N 2, p. 169—175.
- Hiestand W. A.* Oxygen consumption of *Thyone briareus* (Holothuroidea) as a function of oxygen tension and hydrogen ion concentration of surrounding medium.—*Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, 1940, **32**, N 2, p. 167—174.
- Hinegardner R. T.* Growth and development of the laboratory cultured sea urchin.—*Biol. Bull.*, 1969, **137**, N 3, p. 465—475.
- Hines J., Kenny R.* The growth of *Arachnoides placenta* (L.).—*Pacific. Sci.*, 1967, **21**, N 2, p. 230—235.
- Himmelman J. H.* Some aspects of the ecology of *Strongylocentrotus droebachiensis* in Eastern Newfoundland: M. sci. thesis.—Newfoundland, 1969.—125 p.
- Himmelman J. H., Steele D. H.* Foods and predators of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Newfoundland waters.—*Mar. Biol.*, 1971, **9**, p. 315—322.
- Hobson A. D.* Regeneration of the spines in sea urchins.—*Nature*, London, 1930, **125**, N 2, p. 160.
- Holland N. D.* An autoradiographic investigation of the purple sea urchin: Doct. diss. San Diego, 1965.—244 p.
- Holland N. D.* An autoradiographic investigation of tooth renewal in the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*).—*J. Exp. Zool.*, 1965, **158**, N 3, p. 275—282.
- Holland N. D., Nimitz S. A.* An autoradiographic investigation of the gut mucopolysaccharides of the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*).—*Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, Woods Hole, 1964, **127**, N 3, p. 280—293.
- Holland N. D., Giese A. C.* An autoradiographic investigation of the gonads of the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*).—*Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, Woods Hole, 1965, **128**, N 3, p. 241—258.
- Holland N. D., Holland L. Z.* A bibliography of Echinoderm biology, continuing Hyman's 1955 bibliography through 1965.—*Pubbl. staz. Napoli*, 1969, **37**, N 3, p. 441—543.
- Holland N. D., Ghiselin M. T.* An autoradiographic investigation of tooth renewal in sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*).—*Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, Woods Hole, 1970a, **138**, N 3, p. 286—305.
- Holland N. D., Ghiselin M. T.* Comparative study of gut mucous cell in thirty seven species of the class Echinoidea (Echinodermata).—*Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, Woods Hole, 1970b, **138**, N 3, p. 286—305.
- Holm-Hansen O., Strickland J. D. M., Williams P. M.* detailed analysis of biologically important substances in a profile of Southern California.—*Limnol. and Oceanogr.*, 1966, **11**, N 5, p. 548.
- Hyman L. H.* The Invertebrates. Vol. 4. Echinodermata: The Coelomate Bilateria.—New York: McGraw-Hill, 1955.—763 p.

- Hyman L. H.* Notes on the biology of the five-lunuled sand dollar.— *Biol. Bull.*, 1958, **114**, N 1, p. 54—56.
- Issacs J. D.* Potential trophic biomasses and trace-substance concentrations in unstructured marine food webs.— *Mar. Biol.*, 1973, **22**, N 2, p. 97—104.
- Jorde L. N., Klaverstad P. A.* The natural history of the Hardangerfjord. IV. The benthic algal vegetation.— *Sarsia*, 1963, **9**, N 1, p. 1—99.
- Jensen M.* The response of two sea urchins to the star *Marthasterias glacialis* (L.) and other stimuli.— *Ophelia*, 1966, **3**, N 2, p. 209—220.
- Jensen M.* Age determination of Echinoids.— *Sarcia*, 1969a, **37**, N 1, p. 41—44.
- Jensen M.* Breeding and growth of *Psammechinus miliaris* (Gmelin).— *Ophelia*, 1969b, **7**, p. 65—78.
- Johannes R. E., Coward S. J., Webb K. L.* Are dissolved amino acids an energy source for marine invertebrates.— *Comp. Biochem. and physiol.*, 1969, **29**, N 3, p. 283—288.
- Johannes R. E., Satomi M.* Measuring organic matter retained by aquatic invertebrates.— *J. Fish. Res. Board. Can.*, 1967, **24**, N 12, p. 2467—2470.
- Johansen K., Vadas R. L.* Oxygen uptake and responses to respiratory stress in sea urchins.— *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 1967, **132**, N 1, p. 16—22.
- Jones N. S., Kain J. M.* Subtidal algal colonization following the removal of *Echinus*.— *Helgol. Wiss. Meeresuntersuch*, 1967, **15**, N 5, p. 460—466.
- Kain J. M.* The biology of *Laminaria hyperborea*. VI. Some Norwegian population.— *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 1971, **51**, N 2, p. 387—408.
- Kain J. M., Jones N. S.* Algal colonization after removal of *Echinus*.— In: *Proc. Fifth Intern. Seaweed Symp. New York: Pergamon press*, 1966, p. 129—140.
- Kawamura K.* Ecological studies on the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, on the coast of Fundomari in the north region of Rebun Island.— *Sci. Rept Hokkaido Fish. Exp. Sta.*, 1964, **2**, N 1, p. 39—59.
- Kawamura K.* Ecological studies on the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, on the coast of Fundomari in the north region of Rebun Island (II).— *Sci. Rept Hokkaido Fish. Exp. Sta.*, 1965, **3**, N 1, p. 19—38.
- Kawamura K.* Fishery biological studies on a sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz).— *Sci. Rept Hokkaido fish exp. sta.*, 1973, **16**, N 1, p. 1—54.
- Kawamura K., Hayashi T.* Feeding and growth of *Strongylocentrotus intermedius*.— *J. Hokkaido Fish. Sci. Inst.*, 1965, **22**, N 1, p. 11—21.
- Kawamura K., Taki J.* Ecological studies on the sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, on the coast of Fandomari, in the north region of Rebun Island (III).— *Sci. Rept Hokkaido Fish. Exp. Sta.*, 1965, **4**, N 1, p. 22—40.
- Kelso D. P.* The ecology of *Echinometra eucunter* and *E. oblonga* (Echinoidea). Doctoral dissertation, university of Hawaii.— Honolulu, 1970.— 112 p.
- Kempf M.* Recherches d'ecologie compares sur *Paracentrotus lividus* et *Arbacia lixula*.— *Recl. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 1962, N 25, fasc. 39, p. 47—116.
- Khamala C. P. M.* Ecology of *Echinometra mathaei* (Echinoidea: Echinodermata) at Diani Beach, Kenya.— *Mar. Biol.*, 1971, **11**, N 2, p. 167—172.
- Kinney P. J., Groves J.* Particulate and dissolved organic matter in the American Basin of the Arctic ocean.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1971, **16**, N 1, p. 132—137.
- Kitching J. A., Ebling F. J.* The ecology of Lough Inr. XI. The control of algae by *Paracentrotus lividus* (Echinoidea).— *J. Animal. Ecol.*, 1961, **30**, N 3, p. 373—383.
- Kobayashi S., Taki J.* Calcification in sea urchins. I. A tetracycline investigation of growth of the mature test in *Strongylocentrotus intermedius*.— *Calcified. Tissue Res.*, 1969, **4**, N 2, p. 210—223.
- Koehler R., Bonnet A.* Documents pour servir à l'étude de la variation chez

- les Echinides. Variations des auricles chez quelques espèces des genres Echinometra, Heterocentrotus, Echinus, Paracentrotus et Sphaerechinus.— Bull. Inst. océanogr., 1944, 446, N 1, p. 1—24.
- Koller G. Versuche an marinen Wirbellosen über die Aufnahme gelöster Nährstoffe.— Z. vergl. Physiol., 1930, 11, N 4, p. 437—447.
- Kowal N. E. Models of elemental assimilation by invertebrates.— J. Theor. Biol., 1971, 31, N 3, p. 469—474.
- Koyama T. Organic compounds of sea water.— L. Ocean. Soc. Jap., 1962, suppl., p. 1—563.
- Krogh A. Dissolved substances as a food of aquatic organisms.— Biol. Rev., 1931, 6, N 1, p. 1—442.
- Lanf C., Mann K. H. Changes in sea urchin after the destruction of kelp beds.— Mar. Biol., 1976, 36, N 4, p. 321—326.
- Lange R. The osmotic adjustment in the echinoderm Strongylocentrotus droebachiensis.— Comp. Biochem. and Physiol., 1964, 13, N 2, p. 205—216.
- Larsson B. A. S. Scuba-studies on vertical distribution of Swedish rockybottom echinoderms: A methodological study.— Ophelia, 1968, 5, N 1, p. 137—156.
- Lasker R., Booloolian R. A. Digestion of the alga, *Macrocystis purifera*, by the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*.— Nature, London, 1960, 188, N 4756, p. 1130.
- Lasker R., Giese A. C. Nutrition of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*.— Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, 1954, 106, N 2, p. 328—340.
- Lawrence J. M. The effect of starvation on the lipid and carbohydrate levels of the gut tropical sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville).— Pacif. Sci., 1970, 24, N 4, p. 487—489.
- Lawrence J. M. On the relationships between marine plants and sea urchins.— Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1975, 13, N 3, p. 213—286.
- Lawrence J. M., Lawrence A. L., Holland N. D. Annual cycle in the size of the gut of the purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson).— Nature, London, 1965, 205, N 4977, p. 1238—1239.
- Leighton D. L. Studies of food preference in algivorous invertebrates of Southern California kelp beds.— Pacific. Sci., 1966, 20, N 1, p. 104—113.
- Leighton D. L. Miscellaneous ecological observations.— Kelp. Habitat Improvement Project. Calif. Inst. Technol., 1967, p. 41—54.
- Leighton D. L. A comparative study of food selection and nutrition in the abalone, *Haliotis refescens*, and sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*: Doct. diss. Univ. (Cal.). San Diego, 1968.— 197 p.
- Leighton D. L. Studies of food preference in algivorous invertebrates of Southern California kelp beds.— Nova Hedwigia, 1971, 32, p. 421—453.
- Leighton D. L., Jones L. G., North W. J. Ecological relationships between giant kelp and sea urchins in southern California.— In: Proc Fifth. Intern. Seaweed Symp. Oxford: Pergamon press, 1966, p. 141—153.
- Lewis J. B. The biology of the tropical sea urchin *Tripneustes esculentus* (Leske) in Barbados.— BWI. Can. J. Zool., 1958, 36, N 7, p. 607—621.
- Lewis J. B. The food of some deep-water echinoids from Barbados.— Bull. Mar. Sci., 1963, 13, N 4, p. 360—363.
- Lewis J. B. Feeding and digestion in the tropical sea urchin *Diadema antillarum*.— Can. J. Zool., 1964, 42, N 5, p. 549—557.
- Lewis J. B. Growth and breeding in the tropical echinoid *Diadema antillarum*.— Bull. Mar. Sci., 1966, 16, N 2, p. 151—158.
- Low C. J. Population biology of the giant red sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*: Ph. D. Thes., Univ. British Columbia.— Vancouver, 1975.— 20 p.
- Lowe E. F. Absorption efficiencies, feeding rates and food preferences of *Lytechinus variegatus* (Echinodermata: Echinoidea) for selected marine plants: Master's thesis, Univ. Southern Florida.— Tampa, 1974.— 97 p.
- Lowry L. F., Pearse J. S. Abalones and sea urchins in an area inhabited by sea otters.— Mar. Biol., 1973, 23, N 3, p. 213—219.

- Mann K. H.** Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. I. Zonation and biomass of seaweeds.— *Mar. Biol.*, 1972, 12, N 1, p. 1—10.
- Mann K. H.** Seaweeds: their productivity and strategy for growth.— *Science*, 1973, 182, N 4112, p. 975—981.
- Mann K. H., Breen P. A.** Relations between lobsters sea urchins and kelp beds.— *J. Fish. Res. Board. Can.*, 1972, 29, N 3, p. 603—609.
- Märkel K.** The morphology of sea urchin teeth. III. The teeth of the Diademata and Echinothuroidea (Echinodermata, Echinoidea).— *Z. Morph. Tiere*, 1969, 66, N 3, p. 189—211.
- Mathias P., Euzel L.** Recherches expérimentales sur résistance de quelques échinodermes aux variations de salinité de l'eau de mer.— In: 14th Int. Congr. Zool., Copenhagen, 6—8 august, 1953. Copenhagen, 1956, p. 446—447.
- Mauzey K., Birkeland C., Dayton P. K.** Feeding behaviour of asteroids and escape responses of their prey in the Puget Sound region.— *Ecology*, 1968, 49, N 5, p. 603—619.
- McGregor A. B., McInnes, Marsland E. A.** The teeth of the Echinoidea.— *Proc. Zool. Soc.*, London, 1956, 129, N 2, p. 255—262.
- McLean J.** Sublittoral ecology of kelp beds of the open coast area near Carmel, California.— *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, Woods Hole, 1962, 122, N 1, p. 95—114.
- McLean R. F.** Erosion of burrows in beachrock by the tropical sea urchin, *Echinometra lucunter*.— *Can. J. Zool.*, 1967, 45, N 3, p. 586—588.
- McPherson B. F.** Contributions to the biology of the sea urchin, *Tripneustes ventricosus*.— *Bull. Mar. Sci.*, 1965, 15, N 2, p. 228—244.
- McPherson B. F.** A contribution to the study of the productivity of the urchins *Tripneustes esculentus* and *Lytechinus variegatus*.— *Bull. Mar. Sci.*, 1968, 18, N 3, p. 400—443.
- McRae A.** *Evechinus chloroticus* (Val.), an endemic New Zealand echinoid.— *Trans. Roy. Soc. N. Z.*, 1959, 86, N 2, p. 205—267.
- Meyer H.** Die Atmung von Asterias und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Aussenfaktoren.— *Zool. Jber. (Abt. Zool.)*, 1935, 55, N 4, S. 349—398.
- Miller R. J., Mann K. H.** Ecological energetic of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. III. Energy transformations by sea urchins.— *Mar. Biol.*, 1973, 18, N 2, p. 99—114.
- Millot N., Vevers H. G.** Axial organ and fluid circulation in echinoids.— *Nature*, London, 1964, 204, N 4964, p. 1216—1217.
- Moore H. B.** A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Part I.— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1934, 19, N 2, p. 869—886.
- Moore H. B.** A comparison of the biology of *Echinus osculentus* in different habitats. Part. II.— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1935, 20, N 1, p. 109—128.
- Moore H. B.** The biology of *Echinocardium cordatum*.— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1936, 20, N 3, p. 655—672.
- Moore H. B.** A comparison of the biology of *Echinus esculentus* in different habitats. Part III.— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1937, 21, N 2, p. 711—719.
- Moore H. B.** The correlation of symmetry, color and spination in an urchin.— *Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb.*, 1965, 15, N 2, p. 245—254.
- Moore H. B.** Ecology of Echinoids.— In: *Physiology of Echinodermata*. New York etc.: Intersci. 1966, p. 73—86.
- Moore H. B., Jutare T., Bauer J. C., Jones J. A.** The biology of *Lytechinus variegatus*.— *Bull. Mar. sci. Gulf Caribb.*, 1963, 13, N 1, p. 23—53.
- Moore H. B., Jutare T., Jones J. A., McPherson B. F., Roper C. F. E.** A contribution to the biology of *Tripneustes esculentus*.— *Bull. Mar. Sci.*, 1963, 13, N 1, p. 267—281.
- Moore H. B., McPherson B. F.** A contribution to the study of the productivity of the sea urchins *Tripneustes esculentus* and *Lytechinus variegatus*.— *Bull. Mar. Sci.*, 1965, 15, N 4, p. 855—871.
- Mortensen Th.** A monograph of the Echinoidea, Copenhagen: Reitzel, 1928.— Vol., 1. 551 p.

- Mortensen Th.* A monograph of the Echinoidea. Copenhagen : Reitzel, 1935.— Vol. 2. 647 p.
- Mortensen Th.* On the vegetarian diet of some deep-sea echinoids.— Annot. Zool. Jap., 1938, 17, p. 225—228.
- Mortensen Th.* A monograph of the Echinoidea.— III. 1.— Copenhagen : Reitzel, 1940.— 370 p.
- Mortensen Th.* A monograph of the Echinoidea.— III. 2.— Copenhagen : Reitzel, 1943a.— 533 p.
- Mortensen Th.* A monograph of the Echinoidea.— III. 3.— Copenhagen : Reitzel, 1943b.— 446 p.
- Mortensen Th.* A monograph of the Echinoidea.— V. 2.— Copenhagen : Reitzel, 1951.— 593 p.
- Muntz L., Ebling F. J., Kitching J. A.* The ecology of Lough Ine. XIV. Predatory activities of large crabs.— J. Anim. Ecol., 1965, 34, N 2, p. 315—329.
- Nataf P. G.* Sur la croissance de *Paracentrotus lividus* et de *Psammechinus miliaris*.— Bull. mus., 1954, 2, N 26, p. 244—251.
- Nichols D.* Mode of life and taxonomy in irregular sea urchins.— Syst. Assoc., 1959a, 3, N 1, p. 61—80.
- Nichols D.* Changes in the chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms.— Phil. trans. Roy. Soc. London B, 1959b, 242, p. 347—437.
- Nichols D.* Echinoderms.— London, Hutchinson, 1962a.— 200 p.
- Nichols D.* Differential selection in population of heart urchin.— Syst. Assoc., 1962b, 4, N 2, p. 105—118.
- Nichols D.* Echinoderms: experimental and ecological.— Oceanogr. mar. biol. ann. rev., 1964, 2, N 6, p. 393—423.
- North W. J.* Kelp habitat improvement project. final report.— California : Calif. Inst. Mar. Res., 1963.— 123 p.
- North W. J.* Urchin predation.— In: Kelp habitat improvement project. Los Angeles : California : Inst. Technology, 1965, p. 57—61.
- North W. J.* A review of studies supporting sea urchin control as a means of restoring kelp beds.— In: Kelp habitat improvement project : Ann. rept 1973—1974. California, 1974, p. 95—108.
- Nusbaum-Hilarowicz J., Oxner T.* Contribution à l'étude de la régénération chez les Échinides.— Bull. Inst. Océanogr., 1917, 325, N 1, p. 1—8.
- Ogden J. C., Brown R. A., Salesky N.* Grazing by the echinoid *Diadema antillarum* Philippi: formation of halos around West India patch reefs.— Science, 1973, 182, N 4113, p. 715—717.
- Ogura N.* The relation between dissolved organic carbon and apparent oxygen utilisation in the Western North Pacific.— Deep-Sea Res., 1970, 17, N 4, p. 221—231.
- Ogura N.* Molecular weight fractionation of dissolved organic matter in coastal seawater by ultrafiltration.— Mar. Biol., 1974, 24, N 4, p. 305—312.
- Ogura N., Hanya T.* Ultraviolet absorption of the sea water in relation to organic and inorganic material.— Int. J. Oceanol. and Limnol., 1967, 1, p. 91.
- Onoda K.* On the orientation of the regular sea urchin *Heleocidaris crassipina*.— Jap. J. Zool., 1933, 5, N 2, p. 159—164.
- Ormond R. F. G., Campbell A. C.* Observations on *Acanthaster planci* and other coral reef echinoderms in the Sudanese Red Sea.— Symp. Zool. Soc. London, 1971, 28, N 5, p. 433—454.
- Paine R. T., Vadas R. L.* The effect of grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp. on benthic algal populations.— Limnol. and Oceanogr., 1969, 14, N 5, p. 710—719.
- Parker G. H.* On ceartian feeding habits of the sea urchin *Arbacia*.— Amer. Natur., 1932, 66, N 1, p. 95—96.
- Pearse J. S.* Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. I. The echinoids *Prionocidaris baculosa* (Lamarck) and *Loveinia elongata* (Gray).— Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 1969a, 19, N 2, p. 323—350.

- Pearse J. S.* Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. II. The echinoid *Echinometra mathaei* (de Blainville).— *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.*, 1969b, 19, N 3, p. 580—613.
- Pearse J. S.* Reproductive periodicities of Indo-Pacific invertebrates in the Gulf of Suez. III. The echinoid *Diadema setosum* (Leske).— *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.*, 1970, 20, N 4, p. 697—720.
- Pearse J. S., Clark M. E., Leighton D. L., Mitchell C. T., North W. J.* Marine waste disposal and sea urchin ecology.— In: *Annal Report of the Kelp Habitat Improvement Project, 1969—1970*. Los Angeles : California Institute of Technology, 1970, p. 1—87.
- Pearse J. S., Costa D. P., Yellin M. B., Agegian C. R.* Localized mass mortality of red sea urchins, *Strongylocentrotus franciscanus*, near Santa Cruz, California.— *Fish. Bull. U. S.*, 1977, 75, N 7, p. 645—648.
- Pearse J. S., Giese A. C.* Food reproduction and organic constitution of the common antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri* (Meissner).— *Biol. Bull.*, 1966, 130, N 3, p. 387—401.
- Pears J. S., Hines A. H.* Expansion of a Central California kelp forest following the mass mortality of sea urchins.— *Mar. Biol.*, 1979, 51, N 1, p. 83—91.
- Pearse J. S., Pearse V. B.* Marine waste-disposal and sea urchin ecology.— *Mar. Biol.*, 1973, 19, N 4, p. 281—284.
- Pearse J. S., Phillips B. F.* Continuous reproduction in the Indo-Pacific sea urchin *Echinometra mathaei* at Rottneest Island, Western Australia.— *Austral. J. Mar. and Freshwater Res.*, 1968, 19, N 2, p. 161—172.
- Péquignat E.* Observations comparées sur les caractères et le comportement des cellules mobiles dans le sang et les tissus de *Psammechinus miliaris* et d'*Echinocardium cordatum*: Role du tissu hémal.— *Bull. Soc. Linnéene de Normandie*, 1966a, 7, N 10, p. 222—238.
- Péquignat E.* «Skin digestion» and epidermal absorption in irregular and regular urchins and their probable relation to the outflow of spherulo-coelomocytes.— *Nature*, London, 1966b, 210, N 5034, p. 397—399.
- Péquignat E.* Sur l'absorption et l'utilisation de molécules dissoutes ainsi que des particules en suspension par les oursins réguliers et irréguliers.— *C. r. Soc. biol.*, 1969, 163, N 2, p. 100—104.
- Péquignat E.* Biologie des *Echinocardium cordatum* de la Baie de Seine. Nouvelles recherches sur la digestion et l'absorption cutanées chez les Echinides et Stellerides.— *Forma et functio*, 1970, 2, N 2, p. 121—168.
- Péquignat E.* Some new data on skin digestion and absorption in urchins and sea stars (*Asterias* and *Henricia*).— *Mar. biol.*, 1972, 12, N 1, p. 28—41.
- Péquignat E., Tiffon Y.* Mise en évidence d'une activité anolytolytique cutanée chez les Echinides.— *C. r. Acad. sci. D.*, 1967, 264, p. 3014—3015.
- Percy J. A.* Thermal acclimatization and acclimation in the echinoid *S. droebachiensis*: *Doct. diss. Memorial univ. Newfoundland*. St. Johns.— Newfoundland, 1971.— 251 p.
- Percy J. A.* Thermal adaptation in the Boreo-Arctic echinoid *Strongylocentrotus droebachiensis*. I. Seasonal acclimatization of respiration.— *Physiol. Zool.*, 1972, 45, N 4, p. 277—289.
- Philip G. M.* Classification of Echinoids.— *J. Paleontol.*, 1965, 39, N 1, p. 45—62.
- Physiology of Echinodermata*/Ed. by R. A. Boolootian.— New York etc.: Intersci. publ., 1966.— 822 p.
- Plunkett M. A., Rakestraw N. W.* Dissolved organic matter in the sea: Papers in marine biol. and oceanogr.— *Deep-sea Res.*, 1955, 3, suppl., p. 3—157.
- Putter A.* Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer.— *Jena : Fischer*, 1909, S. 214.
- Randall J. E.* Grazing effect on sea grasses by herbivorous reef fishes in the West Indies.— *Ecology*, 1965, 46, N 2, p. 255—260.
- Randall J. E., Schroeder R. E., Stark W. A.* Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*.— *Caribb. J. Sci.*, 1964, 4, N 3, p. 421—433.

- Ricketts E. F., Calvin J.* Between Pacific Tides.— California : Stanford Univ. press, 1962.— 516 p.
- Ricklefs R. E.* Ecology.— Newton : Chiron press, 1973.— 861 p.
- Russel-Hunter W. D.* Aquatic productivity: an introduction to some basic aspects of biological oceanography and limnology.— London, 1970.— 306 p.
- Sammarco P. W., Levinton J. S., Ogden J. C.* Grazing and control of coral reef community structure by *Diadema antillarum* Philippi (Echinodermata : Echinoidea): a preliminary study.— J. Mar. Res., 1974, 32, N 1, p. 47—53.
- Sharp D. T., Gray C.* Studies on affecting the local distribution of two sea urchins, *Arbacia punctulata* and *Lytechinus variegatus*.— Ecology, 1962, 43, N 2, p. 307—313.
- Shepherd S. A.* Competition between sea urchins and abalone.— Australia Fish., 1973, 32, N 1, p. 4—7.
- Sieburth J. McN.* Bacteriological samples for air-water and watersediment interfaces.— In: Trans-joint. Conf. ocean sci. ocean Ing. Washington MTS—ALSO, 1965, p. 1064.
- Sinclair A. N.* Observations on the behaviour of sea urchins.— Australia mus. mag., 1959, 13, N 1, p. 3—8.
- Southward A. J., Southward E. C.* Observation on the role of dissolved organic in the nutrition of benthic invertebrates. III.— Sarsia, 1972, 50, N 1, p. 29—46.
- Steen J. B.* Comparative aspects respiratory of sea urchins.— Acta physiol. scand., 1965, 63, N 2, p. 164—170.
- Stephens G. C.* Uptake of glucose from solution by the solitary coral *Fungia*.— Science, 1960, 131, N 3407, p. 1532.
- Stephens G. C.* Uptake of organic material by aquatic invertebrates. I. Uptake of glucose by the solitary coral, *Fungia scularia*.— Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, 1962, 123, N 4, p. 648—659.
- Stephens G. C.* Uptake of organic material by aquatic invertebrates. II. Accumulation of amino acids by the Bamboo worm, *Clymenella torquata*.— Comp. Biochem. and Physiol., 1963, 10, N 2, p. 191—202.
- Stephens G. C.* Uptake of organic material by aquatic invertebrates. III. Uptake of glycine by brackish-water annelides.— Biol. Bull., 1964, 126, N 2, p. 150—162.
- Stephens G. C.* Dissolved organic matter as a potential source of nutrition of marine organisms.— Zoologica, 1968, 8, N 1, p. 95—106.
- Stephens G. C., Kerr N. S.* Uptake of phenylalanine by *Totra Hymena pyriformis*.— Nature, London, 1962, 194, N 4833, p. 1094.
- Stephens G. C., Shinske R. A.* Uptake of amino acids from sea water by ciliary-mucoid filter feeding animals.— Biol. Bull., 1957, 111, N 3, p. 356—357.
- Stephens G. C., Shinske R. A.* Amino acid uptake in marine invertebrates.— Biol. Bull., 1958, 115, N 4, p. 341—342.
- Stephens G. C., Shinske R. A.* Uptake of amino acids by invertebrates.— Limnol. and Oceanogr., 1961, 6, N 2, p. 175—177.
- Stephens G. C., Virkar R. A.* Uptake of organic material by aquatic invertebrates. IV. The influence salinity on the uptake of amino acids by the brittle star, *Ophiactis arenosa*.— Biol. Bull., 1966, 131, N 1, p. 172—185.
- Stevenson R. A., Ufret S. L.* Iron, manganese and nickel in skeletons and food of the sea urchins *Triploneustes esculentus* and *Echinometra lucunter*.— Limnol. Oceanogr., 1966, 11, N 1, p. 11—17.
- Stott F. C.* The spawning of *Echinus esculentus* and some change in gonad composition.— J. Exp. Biol., 1931, 8, N 2, p. 133—150.
- Stott F. C.* The food canal of the sea urchin *Echinus esculentus* and its functions.— Proc. Zool. Soc., London, 1955, 125, N 1, p. 63—86.
- Strahmann R. R.* The feeding behaviour of planktotrophic echinoderm larvae: mechanisms, regulation and rates of suspension-feeding.— J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1971, 6, N 2, p. 109—160.

- Strickland J. D. H.* Production of organic matter in the primary stages on the marine food chain.— In: Chemical oceanography. London; New York: Acad. press, 1965.
- Sumich J. L., McCauley J. E.* Growth of sea urchin *Alloccentrotus fragilis* of the Oregon coast.— *Pacif. Sci.*, 1973, 27, N 2, p. 156—167.
- Swan E. F.* Regeneration of spines by sea urchins of the genus *Strongylocentrotus*.— *Growth*, 1952, 16, N 1, p. 27—35.
- Swan E. F.* Growth and variation in sea urchins of York, Maine.— *J. Mar. Res.*, 1958, 17, N 5, p. 505—522.
- Swan E. F.* Some observations on the growth rate of sea urchins in the genus *Strongylocentrotus*.— *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, 1961, 120, N 3, p. 420—427.
- Swan E. F.* Evidence suggesting the existence of two species of *Strongylocentrotus* (Echinoidea) in the northwest Atlantic.— *Can. J. Zool.*, 1962, 40, N 7, p. 1211—1222.
- Tegner M. J., Dayton P. K.* Sea urchin recruitment patterns and implications of commercial fishing.— *Science*, 1977, 196, N 5, p. 324—326.
- Thornton I. W. B.* Diurnal migrations of the echinoid *Diadema setosum* (Leske).— *Brit. Anim. Behav.*, 1956, 4, N 2, p. 143—146.
- Torson G.* Nordic collaboration on marine biology: Spec. issue.— *Helsingor: Mar. Biol. Lab.*, 1964.— 13 p.
- Turner V. G.* Some aspects of development in two echinoids.— *Amer. Zool.*, 1965, 5, N 1, p. 33.
- Ulbricht R. J., Pritchard A. W.* Effect of temperature on the metabolic rate of sea urchins.— *Biol. Bull.*, 1972, 142, N 1, p. 178—185.
- Ursin E.* A quantitative investigation of the echinoderm fauna of the central North Sea.— *Meddland. Kommn. Hav. N. S.*, 1960, 2, N 1, p. 1—204.
- Vadas R. L.* The ecology of *Agarum* and the kelp bed community: Doct. diss.— *Seattle*, 1968.— 280 p.
- Vadas R. L., Grant W. S.* Ecological implications of culture studies on *Nereocystis leutkeana*.— *Bull. Ecol. Soc. Amer.*, 1973, 24, N 1, p. 34.
- Vadas R. L.* Preferential feeding: an optimization strategy in sea urchins.— *Ecol. Monogr.*, 1977, 47, N 4, p. 337—371.
- Vasseur E.* *Strongylocentrotus pallidus* (Jars) and *Strongylocentrotus droebachiensis* (Muller) distinguished by means of sperm-agglutination with egg-water and ordinary morphological characters.— *Acta borealia A*, 1951, 2, N 1, p. 3—16.
- Vasseur E.* Geographic variation in the Norwegian sea-urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis* and *Strongylocentrotus pallidus*.— *Evolution, Lancaster*, 1952, 6, N 2, p. 87—100.
- Vinogradov A. P.* Elementary chemical composition of marine organisms.— *New Haven: Yale Univ.*, 1953.— 647 p.
- Walford L. A.* A new graphical method of describing the growth of animals.— *Biol. Bull.*, 1946, 135, N 2, p. 141—147.
- Wangersky P. J.* Isolation of ascorbic acid and ramosides from sea water.— *Science*, 1952, 115, N 2999, p. 685.
- Wangersky P. J.* Organic chemistry of sea water.— *Amer. Sci.*, 1965, 53, N 3, p. 1—358.
- Webb K. L., Wood L.* Improved techniques for analysis for free amino acids in sea water.— In: *Automatica in analytical chemistry: Techn. Symp. I.* New York, 1967, p. 1—440.
- Webster S. K.* Oxygen consumption in Echinoderms from several geographical locations with particular reference to the Echinoidea.— *Biol. Bull.*, 1975, 148, N 2, p. 157—164.
- Webster S. K., Giese A. C.* Oxygen consumption of the purple sea urchin with special reference to the reproductive cycle.— *Biol. Bull.*, 1975, 148, N 2, p. 165—180.
- Weese A. O.* The food and digestive processes of *Strongylocentrotus droebachiensis*.— *Publ. Puget Sound Biol. St.*, 1926, 5, N 2, p. 165—179.

- West A. B., Jeal F.* Absorption of nutrients by the urchin *Paracentrotus lividus*.— Proc. Challenger Soc., 1973, 4, N 2, p. 122—123.
- Wetzel R. G.* Dissolved organic compounds and their utilization in two Marl lakes.— Hidrol. kölz., 1967, 47, N 3, p. 298—309.
- Williams P. M.* Sea surface chemistry: organic carbon, nitrogen and phosphorus in surface films and subsurface waters.— Deep-sea Res., 1967, 5, N 1, p. 38.
- Williams P. M.* The distribution and cycling of organic matter in the ocean.— In: Organic compounds in aquatic environments. New York, 1971, p. 145—163.
- Yellin M. B., Agegian C. R., Pearse J. C.* Ecological benchmarks in the Santa Cruz County kelp forests before the re-establishment of sea otters.— Tech. rep. Cent. costl. Mar. Stud. Univ. Calif. S. Cruz., 1977, 6, N 1, p. 1—125.
- Yoshida M.* Some observations on the maturation of the sea urchin, *Diadema setosum*.— Annot. Zool. Jap., 1952, 25, N 3, p. 265—271.

Список видов морских ежей подкласса Regularia

Отряд LEPIDOCENTROIDA

Семейство Echinothuriidae

1. *Araeosoma owstoni*
2. *A. fenestratum*
3. *A. tessellatum*
4. *A. splendens*
5. *A. parviungulatum*
6. *Asthenosoma ijimai*
7. *A. varium*
8. *Hapalosoma pellucidum*
9. *Phormosoma bursarium*
0. *P. placenta*
1. *Hygrosoma petersi*
2. *H. luculentum*
3. *H. hoplacantha*

Отряд CIDAROIDA

Семейство Cidaridae

14. *Aporocidaris milleri*
15. *Acanthocidaris hastigera*
16. *Cidaris cidaris*
17. *C. abyssicola*
18. *Phyllacanthus dubius*
19. *Eucidaris thouarsi*
20. *E. tribuloides*
21. *E. metularia*
22. *Goniocidaris umbraculum*
23. *G. biserialis*
24. *G. mikado*
25. *G. clypeata*
26. *G. crassa*
27. *G. australiae*
28. *Hesperocidaris panamensis*
29. *Histocidaris australiae*
30. *H. formosa*
31. *H. elegans*
32. *Porocidaris purpurata*
33. *Plococidaris verticillata*

34. *Prionocidaris hawaiiensis*
35. *Prionocidaris bispinosa*
36. *Treticidaris spinosa*
37. *Rhopalocidaris gracilis*
38. *R. rosea*
39. *Stereocidaris grandis*
40. *S. hawaiiensis*
41. *S. purpurascens*
42. *S. sulcatispinis*
43. *S. indica*
44. *S. leucacantha*
45. *S. sceptriferoides*
46. *S. japonica*
47. *Stylocidaris affinis*
48. *S. reini*
49. *S. conferta*
50. *S. calacantha*
51. *S. bracteata*
52. *S. maculosa*
53. *S. tiara*

Отряд AULODONTA

Семейство Diadematidae

54. *Diadema setosum*
55. *D. savignyi*
56. *D. antillarum*
57. *Centrostephanus nitidus*
58. *C. coronatus*
59. *C. rogersii*
60. *C. longispinus*
61. *Astropyga magnifica*
62. *A. radiata*
63. *A. pulvinata*
64. *Eremopyga debilis*
65. *E. denudata*
66. *Chaetodiadema mauritiense*
67. *C. keiense*
68. *Goniodiadema mauritiense*
69. *Exinothrix diadema*
70. *E. calamaris*

Семейство **Micropygidae**

- 71. *Micropyga violacea*
- 72. *M. tuberculata*

Семейство **Aspidodia ematidae**

- 73. *Aspidodiadema tonsum*
- 74. *A. mejerei*
- 75. *Pleisodiadema indicum*

Отряд **STIRODONTA**

Семейство **Arbaciidae**

- 76. *Arbacia lixula*
- 77. *A. punctulata*
- 78. *Pygmaeocidaris prionigra*
- 79. *Coelopleurus foridana*
- 80. *C. maculatus*
- 81. *Caenopodina mirabilis*

Семейство **Saleniidae**

- 82. *Salenia cincta*
- 83. *S. goesiana*
- 84. *Salenocidaris varispina*

Семейство **Phymosomatoida**

- 85. *Glyptocidaris crenularis*
- 86. *Stomopneustes variolaris*

Отряд **CAMARODONTA**

Семейство **Echinidae**

- 87. *Echinus esculentus*
- 88. *E. acutus*
- 89. *E. gilchristi*
- 90. *E. elegans*
- 91. *E. alexandri*
- 92. *E. anchistus*
- 93. *E. lucidus*
- 94. *E. gracillis*
- 95. *E. atlanticus*
- 96. *E. tylodes*
- 97. *E. affinis*
- 98. *Psammechinus miliaris*
- 99. *P. microtuberculatus*
- 100. *Paracentrotus lividus*
- 101. *Polyechinus agulhensis*
- 102. *Parechinus angulosus*
- 103. *Sterechinus dentifer*
- 104. *S. neumayeri*
- 105. *Loxechinus albus*

Семейство **Strongylocentrotidae**

- 106. *Strongylocentrotus droebachiensis*
- 107. *Strongylocentrotus pallidus*
- 108. *S. purpuratus*
- 109. *S. intermedius*
- 110. *S. nudus*
- 111. *S. franciscanus*
- 112. *S. echinoides*
- 113. *S. pulchellus*
- 114. *S. polyacantus*
- 115. *Alloccentrotus fragilis*
- 116. *Hemicentrotus pulcherrimus*

Семейство **Echinometridae**

- 117. *Echinometra lucunter*
- 118. *E. insularis*
- 119. *E. mathaei*
- 120. *E. viridis*
- 121. *E. oblonga*
- 122. *E. vanbrunti*
- 123. *Anthocidaris crassispina*
- 124. *Evechinus chloroticus*
- 125. *Echinostrephus molaris*
- 126. *Selenechinus armatus*
- 127. *Pachycentrotus australiae*
- 128. *Heterocentrotus trigonarius*
- 129. *H. mammillatus*
- 130. *Heliocidaris tuberculata*
- 131. *H. erythrogramma*
- 132. *Colobocentrotus aratus*
- 133. *C. mertensi*

Семейство **Temnopleuridae**

- 134. *Temnopleurus reevesi*
- 135. *T. toreumaticus*
- 136. *T. michaelsoni*
- 137. *T. apodus*
- 138. *T. decipiens*
- 139. *Amblypneustes ovum*
- 140. *A. formosus*
- 141. *A. pachistus*
- 142. *A. grandis*
- 143. *Salmaciella oligopora*
- 144. *S. dussumieri*
- 145. *S. erythraxis*
- 146. *Asterechinus elegans*
- 147. *Holopneustes inflatus*
- 148. *H. porosissimus*
- 149. *Genocidaris maculata*
- 150. *Desmechinus rufus*
- 151. *D. versicolor*
- 152. *Mespilia globulus*
- 153. *Microcyphus kiensis*
- 154. *M. annulatus*
- 155. *M. olivaceus*
- 156. *M. rousseaui*

157. *Salmacis belli*
158. *S. roseo-viridis*
159. *S. bicolor*
160. *S. virgulata*
161. *S. rubricincta*
162. *S. sphaeroides*
163. *Opechinus albus*
164. *O. variabilis*
165. *Orechinus monolini*
166. *Pseudechinus albocinctus*
167. *Prionechinus forbesianus*
168. *P. sagittiger*
169. *Temnotrema sculptum*
170. *T. reticulatum*
171. *Trigonocidaris albus*
172. *T. indica*
173. *T. micropora*

Семейство **Toxopneustidae**

174. *Lytechinus euerces*
175. *L. anamesus*
176. *L. semituberculatus*
177. *L. panamensis*
178. *L. variegatus*
179. *Toxopneustes pileolus*
180. *T. elegans*
181. *T. roseus*
182. *Tripneustes gratilla*
183. *T. ventricosus*
184. *Gymnechinus epistichus*
185. *G. robillardii*
186. *Cyrtechinus verruculatus*
187. *Sphaerechinus granularis*
188. *Nudechinus ambonensis*
189. *N. scotiopremus*
190. *N. darnleyensis*
191. *Pseudocentrotus depressus*
192. *Pseudoboletia atlantica*

Приложение II

Список кормовых объектов правильных морских ежей

**Algae**

1. *Laminaria saccharina*
2. *L. digitata*
3. *L. longicuris*
4. *L. angustata*
5. *L. sp.*
6. *Alaria esculenta*
7. *Fucus sp.*
8. *Askophyllum nodosum*
9. *Desmarestia aculeata*
10. *Cladophora sp.*
11. *Dictyosiphon sp.*
12. *Spogomorpha sp.*
13. *Rhodimonia palmata*
14. *Holosaccion sp.*
15. *Monostroma sp.*
16. *Urospora sp.*
17. *Polysiphonia sp.*
18. *Corallina officinalis*
19. *Ulva sp.*
20. *Ptilota sp.*
21. *Thalassia sp.*
22. *Chondrus crispus*
23. *Nereocystis luetkeana*
24. *Macrocystis pyrifera*
25. *Postelsia palmaeformis*
26. *Hedophyllum sessile*
27. *Iridophycus flaccidum*
28. *Iridophycus splendens*
29. *Gigartina papillata*
30. *Porphyra sp.*
31. *Phyllospadix sp.*
32. *Egregia laevigata*
33. *Petalonia fascia*
34. *Halidrys dioica*
35. *Herposiphonia secunda*
36. *Jania sp.*
37. *Coelothrix irregularis*
38. *Dictyota sp.*
39. *Syringodium filiforme*
40. *Lyngbya sp.*
41. *Fosliella farinoso*
42. *Halimenda sp.*
43. *Gelidiella sp.*
44. *Chondria sp.*
45. *Cladophoropsis membranacea*
46. *Caulerpa vickersiae*
47. *Sphaecelaria sp.*
48. *Ceramium sp.*
49. *Enteromorpha lingulata*
50. *Griffithsia tenuis*
51. *Griffordia sp.*
52. *Taenioma sp.*
53. *Wurdemannia sp.*
54. *Phaeostroma sp.*
55. *Pocockiella variegata*
56. *Centroceras sp.*
57. *Erythrotrichia carnea*
58. *Falkenbergia hildebrandia*
59. *Goniotrichum alsidi*
60. *Wrangelia sp.*

61. Oscillatoria sp.  
 62. Diatomea  
 63. Морские травы  
 64. Chlorophyta  
 65. Phaeophyta  
 66. Rhodophyta  
 67. Corallinaceae  
 68. Эпифиты  
 69. Остатки неопределенных водорослей  
 70. Lithophyllum sp.  
 71. Zonaria sp.  
 72. Padina sp.  
 73. Saccorhiza sp.  
 74. Iridaea  
 75. Enteromorpha sp.  
 76. Posidonia sp.  
 77. Codium sp.  
 78. Ceramium sp.  
 79. Cystoseira sp.  
 80. Sargassum sp.  
 81. Dictyopterus sp.  
 82. Синие-зеленые  
 83. Amphizoa sp.  
 84. Laurencia sp.  
 85. Carpophyllum sp.  
 86. Ecklonia sp.  
 87. Callithamnion sp.  
 88. Platythamnion sp.  
 89. Pylaiella sp.  
 90. Pelagophycus sp.  
 91. Pterygophora sp.  
 92. Суматере sp.  
 93. Chaetomorpha sp.  
 94. Heterochordaria sp.

95. Scytosiphon sp.  
 96. Agarum sp.  
 97. Neodilsea sp.

#### Animalia

98. Hydroidae  
 99. Crustacea  
 100. Rhisopoda  
 101. Pylayella littorina  
 102. Balanus balanoides  
 103. Mytilus edulis  
 104. Lacuna vincta  
 105. Spongia  
 106. Foraminifera  
 107. Gastropoda  
 108. Bryozoa  
 109. Anthozoa  
 110. Echinoidea  
 111. Ophiuroidea  
 112. Comatulidea  
 113. Особи своего вида  
 114. Polyzoa  
 115. Mollusca  
 116. Tunicata  
 117. Polychaeta  
 118. Balanus sp.  
 119. Annelides  
 120. Трупы животных  
 121. Весь перифитон (безвыборочно)  
 122. Другие объекты  
 123. Известковые обломки  
 124. Детрит  
 125. Листья наземных растений  
 126. Неопределенная масса растительного происхождения

### Приложение III

Исходные данные для расчета уравнения регрессии. Матрица условий и результатов наблюдений по накоплению РОВ морскими ежами. *S. droebachiensis*

№	X <sub>0</sub>	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	X <sub>3</sub>	X <sub>4</sub>	X <sub>5</sub>	$\bar{Y}$	№	X <sub>0</sub>	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	X <sub>3</sub>	X <sub>4</sub>	X <sub>5</sub>	$\bar{Y}$
1	1	2	1	8,0	2,1	24	0,139	21	1	0	1,20	19,6	9,5	24	0,512
2	1	5	1	8,0	2,1	24	0,279	22	1	10	2,68	19,6	9,5	24	0,387
3	1	10	1	8,0	2,1	24	0,477	23	1	10	4,69	19,6	9,5	24	0,340
4	1	20	1	8,0	2,1	24	0,504	24	1	10	6,72	19,6	9,5	24	0,334
5	1	40	1	8,0	2,1	24	0,605	25	1	10	1	5,0	1,2	1	0,074
6	1	1	1	5,0	4,0	24	0,015	26	1	10	1	5,5	1,2	3	0,099
7	1	5	1	5,0	4,0	24	0,137	27	1	10	1	3,7	1,2	6	0,159
8	1	10	1	5,0	4,0	24	0,240	28	1	10	1	3,0	1,2	12	0,276
9	1	20	1	5,0	4,0	24	0,530	29	1	10	1	2,5	1,2	24	0,480
10	1	40	1	5,0	4,0	24	0,627	30	1	10	1	12,5	4,0	1,5	0,052
11	1	1	1	8,0	9,7	24	0,284	31	1	10	1	11,0	4,0	3	0,065

№	X <sub>0</sub>	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	X <sub>3</sub>	X <sub>4</sub>	X <sub>5</sub>	ȳ	№	X <sub>0</sub>	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	X <sub>3</sub>	X <sub>4</sub>	X <sub>5</sub>	ȳ
12	1	5	1	8,0	9,7	24	0,531	32	1	10	1	10,0	4,0	6	0,105
13	1	20	1	8,0	9,7	24	0,800	33	1	10	1	8,0	4,0	12	0,122
14	1	40	1	8,0	9,7	24	0,108	34	1	10	1	6,0	4,0	24	0,000
15	1	10	0,24	2,3	1,2	24	0,587	35	1	8	1	12,5	9,7	1,5	0,108
16	1	10	0,75	2,3	1,2	24	0,497	36	1	8	1	11,0	9,7	3	0,132
17	1	10	1,6	2,3	1,2	24	0,494	37	1	8	1	10,0	9,7	6	0,230
18	1	10	2,98	2,3	1,2	24	0,326	38	1	8	1	8,0	9,7	12	0,285
19	1	10	6,52	2,3	1,2	24	0,330	39	1	8	1	6,0	9,7	24	0,536
20	1	10	0,42	19,6	9,5	24	0,598								

## Приложение IV

Исходные данные для расчета уравнения регрессии. Матрица условий и результатов наблюдений по выделению РОВ морскими ежами. *S. droebachiensis*

№	X <sub>0</sub>	X <sub>1</sub>	X <sub>2</sub>	X <sub>3</sub>	X <sub>4</sub>	X <sub>5</sub>	Y <sub>1</sub>	Y <sub>2</sub>	Y <sub>3</sub>	Y <sub>4</sub>	ȳ
1	1	7,7	24,8	24,8	1	4,5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
2	1	7,7	43,4	21,7	2	4,5	0,381	0,386	0,405	0,400	0,393
3	1	7,7	71,0	23,5	3	4,5	0,070	0,075	0,070	0,065	0,070
4	1	7,7	24,8	24,8	1	11	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
5	1	7,7	43,4	21,7	2	11	0,326	0,416	0,351	0,401	0,376
6	1	7,7	71,0	23,5	3	11	0,103	0,119	0,121	0,105	0,112
7	1	7,7	24,8	24,8	1	24	0,034	0,034	0,034	0,034	0,034
8	1	7,7	43,4	23,5	2	24	0,252	0,269	0,252	0,235	0,252
9	1	7,7	71,0	21,7	3	24	0,173	0,182	0,182	0,187	0,182
10	1	9,5	25,6	25,6	4	5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
11	1	9,5	59,0	23,5	10	5	0,151	0,160	0,185	0,176	0,168
12	1	9,5	153	23,3	26	5	0,180	0,186	0,181	0,197	0,186
13	1	9,5	25,6	25,6	4	24	0,139	0,145	0,145	0,151	0,145
14	1	9,5	59,0	23,5	10	24	0,953	0,960	0,970	0,970	0,965
15	1	9,5	153	23,3	26	24	1,395	1,365	1,373	1,387	1,380
16	1	9,0	42,5	2,8	30	23	0,549	0,540	0,534	0,525	0,537
17	1	9,0	61	10,8	9	23	0,305	0,289	0,293	0,301	0,297
18	1	9,0	65	32,6	4	23	0,719	0,695	0,701	0,713	0,707
19	1	8,5	9,5	19,0	1	6	0,203	0,224	0,227	0,206	0,215
20	1	8,5	14,3	28,7	1	6	0,121	0,109	0,108	0,122	0,115
21	1	8,5	26,6	26,6	2	6	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
22	1	8,5	28,6	28,6	2	6	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
23	1	8,5	62,5	20,8	6	6	1,003	1,047	1,017	1,033	1,025
24	1	8,5	167,5	24,2	13	6	1,046	1,078	1,022	1,054	1,050
25	1	8,5	9,5	19,0	1	23	0,487	0,473	0,480	0,480	0,480
26	1	8,5	14,3	28,7	1	23	0,091	0,101	0,104	0,088	0,096
27	1	8,5	26,6	26,6	2	23	0,097	0,094	0,086	0,083	0,090
28	1	8,5	28,6	28,6	2	23	0,155	0,134	0,133	0,154	0,144
29	1	8,5	62,5	20,8	6	23	0,197	0,178	0,192	0,173	0,185
30	1	8,5	167,5	24,2	13	23	0,560	0,566	0,566	0,572	0,566

Продолжение приложения IV

№	$X_c$	$X_1$	$X_2$	$X_3$	$X_4$	$X_5$	$Y_1$	$Y_2$	$Y_3$	$Y_4$	$\bar{Y}$
31	1	8,0	61	24,4	5	1,5	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
32	1	8,0	61	24,4	5	3	0,557	0,571	0,575	0,561	0,566
33	1	8,0	61	24,4	5	6	0,500	0,520	0,498	0,522	0,510
34	1	8,0	61	24,4	5	12	0,383	0,410	0,390	0,417	0,400
35	1	8,0	61	24,4	5	24	0,318	0,305	0,335	0,322	0,320
36	1	8,0	61	24,6	5	48	0,687	0,694	0,691	0,684	0,689
37	1	8,0	35,6	26,7	4	3	0,582	0,573	0,580	0,589	0,581
38	1	8,0	35,6	26,7	4	6	0,800	0,805	0,820	0,815	0,810
39	1	8,0	35,6	26,7	4	12	0,881	0,880	0,891	0,892	0,886
40	1	8,0	35,6	26,7	4	24	1,009	1,011	0,991	0,989	1,000
41	1	8,0	35,6	26,7	4	48	1,555	1,575	1,565	1,565	1,570
42	1	8,0	23,5	15,3	3	7	1,019	0,983	1,001	0,001	1,001
43	1	8,0	78,5	22,4	7	7	0,601	0,613	0,607	0,607	0,607
44	1	8,0	122	24,6	10	7	0,595	0,605	0,612	0,588	0,600
45	1	8,0	23,5	15,3	3	24	0,781	0,792	0,799	0,788	0,790
46	1	8,0	78,5	22,4	7	24	0,899	0,908	0,900	0,909	0,904
47	1	4,0	26,6	16,6	4	6	0,043	0,040	0,050	0,047	0,045
48	1	4,0	59,5	24,6	6	6	0,128	0,140	0,136	0,124	0,132
49	1	4,0	26,6	16,6	4	24	0,127	0,121	0,127	0,133	0,127
50	1	4,0	59,5	24,6	6	24	0,175	0,170	0,190	0,185	0,180
51	1	9,6	31,4	0,78	4	24	1,620	1,615	1,640	1,645	1,630
52	1	9,6	15,4	2,3	4	24	1,163	1,177	1,160	1,180	1,170
53	1	9,6	18,4	9,2	4	24	0,903	0,927	0,924	0,906	0,915
54	1	9,6	26,6	19,7	4	24	0,600	0,595	0,580	0,585	0,590
55	1	9,6	34,3	34,3	4	24	0,612	0,595	0,588	0,605	0,600
56	1	4,6	25,8	1,81	4	24	1,363	1,380	1,360	1,377	1,370
57	1	4,6	31,0	4,65	4	24	0,550	0,565	0,550	0,535	0,550
58	1	4,6	33,5	10,0	4	24	0,722	0,700	0,720	0,698	0,710
59	1	4,6	35,3	21,2	4	24	0,350	0,351	0,358	0,357	0,354
60	1	4,6	30,5	30,5	4	24	0,326	0,323	0,310	0,313	0,318

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	3
<b>Глава I. Качественные особенности питания и состав пищи . . . . .</b>	<b>5</b>
Питание оформленной пищей . . . . .	5
Ассимиляция растворенных органических веществ . . . . .	15
Материал и методы . . . . .	21
<b>Глава II. Количественные закономерности питания морских ежей . . . . .</b>	<b>26</b>
Питание оформленной пищей . . . . .	26
Ассимиляция растворенных органических веществ . . . . .	47
Изучение потоков веществ через тело животных . . . . .	51
<b>Глава III. Включение углерода твердой и растворенной пищи в биосинтез морских ежей . . . . .</b>	<b>64</b>
Сравнительный анализ распределения углерода растворенной и твердой пищи между морфологическими структурами тела . . . . .	64
Перераспределение углерода ассимилированной пищи в теле животных . . . . .	71
Включение углерода различных физико-химических форм пищи в биохимические компоненты тела . . . . .	72
Влияние пути поступления пищи на ее распределение между морфобиохимическими компонентами тела . . . . .	73
Включение углерода пищи в органическое вещество тела и в карбонаты скелета . . . . .	75
<b>Глава IV. Выделение неусвоенной пищи и продуктов распада . . . . .</b>	<b>79</b>
Выделение твердых экскретов у <i>S. droebachiensis</i> . . . . .	80
Выделение растворенных органических веществ . . . . .	82
<b>Глава V. Энергетический баланс морских ежей . . . . .</b>	<b>87</b>
Элементы энергетического баланса . . . . .	91
Обсуждение энергетического баланса . . . . .	105
Анализ структуры энергетического баланса <i>S. droebachiensis</i> методом главных компонент . . . . .	108
Рост и энергетический баланс морских ежей в условиях различного питания . . . . .	114
Итоги исследования трансформации вещества морскими ежами <i>S. droebachiensis</i> . . . . .	117

<i>Глава VI. Экологическая роль морских ежей</i> . . . . .	123
Уничтожение морскими ежами донных организмов . . . . .	123
Влияние на окружающую среду . . . . .	127
Преобразование морскими ежами энергии . . . . .	129
Потребление хищниками и добыча морских ежей . . . . .	131
Список литературы . . . . .	134
Приложение I . . . . .	152
Приложение II . . . . .	154
Приложение III . . . . .	155
Приложение IV . . . . .	156

## **ВАЛЕНТИН ИВАНОВИЧ ХОЛОДОВ**

### **Трансформация органического вещества морскими ежами (Regulagia)**

Утверждено к печати ученым советом  
Института биологии южных морей  
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Редактор *В. И. Зубаток*  
Художественный редактор *Р. И. Калыш*  
Технический редактор *А. М. Капустина*  
Корректор *Л. Н. Реева*

Информ. бланк № 4238

Сдано в набор 17.11.80. Подп. в печ. 07.08.81. БФ 00147.  
Формат 60×90/16. Бумага типогр. № 1. Лит. гарн.  
Выс. печ. Усл. печ. л. 10,0. Уч.-изд. л. 11,39.  
Усл. кр.-отт. 10,37. Тираж 600 экз. Заказ 1-334.  
Цена 1 руб. 70 коп.

Издательство «Наукова думка».  
252601, Киев, ГСП, Репина, 3.

Отпечатано с матриц книжной фабрики имени  
М. В. Фрунзе на книжной фабрике «Коммунист».  
310012, Харьков-12, Энгельса, 11.