

Т. С. Петипа

ОБ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОМ БАЛАНСЕ У *CALANUS HELGOLANDICUS* (CLAUS) В ЧЕРНОМ МОРЕ

Процессы питания, дыхания, изменения веса и роста наиболее хорошо изучены у морских веслоногих рачков рода *Calanus* из Атлантического океана, Северного и Баренцева морей (Marshall, Nicholls, Orr, 1935, Marshall, Orr, 1955a, b; 1956; 1958 и др.; Богоров, 1933; Яшнов, 1939; Berner, 1962; Corner, 1961; Conover, 1962; Сушкина, 1962, и др.; Cushing, Vucetic, 1963, и др.). Данных, касающихся энергетического баланса *Copepoda* в природных условиях, нет.

В настоящей работе сделана попытка определить, на основании расхода жирового запаса во время миграций, величину трат энергии на обмен у *Calanus* в море и вывести соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами на всех стадиях развития.

На основании данных по продолжительности развития каждой возрастной стадии черноморского *C. helgolandicus* (Чаянова, 1950; Сажина, 1961) и их веса при соответствующей температуре (непосредственное взвешивание) определен суточный прирост каждой стадии, который принят равным разнице между первоначальным весом последующей и первоначальным весом данной стадии, деленной на продолжительность развития в днях. Продолжительность развития *C. helgolandicus* при 17—20° в летний период выражается следующими цифрами.

Науплиальный период — 14 дней (12 дней с III науплиальной стадии, т. е. с начала активного питания); I, II, III, IV копеподитные стадии — по 4 дня; V копеподитная стадия — 7 дней. Общая продолжительность развития от яйца до половозрелой формы равна 37 дням, с начала активного питания — 35 дням. Рост *C. helgolandicus* показан на рис. 1 и в табл. 4, 5. Среднесуточный прирост, выраженный в калориях и отнесенный к среднему содержанию энергии в теле рачка за каждый период развития, у науплиусов (6,3%) оказался значительно ниже, чем у последующих, с I до IV, копеподитных стадий, у которых он изменяется в небольших пределах (21,0—22,5%). У копеподитной стадии прирост снова резко уменьшается (5,9%). Интересно, что у эпипланктонной *A. clausi* науплиусы имеют такую же скорость роста, как и

копеподитные стадии. Рост замедляется только в конце периода развития (Петипа, наст. сборник). Слабый рост науплиусов *Calanus*, возможно, связан с какими-либо конкретными условиями, наблюдавшимися в период исследования. Таким образом, основной рост, относительный и абсолютный, у *C. helgolandicus* в период наблюдений происходил на первых четырех копеподитных стадиях.

Расход энергии на образование яиц был рассчитан по данным Маршалл и Орра (1955a) для атлантического *Calanus finmarchius* (Gunn.), так как результаты подсчетов Л. А. Чаяновой числа яиц у черноморского *Calanus* оказались несколько заниженными. Яйца откладываются порциями ежедневно, в среднем по 40 яиц в день. Кладка продолжается 4—6 (в среднем 5) дней, после чего наступает перерыв в 10—14 дней. За два месяца при 12° откладывается 800 яиц. В среднем за сутки, считая и промежутки между кладками, должно расходоваться на образование яиц 0,036 мг сырого вещества (вес яйца — 0,0027 мг) или 0,0079 мг сухого вещества¹, или 0,0434 кал.

Итак, в весенне-летний период рост интенсивно мигрирующего *C. helgolandicus* и очень слабо мигрирующей *A. clausi* происходит с близкой максимальной интенсивностью; у *Calanus* — 22,5% на II копеподитной стадии, у *Acartia* — 24,3% на III копеподитной стадии.

Энергетический обмен у мигрирующего в природных условиях *C. helgolandicus* складывается из энергетических трат в период интенсивных миграций и трат на стандартный обмен во время пребывания рачков в том или ином одном слое. Величины стандартного обмена в каком-либо слое получены по уравнению $Q = 0,00042 W^{0,81}$ (см. ниже) и температурным коэффициентам «нормальной кривой». Энергетические траты рачков во время миграций вычислялись на основе суточного расхода запасного жира. Суточный расход запасного жира при миграциях определялся следующим образом.

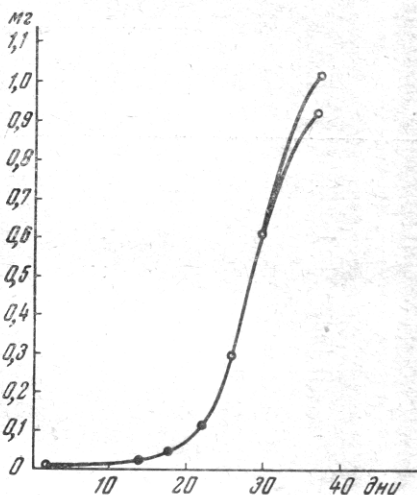


Рис. 1. Рост *Calanus helgolandicus*

¹ Сухой вес и содержание энергии рассчитаны на основании данных Т. И. Пшениной по анализу белков, жиров и углеводов.

Содержание капельного жира (мм^3 объема капель $\pm$ стандартная ошибка) у раков (по осредненным материалам двух—пяти туре

Часы суток	Ста			
	Науплиусы III—VI	Копепо		
		I	II	
23 ³⁰ —24 ³⁰ (первые сутки)	$0,000042 \pm 0,000011$	$0,000127 \pm 0,00004$	$0,00048 \pm 0,0001$	
4—5	$0,00004 \pm 0,000013$	$0,00008 \pm 0,000016$	$0,00060 \pm 0,0002$	
9—10	$0,00016 \pm 0,000077$	$0,00017 \pm 0,000038$	$0,00070 \pm 0,00008$	
14—15	$0,00006 \pm 0,000031$	$0,0001 \pm 0,000026$	$0,00046 \pm 0,00007$	
18 ⁴⁰ —19 ²⁵	—	—	$0,00081 \pm 0,00016$	
20—21	$0,000042 \pm 0,000017$	$0,00012 \pm 0,000031$	$0,0007 \pm 0,0001$	
23 ³⁰ —24 ³⁰ (вторые сутки)	$0,000014 \pm 0,000003$	$0,00013 \pm 0,000054$	$0,00063 \pm 0,00009$	
4—5	$0,000008 \pm 0,000007$	$0,000008 \pm 0,0000037$	$0,00041 \pm 0,00007$	

Известно, что при условии установившегося движения сила отталкивания должна равняться силе сопротивления поступательному движению. Сила сопротивления пропорциональна квадрату скорости движения в воде (Шулейкин, 1953) и выражается уравнением

$$f = av^2, \quad (1)$$

где f — сила сопротивления, или отталкивания; a — коэффициент сопротивления, который характеризует скольжение прямолинейно вытянувшегося тела в воде со скоростью v . Тело *Calanus* благодаря хитиновым покровам сохраняет при плавании прямолинейную жесткость, и поэтому указанная формула может быть применена для описания движения этого рачка.

С другой стороны, по нашим материалам спуск рачка после ночного питания из верхних слоев в нижние сопровождается расходом запасного жира (табл. 1). Количество жира, истраченного на миграцию, в данном случае на спуск, определяет работу¹, ко-

¹ Можно было бы полагать, что кроме жира на работу расходуется и часть углеводов. Однако при усиленном питании *Calanus* в избытке потребляет и накапливает только жир (Петипа, 1964). Количество углеводов в теле рачков при различных условиях, по-видимому, меняется слабо (Raymont, Soper, 1961). Как показал Коновер (1962), у *Calanus hyperboreus* при отсутствии питания потери жира, как субстрата, хорошо соответствуют весовым потерям, и, следовательно, энергетический обмен происходит за счет окисления жиров. Наши данные тоже подтверждают этот факт (см. ниже). Поскольку при спуске и в начале подъема *C. helgolandicus* не питается, то, учтя все отмеченные факты, можно считать, что совершаемая при этом рабо-

Таблица 1

ичных стадий *C. helgolandicus* в Черном море в течение суток при темпера-
—16°
точных станций в июне 1959 г.)

дидя				
диты			Самки	Самцы
III	IV	V		
0,0022±0,0005	0,0104±0,002	0,057±0,006	0,070±0,007	0,154±0,074
0,0024±0,0007	0,007±0,001	0,057±0,013	0,048±0,005	0,063±0,025
0,0036±0,0007	0,007±0,001	0,052±0,009	0,048±0,006	0,082±0,015
0,0022±0,0004	0,0064±0,002	0,046±0,005	0,037±0,008	0,090±0,033
0,0017±0,0003	—	0,035±0,005	0,057±0,008	0,053±0,002
0,0020±0,0004	0,012±0,001	0,042±0,006	0,058±0,003	0,073±0,004
0,0025±0,0004	0,012±0,003	0,077±0,009	0,071±0,008	0,123±0,027
0,0022±0,0003	0,009±0,001	0,037±0,013	0,070±0,012	—

торую совершает рачок при миграции

$$q = f \cdot s, \quad (2)$$

где q — количество израсходованного жира; f — динамическая сила, которая вызывает поступательное движение рачка, равная силе сопротивления; s — расстояние, на которое рачок передвигается. Отсюда

$$f = \frac{q}{s}.$$

Заменив силу f в уравнении (1) на $\frac{q}{s}$, получим

$$\frac{q}{s} = av^2$$

или

$$q = av^2 \cdot S \quad (3)$$

Это уравнение можно принять только с тем условием, что траты энергии на движение очень сильно (см. ниже) превышают величины обмена покоя, которым в связи с этим можно пренебречь. По-видимому, и при учете этих величин изменение q не будет превышать пределов ошибки. Поскольку скорость и длина пути при спуске, как и расход жира, для всех мигрирующих стадий известны (табл. 2, 3), то из уравнения (3) определяем коэффициент a

$$a = \frac{q}{v^2 \cdot S}.$$

та определяется главным образом тратами жира, колебания количества которого во время миграций хорошо выражены.

Для определения коэффициента a у различных стадий использовались данные только по самому интенсивному утреннему спуску рачков, так как в этом случае совершенная при спуске работа представлена в наиболее чистом виде и коэффициент a ближе всего к истинному.

Приведем пример расчета коэффициента a для V копепоидит-ной стадии.

Наиболее интенсивный расход жира у V копепоидитов наблюдался при опускании рачков ранним утром, во вторые сутки. По табл. 1 определяем, сколько жира тратится на этот спуск: $0,077 \text{ мм}^3 - 0,037 \text{ мм}^3 = 0,040 \text{ мм}^3$. Переведя объемную величину ($0,040 \text{ мм}^3$) в весовую, а затем в калории умножением на удельный вес жира — 0,91 (Marchall, Orr, 1955) и его калорийность — 9,5, получаем числовое значение q' при утреннем спуске: $q' = 0,3458 \text{ кал.}$

Из табл. 3 находим для V копепоидитов расстояние ($S' = 50 \text{ м}$) и скорость раннеутреннего спуска ($v' = 16,67 \text{ м/час}$). Подставляя все найденные величины в формулу для определения коэффициента a , получаем числовое значение этого коэффициента

$$a = \frac{q'}{(v')^2 \cdot S'} = \frac{0,3458}{16,67^2 \cdot 50} = 0,000024 \text{ кал} \cdot \text{час}^2 / \text{м}^3.$$

У мигрирующих стадий коэффициент $\hat{a} \text{ кал} \cdot \text{час}^2 / \text{м}^3$ меняется следующим образом:

III копепоидиты	$1,03 \cdot 10^{-6}$
IV копепоидиты	$11,8 \cdot 10^{-6}$
V копепоидиты	$24,0 \cdot 10^{-6}$
самки	$6,1 \cdot 10^{-6}$
самцы	$25,0 \cdot 10^{-6}$

Как видно, с возрастом коэффициент сопротивления увеличивается, что связано с увеличением площади поперечного сечения, а следовательно, и веса рачков, а также с возрастанием скорости движения и затрат энергии на активный обмен. Только у самок коэффициент a оказался сильно заниженным по сравнению с V копепоидитами и самцами. Вероятно, это связано с менее точным определением у самок количества истраченного жира при утреннем спуске, так как невозможно учесть непосредственно в море конкретные расходы жира на образование яиц. Очень вероятно, что в начале ночи, после 24 часов, самки могли отложить яйца, а непосредственно перед спуском в нижние слои снова успеть накопить жир, который уже не был учтен (см. табл. 1).

Затем с помощью этого коэффициента и скорости подъема или спуска рачка определяем по формуле (3), сколько жира расходуется за соответствующие часы подъема или спуска. Суммируя жир, потраченный при полном спуске и подъеме, получаем суточный расход запасного жира во время активных миграций.

		Интенсивное движение			Часы пребывания в одном слое, во время питания и пассивного состояния		
		продолжительность, часы	расстояние, м	скорость, м/час	10—25 м (45°)	50—75 м (7°)	75—100 м (7°)
Самцы	Спуск	Утро ранее —2 Утро позднее —4	50 25	25,0 6,25	2		8,75
	Подъем	Вечер ранний —2,25 Вечер поздний —5	25 50	11,0 10,0			
	Спуск	Утро ранее —2 Утро позднее —4	50 25	25,0 6,25	4	5	4
	Подъем	Вечер —5	75	15,0			
Самки	Спуск	Утро ранее —3 Утро позднее —2	50 25	16,67 12,5			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —4	25 50	12,5 12,5	3	5	5
	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4	50 25	14,3 12,5	5	Утро ранее —4; активные движения поздним утром —7,5	—
	Подъем	Вечер —4	50	12,5			
IV	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4,5	37 13	10,6 2,9			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —1,5	25 25	12,5 16,7	5,5	7 *	—
	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4,5	37 13	10,6 2,9			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —1,5	25 25	12,5 16,7	5,5	7 *	—
III	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4,5	37 13	10,6 2,9			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —1,5	25 25	12,5 16,7	5,5	7 *	—
	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4,5	37 13	10,6 2,9			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —1,5	25 25	12,5 16,7	5,5	7 *	—
II	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4,5	37 13	10,6 2,9			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —1,5	25 25	12,5 16,7	5,5	7 *	—
	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4,5	37 13	10,6 2,9			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —1,5	25 25	12,5 16,7	5,5	7 *	—
I	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4,5	37 13	10,6 2,9			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —1,5	25 25	12,5 16,7	5,5	7 *	—
	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4,5	37 13	10,6 2,9			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —1,5	25 25	12,5 16,7	5,5	7 *	—
Копеоподиты, стадия	Спуск	Утро ранее —3 Утро позднее —2	50 25	16,67 12,5			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —4	25 50	12,5 12,5	3	5	5
	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4	50 25	14,3 12,5	5	Утро ранее —4; активные движения поздним утром —7,5	—
	Подъем	Вечер —4	50	12,5			
Наупли-усы *25—75 м (7°; 5)	Спуск	Утро ранее —3 Утро позднее —2	50 25	16,67 12,5			
	Подъем	Вечер ранний —2 Вечер поздний —4	25 50	12,5 12,5	3	5	5
	Спуск	Утро ранее —3,5 Утро позднее —4	50 25	14,3 12,5	5	Утро ранее —4; активные движения поздним утром —7,5	—
	Подъем	Вечер —4	50	12,5			

*25—75 м (7°, 5)

Переведа полученные цифры в калории, а затем в миллилитры кислорода и добавив величины стандартного обмена при соответствующей температуре за период пребывания рачков в верхнем слое, где они питаются, и в нижнем, куда рачки уходят на день, получаем общий обмен за сутки в миллилитрах кислорода.

Для немигрирующих младших стадий определялся только расход жира в периоды наиболее активных движений в одном и том же слое. Общий обмен за сутки у этих стадий будет равен сумме суточного расхода жира в одном слое, выраженного в *мл* O_2 , и величин обмена за периоды накопления жира (табл. 4). Полученные величины обмена для всех стадий следует рассматривать как приближенные, так как для определения этих величин использовался косвенный метод.

Если нанести на логарифмический график рассчитанные указанным методом величины общего обмена в *мл* $O_2/час$ в его зависимости от веса рачков, то увидим, что все точки можно распределить по двум прямым линиям (рис. 2). Первая прямая проходит через стадию науплиусов, IV, V копеподитов и самцов; вторую можно провести от науплиусов через младшие копеподитные стадии к самкам. Первой прямой соответствует уравнение

$$\lg Q_1 = -1,88 + 1,62 \lg W,$$

которое в параболической форме принимает вид

$$Q_1 = 0,013W^{1,62}, \quad (4)$$

вторая прямая может быть выражена уравнением

$$\lg Q_2 = -2,48 + 1,27 \lg W;$$

в параболическом виде

$$Q_2 = 0,0033W^{1,27}. \quad (5)$$

В обоих уравнения Q есть общий обмен в *мл* $O_2/час$ в море при $7-16^\circ$, W — вес рачка в *мг*.

Как уже указывалось ранее, у самок *C. helgolandicus* расход жира во время миграций, по-видимому, определен неполно, а у младших стадий потребление и расход жира в исследованный период вообще было слабым. Поэтому вторая прямая, уравнение (5), характеризует сильно заниженный обмен, тогда как уравнение (4), вероятно, ближе к истинным данным.

Количество истраченного при миграциях в течение суток жира может быть определено и другим путем. Для этого необходимо использовать имеющиеся для самцов и V копеподитов средние данные (см. табл. 1) по расходу жира не только в утренние часы при спуске, но и ранним вечером (от 15 до 19 часов 25 минут) в начале подъема, когда рачки еще не начали питаться.

Таблица 4

Рационы, усвоение пищи, приход и расход энергии у *Salpinx* разного возраста за сутки при 7—16°

Стадия	Средний вес рачка (мг) и содержание энергии (кал)		Пища (мг)			Энергия пищи (кал)		Расход усвоенной энергии (кал)		
	Сырой вес	Сухой вес	Содержание энергии *	Потреблено в сыром весе	Потреблено в сухом весе	Усвоено в сухом весе	Потребленная	Усвоенная	Прирост	Приближенные траты на обмен
Науплиусы (от III стадии)	0,009	0,00198	0,010	0,0192	0,00278	0,00160	0,00896	0,00808	0,0010	0,00188
	0,020	0,0044	0,022	0,0137	0,00178	0,00082	0,00499	0,00451	0,0080	0,00216
	0,047	0,0103	0,054	0,0566	0,0726	0,00325	0,02004	0,01805	0,0220	0,00590
	0,120	0,0264	0,142	0,2202	0,02700	0,01049	0,06877	0,06187	0,0542	0,03063
	0,290	0,0638	0,359	0,174	0,07112	0,04902	0,29469	0,26526	0,1350	0,22520
	0,620	0,1390	0,898	0,761	0,49836	0,36361	2,16967	1,95412	0,0661	0,73004
Копеподиты	I	0,020	0,0044	0,022	0,0137	0,00178	0,00082	0,00499	0,00451	0,00216
	II	0,047	0,0103	0,054	0,0566	0,0726	0,00325	0,02004	0,01805	0,00590
Самки	III	0,120	0,0264	0,142	0,2202	0,02700	0,01049	0,06877	0,06187	0,03063
	IV	0,290	0,0638	0,359	0,174	0,07112	0,04902	0,29469	0,26526	0,22520
	V	0,620	0,1390	0,898	0,761	0,49836	0,36361	2,16967	1,95412	0,73004
Самки	1,020	0,2240	1,350	0,940	0,50645	0,36555	2,19305	1,97286	Яйца 0,0434	0,403
Самцы	0,930	0,2050	1,372	2,917	1,71210	1,24405	7,43591	6,69180	—	1,270
Самцы										1,408

* При определении калорийности каждой стадии вводилась поправка на содержание вкрапленного жира у рачков каждой стадии. При этом принималось, что в состав тканей входит жира не более 1% сырого веса (Сущкина, 1962) или 5% от сухого веса рачков; количество углеводов — не менее 7% сухого веса.

При опускании рачков в нижние слои динамическая сила равна силе сопротивления минус сила тяжести

$$\dot{f}_{\text{дин}} = \dot{f}_{\text{сопр}} - \dot{f}_T. \quad (6)$$

При подъеме рачков к поверхности динамическая сила равна силе сопротивления плюс сила тяжести

$$\ddot{f}_{\text{дин}} = \ddot{f}_{\text{сопр}} + \dot{f}_T. \quad (7)$$

Подставив в равенства (6) и (7) значения динамической силы из уравнения (2) и силы сопротивления из уравнения (1) (при спуске и подъеме рачков), получаем систему двух уравнений с двумя неизвестными — коэффициентом сопротивления a и силой тяжести $\dot{f}_T$.

$$\begin{aligned} \frac{q'}{S'} &= a(v')^2 - \dot{f}_T, \\ \frac{q''}{S''} &= a(v'')^2 + \dot{f}_T. \end{aligned} \quad (8)$$

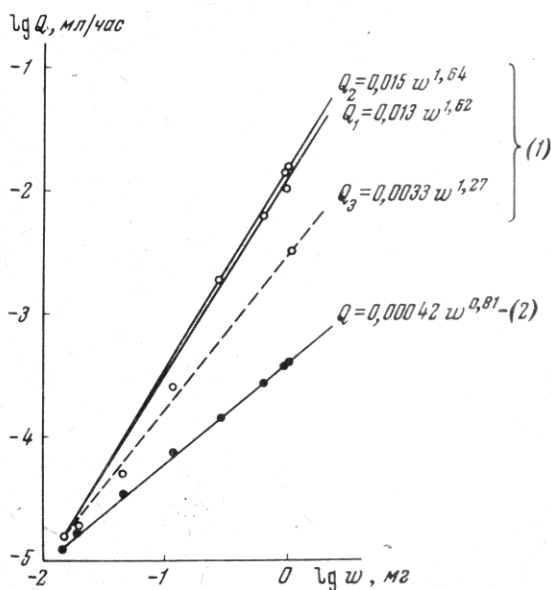


Рис. 2. Зависимость скорости потребления кислорода от веса у возрастных стадий *Calanus helgolandicus* в природных и лабораторных условиях

1 — в природе (по данным расхода жира); 2 — в эксперименте

Решив систему в отношении обоих неизвестных, находим для a и $\dot{f}_T$ следующие выражения:

$$a = \frac{\frac{q'}{S'} + \frac{q''}{S''}}{(v')^2 + (v'')^2}; \quad (9)$$

$$\dot{f}_T = \frac{\frac{q''}{S''} - \frac{q'}{S'} - a(v'')^2 + a(v')^2}{2}. \quad (10)$$

Подставляя в каждое из равенств величины расхода жира при спуске и подъеме рачков, а также расстояние и соответствующие скорости (см. табл. 3), определяем числовые значения a и $\dot{f}_T$ для самцов и $\dot{V}$ копеподитов. С помощью a и $\dot{f}_T$ вычисляются у этих рачков траты жира q при спуске и подъеме по каждому из уравнений системы (8). При расчетах учитывались соответствующие скорости движения рачков в разное время суток.

Если полученные вторым способом величины расхода жира во время миграций перевести в $мл\ O_2/час$ и добавить к ним траты на обмен у рачков во время их пребывания в одном слое, а затем нанести на представленный выше логарифмический график (см. рис. 2), то увидим, что вновь найденные величины или точно совпадают ($\dot{V}$ копеподиты) с прежними или немного выше их (самцы). Проведенная через новые точки прямая мало отличается от уравнения (4) и имеет следующий вид:

$$\lg Q_3 = -1,825 + 1,64 \lg W,$$

в параболической форме

$$Q_3 = 0,015W^{1,64}. \quad (11)$$

Если сравнить, например у $\dot{V}$ копеподитов, числовые значения силы тяжести ($f_{TV} = 0,00008\ кал/м$) и динамической силы при утреннем спуске ($a(v')^2 = 0,00683\ кал/м$) или подъеме ($a(v'')^2 = 0,00376\ кал/м$), то оказывается, что сила тяжести в 47—85 раз меньше движущей силы. Следовательно, при вычислении трат жира на совершенную рачками работу при спуске или подъеме сила тяжести не имеет существенного значения (сравни уравнения (4) и (11)). Возможно, сила тяжести у интенсивно мигрирующих рачков колеблется около нуля. Это подтверждается сравнением удельного веса, например самцов *C. helgolandicus* из имеющихся проб, с плотностью воды в море при соответствующей температуре для того же сезона и района. Средний удельный вес рачков рассчитывался по среднему объему цефалоторакса и брюшка некоторого числа рачков и их непосредственному взвешиванию на аналитических весах. Оказалось, что примерный удельный вес самцов (0,975—1,067, в среднем — 1,0163) и плотность воды различаются слабо (табл. 6); у наполненных жиром рачков с положительной плавучестью — на 3,6%, у рачков с минимальным со-

держанием жира и отрицательной плавучестью — на 5%. По данным А. А. Шмелевой (1964) некоторые копеподы из Адриатического моря (*Haloptilus longicornis*, *Eucalanus elongatus*, *Rhinocalanus nasutus*, *Clausocalanus arcuicornis* и др.), содержащие жировые включения, также имели удельный вес немного больше или меньше единицы. У некоторых из них (*Haloptilus longicornis*) в Средиземном море (материалы В. Н. Грезе) можно заметить точные вертикальные миграции в пределах от 50—200 до 100—300 м. Хотя во время спуска наполненные жиром рачки с близким к плотности воды удельным весом совершают несколько большую работу, чем более тяжелые, однако при подъеме таким рачкам не приходится затрачивать дополнительной энергии на преодоление большой силы тяжести.

Таким образом, питаясь в верхних слоях, рачки накапливают столько жира, чтобы получить близкую к нейтральной или даже слабую положительную плавучесть. Тогда, затрачивая некоторую часть жира на спуск, рачки получают слабо отрицательную плавучесть, которая остается близкой к нулевой и поэтому не препятствует относительно легкому их подъему. Если бы удельный вес рачков был значительно ниже плотности морской воды и рачки обладали бы высокой положительной плавучестью, то осуществлять спуск им было бы практически невозможно или так же трудно, как и подъем при большой силе тяжести. В этом случае рачкам приходилось бы затрачивать на спуск и на пребывание в нижних слоях огромное количество энергии.

По-видимому, приближение к нейтральной плавучести, благодаря интенсивному накоплению жира, для мигрирующих копепод может быть целесообразным. Копеподы в целом имеют значительно меньший удельный вес, чем другие планктонные животные (Миронов, 1940; Виноградов, 1961). По экспериментальным данным М. Е. Виноградова, мертвые рачки рода *Clausocalanus*, близкого по строению к *Calanus*, опускаются даже в тропических водах очень медленно — 1 м за 18 минут.

Как видно из уравнений (4) и (11), общий обмен у *C. helgolandicus* в море при наличии миграций пропорционален $1,62—1,64$ степени веса, т. е. с увеличением веса по мере роста скорость потребления кислорода возрастает быстрее, чем увеличивается вес. Вероятно, увеличение амплитуды и скорости миграций рачков в море по мере их роста и развития вызывает и более интенсивный обмен. Поэтому резкое увеличение общего обмена у *C. helgolandicus* в природе по сравнению со «стандартным» обменом, получаемым в лабораторных условиях, по-видимому, связано с расходами энергии на активные миграции.

Стандартный обмен при 15° и при весе рачков, выраженном в миллиграммах, характеризуется уравнением

$$Q = 0,00042W^{0,81},$$

которое получено из формулы Винберга

$$Q = 0,105W^{0,81},$$

где W — вес рачка в граммах. Очень близкие величины стандартного обмена у *C. finmarchicus* из Атлантического океана при 12° получены в непосредственных наблюдениях по потреблению кислорода Маршалл и Орром (1958). Суточные величины стандартного обмена близки также энергии расходуемого за сутки жира у *Calanus* в лабораторных условиях (Петипа, 1964). Уровень общего обмена (относительная константа при $W = 1$ мг) у *C. helgolandicus* в море, вычисленный по уравнениям (4) и (11), выше уровня обмена в стандартных лабораторных условиях в 31,4—35,7 раза. Если использовать для сравнения явно заниженные данные уравнения (5), то и тогда общий обмен в море будет в 8 раз выше стандартного. У немигрирующих стадий общий обмен выше стандартного в 1,2—6,1 раза, у мигрирующих — в 12,4—34,3 раза.

Таким образом, полученные уравнения показывают, что у *C. helgolandicus* между общим и стандартным обменом наблюдаются резкие различия. Значительные различия между общим и основным обменом обнаружены В. С. Ивлевым (1962) у мальков балтийского лосося: при увеличении скорости движения в 10 раз общий обмен увеличивается от 7 до 14 раз.

По мнению некоторых авторов (Ludwig, 1929; Zeuthen, 1947), относительные затраты энергии на движение снижаются с уменьшением размеров животных, и активный обмен незначительно отличается от основного (цитировано по Г. Г. Винбергу, 1956). Однако, анализируя опыты Спура (Spoor, 1946) и Фрая (Fry, 1947) по зависимости интенсивности обмена у золотых рыбок от степени их активности, Г. Г. Винберг (1956) отмечает, что различия между активным и основным обменом оказываются очень сильными, если имеются кратковременные периоды высокой активности животных. При длительном движении с постоянной скоростью различия менее существенны.

Подобная картина наблюдается и при миграциях *C. helgolandicus* в Черном море. Скорость движения старших копеподитов в море во время миграций (табл. 3) в среднем за сутки возрастает в 2 раза ($0,33—0,38$ см/сек) по сравнению со скоростью обычных движений рачков, содержащихся в лабораторных условиях ($0,175 \pm 0,044—0,22 \pm 0,031$ см/сек). В отдельные же часы миграций, например при интенсивном спуске, скорость передвижения была в 4—5 раз ($0,61—1,04$ см/сек) больше. В исследованных июньских материалах нет данных о местонахождении рачков в промежутке между 2 и 4 часами ночи, но по другим весенне-летним сборам планктона в Черном море в 3 часа все старшие группы уже находились на глубине 50—80 м, т. е. интенсивный утренний спуск был осуществлен не за 2, а за 1 час. В этом

случае скорость миграций должна быть в 8—10 раз (1,2—2 см/сек) выше скорости движений рачков в лабораторных условиях.

Еще бóльшую скорость могут развивать *V* копеподиты и самки *C. helgolandicus* при облучении их ярким солнечным светом. В наших опытах рачки уходили от освещенной стороны сосуда со средней скоростью $12,6 \pm 2,16$ см/сек. Максимальная скорость достигала 15 см/сек. По-видимому, эти интенсивные скачки не могут совершаться длительное время без остановок, но несколько таких скачков подряд рачок осуществить в состоянии. Аналогичные скачки совершают *Pontellidae* на поверхности воды. По непосредственным наблюдениям на многосуточных станциях в Черном море *Pontella mediterranea* выпрыгивает из воды по 2—4 раза подряд со скачками 5—20 см за 1—2 сек. Если учесть остановки рачков, равные примерно периоду активных движений, то тогда скорость ухода *Calanus* от света будет равна 6 см/сек. При такой скорости утренний спуск на 50 м *Calanus* проделает за 15—20 минут.

Близкая скорость может быть получена и при другом способе расчета. При сопоставлении вертикального распределения освещенности (данные В. А. Тимофеевой) и *C. helgolandicus* в Черном море в июне 1959 г. было замечено, что рачки при подъеме и спуске придерживаются освещенности 10—30 люксов. Скорость перемещения освещенности 15 люксов (данные В. Кривошея) в толще воды от 75 до 10 м при отсутствии облачности после захода солнца (высота солнца 2°) равна 15 минутам, перед восходом (высота солнца 4°) — 22 минутам. Таким образом, если рачки следуют за освещенностью 15 люксов, то они должны подниматься к поверхности или опускаться в нижние слои при соответствующих условиях, примерно, за это же время.

В природных условиях рачки, по-видимому, не всегда мигрируют с указанной максимальной скоростью, вероятнее всего, что с такой скоростью они проходят только часть пути, в начале спуска и в начале подъема. Тем не менее максимальная скорость миграций (движение при помощи брюшка) может быть в 20 раз выше скорости движений рачков в лабораторных условиях (мелкие скачки и скольжение при помощи II антенн, ротовых конечностей и брюшка). Следовательно, и здесь увеличение затрат энергии на движение может быть также более значительным, чем при равномерном длительном движении с постоянной скоростью. Поэтому небольшие различия между активным и основным обменом должны наблюдаться главным образом у немигрирующих форм с одним и тем же типом движения, как, например, у младших возрастных групп *Calanus*, что и происходит в действительности.

Итак, суточные затраты энергии на обмен представлены в табл. 4 и 5. Из данных, рассчитанных по кривой формулы (4) (табл. 4, 5), вытекает, что общий суточный обмен (абсолютные

Таблица 5

Соотношение между приростом, тратами на обмен * и усвоенной частью рациона у возрастных групп *Calanus*
(в % от среднего содержания энергии в теле *Calanus* за каждый период развития)

Стадия	Науп- лиусы	Копеподиты					Самки	Самцы
		I	II	III	IV	V		
Среднесуточный прирост	6,3	21,0	22,5	21,7	21,5	5,9	3,2 (яйца)	—
Обмен за сутки	10,4	17,1	29,0	48,8	71,9	98,3	121,4	102,6
Калорийность усвоенной части рациона	16,7	38,0	51,5	70,5	93,4	104,2	124,6	102,6
Прирост								
Обмен	0,60	1,24	0,77	0,44	0,30	0,06	—	—
$K_2 = \frac{\text{Прирост}}{\text{Усв. часть сут. рациона}}$. . .	0,37	0,55	0,43	0,31	0,23	0,056	—	—

* Траты на обмен получены по уравнению $Q_1 = 0,013 W^{1,62}$, где W — средний вес рачков в мг за период развития, например, от науплиусов до I копепоидитов, от I копепоидитов до II копепоидитов и т. д. (см. табл. 4).

и относительные величины) у *C. helgolandicus* по мере роста увеличивается и особенно резко у V копепоидитов и половозрелых рачков (от 10,4% у науплиусов до 121,4% у самок). Это повышение обмена, как мы полагаем, связано с возрастанием интенсивности миграций у *Calanus*, с ростом и большими затратами энергии на движение. Противоположная картина обнаружена у слабо мигрирующей, а иногда почти не мигрирующей *Acartia clausi*, у которой общий обмен, отнесенный к единице биомассы, выраженной в калориях, по мере роста и увеличения веса падает, и наибольшие относительные энергетические траты наблюдаются не у старших копепоидитов, а у науплиусов (Петипа, наст. сборн.). Незначительные величины общего обмена у науплиусов *Calanus* по сравнению с науплиусами *Acartia*, по-видимому, обусловлены более совершенным способом движения личинок *Calanus*, которые имеют вытянутое и достаточно хорошо развитое подвижное брюшко, служащее основным органом передвижения. С помощью ударов и поворотов такого брюшка науплиусы *Calanus* могут совершать большие скачки и легко перемещаться в толще воды при поиске пищи. Науплиусы *Acartia* передвигаются гораздо медленнее и только благодаря редким взмахам вторых антенн. На поиск и добывание пищи им приходится затрачивать больше энергии. Таковы в целом затраты энергии у *Calanus* на обмен в природных условиях.

Как известно, сумма прироста и обмена представляет собой все усвоенное вещество, т. е. физиологически полезную энергию.

Посмотрим, в каком соотношении находятся между собой прирост, обмен и усвоенное вещество.

Сопоставление приведенных выше прироста и обмена у *Calanus* (табл. 5) показало, что расходы энергии на суточный прирост только у I копепоидитной стадии превышают суточные траты энергии на обмен. У остальных стадий, особенно у мигрирующих, отношение прироста к обмену падает в связи с резким возрастанием энергетических расходов на движение. Отношение среднесуточного прироста к усвоенной части рациона (табл. 5), коэффициент использования физиологически полезной энергии на рост K_2 (Ивлев, 1939а, б) также падают с ростом *Calanus* (55%, или 0,55 у I копепоидитов; 5,6% или 0,056 у V копепоидитов). Только у науплиусов с растянутым периодом роста этот коэффициент был ниже, чем у младших копепоидитных стадий. Наибольшие коэффициенты второго порядка наблюдаются у I и II копепоидитов (55—43% или 0,55—0,43). Эти стадии расходуют еще мало энергии на движение, так как не мигрируют (брюшко недоразвито), но в то же время очень интенсивно растут. Траты на обмен у них равны 45—57% от физиологически полезной энергии. У остальных стадий затраты энергии на обмен от физиологически полезной энергии составляют 63—94,4%.

Описанное соотношение между приростом и тратами на обмен у *Calanus*, возможно, выработалось как приспособление к изменяющемуся в процессе развития и роста поведению рачков. Интенсивно мигрирующим стадиям предшествуют интенсивно растущие стадии. Сочетание интенсивного роста и интенсивных миграций на одной стадии невозможно по анатомическим причинам (недоразвитие органов движения у младших стадий) и невыгодно физиологически, так как общие затраты энергии на рост и обмен были бы непомерно велики.

Суточные рационы *C. helgolandicus* были определены по суточным колебаниям жирового запаса (по средней величине между убылью и прибылью жира в течение суток). Зная состав пищи и процентное содержание жира в каждой группе пищевых объектов, а также степень усвоения жира (90%), рассчитали количество водорослей, из которого мог быть накоплен за сутки соответствующий жир. Суточные рационы, вычисленные таким путем для различных стадий, изменяются от 60 до 313% сырого веса (табл. 6, 7, 8).

На основании опытов с радиоактивным фосфором по питанию *Calanus finmarchicus* Ш. М. Маршалл и А. П. Опп (1955а, 1962) установили, что хотя усвоение пищи у *Calanus* и колеблется в довольно широких пределах (от 60—70 до 95%), но часто может быть очень высоким и составлять 80%. Результаты анализа фекалий *Calanus* и *Acartia* также свидетельствуют о том, что в скелетных оболочках отдельных водорослей, обнаруженных в фекальных комках, остается непереваренной обычно одна

Таблица 6

Изменение плотности воды по вертикали в галистатической области западной половины Черного моря
(по данным Лаборатории гидрологии ИНБЮМ)

Глубина, м	t°	$S_{\text{‰}}$	$S \frac{t}{4}$	Глубина	t°	$S_{\text{‰}}$	$S \frac{t}{4}$
0	16,5	18,30 (?)	1,0129	0		18,30	—
10	15,6	18,30	1,0131	10	17,17	18,35	1,01281
25	8,1	18,53	1,0144	25	9,43	18,50	1,01422
50	7,3	19,00	1,0149	50	7,45	18,86	1,01477
60	7,7	19,60	1,0153	60	7,90	19,56	1,01524
75	7,7 (?)	20,14	1,0157	75	8,22	20,61	1,01602
100	8,0	20,50	1,0159	100	8,44	20,66	1,01604

Таблица 7

Потребление кислорода у *C. helgolandicus* и *C. finmarchicus* при 10—15°

Виды	Показатели	Науп- лиусы	Копеподиты					Самки	Самцы
			I	II	III	IV	V		
<i>Calanus helgolandicus</i> , по формуле $Q=0,00042 W^{0,81}$ (15°)	Размер, мм 10^{-4} мл O_2 /час, на 1 экз.	0,55	0,96	1,27	1,71	2,30	2,92	3,42	3,30
		0,130	0,164	0,328	0,700	1,432	2,680	3,963	3,681
<i>Calanus finmarchicus</i> , по Маршалл и Орру (10—12°)	Размер, мм 10^{-4} мл O_2 /час на 1 экз.	0,58	0,94	1,25	1,65	2,10	2,97	3,40 (зрелые)	3,32
		0,150	0,240	0,300	0,620	1,450	2,74	6,000	4,500

Таблица 8

Химический состав *Calanus* и его пищевых объектов
(по данным Т. И. Пшениной, в % на сухое вещество)

Вид или группа	Вода	Зола	Белок	Жир	Углеводы	Калорийность 1 мг сухого вещества	
						с золой	без золы
<i>Calanus</i>	78,0	11,6	60,32	15,74	12,34	5,49	6,21
<i>Diatomea</i>	87,8	57,3	20,8	7,8	14,0	2,53	5,93
<i>Peridinea</i>	85,5	29,0	17,0	4,0	50,0	3,46	4,88
<i>Noctiluca</i>	98,0	18,0	38,4	6,6	37,0	4,4	5,37

пятая — одна десятая часть пищи. Поскольку зола почти не усваивается, за исключением некоторых минеральных элементов, вес которых, по-видимому, ничтожно мал по сравнению с весом золы, принимаем, что усвоение в 90% относится только к беззольному веществу потребленных объектов. Тогда, исходя из найденного состава пищи у всех возрастных групп *Calanus*, определяем общее количество усвоенного каждой группой вещества. Затем на основании химического состава пищи (табл. 8) определяем калорийность всего суточного рациона и его усвоенной части (табл. 4). Рассчитанная таким путем усвояемость хотя и не отражает в полной мере истинного усвоения белков, жиров и углеводов, но, по-видимому, в какой-то степени приближается к действительной, особенно если учесть, что прибыль, т. е. усвоение и отложение в запас жира, в течение суток оказывается очень значительной.

При сравнении величин усвоения пищи у всех стадий *Calanus* оказалось, что по мере их роста и развития усвояемость сухого веса пищи увеличивается: у науплиусов и младших копеподитов она равна 39—58%, у старших возрастных групп — 69—73%. Очевидно, большая усвояемость сухого веса у старших возрастных групп связана с изменением состава их пищи, содержащей меньше золы, чем пища младших стадий.

Сравнивая приход и расход энергии у *C. helgolandicus*, видим, что у науплиусов и старших возрастных групп общие расходы энергии на обмен, прирост или размножение с избытком покрываются энергией усвоенной пищи (табл. 4). У младших (I—III) копеподитов усвоенной энергии оказалось недостаточно, чтобы обеспечить все потребности. Младшие копеподиты на исследованных суточных станциях питались относительно слабо и накапливали жир не интенсивно, поэтому нормальные потребности роста и обмена у них не удовлетворялись. Очень большой избыток усвоенной энергии у самцов по сравнению с необходимой энергией для обмена, возможно, обязан методической условности в определении усвоения пищи.

Количество усвоенной пищи и энергии могло быть преувеличено за счет принятого 90%-го усвоения всех питательных веществ (беззольного вещества). В действительности же при резко избыточном питании, наблюдавшемся у самцов, в значительной степени мог усваиваться, по-видимому, только жир.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

О наличии жировых включений в теле копепод известно давно (Claus, 1863; Leydig, 1859; Chun, 1896, и др.). В сводке А. Штейера (Steuer, 1910) высказано предположение, что образование жировых капель у Copepoda есть приспособление к планктическому образу жизни, необходимое для понижения удельного веса. Некоторые авторы (Wesenberg-Lund, 1904; Col-

ditz, 1914; Naumann, 1921, 1923; Рылов, 1927; цитировано по Рылову) обнаружили, что количество жира у *Diaptomus* в разные сезоны года неодинаково. Образование наиболее крупных жировых капель по времени хорошо совпадает с максимальной продукцией нанно-планктона и детрита. При голодании жир расходуется, капли уменьшаются или совсем исчезают.

Ф. Лейдиг (1859), К. Клаус (1863), К. Везенберг-Лунд (1904) впервые указывают на локализацию и симметричное расположение жировых капель у *Diaptomus* — одна непарная капля у переднего конца кишечника и 4—6 пар в цефалотораксе вдоль продольной оси тела. Используя собственные наблюдения и проанализировав литературные материалы, В. М. Рылов (1927) пришел к заключению, что наличие и своеобразное расположение и комбинация жировых капель у *Diaptomus* имеют определенное функциональное значение:

- 1) капли служат запасным питательным материалом, расходуемым при голодании;
- 2) они понижают удельный вес, что может быть полезным для плавания и парения;
- 3) капли играют некоторую роль в нормальной ориентации рачка в водной среде. Это — приспособление, облегчающее нормальное положение парения. Для обеспечения отвесного положения тела, как бы висящего на горизонтально распростертых антеннулах, необходимо, чтобы передний, направленный кверху отдел был легче заднего, направленного книзу. Иначе рачок должен был бы опускаться передним концом вниз. Облегчение переднего отдела обеспечивается наличием крупной фронтальной жировой капли.

Нормальное положение парения достигается, однако, и у тех копепод, которые не содержат фронтальных жировых капель. По-видимому, оно обеспечивается в этих случаях какими-либо другими способами. Хотя понижение удельного веса также может достигаться различными приспособлениями, например, включениями газа, студенистыми образованиями, изменением ионного состава полостной жидкости (Denton, 1963), но, по-видимому, некоторую роль здесь может играть и жир.

В настоящее время исследователи планктона уже не сомневаются в том, что образование жировых включений в теле копепод стоит в тесной связи с питанием рачков различными водорослями и детритом и что запасной жир служит очень важным источником питательных веществ и энергии и отчасти способствует понижению удельного веса. Однако пути расхода и функциональные особенности жировых включений все еще не вполне ясны.

Современные авторы отмечают следующую роль жировых капель: 1) Ш. М. Маршалл и А. П. Опп (1952, 1955) и др. показали, что запасной жир в период размножения расходуется на образование яиц и служит поставщиком пластического материала.

После 8-часового интенсивного питания самок до 50% усвоенного фосфора переходит в яйца;

2) период линьки сопровождается расходом жирового запаса, так как рачки в это время не питаются и жир идет частично на образование скелета и главным образом на обмен (Drach, 1939);

3) многие авторы (Conover, 1962; Сушкина, 1962, и др.) обнаружили постепенное расходование жира на энергетический обмен у зимующих на больших глубинах нескольких видов *Calanus* в северных морях.

Наши материалы позволили к перечисленным функциональным особенностям жировых включений добавить еще некоторые. Исследование суточных колебаний количества запасного жира у мигрирующего *C. helgolandicus* в Черном море показало, что жир 1) расходуется при миграциях как основной источник энергии и 2) понижает удельный вес, способствуя образованию высокой плавучести, близкой к нейтральной, благодаря которой, по-видимому, облегчается осуществление миграций: энергия расходуется главным образом на динамическую, движущую силу, так как сила тяжести колеблется около нуля.

ВЫВОДЫ

1. Среднесуточный прирост, выраженный в калориях, у *C. helgolandicus* в Черном море в весенне-летний период по мере роста и развития возрастает от науплиусов ко II копеподам (6,3—22,5% от среднего содержания энергии в теле рачка за каждый период развития), у последующих стадий, начинающих миграции (III—IV коп.), прирост сначала медленно (до 21,5%), а затем при более интенсивных миграциях у V копеподитов резко падает (до 5,9%). У растущих стадий прирост составляет от физиологически полезной энергии 5,5—5,6%.

2. Суточные траты на энергетический обмен у *Calanus* в море при 7—16°, определенные на основании расхода жира при миграциях и трат на обмен во время пребывания рачков в одном слое, с ростом *Calanus* увеличиваются с 10,4 до 121,4% от средней биомассы за каждый период развития, выраженной в калориях. Такая интенсификация обмена у старших возрастных групп связана с большими затратами энергии на движение. Затраты энергии на обмен от физиологически полезной энергии составляют 45—94,4%.

3. Общий обмен у *Calanus*, рассчитанный для природных условий, пропорционален 1,62 степени веса. У различных стадий общий обмен в море выше стандартного в 1,2—34,3 раза (у младших немигрирующих стадий — в 1,2—6,1 раза, у старших мигрирующих — в 12,4—34,3 раза).

4. Суточные рационы, определенные для каждой стадии по средним величинам между убылью и прибылью запасного жира

в течение суток, при 90% усвоении беззольного вещества в основном удовлетворяют общие потребности *Calanus* в энергии.

5. Запасной жир у *C. helgolandicus* играет роль основного источника энергии при миграциях. Кроме того, большие количества жира способствуют образованию высокой плавучести, близкой к нейтральной, чем, вероятно, облегчается осуществление ежесуточных миграций. Возможно, однако, что последнее — не постоянная и не общая связь.

ЛИТЕРАТУРА

- Богоров В. Г. 1933. Изменение биомассы с возрастом у *Calanus finmarchicus*. — Бюлл. Гос. океаногр. ин-та, вып. 8.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — Науч. тр. Белорусского гос. университета, Минск.
- Виноградов М. Е. 1961. Источники питания глубоководной фауны — о скорости разложения отмерших Pteropoda. — Докл. АН СССР, т. 138, № 6.
- Ивлев В. С. 1939. Баланс энергии растущей личинки *Silurus glanis*. — Докл. АН СССР, т. 25, № 1, 87.
- Ивлев В. С. 1962. Активный энергетический обмен у мальков Балтийского лосося (*Salmo salar*). — Вопросы ихтиологии, т. 2, вып. 1 (22), 158.
- Миронов Г. Н. 1940. Определение удельного веса. — Сб. авторефератов АН СССР.
- Петипа Т. С. 1964. О жировом обмене у *Calanus helgolandicus* (Claus) в экспериментальных условиях. — Докл. АН СССР, т. 155, № 2.
- Петипа Т. С. Настоящий сборник. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* Giesbr.
- Рылов В. М. 1927. О включениях жира у *Diaptomus coeruleus* Fisch. — Сб. в честь проф. Н. М. Книповича, 1885—1925. Изд. Народного комиссариата земледелия РСФСР, М.
- Сажина Л. И. 1961. Развитие черноморских Copepoda. II. Науплиальные стадии *Calanus helgolandicus* (Claus). — Тр. Севаст. биол. ст., т. XIV, 103.
- Сушкина А. П. 1962. Скорость расходования жира при различной температуре и жизненный цикл у *Calanus finmarchicus* (Gunn.) и *C. glacialis* Jaschn. — Зоол. журн., т. XLI, вып. 7, 1004.
- Чайнова Л. А. 1950. Размножение и развитие пелагических Copepoda Черного моря. — Тр. Карадаг. биол. ст., вып. 10, 78.
- Шмелева А. А. 1964. Весовые характеристики массовых форм зоопланктона Адриатического моря. — Тр. Севаст. биол. ст., т. XV.
- Шулейкин В. В. 1953. Физика моря. Изд-во АН СССР, М.
- Яшнов В. А. 1939. Планктическая продуктивность юго-западной части Баренцева моря. — Тр. ВНИРО, т. IV.
- Berner A. 1962. Feeding and respiration in copepod *Temora longicornis* (Müller). — J. Marine Biol. Assoc. U.K., v. 42.
- Chun C. 1896. Atlantis. — Bibl. Zool., H. 19.
- Claus C. 1863. Die freilebenden Copepoden etc. Leipzig.
- Colditz F. 1914. Beitrag zur Biologie d. Mansfelder-Sees. — Z. wiss. Zool., Bd. 108.
- Conover R. J. 1962. Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to the life cycle. — Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil internat. explorat. mer., v. 153, N 3.
- Corner E. D. 1961. On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. Preliminary observations on the marine copepod *Calanus helgolandicus* (Claus). — J. Marine Biol. Assoc. U. K., v. 41, N 5.

- Cushing D. H., Vucetić. T. 1963. Studies on a *Calanus* patch. III. The quantity of food eaten by *Calanus*, v. 43, 349.
- Denton E. J. 1963. Buoyancy mechanismus of sea creatures.—*Endeavour*, v. 22, N 85, 3.
- Drach P. 1939. Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes.—*Ann. Inst. océanogr. (Paris)*, N. S., v. 19, fasc. 3.
- Fry F. E. J. 1947. Effect of the environment of animal activity. *Univ. Toronto Stud., Biol. Ser.* N 55; *Publ. Ontario Fich. Res. Labor.*, N 68.
- Leydig F. 1859. Bemerkungen über den Bau der Cyclopiden.—*Arch. Naturgesch.*, Jahrg. 25, Bd. I.
- Ludwig W. 1929. Der energetische Stoffwechsel bei *Paramaecium caudatum*.—*Arch. Protist.*, v. 62, 12.
- Marshall S. M., Nicholls A. G., Orr A. P. 1935. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VI. Oxygen consumption in relation to environmental conditions.—*J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, v. 20, I.
- Marshall S. M., Nicholls A. G., Orr A. P. 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production.—*J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, v. 30.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1955. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus).—*Edinburgh, London*.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1955a. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*.—*J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, v. 34, 495.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1956. On the biology of *Calanus finmarchicus*. IX. Feeding and digestion in the young stages.—*J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, v. 35, N 3.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1958. On the biology of *Calanus finmarchicus*. X. Seasonal changes in oxgen consumption.—*J. Marine Biol. Assoc. U. K.*, v. 37, N 2.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1962. Food and feeding in Copepods.—*Rapp. et procès verbaux réunions Conseil internat. explorat. mer*, v. 153, N 15.
- Naumann E. 1921. Einige Gesichtspunkte bettreffs der Fettproduktion des Süßwasser-Zooplanktons.—*Arch. Hydrobiol.*, Bd. XIII, N 2.
- Naumann E. 1923. Spezielle Untersuchungen über die Ernährungs-Biologie des tierischen Limnoplanktons.—II.—*Lunds Univ. arsskr.*, n. f., 2, Bd. 19.
- Raymont J. E., Conover R. J. 1961. Further investigations on the carbohydrate content of marine zooplankton.—*Limnol. and Oceanogr.*, v. 6, N 2.
- Spoor W. A. 1946. A quantitative study of the relationship between the activity and oxygen consumption of the goldfish, and its application to the measurements of respiratory metabolism in fishes.—*Biol. Bull.*, v. 91, N3.
- Steuer A. 1910. *Planktonkunde*. Leipzig u. Berlin.
- Wesenberg-Lund C. 1904. Studier over de Danske sjoers plankton. *Danske Ferskvands-Biol. lab.*, op. 5.
- Zeuthen E. 1947. Body size and metabolic rate in the animal kingdom with special regard to the marine microfauna.—*Compt. rend. Trav. Lab. Carlsberg, ser. chim.* v. 26, N 3, 17.