

Е. В. ПАВЛОВА

ПИЩЕВЫЕ ПОТРЕБНОСТИ И ИХ УДОВЛЕТВОРЕНИЕ
У ЧЕРНОМОРСКОЙ КЛАДОЦЕРЫ
PENILIA AVIROSTRIS DANA

В связи с разработкой проблемы биологической продуктивности важное значение приобретают вопросы, касающиеся количества потребляемой организмом пищи. Перенос пищи и энергии от одного пищевого звена к другому в общей продукционной цепи пока мало изучен, особенно для организмов, обитающих в морях.

Зоопланктон, как непосредственный потребитель первичной продукции и основной источник питания планктоноядных рыб, должен представлять в этом отношении особый интерес.

Данных по пищевым потребностям у представителей группы *Cladocera* очень немного, для морских кладоцер нет вообще. Некоторые данные по количеству потребляемого корма дафниями приведены в работе Кастальской-Карзинкиной (1942). Л. М. Сушеня (1958) на основании опытов по кормлению нескольких видов пресноводных кладоцер хлореллой установил суточные рационы неразмножающихся рачков в пределах от 2,54 до 13,2% от веса тела. Для *Daphnia magna* величина потребления хлореллы (2,5 млн. клеток на 1 мг сух. веса за час), полученная Сушеней, совпадает с величиной, приводимой Райтером (Ryther, 1954). Более обширные данные о рационе известны для *Daphnia pulex*. Превращение энергии растущими *D. pulex* исследовано в работе В. С. Ивлева (1938). Для этого же вида Рихмэном (Richman, 1958) были вычислены бюджеты энергии у молодых и приступивших к размножению самок.

Исследованный нами рачок — *Penilia avirostris* — в летний период занимает в черноморском планктоне значительное место. В отдельные годы пенилия является преобладающим видом поверхностного зоопланктона по всей акватории моря (Кусморская, 1950, 1955; Шмелева, 1958; Павлова, 1961). Являясь ценной в пищевом отношении, пенилия поедается многими планктоноядными рыбами (Чаянова, 1954; Коваль, 1959) и их личинками (Павловская, 1958; Брискина, 1954; Ревина, 1958).

В лабораторных условиях были определены темп роста, питание, химический состав и дыхание пенилии (Павлова, 1959а, 1959б, 1959в). На основании этих данных представилась возможность вычислить пищевые потребности этого рачка за сутки и за весь период роста (понимая под этим общее количество пищи, необходимое организму с учетом его роста и размножения) и выяснить, в какой степени удовлетворяются эти пищевые потребности в естественных условиях.

В основу расчетов пищевого рациона *P. avirostris* было положено балансовое равенство, полагающее, что интенсивность обмена, скорость роста и пищевой рацион находятся между собой в определенных соотношениях. Для рыб, по Г. Г. Винбергу (1956), это равенство имеет вид: $0,8P = П + Т$, где P — рацион, $П$ — прирост, $Т$ — траты на обмен. Усвояемость пищи у пенилии, как будет показано ниже, принимается 74%, следовательно, указанное равенство для *P. avirostris* будет иметь вид: $0,74P = П + Т$.

Определение рациона пенилии по величинам прироста и поглощения кислорода и сравнение его с рационом, имеющим место в естественных условиях, и входило в нашу задачу.

Методика

Определение веса рачков производилось непосредственным взвешиванием методом Менделеева. Взвешивались фиксированные 4% формалином животные. Обсушивание проводилось на фильтровальной бумаге до момента, когда слегка перекатываемый по бумаге комочек из животных переставал оставлять влажный след. Молодь взвешивалась в количестве 400 экземпляров, самки — в количестве 250 экземпляров. Пенилии размером от 0,56 до 0,65 мм без зародышей (иногда с яйцами) составили группу только что приступивших к размножению самок. Чтобы получить вес взрослых размножающихся самок без зародышей, последние перед взвешиванием осторожно удалялись легким разрывом стенки выводковой камеры. Результаты взвешиваний приведены в таблице 1.

Таблица 1

Средний вес *Penilia avirostris*

Группа животных	Средняя длина тела, мм	Средний вес 1 экз., мг	
		сырой	сухой
Молодь до наступления половозрелости	0,438	0,0031	0,00046
Самки, только что приступившие к размножению	0,634	0,0091	0,00136
Размножающиеся самки без зародышей	0,718	0,0143	0,0021
Самки с зародышами на последних стадиях развития	0,718	0,0220	0,0033

Траты на обмен рассчитывались по способу В. Я. Яшнова (1937). На основании химического состава пенилий и величин потребления кислорода молодью и самками было рассчитано количество органического вещества, которое окислится за сутки поглощенным кислородом (на окисление 1 кг сырого вещества пенилий требуется 246,7 г O_2 , Павлова, 1959в). Величины потребляемого кислорода, использованные при вычислении затрат на обмен, могут считаться выразителями стандартного обмена. Так как количественных данных по различию скорости движения рачков в море и эксперименте мы привести

не можем, то для расчетов принято, что полученные величины поглощения кислорода соответствуют тратам на основной и активный обмен. Поскольку пенилия обладает довольно плавным движением без резких скачков и к мигрирующим организмам не относится, то принятое допущение, как нам кажется, не даст большой ошибки.

Калорийность пенилий, вычисленная на основе химического состава (белок — 59,8%, жир — 12,8, углеводы — 19,5% на сухой вес, по данным сотрудника СБС Т. И. Пшениной), оказалась равной 5,46 ккал. Так как химический состав молоди пенилий определен не был, то пришлось воспользоваться данными Рихмэна (1958) по соотношению калорийности молодых и взрослых дафний. Методом прямой калориметрии Рихмэн получил разницу между калорийностью молоди (4,059 ккал) и взрослых животных (5,075 ккал), равную 1 ккал. На основании соотношения калорийности молоди и взрослых самок у дафний калорийность молоди пенилий была принята равной 4,46 ккал.

Затраты на прирост. Количество линек и время, проходящее между двумя линьками, выяснены экспериментально (Павлова, 1959а). До периода половозрелости пенилия проходит три линьки, линяя через 36 часов. Размер новорожденной молоди равен 0,35 мм. Так как взвешивания новорожденной молоди не производилось, то вес молоди при размере 0,35 мм пришлось определять косвенным путем, используя пропорциональность веса организма кубу его длины. Зная непосредственно определенный вес и куб длины молоди иного размера (табл. 1) и длину животного, вес которого необходимо определить, по пропорции находилась искомый вес. В данном случае: сухой вес (при размере 0,35 мм) = $[(0,35)^3 \times 0,00046] : (0,438)^3 = 0,00024$ мг. Весовой прирост от момента рождения до наступления половозрелости (при среднем весе 0,00136 мг) выразится величиной 0,00112 мг.

После 4-й линьки самки приступают к партеногенетическому размножению и от линьки к линьке вынашивают в выводковой камере в среднем 8 зародышей. Линьки взрослых самок наблюдались до максимально встречаемого в Черном море размера — 0,98 мм. Поэтому период от наступления половозрелости молодых самок до достижения максимального размера принимался за весь период роста взрослых пенилий. Вес самок при этом размере, определенный аналогично весу новорожденной молоди, равен 0,00506 мг сух. веса. Весовой прирост от момента наступления половозрелости до размера 0,98 мм равен 0,0037 мг сух. веса.

Усвояемость пищи у кладоцер по очень незначительным данным, имеющимся в литературе, различна. Для *Daphnia pulex* Ивлев (1938) принимает величину усвояемости, равную 70%, для этого же вида Рихмэн (1958) указывает довольно низкую величину усвояемости — 20—30%. Маршалл и Опп (Marshall, Orr, 1955) у морских копепод определили с помощью P^{32} величину усвояемости в пределах 80—90%, при использовании фекального метода — 66—100%. Для определения величины усвояемости, более или менее близкой к возможной, было принято, что из рациона не усваиваются вся зола и 10% беззольного вещества. Компоненты пищевого рациона пенилии известны: жгутиковые водоросли, бактерии и детрит. Содержание золы в мелких жгутиковых дано в работе Л. А. Ланской и Т. И. Пшениной (1961) и составляет 17,7% сухого веса.

Химический состав детрита неизвестен, однако можно предпо-

жить, что детрит, которым питаются пенилии, в большей своей части состоит из растительных остатков, так как трудноперевариваемая животная пища (например, хитин) едва ли может быть измельчена до 8 μ , тем более в верхних слоях моря. Основываясь на этом гипотетическом, но необходимом для расчетов предположении, содержание золы в детрите было приравнено к таковому водорослей и принято равным 17,7% сухого веса.

В бактериях зола в среднем составляет 9% от сухого веса (Веркман, Вильсон, 1954).

Величина неусвоившейся части рациона будет равна средней величине из суммы золы водорослей (18%), золы бактерий (9%), золы водорослевого детрита (18%), плюс 10% неусваиваемого беззольного вещества. При употреблении пенилией в пищу всех трех пищевых компонентов усвояемость пищи рачков равна 74% от общего рациона.

Калорийность пищевых объектов была вычислена на основании химического состава беззольной части вещества с учетом неполного окисления белков, углеводов (4,1 ккал) и жира (9,3 ккал). Калорийность 1 г беззольного вещества водорослей и детрита равна 4,33 ккал. Если принять химический состав сухого вещества бактерий состоящим из 65% белка, 20% углеводов и 6% жира (Веркман, Вильсон, 1954), то калорийность 1 г беззольного вещества бактерий будет равна 4,44 ккал.

Определение рационов

Расчет рациона по величинам потребленного кислорода и прироста. Поскольку наиболее благоприятные условия развития популяции пенилии в Черном море наблюдаются в августе—сентябре (Павлова, 1959а), то пищевые потребности были рассчитаны для средней температуры августа—сентября — 23—25°. Определение величин поглощаемого кислорода в эксперименте также проводилось при этой температуре. Для молодежи суточные траты на обмен были рассчитаны по количеству кислорода, поглощаемого молодью среднего веса (0,0008 мг сух. веса) в час, и умножением на 24, поскольку резких суточных колебаний в поглощении кислорода не было обнаружено. За сутки один экземпляр молодежи пенилии, расходую 0,00026 мг O_2 на обмен, потребляет 0,00016 мг (здесь, как и в последующих расчетах, приводится вес сухого вещества) или 0,0007 кал. Прирост за сутки, отнесенный к среднему весу тела, у молодежи будет составлять 0,00019 мг или 0,0008 кал. Неиспользованная пища составит 26% от общего рациона, то есть 0,000123 мг или 0,0005 кал.

Общий рацион молодых пенилий, не приступивших к размножению, со средним весом 0,0008 мг, составил 0,00047 мг или 0,0020 кал, то есть 59% веса тела за сутки. В таблице 2 представлен пищевой рацион молодежи пенилий за сутки и за весь период до наступления половозрелости (6 суток).

Для взрослых размножающихся самок пищевой рацион был определен за сутки и за период от наступления половозрелости до момента прекращения роста при достижении максимально встречающегося в Черном море размера. Этот период равен 9,5 суток.

Траты на обмен рассчитывались на основании количества кислорода, поглощаемого самками в период интенсивного партеногенетического размножения, но с пустыми выводковыми камерами или с только что отложенными в них яйцами. Средний вес самок за период роста равен 0,0032 мг и был рассчитан как среднее между весом са-

мок, только что приступивших к размножению (0,00136), и весом размножающихся самок без зародышей при размере 0,98 мм, который вычислялся аналогично весу новорожденной молоди (0,0051 мг). Одна самка такого веса потребляет в сутки 0,000816 мг O_2 . Количество пищи, требуемое самкой на покрытие обмена, составило 0,0005 мг или 0,0027 кал. в сутки. Будучи половозрелой, самка за период роста претерпевает пять линек, за эти пять линек ее весовой прирост выразится величиной 0,0039 мг. За сутки это составит 0,0004 мг или 0,0022 кал. У самки, приступившей к партеногенетическому размножению, часть энергии расходуется на образование яиц. Чтобы определить количество энергии, затрачиваемое на этот процесс, нужно знать калорийность яиц, поступивших в выводковую камеру. К сожалению, такими данными мы не располагаем. Так как формирование зародышей в выводковой камере происходит только за счет запасов, отложенных самкой в яйца, то для вычисления доли рациона, потраченной на образование яиц, был взят вес молоди, только что вышедшей из выводковой камеры. Это кажется нам более правильным, так как калорийность пищевого рациона в данном случае рассчитывается по калорийности самого рачка. Если принять, что одна самка вынашивает одновременно 8 зародышей, то за пять генераций она произведет на свет 40 молодых особей, общим весом 0,0096 мг. В среднем за сутки на размножение тратится 0,0010 мг пищи, или 0,0055 кал.

Общий рацион самок за сутки составляет 81% от веса тела. Все рассчитанные величины приведены в таблице 3 (табл. 3).

Определение рациона в естественных условиях. Фактический рацион, имеющий место в естественных условиях, был рассчитан двумя путями:

1. По темпу фильтрации воды пенилиями за сутки. Согласно данным 14 опытов одна взрослая самка пенилии средним весом 0,004 мг фильтрует около 100 мл за сутки (Павлова, 1959б). В августе—сентябре 1956 г. в Севастопольской бухте в 1 мл воды содержалось 108 клеток мелких жгутиковых водорослей размером от 8 μ и меньше (по данным Н. Ф. Михайловой), 84000 клеток бактерий (по данным М. Н. Лебедевой), 3000 частиц детрита, размером от 8 до 1 μ (Павлова, 1959в). При сухом весе одной водорослевой клетки, равном $0,6 \times 10^{-7}$ мг, одна самка, фильтруя 100 мл в сутки, сможет потребить 0,00065 мг сухого вещества водорослей, при сухом весе одной бактериальной клетки, равном $0,4 \times 10^{-10}$ мг, за сутки пенилия потребит 0,00035 мг сухой бактериальной пищи и при весе одной детритной частицы, равном $0,9 \times 10^{-8}$ мг,—0,0027 мг в сухом весе. Общий суточный рацион самок пенилий в море, определенный по темпу фильтрации составляет 0,0037 мг, или 92% от веса тела.

2. Другой путь определения суточного рациона в естественных условиях сводился к определению общего количества пищи, прошедшей через кишечник пенилий за сутки, с учетом суточного ритма питания. Это количество пищи вычислялось по среднему объему пищевого комочка в кишечнике самок и молоди и по времени прохождения пищи по кишечнику, выясненному опытным путем. Время прохождения пищи по кишечнику при температуре 23—25° в среднем равно 20 минутам.

Объем пищевого комочка в кишечнике самок и молоди определялся следующим образом: измерялась длина кишечника, заполненного пищей (как правило, пищей у пенилий заполнен весь кишечник, за исключением глотки), затем эта часть кишки препаровальными иг-

Таблица 2

Рацион 1 экземпляра молоди *Penilia avirostris*, рассчитанный по величинам потребляемого кислорода и прироста за период до половой зрелости

Период	Траты на обмен		Затраты на прирост		Неиспользованная пища		Общий рацион		
	мг	кал.	мг	кал.	мг	кал.	мг	кал.	% от веса тела
За сутки	0,00016	0,0007	0,00019	0,0008	0,000123	0,0005	0,00047	0,0020	59
За весь период до половозрелости	0,00096	0,0042	0,00113	0,0048	0,00074	0,0030	0,0028	0,0120	—

Таблица 3

Рацион 1 экземпляра взрослых самок *Penilia avirostris*, рассчитанный по величинам поглощенного кислорода и прироста за период роста и размножения

Период	Траты на обмен		Затраты на прирост		Затраты на формирование яиц		Неиспользованная пища		Общий рацион		
	мг	кал.	мг	кал.	мг	кал.	мг	кал.	мг	кал.	% от веса тела
За сутки	0,0005	0,0027	0,0004	0,0022	0,0010	0,0055	0,0007	0,0038	0,0026	0,0142	81
За весь период роста	0,0047	0,0256	0,0039	0,0209	0,0095	0,0522	0,0066	0,0361	0,0248	0,135	—

лами извлекалась из животного, собиралась в комочек и высушивалась на предметном стекле до момента, когда комочек не оставлял на стекле влажного следа. По диаметру комочка определялся его объем по формуле объема шара. То же самое было проделано с пустыми кишечниками пенилий. По разнице объемов кишечника с пищей и без нее вычислялся объем пищи в кишечнике. Объем пищевого комочка был определен у самок, только что приступивших к размножению, и у самок с максимальными размерами (в черноморском планктоне), среднее между ними — диаметр пищевого комочка с пищей в кишечнике — 92 μ , диаметр комочка кишки без пищи — 24 μ . В этом случае пищевой комочек одной самки среднего веса будет весить 0,00008 мг. Диаметр пищевого комочка у молоди в среднем равен 42 μ ; так как мы не могли найти молодь с пустым кишечником, объем пустой кишки у нее был рассчитан по соответствующему процентному отношению объема пустой кишки к объему кишки с пищей у самок, которое у них равно 1,6%. Пищевой комочек у одного экземпляра молоди пенилий весит 0,0000086 мг.

Суточный ритм питания пенилии был определен как в лабораторных условиях, так и на полевом материале (Павлова, 1959в). Оказалось, что только в течение 3-4 утренних и вечерних часов интенсивность питания снижается примерно наполовину, все остальное время пенилия непрерывно фильтрует. Зная время прохождения пищи по кишечнику, можно с учетом суточного ритма питания рассчитать, что за сутки один экземпляр пенилии заполняет свой кишечник 60 раз. Зная величину разового заполнения кишечника у самок и молоди, получаем отсюда величины суточного количества пищи, прошедшей через кишечник. Для самок это составит в среднем 120% веса тела, для молоди — 65%, при среднем весе самок и молоди соответственно — 0,004 мг и 0,0008 мг.

На таблице 4 представлены фактические рационы пенилий, имеющие место в естественных условиях, рассчитанные этими двумя способами (табл. 4).

Таблица 4

Рацион *Penilia avirostris* за сутки, в естественных условиях

Группа животных	По темпу фильтрации		По заполнению кишечника	
	мг	% от веса тела	мг	% от веса тела
Молодь	—	—	0,00052	65
Самки	0,0037	92	0,00480	120

Обсуждение результатов

Величины рационов, полученные расчетом по потреблению кислорода и приросту, и величины рационов, определенные другими методами, достаточно хорошо совпадают. Рацион в естественных условиях, рассчитанный по темпу фильтрации, для самок оказался очень близким к рассчитанному по кислороду и приросту (0,0037 и 0,0026 мг). Величина же его, рассчитанная по заполнению кишечника, оказалась

несколько повышенной (0,0048 против 0,0026 мг) сравнительно с вычисленной по кислороду и приросту. Расхождение величин естественного рациона, определенного двумя способами, объясняется, вероятно, тем, что при расчете рациона по темпу фильтрации учитывались только пищевые компоненты, тогда как при механической фильтрации частиц пенилей в естественных условиях, несомненно, вместе с пищевыми отфильтровываются и минеральные частицы. Повышение величины естественного рациона, рассчитанного по заполнению кишечника, и можно, как нам кажется, объяснить присутствием этой дополнительной минеральной части рациона, не учитываемой при расчетах рациона по объему фильтруемой воды.

У молоди величина естественного рациона хорошо совпадает с величиной, рассчитанной по кислороду и приростам (0,00052 против 0,00047 мг).

Несмотря на некоторые отклонения, величины рационов, рассчитанных по кислородному поглощению и приросту, и величины рационов в естественных условиях, полученные двумя способами, достаточно близки.

Среди кладоцер наиболее подробно изучен рацион у *Daphnia pulex*. Для этого вида Рихмэном (1958) были вычислены бюджеты энергии у молоди и приступивших к размножению самок. Воспользовавшись его данными по калорийности пищи, используемой в опытах, и соотношением длины тела и веса рачков для определения среднего веса молоди и самок, мы вычислили рационы дафний в процентах от веса тела в сутки. На основании данных, приводимых Рихмэном в его таблице 10 при концентрации пищи в 25000 клеток в 1 мл воды (минимальная концентрация), суточный рацион неполовозрелых самок со средним весом 0,008 мг равен 187% веса тела. Неусвоенная пища в данном случае составляла 76% от общего количества потребленной. Для размножающихся самок со средним весом 0,028 мг суточный рацион соответствует 110% от веса тела (таблица 12, по Рихмэну). При повышении концентрации пищи до 100000 кл/мл количество неусвоенной ее части значительно увеличивается, что при одновременном увеличении количества энергии, правда, не очень значительном, расходуемой на рост, дыхание и размножение, приводит к очень большому общему рациону (до 536% — у самок и 750% веса тела — у молоди). При этой концентрации пища проходит через кишечник очень маловидоизмененной: у самок не усваивается в этом случае 85,7%, у молоди — 93,3% от общего рациона. Маловероятно, чтобы такие условия питания были постоянным явлением в достаточно большом водоеме; скорее всего, они представляют исключение, имеющее место только при «цветении» водорослей. Если принять, что минимальная концентрация в опытах Рихмэна более близка к обычно встречаемой в естественных условиях, то рационы взрослых самок дафний и пенилий представляют собой величины одного порядка.

✓ Assimилированное вещество у самок и молоди пенилий распределяется по-разному. У молоди, по сравнению с самками, больше пищи расходуется на обмен и значительно выше затраты на прирост. В таблице 5 дано распределение ассимилированной энергии в течение суток у самок и молоди (табл. 5). Процент общего количества ассимилированной энергии, расходуемой на прирост, представляет собой коэффициент использования энергии на рост второго порядка по В. С. Ивлеву (K₂).

Таблица 5

Распределение ассимилированной энергии за сутки самками и молодью *Penilia avirostris*

Группа животных	Общее колич. ассимилированной энергии, кал.	Траты на обмен		Затраты на прирост		Затраты на формирование яиц	
		Кал.	% от общего колич. энергии	Кал.	% от общего колич. энергии	Кал.	% от общего колич. энергии
Молодь	0,0015	0,0007	46,6	0,0008	53,4	—	—
Самки	0,0104	0,0027	26,0	0,0022	21,1	0,0055	52,9

В работе Ивлева (1938) исследовано превращение энергии растущими *Daphnia pulex*. Для 5-дневных дафний K_2 равен 42,3%, для 15-дневных — коэффициент использования пищи на рост второго порядка несколько меньше — 30,3%. Для этого же вида Рихмэн приводит величины K_2 , при концентрации пищи 25000 кл/мл, для молоди — 55,3%, для взрослых и размножающихся самок за 34 дня — 3,95%. Количество энергии, используемой на рост, у дафний и пенилий в общем одинаково.

У взрослых самок пенилий 52,9% от общего количества ассимилированной энергии расходуется на формирование яиц, что совпадает с данными Рихмэна. Большая трата энергии на размножение вполне согласуется с быстрым темпом партеногенетического размножения, какой имеет место у кладоцер вообще, и с данными других авторов (Marshall, Orr, 1952; Беклемишев, 1954; Петипа, 1959; Делало, 1961), указывавших, что в периоды интенсивного размножения, в частности морским копеподам, требуется во много раз большее количество пищи.

Чтобы выяснить, в какой степени рацион в естественных условиях удовлетворяет в энергетическом отношении вычисленные по величинам поглощаемого кислорода и приросту потребности в пище, была рассчитана усваиваемая часть каждого пищевого компонента, составляющего рацион. Из пищевого рациона, определенного по темпу фильтрации на основании наличия водорослей, бактерий и детрита в море в августе—сентябре 1956 г., было получено соотношение пищевых компонентов в рационе, рассчитанном по заполнению кишечника. Причем для расчета рациона у молоди, потребляющей частицы значительно меньшего размера, количество водорослевых клеток в 1 мл взято в половину меньше (54 клетки/мл); при подсчете детрита приняты во внимание только частицы размером от 1 до 5 μ включительно, со средним сухим весом одной детритной частицы $0,28 \times 10^{-8}$ мг. По калорийности беззольной части вещества каждого из трех элементов пищевого рациона пенилии за вычетом 10% неусваиваемой части беззольного вещества было вычислено количество фактически утилизированной пищи молодью и самками пенилий. Пример расчета количества пищи, ассимилированной пенилиями из пищевого рациона, рассчитанного по заполнению кишечника, приведен в таблице 6.

Удовлетворение суточных пищевых потребностей пенилии в естественных условиях приведено в таблице 7. В графе первой указано количество энергии, требуемое данной группе пенилии, полученное из вычисленного по величинам поглощаемого кислорода и приросту рациона за вычетом неусвоенной пищи, во второй — количество энергии, фактически полученное с пищей, рассчитанное двумя способами: по темпу фильтрации и по заполнению кишечника (табл. 7).

Общее количество усвоенной энергии, рассчитанное из естественного рациона, у самок несколько выше пищевых потребностей, рассчитанных по величинам поглощенного кислорода и приросту. Это, с одной стороны, можно объяснить, как уже говорилось, увеличением количества пищи за счет минеральной доли рациона, с другой — некоторым уменьшением вычисленного по кислороду и приросту количества усвояемой пищи и энергии, ввиду того, что не были учтены вещества, накапливаемые в теле животного в виде жира. При наблюдении под микроскопом над живыми взрослыми самками хорошо видно у некоторых значительное количество мелких жировых капель, располагающихся вдоль кишечника. Подсчитать их было довольно трудно, по-

этому в данных расчетах количество откладываемого в теле животных запасного вещества не учитывалось.

У молоди количество энергии, усвоенной с пищей в естественных условиях, хорошо совпадает с рассчитанными по кислороду и простоту потребностями.

За счет каких компонентов пищи в большей степени происходит удовлетворение потребностей пенилий? Из таблицы 7 видно, что наибольшую часть усвоенной энергии как самки, так и молодь получают за счет детритной пищи. Второе по значимости место в рационе самок занимают водоросли, самое последнее — бактериальная пища. У молоди значительную долю в рационе составляют бактерии, меньшее значение имеют водоросли.

При том содержании мелких жгутиковых водорослей, бактерий и детрита, какое имело место в августе—сентябре 1956 г. в Севастопольской бухте (см. определение рациона по темпу фильтрации), ни один из пищевых компонентов в отдельности не мог удовлетворить пищевые потребности пенилий. Нужно сделать некоторые оговорки. Так как *P. avirostris*, как выяснено в эксперименте, не обладает активной избирательной способностью, а фильтрует все частицы, размером меньше $8\ \mu$, то пищей для нее в естественных условиях, помимо мелких жгутиковых водорослей, могут быть также: *Pontosphaera Huxleyi* Lohm, мелкие формы некоторых видов *Gymnodinium* и одиночные клетки некоторых диатомовых, имеющих очень нежные оболочки и хрупкие щетинки (*Chaetoceros socialis* Laud, *Ch. simplex* Ostf. и др.). О численности этих видов в описываемый период и соотношении в них одиночных и колониальных клеток точных сведений нет. По наблюдениям Л. А. Ланской, в культурах водорослей, выделенных из воды разных районов Черного моря, в летнее время развиваются подчас в колоссальных количествах очень мелкие (от 3 до $10\ \mu$) представители родов *Gymnodinium* и *Gyrodinium*, часто не определяемые до вида, и необычайно мелкие одиночные диатомовые. Эти формы очень мелки и нежны и, несомненно, многие из них не учитываются при просмотре фиксированного материала. О значении этих видов в питании *P. avirostris* можно будет говорить после тщательных исследований по видовому составу и количеству этих наннопланктонных форм.

Количество свободно живущих бактерий в черноморской воде также не может удовлетворить потребности пенилий в пище. Однако детрит в естественных условиях не может быть просто частицей отмершей водорослевой клетки, как это (для расчетов) пришлось предположить нам. Как правило, в воде такие частицы всегда окружены бактериями, что значительно повышает пищевую ценность детрита для животных. Поэтому значение бактериальной пищи для пенилий намного больше, чем мы имели возможность показать, благодаря тому, что детрит является основным компонентом в питании этого рачка.

Приведенные расчеты количества усвоенной пенилиями энергии, поступившей с пищей в условиях моря, и высказанные по этому поводу соображения дают возможность говорить о том, что пищевые потребности *P. avirostris* при интенсивном росте и размножении в августе—сентябре 1956 г. в Севастопольской бухте полностью удовлетворялись количеством пищевых объектов, имеющихся в наличии.

Таблица 6

Расчет количества пищи, ассимилируемой молодью и самками *Penilia avirostris* из суточного рациона, рассчитанного по заполнению кишечника (мг сухого вещества)

Группа животных	Потребленная пища			З о л а			10 % неусваиваемого беззольного вещества			Ассимилированная пища		
	Водор.	Бактер.	Детрит	Водор.	Бактер.	Детрит	Водор.	Бактер.	Детрит	Водор.	Бактер.	Детрит
Молодь	0,00011	0,00012	0,00028	0,00002	0,00001	0,00005	0,000009	0,00001	0,00002	0,00008	0,0001	0,00021
Самки	0,00095	0,00051	0,0040	0,00017	0,00005	0,0007	0,00008	0,00005	0,0003	0,0007	0,0004	0,0030

Таблица 7

Удовлетворение пищевых потребностей *Penilia avirostris*, в калориях, за сутки

Группа животных	Требуемое количество энергии	Количество энергии, полученное с пищей							
		По темпу фильтрации				По заполнению кишечника			
		Водор.	Бактер.	Детрит	Общее колич.	Водор.	Бактер.	Детрит	Общее колич.
Молодь	0,0015	—	—	—	—	0,00035	0,00044	0,00091	0,0017
Самки	0,0104	0,0020	0,0012	0,0086	0,0118	0,0030	0,00180	0,0130	0,0178

Так как были получены величины количества энергии, требуемой пенилией в период до половой зрелости и при интенсивном партеногенетическом размножении, и известны количества усваиваемой энергии за оба этих периода в условиях моря, представилась возможность свести баланс прихода и расхода энергии для *P. avirostris* за период роста (15,5 суток). Расход энергии рассчитан из таблиц 2 и 3, за вычетом неусвоенной энергии, приход энергии составило количество ассимилированной энергии, рассчитанное за 15,5 суток из таблицы 7. Ассимилированная энергия для самок рассчитывалась из рациона, определенного по темпу фильтрации, так как в этом случае рацион включал только пищевые компоненты без добавления минеральных частиц. Энергетический баланс *P. avirostris* за время роста представлен на таблице 8.

Таблица 8

Энергетический баланс ассимилированной энергии *Penilia avirostris*
за время роста (кал.)

П р и х о д	Р а с х о д			
	Траты на обмен	Затраты на прирост	Формиро- вание яиц	Общее количество
0,12	0,030	0,026	0,052	0,108

Величины количества энергии, требуемой за период роста, и количество энергии, ассимилированной с пищей, очень близки. Небольшое расхождение величин прихода и расхода можно объяснить тем, что в расход не включено количество энергии, откладываемое в теле самки в виде запасных веществ.

В заключение можно сказать, что полученные результаты дают возможность говорить о полной применимости метода определения пищевого рациона исследуемого организма, исходя из величин потребляемого кислорода и прироста за определенное время. Рассчитанный на основании полученных в эксперименте величин поглощаемого кислорода и прироста тела за сутки пищевой рацион *Penilia avirostris* оказался очень близким к фактическому рациону, имеющему место в естественных условиях.

Несмотря на довольно значительные величины пищевого рациона (для молодежи — 59%, для самок — 81% веса тела), требуемого пенилией за сутки в течение периода роста в условиях Севастопольской бухты в 1956 г., они полностью удовлетворялись наличным количеством пищевых объектов.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА:

- Беклемишев К. В., 1954. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях. Зоол. журн., т. 33, в. 6.
- Брискина М. М., 1954. Типы питания промысловых рыб Черного моря (ставриды, скумбрии, барабули, черноморской пикши, кефали). Тр. ВНИРО, т. 28.
- Веркман К., Вильсон П., 1954. Физиология бактерий.
- Винберг Г. Г., 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд. Белорусск. ун-та, Минск.
- Делало Е. П., 1961. Некоторые данные по питанию *Paracalanus parvus* Claus в Черном море. Тр. Севастоп. биол. ст., т. 14.

- Ивлев В. С., 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, т. 47, в. 4.
- Кастальская-Карзинкина М. А., 1942. Материалы по питанию дафний. Зоолог. журн., т. XXI, в. 4.
- Коваль Л. Г., 1959. Зоопланктон приустьевых акваторий северо-западной части Черного моря в 1954—57 гг. Наукові записки Одеської біол. ст., в. I.
- Кусморская А. П., 1950. О зоопланктоне Черного моря. Тр. АзЧерНИРО, в. 14.
- Кусморская А. П., 1955. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. 6.
- Ланская Л. А., Пшенина Т. И., 1961. Содержание белка, жира, углеводов и зола у некоторых массовых планктонных водорослей, выращенных в культурах. Тр. Севастоп. биол. ст., т. 14.
- Павловская Р. М., 1958. Некоторые вопросы биологии размножения и развития черноморской хамсы в связи с проблемой динамики численности. Тр. АзЧерНИРО, в. 17.
- Павлова Е. В., 1959а. Цикл развития и некоторые данные по росту *Penilia avirostris* Dana в Севастопольской бухте. Тр. Севастоп. биол. ст., т. 11.
- Павлова Е. В., 1959б. О питании *Penilia avirostris* Dana. Там же.
- Павлова Е. В., 1959в. О пищевых потребностях кладоцеры *Penilia avirostris* Dana. Тр. Севастоп. биол. ст., т. 12.
- Павлова Е. В., 1961. Распределение *Penilia avirostris* Dana (Crustacea, Cladocera) в Черном море. Тр. Севастоп. биол. ст., т. 14.
- Петипа Т. С., 1959. Питание *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritz. в Черном море. Тр. Севаст. биол. ст., т. 12.
- Ревина Н. И., 1958. К вопросу о размножении и выживании икры и молоди крупной ставриды в Черном море. Тр. АзЧерНИРО, в. 17.
- Сущеня Л. М., 1958. Количественные данные о фильтрационном питании планктонных рачков. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, № 1.
- Шмелева А. А., 1958. Состояние зоопланктона северо-западной части Черного моря в летний период 1956 г. Тр. АзЧерНИРО, в. 17.
- Чаянова Л. А., 1954. Питание черноморской хамсы. Тр. ВНИРО, т. 28.
- Яшнов В. А., 1939. Планктическая продуктивность юго-западной части Баренцева моря. Тр. ВНИРО, т. 4.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. J. Mar. Biol. Ass., v. 35, N 3.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1955. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus).
- Richman S., 1958. The transformation of energy by *Daphnia pulex*. Ecology. Monographs, v. 28, N 3.
- Ryther J. H., 1954. Inhibitory effects of the phytoplankton upon the feeding of *Daphnia magna* with reference to growth, reproduction and survival. Ecology, v. 35, N 4.