

И. В. ИВЛЕВА

## ЭЛЕМЕНТЫ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА АКТИНИИ

Изучение энергетического баланса у водных беспозвоночных в последнее время занимает большое место в работах эколого-физиологического направления. Это обусловлено тем, что, с одной стороны, получаемые при балансовых исследованиях количественные показатели энергетических превращений необходимы для анализа продукционного процесса, происходящего в водоемах, с другой — соотношение отдельных сторон энергетического обмена у животных различного систематического положения имеет существенное значение для заключений сравнительно-физиологического характера.

В этом отношении кишечнополостные заслуживают серьезного внимания, ибо данных по количественному изучению питания и обмена для них имеется мало, а балансовые исследования на этих животных отсутствуют полностью. Вместе с тем кишечнополостные — широко распространенная и количественно богато представленная группа, играющая заметную роль в продукционных процессах моря. Многие представители их, как, например, актинии, относятся к почти неподвижным животным, у которых активный обмен практически близок к нулю. При балансовых расчетах эта особенность актиний представляет существенный интерес, поскольку позволяет оценить общий обмен без специальных измерений той части энергии, которая расходуется животными на движения.

## Материал и методика

Опытным материалом служили актинии (*Actinia equina* L.), регулярно собираемые в Камышовой бухте вблизи Севастополя.

Для опытов по определению количественной стороны питания и роста актинии представляли весьма удобный объект, поскольку на всех стадиях роста они хорошо существовали в лабораторных условиях, активно питались уже с первых дней рождения, обнаруживая значительный темп роста.

Анализ энергетического баланса осуществлялся по общепринятой схеме, где количество энергии потребленной пищи измеряется суммой энергии, используемой на рост, дыхание, и энергии, теряемой при выделении неусвоенной части пищи и продуктов метаболизма. Эта общая зависимость может быть выражена уравнением, предложенным Г. Г. Винбергом (1956), в котором произведение величины рациона (Р) и доли усвоенной части пищи (У) равно сумме прироста (П) и трат на обмен (Т):

$$P \times Y = P + T.$$

Из всех необходимых параметров опытным путем были определены величины суточных рационов, приростов и интенсивность потребления кислорода.

Размер суточных рационов установлен в серии опытов, заключающихся в следующем. Собранные в природных условиях актинии разных размеров рассаживались по одной в небольшие кристаллизаторы, в которых животные кормились 1—3 раза в сутки. В качестве пищи использовались мидии (*Mutilus galloprovincialis* Lk. — их половые железы), нарезаемые на куски, соответствующие размеру питающихся особей. Выбор данного корма обусловлен был необходимостью оперировать с разновозрастным материалом, выращенным на совершенно одинаковой пище.

Непосредственно перед кормлением актиний точно фиксировался сырой вес пищи. Кусочки последней, по той или иной причине не заглатываемые животными, тщательно выбирались из кристаллизаторов и их вес вычитался из общего веса скормленной порции.

Одновременно с опытами по питанию проводились наблюдения за темпом роста актиний. Вес животных измерялся через 7—20 суток, и общий срок наблюдений в отдельных случаях колебался от 12 до 70 дней.

Метод подготовки животных к взвешиванию всегда оставался одним и тем же и заключался в предварительном подсушивании их между листами фильтровальной бумаги. Актиний многократно поворачивали с одной стороны на другую до тех пор, пока стенки тела максимально сокращались и заполняющая полость тела вода выливалась наружу. Критерием окончательного высушивания служило отсутствие воды на фильтровальной бумаге.

Степень извлечения воды из животного при данном способе подсушивания зависела от размера тела. Чем крупнее была особь, тем в большей мере она удерживала в своем теле воду. Вследствие этого, наряду с сырым, определялся и сухой вес актиний путем высушивания образцов в сушильном шкафу при температуре 100—105°.

Интенсивность обмена измерялась с помощью компенсационного микрореспирометра Диксона (Dixon, 1943) всегда на голодных животных с раскрытым венчиком щупалец.

Во избежание изменения напряжения кислорода в воде респирометра соблюдались следующие условия:

а) в сосудики, имеющие форму конуса с сильно расширенным основанием, наливалось минимальное количество воды, едва покрывающее животное;

б) несколько раз во время опыта сосудики осторожно покачивались.

Каждый опыт длился 3—5 часов, в течение которых, при соблюдении указанных условий, получались очень ровные величины потребления кислорода. В некоторых случаях в продолжении первого часа наблюдалось повышенное поглощение кислорода. Эти первые отсчеты не принимались во внимание.

При измерении дыхания у новорожденных особей в опытах участвовало одновременно 45—50 экземпляров. Дыхание у актиний в возрасте до 10 суток от момента рождения измерялось совместно у 5—20 экземпляров. Во всех остальных случаях потребление кислорода определялось индивидуально у каждого животного. По дыханию проведено всего 94 опыта при строго фиксируемой температуре, колебания которой лежали в пределах 17,2—24,5°. В дальнейших расчетах,

пользуясь нормальной кривой Крога (Винберг, 1956), все полученные величины приведены к 20°.

Установленные опытным путем размеры суточных рационов, приростов и трат энергии на обмен использованы для вычисления усвояемости потребленной пищи и определения энергетических коэффициентов роста.

### Результаты наблюдений

Соотношение сырого и сухого веса актиний. Содержание воды в теле актиний не являлось постоянной величиной. Новорожденные особи с сырым весом 0,2—5,0 мг имели относительно более высокое количество сухого остатка, составляющего 17—28,8% от веса тела. В процессе роста содержание воды заметно повышалось. Актинии с сырым весом 0,005—5 г содержали в основном 12—18% сухого остатка при крайних отклонениях 9—23%. Крупные актинии, имеющие вес 9—12 г, удерживали в теле значительное количество воды, и сухое вещество составляло у них 8—13% от веса тела. Так как в нашем распоряжении материал по крупным актиниям был невелик (5 измерений), мы, не имея возможности получить статистически достоверных различий, объединили всех актиний, весящих более 0,005 г, в одну группу и вычислили среднее содержание сухого вещества в их теле. Соответствующие величины приведены в таблице 1.

Таблица 1

Содержание воды и сухого вещества в теле *Actinia equina*

| П р о б а                         | Сырой вес,<br>в г  | n  | Влажность,<br>в % | Сухое<br>вещество,<br>в % | $\delta$   |
|-----------------------------------|--------------------|----|-------------------|---------------------------|------------|
| Новорожденные                     | 0,0002—<br>0,0050  | 5* | 78,68             | 21,32                     | $\pm 5,39$ |
| Актинии из природ-<br>ных условий | 0,0050—<br>11,1390 | 74 | 85,75             | 14,25                     | $\pm 2,80$ |
| Опытные актинии                   | 0,100—<br>7,711    | 27 | 78,30             | 21,80                     | $\pm 3,75$ |

Данные таблицы свидетельствуют также об изменении содержания сухого вещества в теле актиний, питающихся мидиями. Животные, анализируемые непосредственно после сбора их в природных условиях, в среднем имели 14% сухого остатка. Количество воды в теле опытных животных уже на 15—20 сутки питания снижалось, и сухое вещество в среднем оказывалось равным 22%.

Повышение сухого вещества в теле актиний, по-видимому, связано с особенностями их пищи. Половые железы мидий (на основании

\* 5 проб: в каждой пробе по 50 экземпляров.

анализа 16 проб) содержали в среднем 77% воды и 23% сухого остатка.

Наши определения по соотношению сухого вещества и воды в теле *A. equina* оказались близкими к соответствующим величинам, полученным для других видов актиний. По Пюттеру (Puetter, 1911) *Anemonia sulcata* содержит 87,2% воды и 12,8% сухого вещества, а *Aiptasia* — 82,4% воды и 17,6% сухого вещества. В теле *Actinia mesembryanthemum* по Боттацци (Bottazzi, 1925), сухое вещество составляет 17% и вода — 83%. По Крамеру (Kramer, 1937) количество воды у *A. sulcata* (щупальцы) колеблется от 81,9 до 89,5% и соответственно этому количество сухого вещества изменяется от 19,1 до 11,5% (по 24 определениям).

Рост актиний. В жизненном цикле актиний можно выделить два неравных по продолжительности периода.

В первый период (с момента выхода из гастральной полости матери и перехода к самостоятельному существованию до возраста 25—30 суток, сухой вес — до 15—17 мг) животные всегда активны, интенсивно питаются и характеризуются непрекращающимся ростом. В последующее время (возраст — более месяца, сухой вес — выше 15—17 мг) у актиний наблюдалось чередование периодов активного существования с периодами пассивными, когда животные сжимались, закрывали венчик щупалец и полностью прекращали питаться. Длительность таких пауз была различной: от одного дня до 20 и более суток. Естественно, что рост животных в это время останавливался, а в некоторых случаях наблюдалось и падение веса.

Эта особенность актиний определила необходимость не ограничивать опыты короткими сроками наблюдений, но охватывать достаточно длительные отрезки времени и все элементы энергетического баланса давать отдельно для двух указанных групп.

Материалы по росту актиний сведены в таблицу 2. Как и следовало ожидать, в первый период рост животных был более интенсивным и суточные приросты в среднем составляли 4,9% от веса тела при варьировании этой величины от 3,3 до 7,1%. В последующее время (второй период) скорость роста заметно снижалась и в среднем прирост животных в сутки составлял 2,8%. В единичных случаях он достигал 5,4%, но в общем оставался на уровне 1—3%. В каждом отдельном опыте, поставленном с актиниями разного размера, не обнаруживалось четкой тенденции нарастания или снижения темпа роста, несмотря на то, что общий срок наблюдения был достаточно большим и достигал 2,5 месяца. В течение этого времени величины приростов периодически повышались и снижались (опыты 3, 12, 2) или оставались, примерно, на одном уровне (опыты 6, 7, 4). В некоторых случаях вначале — достаточно интенсивный темп роста, затем резко падал (опыты 24, 29, 9). Еще более значительные колебания в величинах приростов обнаруживались при частой проверке веса животных. Как видно из рисунка 1, линии роста актиний не имеют плавного характера, и чередование подъемов и снижений совершается без какого-либо определенного ритма.

Суточные рационы. Аналогичные данные были получены при вычислении суточных рационов актиний. В первые 25—30 дней жизни актинии питались весьма интенсивно. Животные всегда были «голодными» и активно заглатывали пищу при двух- и даже трехразовом кормлении в течение дня. Относительные суточные рационы в

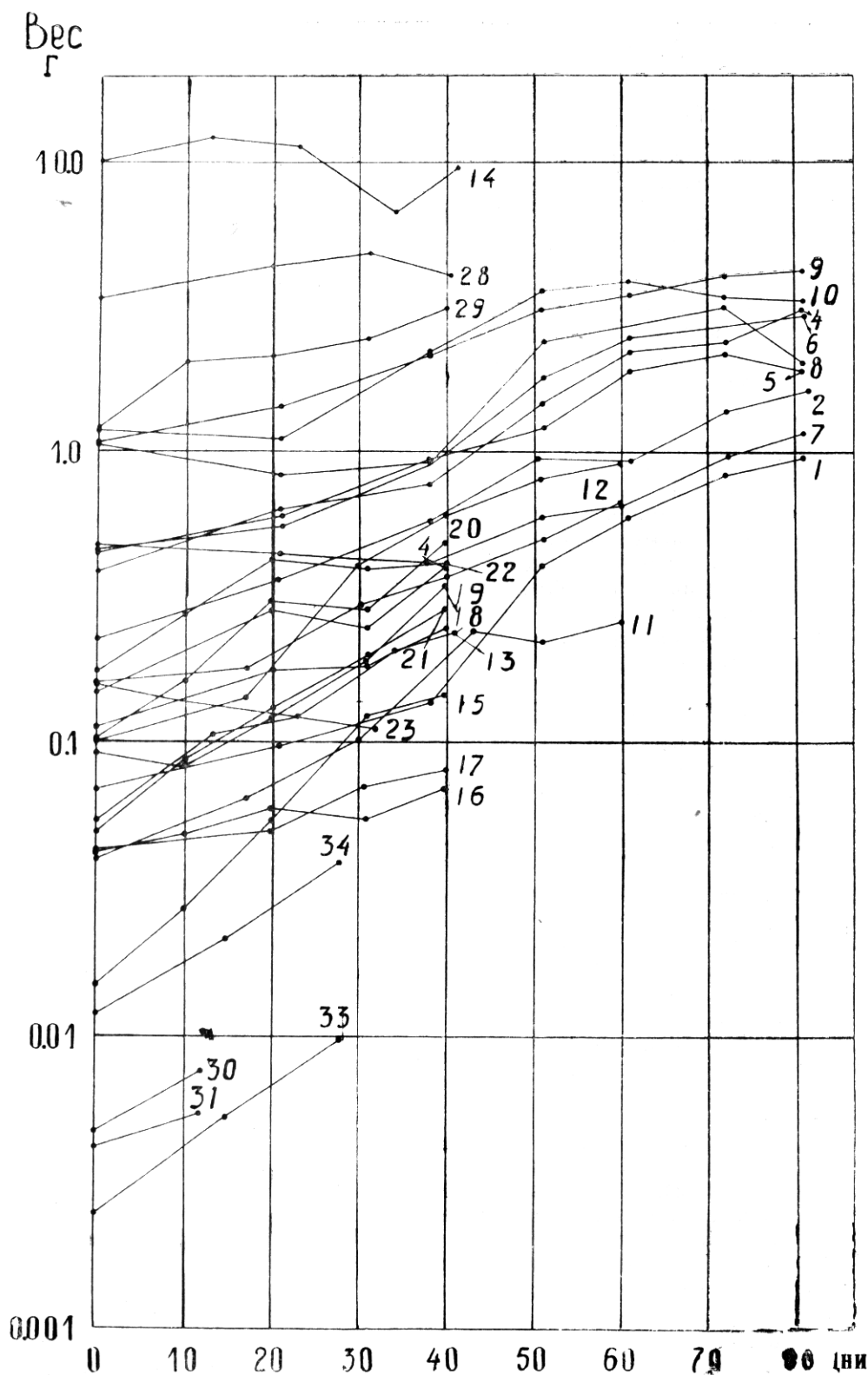


Рис. 1. Рост *A. equipta* при разных исходных размерах (цифрами обозначены номера опытов).

Таблица 2

Интенсивность роста *Actinia equina*

| № опы-та | Срок наблюдения, в днях | Исходный вес, в г |         | Конечный вес, в г |        | Прирост веса, в г |        | Среднесуточный прирост, в % к весу тела |
|----------|-------------------------|-------------------|---------|-------------------|--------|-------------------|--------|-----------------------------------------|
|          |                         | Сырой             | Сухой   | Сырой             | Сухой  | Сырой             | Сухой  |                                         |
| 31       | 12                      | 0,0042            | 0,0008* | 0,0054            | 0,0012 | 0,0012            | 0,0004 | 3,3                                     |
| 30       | 12                      | 0,0048            | 0,0009* | 0,0076            | 0,0017 | 0,0028            | 0,0008 | 5,1                                     |
| 33       | 13                      | 0,0053            | 0,0012* | 0,0097            | 0,0021 | 0,0044            | 0,0009 | 4,2                                     |
| 15       | 10                      | 0,027             | 0,0059* | 0,054             | 0,0118 | 0,027             | 0,0059 | 6,6                                     |
|          | 11                      | 0,054             | 0,0118* | 0,123             | 0,0268 | 0,069             | 0,0150 | 7,1                                     |
|          | 9                       | 0,123             | 0,0268  | 0,146             | 0,0318 | 0,023             | 0,0050 | 1,9                                     |
| 11       | 17                      | 0,041             | 0,0059* | 0,065             | 0,0142 | 0,024             | 0,0083 | 4,9                                     |
|          | 13                      | 0,065             | 0,0142  | 0,102             | 0,0222 | 0,037             | 0,0080 | 3,4                                     |
| 18       | 10                      | 0,050             | 0,0100* | 0,088             | 0,0192 | 0,038             | 0,0092 | 6,3                                     |
|          | 10                      | 0,088             | 0,0192  | 0,131             | 0,0286 | 0,043             | 0,0094 | 3,9                                     |
|          | 11                      | 0,131             | 0,0286  | 0,200             | 0,0436 | 0,069             | 0,0150 | 3,7                                     |
|          | 9                       | 0,200             | 0,0436  | 0,292             | 0,0637 | 0,092             | 0,0201 | 4,0                                     |
| 1        | 21                      | 0,071             | 0,0102* | 0,099             | 0,0216 | 0,028             | 0,0114 | 3,4                                     |
|          | 23                      | 0,142             | 0,0310  | 0,610             | 0,1330 | 0,468             | 0,1020 | 5,4                                     |
|          | 11                      | 0,610             | 0,1330  | 0,821             | 0,1790 | 0,211             | 0,0460 | 2,7                                     |
|          | 9                       | 0,821             | 0,1790  | 0,967             | 0,2108 | 0,146             | 0,0318 | 1,8                                     |
| 17       | 11                      | 0,050             | 0,0109* | 0,072             | 0,0157 | 0,022             | 0,0048 | 3,3                                     |
| 19       | 20                      | 0,093             | 0,0186  | 0,122             | 0,0266 | 0,029             | 0,0080 | 3,5                                     |
| 3        | 21                      | 0,126             | 0,0180  | 0,169             | 0,0368 | 0,043             | 0,0188 | 3,3                                     |
|          | 17                      | 0,169             | 0,0368  | 0,231             | 0,0504 | 0,062             | 0,0136 | 1,8                                     |
|          | 23                      | 0,231             | 0,0504  | 0,533             | 0,1162 | 0,302             | 0,0658 | 3,4                                     |
|          | 9                       | 0,473             | 0,1031  | 0,550             | 0,1200 | 0,077             | 0,0168 | 1,7                                     |
| 24       | 20                      | 0,150             | 0,0215  | 0,285             | 0,0621 | 0,135             | 0,0406 | 4,8                                     |
|          | 20                      | 0,285             | 0,0621  | 0,406             | 0,0885 | 0,121             | 0,0264 | 1,7                                     |
| 12       | 17                      | 0,160             | 0,0229  | 0,182             | 0,0397 | 0,022             | 0,0168 | 3,2                                     |
|          | 10                      | 0,298             | 0,0650  | 0,372             | 0,0811 | 0,074             | 0,0161 | 2,2                                     |
|          | 11                      | 0,372             | 0,0811  | 0,506             | 0,1103 | 0,134             | 0,0292 | 2,8                                     |

\* Актинии первой возрастной группы.

Продолжение табл. 2

| № опы-та | Срок наблюдения, в днях | Исходный вес, в г |        | Конечный вес, в г |        | Прирост веса, в г |        | Среднесуточный прирост, в % к весу тела |
|----------|-------------------------|-------------------|--------|-------------------|--------|-------------------|--------|-----------------------------------------|
|          |                         | Сырой             | Сухой  | Сырой             | Сухой  | Сырой             | Сухой  |                                         |
| 2        | 21                      | 0,229             | 0,0327 | 0,359             | 0,0783 | 0,130             | 0,0456 | 3,9                                     |
|          | 17                      | 0,359             | 0,0783 | 0,586             | 0,1277 | 0,227             | 0,0494 | 2,8                                     |
|          | 13                      | 0,586             | 0,1277 | 0,966             | 0,2106 | 0,380             | 0,0829 | 3,7                                     |
|          | 21                      | 0,966             | 0,2106 | 1,415             | 0,3085 | 0,449             | 0,0979 | 1,8                                     |
| 20       | 21                      | 0,163             | 0,0355 | 0,285             | 0,0621 | 0,122             | 0,0266 | 2,6                                     |
| 5        | 21                      | 0,453             | 0,0648 | 0,607             | 0,1323 | 0,154             | 0,0675 | 3,2                                     |
|          | 17                      | 0,607             | 0,1323 | 0,931             | 0,2030 | 0,324             | 0,0707 | 2,5                                     |
|          | 13                      | 0,931             | 0,2030 | 1,213             | 0,2644 | 0,282             | 0,0614 | 2,0                                     |
|          | 21                      | 1,213             | 0,2644 | 2,193             | 0,4780 | 0,980             | 0,2136 | 2,8                                     |
| 6        | 21                      | 0,462             | 0,0661 | 0,557             | 0,1214 | 0,095             | 0,0553 | 2,8                                     |
|          | 17                      | 0,557             | 0,1214 | 0,885             | 0,1929 | 0,328             | 0,0715 | 2,6                                     |
|          | 10                      | 1,825             | 0,3979 | 2,448             | 0,5337 | 0,623             | 0,1358 | 2,9                                     |
|          | 20                      | 2,448             | 0,5337 | 3,003             | 0,6547 | 0,555             | 0,1210 | 1,0                                     |
| 7        | 13                      | 0,415             | 0,0905 | 0,603             | 0,1315 | 0,188             | 0,0410 | 2,8                                     |
|          | 21                      | 0,603             | 0,1315 | 0,979             | 0,2134 | 0,376             | 0,0819 | 2,2                                     |
| 29       | 20                      | 1,226             | 0,1176 | 2,127             | 0,4637 | 0,901             | 0,3461 | 5,9                                     |
|          | 20                      | 2,127             | 0,4637 | 3,155             | 0,6878 | 1,028             | 0,2241 | 1,9                                     |
| 4        | 17                      | 0,629             | 0,1371 | 0,775             | 0,1690 | 0,146             | 0,0319 | 1,2                                     |
|          | 11                      | 2,021             | 0,4406 | 2,441             | 0,5321 | 0,420             | 0,0915 | 1,7                                     |
| 9        | 13                      | 2,150             | 0,4687 | 3,140             | 0,6845 | 0,990             | 0,2158 | 2,9                                     |
|          | 10                      | 3,140             | 0,6845 | 3,478             | 0,7582 | 0,338             | 0,0737 | 1,0                                     |
|          | 20                      | 3,478             | 0,7582 | 4,285             | 0,9341 | 0,807             | 0,1759 | 1,0                                     |

это время в среднем равнялись 14,2% от веса тела при крайних отклонениях — 6,3—20,0% (таблица 3).

В последующий период величины суточных рационов снижались в среднем до 5,2%. Уменьшение количества потребляемой пищи обусловлено было как падением общей интенсивности питания, так и наличием отмеченных выше пауз. Актинии насыщались полностью при одноразовом питании в сутки и при вторичном кормлении часто отказывались от пищи. Максимальная величина суточного рациона в этот период не превышала 15,2% от веса тела, но чаще оказывалась равной 1,5—3,0%.

Таблица 3

Интенсивность питания *Actinia equina*

| № опыта | Срок наблюдения, в днях | Количество съеденной пищи, в г |        | Кол-во пищи (в г сухого веса), съеденное в сутки | Средний сухой вес питающейся особи, в г | Среднесуточный рацион, в % от веса тела |
|---------|-------------------------|--------------------------------|--------|--------------------------------------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------------|
|         |                         | Сырой                          | Сухой  |                                                  |                                         |                                         |
| 31      | 12                      | 0,0094                         | 0,0022 | 0,0002                                           | 0,0010*                                 | 20,0                                    |
| 30      | 12                      | 0,0098                         | 0,0023 | 0,0002                                           | 0,0013*                                 | 15,4                                    |
| 33      | 13                      | 0,0139                         | 0,0032 | 0,0003                                           | 0,0017*                                 | 17,7                                    |
| 15      | 10                      | 0,063                          | 0,0145 | 0,0015                                           | 0,0089*                                 | 16,8                                    |
|         | 11                      | 0,116                          | 0,0267 | 0,0024                                           | 0,0193*                                 | 12,4                                    |
|         | 9                       | 0,072                          | 0,0166 | 0,0018                                           | 0,0293                                  | 6,2                                     |
| 11      | 17                      | 0,104                          | 0,0239 | 0,0014                                           | 0,0101*                                 | 14,0                                    |
|         | 13                      | 0,078                          | 0,0179 | 0,0014                                           | 0,0182                                  | 7,2                                     |
| 18      | 10                      | 0,082                          | 0,0189 | 0,0019                                           | 0,0146*                                 | 13,0                                    |
|         | 10                      | 0,115                          | 0,0265 | 0,0027                                           | 0,0239                                  | 11,1                                    |
|         | 11                      | 0,264                          | 0,0607 | 0,0055                                           | 0,0361                                  | 15,2                                    |
|         | 9                       | 0,135                          | 0,0311 | 0,0034                                           | 0,0537                                  | 6,3                                     |
| 1       | 21                      | 0,168                          | 0,0386 | 0,0018                                           | 0,0159*                                 | 11,3                                    |
|         | 23                      | 0,549                          | 0,1263 | 0,0055                                           | 0,0820                                  | 6,7                                     |
|         | 11                      | 0,292                          | 0,0671 | 0,0061                                           | 0,1560                                  | 3,9                                     |
|         | 9                       | 0,284                          | 0,0653 | 0,0072                                           | 0,1949                                  | 3,7                                     |
| 17      | 11                      | 0,042                          | 0,0097 | 0,0009                                           | 0,0133*                                 | 6,8                                     |
| 19      | 20                      | 0,078                          | 0,0179 | 0,0009                                           | 0,0226                                  | 4,0                                     |
| 3       | 21                      | 0,171                          | 0,0393 | 0,0019                                           | 0,0274                                  | 6,9                                     |
|         | 17                      | 0,149                          | 0,0343 | 0,0020                                           | 0,0436                                  | 4,6                                     |
|         | 23                      | 0,595                          | 0,1369 | 0,0060                                           | 0,0833                                  | 7,1                                     |
|         | 9                       | 0,159                          | 0,0366 | 0,0041                                           | 0,1116                                  | 3,7                                     |
| 24      | 20                      | 0,234                          | 0,0538 | 0,0027                                           | 0,0418                                  | 6,4                                     |
|         | 20                      | 0,231                          | 0,0531 | 0,0026                                           | 0,0753                                  | 3,4                                     |

\* Актинии первой возрастной группы.



Продолжение таблицы 3

| № опыта | Срок наблюдения, в днях | Количество съеденной пищи, в г |        | Кол-во пищи, в г сухого веса, съеденное в сутки | Средний сухой вес питающейся особи, в г | Среднесуточный рацион, в % от веса тела |
|---------|-------------------------|--------------------------------|--------|-------------------------------------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------------|
|         |                         | Сырой                          | Сухой  |                                                 |                                         |                                         |
| 12      | 17                      | 0,116                          | 0,0267 | 0,0016                                          | 0,0113                                  | 5,1                                     |
|         | 10                      | 0,201                          | 0,0462 | 0,0046                                          | 0,0731                                  | 6,3                                     |
|         | 11                      | 0,352                          | 0,0810 | 0,0073                                          | 0,0957                                  | 7,6                                     |
| 2       | 21                      | 0,330                          | 0,0759 | 0,0036                                          | 0,0556                                  | 6,5                                     |
|         | 17                      | 0,255                          | 0,0587 | 0,0035                                          | 0,1030                                  | 3,4                                     |
|         | 13                      | 0,584                          | 0,1343 | 0,0103                                          | 0,1692                                  | 6,1                                     |
|         | 21                      | 0,717                          | 0,1649 | 0,0079                                          | 0,2596                                  | 3,5                                     |
| 20      | 21                      | 0,210                          | 0,0483 | 0,0023                                          | 0,0488                                  | 4,7                                     |
| 5       | 21                      | 0,355                          | 0,0817 | 0,0039                                          | 0,0986                                  | 3,9                                     |
|         | 17                      | 0,423                          | 0,0973 | 0,0057                                          | 0,1676                                  | 3,4                                     |
|         | 13                      | 0,572                          | 0,1316 | 0,0101                                          | 0,2337                                  | 4,3                                     |
|         | 21                      | 1,372                          | 0,3156 | 0,0150                                          | 0,3712                                  | 4,0                                     |
| 6       | 21                      | 0,539                          | 0,1240 | 0,0059                                          | 0,0938                                  | 6,3                                     |
|         | 17                      | 0,576                          | 0,1325 | 0,0078                                          | 0,1572                                  | 4,9                                     |
|         | 10                      | 1,013                          | 0,2329 | 0,0233                                          | 0,4658                                  | 5,0                                     |
|         | 20                      | 0,846                          | 0,1946 | 0,0097                                          | 0,5942                                  | 1,6                                     |
| 7       | 13                      | 0,396                          | 0,0911 | 0,0070                                          | 0,1110                                  | 6,3                                     |
|         | 21                      | 0,595                          | 0,1368 | 0,0065                                          | 0,1725                                  | 3,8                                     |
| 29      | 20                      | 2,387                          | 0,5490 | 0,0274                                          | 0,2907                                  | 9,4                                     |
|         | 20                      | 1,228                          | 0,2824 | 0,0141                                          | 0,5758                                  | 2,4                                     |
| 4       | 17                      | 0,278                          | 0,0639 | 0,0038                                          | 0,1530                                  | 2,6                                     |
|         | 11                      | 0,659                          | 0,1516 | 0,0138                                          | 0,4864                                  | 2,8                                     |
| 9       | 13                      | 1,385                          | 0,3186 | 0,0245                                          | 0,5766                                  | 4,2                                     |
|         | 10                      | 0,784                          | 0,1800 | 0,0180                                          | 0,7181                                  | 2,5                                     |
|         | 20                      | 1,067                          | 0,2454 | 0,0127                                          | 0,8462                                  | 1,5                                     |

Интенсивность обмена. Скорость поглощения кислорода *A. equina* определялась известной и для других животных зависимо-стью: абсолютные величины потребленного кислорода повышались по мере роста животного и в то же время по отношению к единице веса тела количество поглощаемого кислорода с увеличением размеров падало.

Все полученные при измерении дыхания величины представлены в графической форме (рис. 2), где вес животных и количество потребленного кислорода даны в логарифмических шкалах. Черные кружки характеризуют скорость поглощения кислорода актиниями, рассчитанную для сухого веса, белые — для сырого веса.

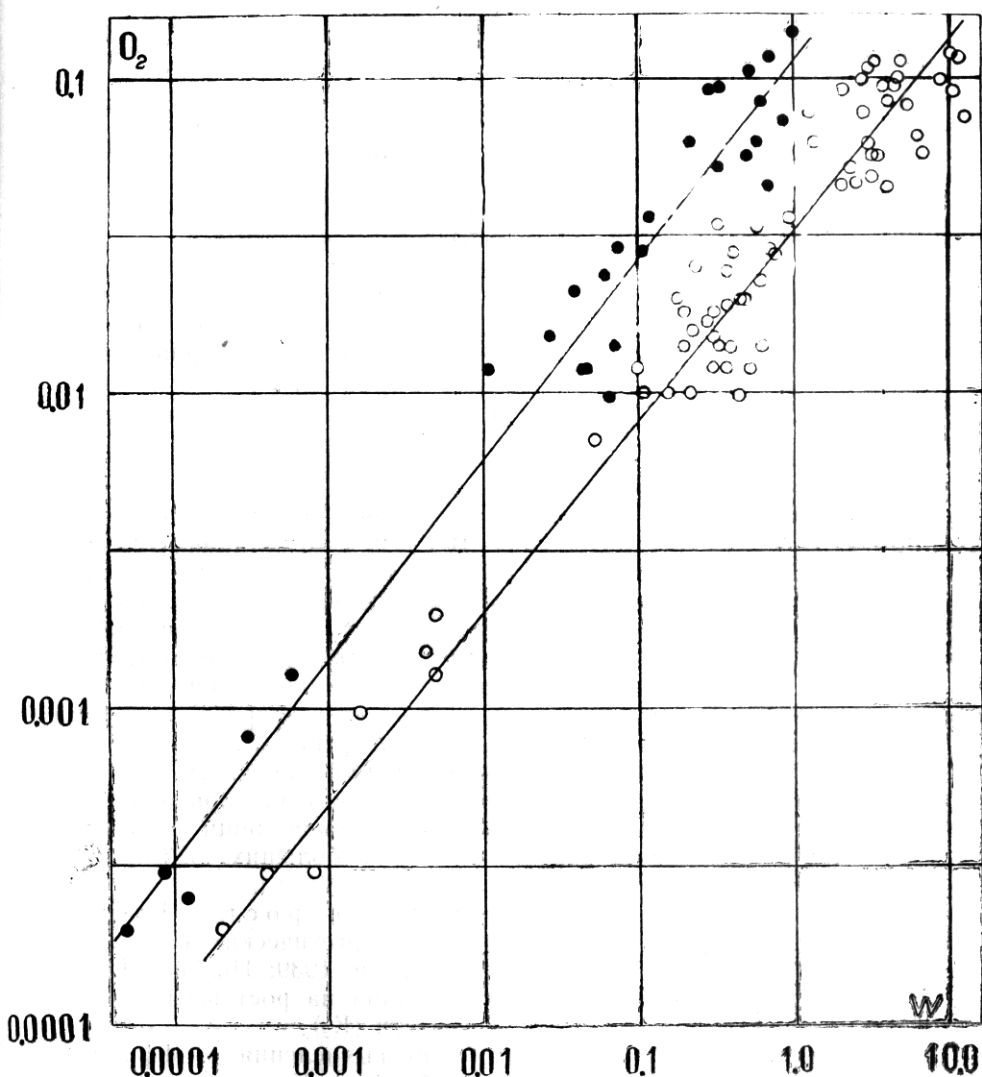


Рис. 2. Зависимость скорости поглощения кислорода (в мл  $O_2$ /час при  $20^\circ$ ) от размеров актиний, выраженных в г сухого веса (верхняя линия, черные кружки) и в г сырого веса (нижняя линия, белые кружки).

Как видно из рисунка, связь между поглощением кислорода и весом тела в логарифмическом выражении представлена прямой линией, то есть имеет параболический характер следующего вида:

$Q = A \cdot W^k$ , где  $Q$  — количество поглощенного кислорода в мл в час;

$W$  — вес животного в г;

$A$  — коэффициент, равный интенсивности дыхания при весе животного в 1 г;

$k$  — коэффициент, характеризующий угол наклона прямой.

Коэффициенты  $A$  и  $k$  были вычислены методом наименьших квадратов.

В результате соответствующих расчетов, уравнения, выражающие зависимость потребления кислорода от сырого и сухого веса актиний при 20°, получили следующий вид:

для сырого веса —  $Q = 0,033 \cdot W^{0,608}$ ;

для сухого веса —  $Q = 0,115 \cdot W^{0,642}$ .

Из рисунка видно, что логарифмические линии, построенные согласно полученным коэффициентам и выражающие связь между количеством потребляемого кислорода, сухим и сырым весом актиний, не идут параллельно друг другу. Их расхождение, вероятно, может быть, объяснено повышением содержания воды в теле животных с большим весом.

Усвояемость пищи. Техника постановки опытов позволила определить прямым путем все элементы энергетического баланса, кроме усвояемости пищи. Последняя вычислялась по приведенной выше формуле общего баланса энергии:

$$P \times Y = P + T,$$

$$\text{откуда } Y = \frac{P + T}{P}.$$

При определении степени усвояемости пищи все показатели выражались в эквивалентных величинах. В связи с этим данные по интенсивности дыхания приведены к той температуре, при которой проходили опыты по росту и питанию актиний и перечислены на соответствующие сроки наблюдения. На основании полученных таким образом величин рассчитывались траты энергии на обмен. В этом случае, по аналогии с другими животными, принято, что калорийность 1 мг сухого вещества актиний равняется 5 кал., и что потребление 1 мл кислорода эквивалентно освобождению 5 кал. энергии.

Весь цифровой материал представлен в таблице 4, из которой видно, что величины усвояемости в отдельных опытах варьировали в значительных пределах. В среднем степень усвоения пищи у маленьких актиний оказалась несколько ниже, чем у больших: 52,0% против 68,1%.

Степень использования пищи на рост. Большой интерес представляло нахождение величин энергетических коэффициентов роста первого и второго порядков (Ивлев, 1939; Ивлев и Ивлева, 1948), показывающих степень использования на рост всей потребленной пищи ( $K_1$ ) и ее ассимилированной части ( $K_2$ ).

Цифровой материал, послуживший для вычисления коэффициентов и сами коэффициенты приведены в таблице 4. Как видно, использование пищи на рост у актиний разного размера было весьма неоднородно. В первый период актинии расходовали от 18 до 51% (в среднем — 37,8%) всей потребленной пищи, тогда как во второй период

Таблица 4

## Усвояемость пищи и энергетические коэффициенты роста

| № опыта | Срок наблюдения, в днях | Средняя t° | Средний сухой вес питающейся особи, в г | Прирост, в г сухого веса | Код-во съеденного корма, в г сухого веса | Траты на обмен, в г сухого вещества | Усвояемость, в % | K <sub>1</sub> | K <sub>2</sub> |
|---------|-------------------------|------------|-----------------------------------------|--------------------------|------------------------------------------|-------------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| 31      | 12                      | 20,5       | 0,0010*                                 | 0,0004                   | 0,0022                                   | 0,0004                              | 36,4             | 18,2           | 50,0           |
| 30      | 12                      | 20,5       | 0,0013*                                 | 0,0008                   | 0,0023                                   | 0,0005                              | 56,5             | 34,7           | 61,6           |
| 33      | 13                      | 22,7       | 0,0017*                                 | 0,0009                   | 0,0032                                   | 0,0008                              | 53,3             | 28,1           | 53,0           |
| 15      | 10                      | 21,3       | 0,0089*                                 | 0,0059                   | 0,0145                                   | 0,0015                              | 51,0             | 40,3           | 79,7           |
|         | 11                      | 20,4       | 0,0193*                                 | 0,0150                   | 0,0267                                   | 0,0025                              | 65,5             | 56,2           | 95,7           |
|         | 9                       | 21,9       | 0,0293                                  | 0,0050                   | 0,0166                                   | 0,0031                              | 48,8             | 30,1           | 61,7           |
| 11      | 17                      | 15,7       | 0,0101*                                 | 0,0083                   | 0,0239                                   | 0,0017                              | 41,8             | 34,7           | 83,0           |
|         | 13                      | 18,7       | 0,0182                                  | 0,0080                   | 0,0179                                   | 0,0025                              | 58,6             | 44,7           | 76,2           |
| 18      | 10                      | 18,9       | 0,0146*                                 | 0,0092                   | 0,0189                                   | 0,0017                              | 57,6             | 48,6           | 84,4           |
|         | 10                      | 21,3       | 0,0239                                  | 0,0094                   | 0,0265                                   | 0,0028                              | 46,2             | 35,5           | 77,0           |
|         | 11                      | 20,4       | 0,0361                                  | 0,0150                   | 0,0607                                   | 0,0038                              | 30,9             | 24,7           | 79,8           |
|         | 9                       | 21,9       | 0,0537                                  | 0,0201                   | 0,0311                                   | 0,0045                              | 79,1             | 64,3           | 81,7           |
| 1       | 21                      | 13,8       | 0,0159*                                 | 0,0114                   | 0,0386                                   | 0,0023                              | 35,5             | 29,5           | 83,2           |
|         | 23                      | 19,9       | 0,0820                                  | 0,1020                   | 0,1263                                   | 0,0126                              | 90,7             | 80,8           | 89,0           |
|         | 11                      | 20,4       | 0,1560                                  | 0,0460                   | 0,0671                                   | 0,0098                              | 83,2             | 68,5           | 82,4           |
|         | 9                       | 21,9       | 0,1949                                  | 0,0318                   | 0,0653                                   | 0,0102                              | 64,3             | 49,0           | 75,8           |

Продолжение табл. 4

|    |    |      |         |        |        |        |      |      |      |
|----|----|------|---------|--------|--------|--------|------|------|------|
| 17 | 11 | 20,4 | 0,0133* | 0,0048 | 0,0097 | 0,0020 | 70,1 | 50,0 | 70,6 |
| 19 | 20 | 20,0 | 0,0226  | 0,0080 | 0,0179 | 0,0019 | 55,3 | 44,7 | 80,8 |
| 3  | 21 | 13,8 | 0,0274  | 0,0188 | 0,0393 | 0,0034 | 56,5 | 47,8 | 84,7 |
|    | 17 | 15,7 | 0,0436  | 0,0136 | 0,0343 | 0,0043 | 52,2 | 39,6 | 76,0 |
|    | 23 | 19,9 | 0,0833  | 0,0658 | 0,1369 | 0,0128 | 57,4 | 48,0 | 83,7 |
|    | 9  | 21,9 | 0,1116  | 0,0168 | 0,0366 | 0,0071 | 65,3 | 46,0 | 70,3 |
| 24 | 20 | 18,9 | 0,0418  | 0,0406 | 0,0538 | 0,0066 | 87,7 | 75,5 | 86,0 |
|    | 20 | 21,1 | 0,0753  | 0,0264 | 0,0531 | 0,0115 | 71,4 | 50,0 | 69,7 |
| 12 | 17 | 15,7 | 0,0313  | 0,0168 | 0,0267 | 0,0035 | 76,0 | 62,9 | 82,8 |
|    | 10 | 21,3 | 0,0731  | 0,0161 | 0,0462 | 0,0058 | 47,4 | 34,8 | 73,5 |
|    | 11 | 20,4 | 0,0957  | 0,0292 | 0,0810 | 0,0070 | 44,7 | 36,0 | 80,7 |
| 2  | 21 | 13,8 | 0,0555  | 0,0456 | 0,0759 | 0,0057 | 67,5 | 60,0 | 88,9 |
|    | 17 | 15,7 | 0,1030  | 0,0492 | 0,0587 | 0,0075 | 96,6 | 83,8 | 86,8 |
|    | 13 | 18,7 | 0,1692  | 0,0829 | 0,1343 | 0,0103 | 69,4 | 61,7 | 88,9 |
|    | 21 | 21,0 | 0,2596  | 0,0979 | 0,1649 | 0,0266 | 75,5 | 59,3 | 78,6 |
| 20 | 21 | 21,0 | 0,0488  | 0,0266 | 0,0483 | 0,0091 | 73,9 | 55,1 | 74,5 |
|    | 21 | 13,8 | 0,0986  | 0,0675 | 0,0817 | 0,0074 | 91,6 | 82,6 | 90,1 |
| 5  | 17 | 15,7 | 0,1676  | 0,0707 | 0,0973 | 0,0102 | 83,1 | 72,6 | 87,4 |
|    | 13 | 18,7 | 0,2337  | 0,0614 | 0,1316 | 0,0126 | 56,2 | 46,6 | 83,0 |
|    | 21 | 21,0 | 0,3712  | 0,2136 | 0,3156 | 0,0335 | 78,3 | 67,7 | 86,4 |

| № опыта | Срок наблюдения, в днях | Средняя t° | Средний сухой вес питающихся особей, в г | Прирост, в г сухого веса | Кол-во съеденного корма, в г сухого веса | Траты на обмен, в г сухого вещества | Усвояемость, в % | K <sub>1</sub> | K <sub>2</sub> |
|---------|-------------------------|------------|------------------------------------------|--------------------------|------------------------------------------|-------------------------------------|------------------|----------------|----------------|
| 6       | 21                      | 13,8       | 0,0938                                   | 0,0553                   | 0,1240                                   | 0,0071                              | 50,3             | 44,6           | 88,6           |
|         | 17                      | 15,7       | 0,1572                                   | 0,0715                   | 0,1325                                   | 0,0096                              | 61,2             | 53,9           | 88,2           |
|         | 10                      | 21,3       | 0,4658                                   | 0,1358                   | 0,2329                                   | 0,0193                              | 66,6             | 58,3           | 87,6           |
|         | 20                      | 21,1       | 0,5942                                   | 0,1210                   | 0,1946                                   | 0,0434                              | 84,5             | 62,2           | 73,6           |
| 7       | 13                      | 18,7       | 0,1110                                   | 0,0410                   | 0,0911                                   | 0,0078                              | 53,6             | 45,1           | 84,0           |
|         | 21                      | 21,0       | 0,1725                                   | 0,0819                   | 0,1368                                   | 0,0205                              | 74,7             | 59,8           | 80,0           |
| 29      | 20                      | 18,9       | 0,2907                                   | 0,3461                   | 0,5490                                   | 0,0228                              | 67,2             | 63,0           | 93,8           |
|         | 20                      | 21,1       | 0,5758                                   | 0,2241                   | 0,2824                                   | 0,0426                              | 94,2             | 79,3           | 84,0           |
| 4       | 17                      | 15,7       | 0,1530                                   | 0,0319                   | 0,0639                                   | 0,0097                              | 65,1             | 50,0           | 76,7           |
|         | 11                      | 20,4       | 0,4864                                   | 0,0915                   | 0,1516                                   | 0,0200                              | 73,4             | 60,3           | 82,0           |
| 9       | 13                      | 18,7       | 0,5766                                   | 0,2158                   | 0,3186                                   | 0,0226                              | 74,8             | 67,7           | 90,5           |
|         | 10                      | 21,3       | 0,7181                                   | 0,0737                   | 0,1800                                   | 0,0249                              | 54,8             | 40,9           | 74,7           |
|         | 20                      | 21,1       | 0,8462                                   | 0,1759                   | 0,2454                                   | 0,0552                              | 94,2             | 71,6           | 76,1           |

\* Актиний первой возрастной группы.

$K_1$  в среднем составляло 45,8% при изменении этой величины от 20 до 64%.

Из ассимилированной части рациона на рост тратилось от 50 до 86% (в среднем 72,4%) у актиний первой группы и от 69 до 90% (в среднем 81,4%) — у второй группы.

### Обсуждение результатов

В процессе роста и развития животных наблюдается известная закономерность в изменениях показателей отдельных элементов энергетического обмена. Так, например, степень использования энергии пищи на рост наиболее высока на первых стадиях развития. С возрастом эта величина постепенно падает и у взрослых особей оказывается близкой к нулю. Процесс роста животных, как правило, носит плавный характер. Кривые роста имеют вид S-образных или параболических линий, свидетельствующих о том, что темп приростов после достижения определенной величины заметно снижается и, наконец, затухает совсем. Абсолютные размеры рационов по мере роста животных увеличиваются, но их относительные значения падают.

Наблюдения над *Actinia equina* показали значительное варьирование всех показателей баланса энергии (таблицы 2, 3, 4), не позволившее установить возрастных изменений на протяжении значительного отрезка их жизни.

При большом количестве проведенных наблюдений, продолжавшихся в некоторых случаях 2-2,5 месяца, неизбежные колебания показателей в отдельных опытах не должны были завуалировать четких тенденций к снижению энергетических коэффициентов роста, величин приростов и относительных рационов у особей, исследуемых на различных стадиях роста.

Наблюдаемые колебания отдельных элементов энергетического баланса неслучайны и связаны с периодичностью жизненного цикла актиний. Чередование периодов активного роста и питания с периодами покоя, сопровождающегося полным прекращением приема пищи и следующим за ним снижением веса у животных старше месячного возраста, определили скачкообразный характер роста (рис. 1) и варьирование всех остальных показателей энергетического обмена. Это обстоятельство привело к необходимости выделения двух групп актиний (младшей, которой не свойственны паузы в питании и росте, и старшей — с отмеченной периодичностью в жизненном цикле), для которых отдельные элементы баланса энергии даны в виде средних значений при суммировании всех проведенных наблюдений. Полученные таким образом величины сведены в таблицу 5.

При анализе этих показателей прежде всего обращает внимание низкая степень усвояемости пищи. По сравнению с более высокоорганизованными животными, питающимися животным материалом, у которых ассимилированная энергия составляет 80—85% (Винберг, 1956), актинии усваивают всего 52—68%, что может свидетельствовать об их менее совершенном пищеварительном аппарате. Несколько меньшая степень усвоения у маленьких актиний естественна и указывает на постепенное развитие функций пищеварения в процессе онтогенеза этих животных.

Энергетические коэффициенты роста и, особенно, коэффициент второго порядка, оказались очень высокими по сравнению с аналогичными данными, известными для других животных (Ивлев, 1938,

Таблица 5

Элементы энергетического баланса *Actinia equina*

| Размерная группа |                                  | Прирост<br>(П) | Рацион         |                                            | Траты на<br>обмен (Т) | Усвоя-<br>емость (У) | K <sub>1</sub> | K <sub>2</sub> |
|------------------|----------------------------------|----------------|----------------|--------------------------------------------|-----------------------|----------------------|----------------|----------------|
|                  |                                  |                | Валовой<br>(Р) | Ассимили-<br>рованный<br>(Р <sub>у</sub> ) |                       |                      |                |                |
| I                | в % к весу тела                  | 4,9            | 14,2           | —                                          | 2,5                   | 52,0                 | 37,8           | 72,4*          |
|                  | в % к ассимили-<br>рованной пище | 66,2           | —              | 100                                        | 33,8                  |                      |                |                |
| II               | в % к весу тела                  | 2,8            | 5,2            | —                                          | 0,7                   | 68,1                 | 45,8           | 81,4*          |
|                  | в % к ассимили-<br>рованной пище | 80,0           | —              | 100                                        | 20,0                  |                      |                |                |

1939; Ивлев и Ивлева, 1948; Ричман (Richman, 1958); Винберг, 1956; Сушения, 1961).

Найдено, что 72—81% всей ассимилированной энергии актиний тратят на рост, причем, как следует из таблицы 4, у старшей возрастной группы не только не наблюдается снижения данного коэффициента, но во многих случаях он оказывается выше, чем у маленьких актиний. Это парадоксальное явление до некоторой степени может быть объяснено тем, что срок жизни актиний исчисляется многими годами (и даже десятками лет — Зенкевич, 1937), в течение которых продолжается и процесс роста. Опытные животные, бывшие в нашем распоряжении, имели возраст не более года и только единичные особи были старше. Сколько они прожили до опыта, сказать трудно, но по интенсивности их роста можно было считать, что они далеко еще не достигли размеров, когда следовало бы ожидать снижения показателя K<sub>2</sub>.

Траты энергии на обмен, рассчитанные по отношению к весу тела и к усвоенной части рациона, составляют в общем балансе энергии актиний небольшую величину (табл. 5). Несомненно, здесь сказывается малоподвижный образ жизни этих животных, при котором расход энергии на активный обмен оказывается сведенным до минимума.

Укажем, что, если считать, как это принято для рыб (Винберг, 1956; Ивлев, 1960), среднюю интенсивность активного обмена, равную примерно обмену в состоянии покоя, то полученные величины коэффициентов будут хорошо совпадать с теоретически ожидаемыми.

Оценка общего уровня обмена *A. equina* возможна при сопоставлении полученных данных с материалами, имеющимися для других животных.

В работах, посвященных обмену кишечнорастворимых, мы не нашли указаний об интенсивности потребления кислорода. Как правило, наблюдения отдельных исследователей сводятся к констатации величин

\* Несовпадение K<sub>2</sub>, вычисленного на основании отдельных измерений рационов, приростов и усвояемости со значением этого показателя, определенного по осредненным величинам тех же элементов обмена (прирост в процентах к ассимилированной пище), закономерно, поскольку величины усвояемости в опытах варьировали.



поглощения кислорода, рассчитанных на единицу сухого или сырого веса. Эти величины, обобщенные в свое время Будденброк (Buddenbrock, 1939) и Ледебур (Ledebur, 1932), не могли служить материалом для необходимых сопоставлений, ибо характеризуют обмен актиний, медуз и гребневиков безотносительно к их конкретному весу.

Соотношение веса и количества потребленного животными кислорода только в сравнительно недавнее время стали выражать уравнением параболы, коэффициенты которого отражают специфику обмена каждой группы исследуемых животных.

Для кишечнополостных такие данные имеются лишь в работе Лазаревой (1961), изучавшей обмен у черноморского гребневика *Pleurobrachia pileus* O. F. Müller. Связь между обменом и сырым весом этих животных дана для двух периодов: весенне-летнего и летне-осеннего, отличающихся предварительной адаптацией гребневиков к низкой и более высокой температуре.

Для весенне-летнего периода при  $18^\circ$   $Q = 0,0032 \cdot W^{0,625}$ ; для летне-осеннего периода при той же температуре  $Q = 0,0017 \cdot W^{0,625}$ . При пересчете коэффициента  $A$  для температуры  $20^\circ$  и сухого веса (по данным того же автора, в теле *P. pileus* содержится 2,3% сухого вещества), уравнения принимают следующий вид: для весенне-летнего периода  $Q = 0,1670 \cdot W^{0,625}$  и летне-осеннего  $Q = 0,0887 \cdot W^{0,625}$ .

Если взять среднюю величину коэффициента  $A$ , равную 0,1279, все уравнение оказывается близким к полученному нами для *A. equina* ( $Q = 0,115 \cdot W^{0,642}$ ), ибо, помимо показателя  $A$ , практически равное значение имеют и коэффициенты  $k$ .

Таким образом, несмотря на резко отличные черты биологии, у актиний и гребневиков совершенно четко обнаруживаются общие особенности в характере обмена. Коэффициент  $A$ , являющийся показателем уровня обмена у этих животных, оказывается много ниже соответствующих величин, установленных для представителей других систематических групп.

Среди водных животных в этом отношении лучше всего изучены ракообразные, моллюски и рыбы.

Не останавливаясь на многочисленных работах по обмену ракообразных, упомянем лишь обзорную статью Винберга (1950), в которой убедительно показано, что зависимость среднего уровня обмена от веса в пределах всего класса ракообразных может быть выражена уравнением  $Q = 0,105 \cdot W^{0,81}$  (для сырого веса при  $15^\circ$ ). Следовательно, для сухого веса (последний, по этому же автору, может быть принят равным 15%) и  $20^\circ$  величина  $A$  становится равной 1,104.

У пресноводных брюхоногих моллюсков, как установлено Винбергом и Беляцкой (1959), средний уровень обмена при  $20^\circ$  характеризуется величиной 0,18 (для сырого веса) и практически полностью совпадает с измерениями Цейтена, выполненными на морских видах брюхоногих моллюсков. Принимая, что сухое вещество в теле брюхоногих составляет 18% (Никол /Nicol, 1960), коэффициент  $A$  для сухого веса соответственно увеличивается до 1,01.

Основное уравнение, выражающее величину среднего обмена у рыб, выведенное Винбергом (1956, 1961) на основании обобщения большого количества исследований по морским и пресноводным видам, свидетельствует о еще более высоком уровне обмена у данной группы животных: показатель  $A$ , рассчитанный для сырого веса, равен 0,3 и для сухого — 1,5 (при среднем содержании сухого вещества в теле рыб, равного 20%).

Таким образом, в сравнении с другими водными животными, обе группы кишечноротовых — актиний и гребневиков характеризуются значительно более низким уровнем обмена, что позволяет предположить наличие своеобразных черт в механизме их энергетических превращений.

Обращает внимание также и отклоняющееся в сторону уменьшения значение коэффициента  $k$ .

Как показано в работах Цейтена (Zeuthen, 1953), Броди (Brody, 1958), Винберга (1950, 1956, 1959), Ричмана (l. c.), Ивлева (1961), коэффициент  $k$  в основных уравнениях, полученных при изучении обмена самых разнообразных животных от простейших до теплокровных, варьирует в пределах 0,7—0,9 и в некоторых случаях достигает 0,95—1,0.

Низкие величины  $k$  у актиний и гребневиков указывают на более медленный темп нарастания потребления кислорода при увеличении размеров тела, чем это имеет место у других животных.

### ВЫВОДЫ:

1. В процессе роста и развития *Actinia equina* наблюдается смена периодов активного роста и питания с периодами полного прекращения приема пищи, приводящего в некоторых случаях к остановке роста. Эта особенность определила значительное варьирование всех показателей баланса энергии актиний.

2. Соотношение отдельных элементов энергетического баланса дается для двух возрастных групп: младшей (возраст 25—30 дней от момента рождения), которой несвойственны паузы в питании и росте, и старшей (возраст — более месяца) с отмеченной периодичностью в жизненном цикле.

3. Скорость роста и соответственно величины суточных приростов в начальный период в среднем достигают 4,9% от веса тела, в последующий — 2,8%.

4. Суточные рационы, составляющие у актиний в первый месяц жизни 14,2% от веса тела, у животных старших возрастов снижаются в среднем до 5,2%.

5. Соотношение интенсивности обмена и веса тела выражается уравнением  $Q = 0,115 \cdot W^{0,642}$  (для сухого веса, при 20°), свидетельствующем о низком уровне обмена и медленном темпе повышения потребления кислорода с увеличением размеров актиний по сравнению с другими животными.

6. Ассимилируемая часть энергии пищи составляет у младших актиний 52% и у животных старшего возраста 68%.

7. Величины коэффициентов роста первого и второго порядков указывают на высокую степень утилизации энергии пищи на рост. Среднее значение  $K_1$  изменяется для актиний указанных возрастных групп от 38 до 46% и  $K_2$  — от 72 до 81%.

8. В общем энергетическом балансе актиний расход энергии на обмен составляет сравнительно небольшую величину и равняется в начальный период 30%, в последующий — 20%.

9. Данное соотношение энергетических затрат, по-видимому, обусловлено малоподвижным образом жизни животных, при котором расход энергии на активный обмен сведен до минимума.

## ЛИТЕРАТУРА:

- Винберг Г. Г., 1950. Интенсивность обмена и размер ракообразных. Журн. общей биологии, т. XI, в. 5.
- Винберг Г. Г., 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск.
- Винберг Г. Г., 1961. Новые данные об интенсивности обмена у рыб. Вопросы ихтиологии, т. I, в. 1(8).
- Винберг Г. Г. и Беляцкая Ю. С., 1959. Соотношение интенсивности обмена и веса тела у пресноводных брюхоногих моллюсков. Зоол. журн., т. XXXVIII, в. 8.
- Зенкевич Л. А., 1937. Руководство по зоологии, т. I.
- Ивлев В. С., 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных. Бюлл. МОИП, т. 47(4).
- Ивлев В. С., 1939. Энергетический баланс карпов. Зоол. журн., т. 18, в. 2.
- Ивлев В. С., 1960. (Ivlev V. S. 1960). Bestimmungsmethode der von den wachsenden Fisch ausgenutzten Futtermengen. Ztschr. Fischer. Bd. 9, N. F., H. 3/4.
- Ивлев В. С., 1963. О параметрах, характеризующих уровни энергетического обмена животных. Применение математ. методов в биологии. Сборн. 2.
- Ивлев В. С. и Ивлева И. В. 1948. Превращение энергии при росте птиц. Бюлл. МОИП, т. 53(4).
- Лазарева Л. П., 1961. О потреблении кислорода гребневиками разных размеров в зависимости от солености и температуры среды. Доклад на научн. совещ. «Гетеротрофные звенья биологической продуктивности водоемов». Севастополь.
- Сущеня Л. М., 1961. Количественные закономерности фильтрационного питания *Artemia salina* L. Тр. Севастопольской биологической станции, т. XV.
- Bottazzi F. 1925. Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. I, Halft I.
- Brody S. 1945. Bioenergetics and growth. New-York.
- Buddenbrock W. 1939. Grundriss der vergleichenden Physiologie. Bd. 2.
- Dixon M. 1943. Manometric methods. New-York.
- Kramer G. 1937. Untersuchungen über den Stoffwechsel der Seeanemone (*Anemonia sulcata* P.). Zool. Jahrb., Ab. Physiol., Bd. 58, H. 2.
- Ledebur J. F. 1939. Über die Atmung der Schwämme und Coelenteraten. Ergebnisse der Biologie, 16.
- Pueffer A. 1911. Der Stoffwechsel der Aktinien. Ztschr. allgem. Physiol., Bd. 12, H. 2.
- Richman S. 1958. The transformation of energy by *Daphnia pulex*. Ecolog. monogr., V. 28, Nr. 3.
- Zeuthen E. 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. Quart. Rev. Biol. 28.
- Nikol J. A. Colin. 1960. The Biology of Marine Animals. London,