

- Hardy A. C., Bainbridge R. 1954. Experimental observation on the vertical migration of plankton animals.—J. M. B. Ass., 33.
- Lowndes A. G. 1935. The swimming and feeding of certain calanoid copepods.—Proc. Zool. Soc. London, 3.
- Marshall S. M., Ogg A. P. 1955. The biology of a marine copepods *Calanus finmarchicus* (Gunn.). Edinburgh—London.
- Parker C. H. 1902. The reactions of copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth migration.—Bull. of the U. S. Fish Comm. for 1901, 103.
- Storch O. 1928. Der Nahrungserwerb zweier Copepoden-nauplian. (*Diaptomus gracilis* und *Cyclops strenuus*).—Zool. Jahrb., Allg. Zool., 45.
- Storch O. 1929. Die Schwimmbewegung der Copepoden, auf Grund von Mikro-Zeitlupeaufnahmen analysiert.—Verhandl. deut. zool. Ges., 33.
- Waterman T. H. 1960. The physiology of crustacea, vol. 1, 2. New York — London, Academic Press.

Г. Н. МИРОНОВ

ПИТАНИЕ ПЛАНКТОННЫХ ХИЩНИКОВ III. ПИЩЕВАЯ ПОТРЕБНОСТЬ И СУТОЧНЫЕ РАЦИОНЫ *AURELIA AURITA* (L.)

Как и предыдущие наши работы о питании планкtonных хищников в Черном море (Миронов, 1954, 1960), настоящая статья имеет целью дать количественные показатели потребления планктона медузой *A. aurita* в виде среднесуточной потребности особей. Эти данные могут быть использованы для продукционно-биологических расчетов, расчета энергетического баланса и оценки выедания планктона *A. aurita*.

О составе пищи этой медузы в северных морях можно получить представление из работ М. Лебур (Lebour, 1922, 1923—1925), М. Дилэп (Delap, 1907), Э. Брауна (Brown, 1898), Д. Ортона (Orton, 1922) и др. Качественная сторона питания *A. aurita* в Черном море освещена в статье В. М. Михайлова (1962). С количественной стороны питание этой медузы не изучалось. Обычно неопределенно говорят о поедании «громадных количеств планктона» (Аршавский и Розанова, 1940; Ветохин, 1930). Особенности строения пищеварительной системы и биологии питания *A. aurita* не дают возможности достаточно точно установить суточный рацион исходя из разового рациона и продолжительности переваривания пищи. Трудность определения разового рациона у *A. aurita* в том, что съеденные медузой планктонные организмы опутываются многочисленными гастриальными нитями, среди которых их трудно найти. Кроме того, ракообразные, составляющие значительную часть пищи, перева-

риваются настолько полно, что распадаются на отдельные членники, а это еще больше затрудняет определение величины разового рациона. Продолжительность переваривания также не поддается учету с необходимой точностью, поскольку поступление и переваривание пищи происходит непрерывно. Остатки съеденных организмов, погруженные в слизь, непрерывно удаляются из желудочных карманов на разной степени переваренности, а поступающие с центростремительным током организмы иногда увлекаются в обратном направлении и выбрасываются наружу непереваренными в общей массе остатков пищи.

Поэтому к оценке величины суточного рациона приходится подойти в данном случае другим путем, основываясь на балансовом равенстве, связывающем скорость роста, интенсивность обмена и потребление пищи (Винберг, 1956). Из этого равенства следует, что количество пищи, усвоенное одной особью за всю жизнь, равняется приросту веса тела и сумме энергетических затрат на обмен за это же время. Из величины усвоенного за всю жизнь количества пищи и скорости прироста нетрудно рассчитать суточные рационы для особей разного размера. Вследствие того, что все три величины, входящие в равенство, измеряются единицами разных наименований и несоизмеримы между собой, необходимо выразить их через какую-то другую, общую для них единицу измерения. В качестве такой общей единицы принимается калория (килокалория).

Величина прироста для *A. aurita* может быть получена как разность между начальным и максимальным конечным весом особи, а по химическому составу тела его можно выразить в калориях. Величина прироста и траты на обмен за весь период существования дадут вместе количество пищи (в калориях), необходимое одной особи в течение ее жизни. По качественному составу пищи, весовому соотношению ее частей и их калорийности рассчитывается количество пищи и ее отдельных компонентов в весовых единицах, от которых можно перейти к суточным рационам.

Рассмотрим последовательно все три члена равенства.

СКОРОСТЬ РОСТА И ОБЩИЙ ПРИРОСТ

О темпе роста можно судить по появлению в море медуз разной величины. Для медуз *A. aurita* в северных морях (Балтийском и Северном) имеется довольно много наблюдений о сроках появления медуз того или иного размера, а также наблюдений, сделанных в аквариумах.

Эти наблюдения собраны И. Вервеем (Wervey, 1942), который пришел к выводу, что медузы *A. aurita* в первый месяц жизни достигают 15 мм в диаметре, к концу второго — 40—50 мм, а к концу третьего — 200 мм. Наибольший диаметр диска

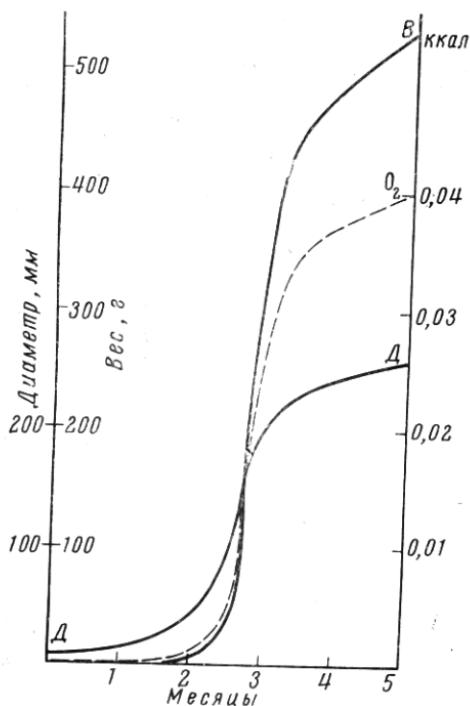


Рис. 1. Темп роста и потребление O_2 медузами *Aurelia aurita*

A. aurita в Северном море составляет 290 мм, а в одном случае в конце мая был отмечен диаметр 340 мм. В Черном море наибольший зарегистрированный нами диаметр диска *A. aurita* был 260 мм. Период стробилляции и появление эфир *A. aurita* в Черном море, по аквариальным данным и планктонным сборам, продолжается с ноября по май. Стадия эфиры длится около месяца. Медузы наибольшего размера наблюдались нами в Черном море в мае и в ноябре. Сопоставляя наши наблюдения с наблюдениями Вервея, можно прийти к выводу, что черноморские *A. aurita* достигают

максимального размера в течение 5 месяцев, с наибольшей скоростью роста на третьем месяце жизни. В соответствии с этими наблюдениями был построен график роста черноморских *A. aurita* (рис. 1, линия Д). Поскольку темп роста *A. aurita* определялся по изменению диаметра диска, а для наших расчетов необходим вес тела медузы, то нами были произведены измерения диаметра с одновременным взвешиванием медуз. Результаты измерений приводятся на том же рисунке, кривая В.

Черноморская *A. aurita* содержит, по данным З. А. Виноградовой и Л. В. Анцуповой¹, в сухом веществе 64,57% золы и 35,46% органического вещества, из которого белковых веществ ($N_2 \times 6,25$) — 18,91% и жира 3,43%. По данным Т. И. Пшениной¹, в теле *A. aurita* содержится 98,69% воды, а в сухом веществе — золы 178,5 мг/г, N_2 — 103,58 мг/г и жира 2,15 мг/г. Содержание золы в сухом веществе по данным Т. И. Пшениной, по-видимому, сильно занижено, так как литературные данные стоят гораздо ближе к данным Виноградовой и Анцуповой². Допуская некоторые колебания в содержании золы в теле *A. aurita*, примем для

¹ Указанным лицам автор приносит благодарность за сообщенные ему данные.

² Вольф (Wolf, 1880) дает содержание золы в сухом веществе *A. aurita* — 62,94%, а Вернон (Vernon, 1895—1896) для *Rhizostoma* — 89, а для *Carmarina* — даже 91%.

расчетов ее содержание в сухом веществе равное 60%. Тогда содержание органического вещества составит 40% от сухого или 0,524% от сырого веса тела медузы.

Расчет по данным приведенных анализов дает следующий состав сухого органического вещества (в %): по Виноградовой и Анцуповой белковые вещества — 53,3, жир — 9,7, безазотистые — 37,0; по Пшениной, белковые вещества — 78,7, жир — 0,3, безазотистые — 21,0. При таком составе полная калорийность на 1 г сухого органического вещества будет колебаться от 5,55 ккал (для данных Виноградовой и Анцуповой) до 5,46 ккал (по данным Пшениной), поэтому можно принять в среднем 5,5 ккал/г сухого веса.

Наименьший размер диска, при котором эфира заканчивает превращение в медузу, составляет у черноморской *A. aurita* около 8—10 мм, при этом ее вес будет приблизительно 0,3 г. Как указано выше, максимальный диаметр диска достигает 260 мм, что соответствует весу 535 г (рис. 1), в которых содержится 7,01 г сухого или 2,8034 г органического вещества. При полной калорийности сухого органического вещества 5,5 ккал/г это составит 15,4103 ккал. Используя кривую веса на рис. 1, можно рассчитать калорийность суточного прироста медуз разного веса и размера. Эти расчеты приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Среднесуточный прирост веса и калорийность прироста у медуз *A. aurita* разного размера

| Диаметр, мм | Сырой вес, г | Сухой вес, г | Прирост сухого вещества | | Продолжительность периода роста, сутки | Суточный прирост сухого вещества | | |
|-------------|--------------|--------------|-------------------------|--------|----------------------------------------|----------------------------------|-------|---------------------------|
| | | | г | ккал | | г | ккал | % от среднего сухого веса |
| 10 | 0,3 | 0,0039 | | | | | | |
| 30 | 3,0 | 0,0391 | 0,0352 | 0,078 | 50 | 0,00070 | 0,002 | 3,2 |
| 50 | 8,0 | 0,4048 | 0,0657 | 0,144 | 12 | 0,00547 | 0,012 | 7,6 |
| 100 | 43,0 | 0,5633 | 0,4585 | 1,009 | 14 | 0,03275 | 0,072 | 9,8 |
| 150 | 137,0 | 1,7947 | 1,2314 | 2,709 | 5 | 0,24628 | 0,542 | 20,9 |
| 200 | 325,0 | 4,2572 | 2,4625 | 5,418 | 9 | 0,27361 | 0,602 | 9,0 |
| 250 | 497,0 | 6,5107 | 2,2535 | 4,957 | 40 | 0,05633 | 0,129 | 1,04 |
| 260 | 535,0 | 7,0085 | 0,4978 | 1,095 | 20 | 0,02489 | 0,055 | 0,37 |
| | | | 7,0046 | 15,410 | | | | |

ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА И ОБЩИЙ ОБМЕН

Интенсивность обмена у *A. aurita* определена К. К. Яковлевой (1964) по потреблению кислорода особями весом от 5 до 45 г при t° от +10 до 21,4° и приведены к температуре +20°. Для медуз большего веса потребление кислорода было вычислено по формуле параболической зависимости общего обмена от веса тела $Q = AW^k$ (Q — мл, W — г), в которой коэффициенты $A = -0,0068$ и $k = 0,82$ для *A. aurita* найдены также К. К. Яковлевой (1964). Так как медуза *A. aurita* живет большую часть времени при низких температурах, то эти данные были пересчитаны на температуру $\pm 8^{\circ}$, согласно температурной кривой Крота. По потребленному кислороду определялся расход энергии на обмен. Очевидно, что для получения величины суммарных энергетических затрат на обмен одной особью, достигшей максимального веса, следует суммировать траты на обмен за весь период ее жизни. Эта задача была решена графически следующим образом: на кривой B темпа роста на рис. 1 были отмечены точки, соответствующие весам 5, 10, 25, 50, 75 и т. д., через каждые 25 г веса. Найдя их проекции на ось X графика получим на ней

Таблица 2

Среднесуточное и суммарное потребление кислорода и расход энергии на обмен у особей *Aurelia aurita* разного размера

| Диаметр диска, мм | Вес, г | Потребление O_2 при $t^{\circ} + 8$, мл/сутки (расчетное) | Среднесуточное потребление O_2 , мл/сутки (расчетное) | Продолжительность периода, сутки | Суммарное потребление O_2 , мл | Траты из обмена, ккал (калорический эквивалент 1 мл = 0,00489 ккал округленно) |
|-------------------|--------|--------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|
| 10 | 0,3 | 0,0114 | 0,0627 | 50 | 3,43 | 0,0153 |
| 30 | 3,0 | 0,114 | 0,488 | 12 | 2,26 | 0,0111 |
| 50 | 8,0 | 0,262 | 0,649 | 14 | 9,09 | 0,0445 |
| 100 | 43,0 | 1,037 | 1,861 | 5 | 9,31 | 0,0455 |
| 150 | 137,0 | 2,686 | 4,073 | 9 | 36,65 | 0,1810 |
| 200 | 325,0 | 5,46 | 7,16* | 40 | 286,5 | 1,4010 |
| 250 | 497,0 | 7,74 | 7,918 | 20 | 158,36 | 0,774 |
| 260 | 535,0 | 8,097 | | | 506 | 2,47 |

* Среднесуточное потребление O_2 выше среднего арифметического, так как из этого отрезка кривая проходит с сильной выпуклостью.

отрезки, соответствующие времени роста медузы, прошедшему между двумя соседними весами. Восстановив из каждой точки проекции перпендикуляры к оси X , отложим на них, в избранном нами масштабе¹ (на рис. 1 справа), траты на обмен, выраженные в калориях для соответствующего веса медуз. Соединив концы перпендикуляров плавной кривой (прерывистая линия на рис. 1) и опустив перпендикуляр из конца кривой на ось X , получим площадь, численно равную суммарной величине энергетических затрат одной особи в течение жизни. Планиметрируя площадь, найдем, что суммарные энергетические затраты на обмен равняются 2,47 ккал. Далее, остается рассчитать в килокалориях среднесуточное потребление кислорода и среднесуточные траты энергии медузами разного размера. Эти данные приведены в табл. 2.

ПИЩЕВАЯ ПОТРЕБНОСТЬ И СУТОЧНЫЕ РАЦИОНЫ МЕДУЗ РАЗНОГО РАЗМЕРА

Определенные выше потребности роста и потребности энергетического обмена в течение жизни особи составляют в сумме 17,88 ккал.

Для определения весового количества пищи, соответствующей 17,88 ккал, надо знать ее калорийность, которую можно установить по химическому составу ее компонентов. Так как компоненты пищи медузы имеют различный химический состав, необходимо знать их процентное отношение в пище.

Для выяснения состава пищи было просмотрено 40 медуз *A. aurita* с диаметром диска от 28 до 160 мм, собранных в различных районах Черного моря в разное время года. Организмы, прилипшие к щупальцам по краю диска, не учитывались, так как они могли быть захвачены, когда медуза находилась в сетке во время лова среди густого планктона. В вырезанных желудочных карманах отыскивались опутанные гастральными нитями остатки съеденных организмов. Отыскание остатков пищи в отрезанных ротовых лопастях не представляет труда, так как эти остатки погружены в слизь, которая хорошо фиксируется формалином. Просмотр велся под бинокуляром при увеличении 32*. При затруднении в определении принадлежности остатков тому или иному организму применялось среднее увеличение микроскопа. Найденные организмы измерялись и вес их устанавливался по таблицам весов (Петтипа, 1957) или по собственным определениям. Организмы, встреченные в пище *A. aurita*, перечислены в табл. 3 и 4.

¹ В качестве масштаба интенсивности обмена избран калорический эквивалент кислорода.

* Усвоемость определена нами визуально по переваренности остатков пищи:

Таблица 3

Список организмов фитопланктона, найденных в пище *Aurelia aurita*

| Организм | Всего особей в пище 40 медуз | Встречаемость, % |
|----------------------------------------------|------------------------------|------------------|
| <i>Exuviaella</i> sp. | 69 | 17,5 |
| <i>Procentrum micans</i> Ehrenb. | 1 | 2,5 |
| <i>Dinophysis</i> sp. | 3 | 2,5 |
| <i>Peridinium Steinii</i> Jorg. | 19 | 15,5 |
| <i>Peridinium triquetrum</i> (Ehrenb.) Leb. | 1 | 2,5 |
| <i>Peridinium</i> sp. | 20 | 7,5 |
| <i>Peridineae</i> gen. sp. | 70 | 22,5 |
| <i>Ceratium tripos</i> (O. F. Müll) Nitzsch. | 7 | 12,5 |
| <i>Ceratium furca</i> (Ehrenb.) Duj. | 7 | 15,0 |
| <i>Ceratium fusus</i> (Ehrenb.) Duj. | 6 | 12,5 |
| <i>Distephanus speculum</i> (Ehrenb.) Haeck | 40 | 22,5 |
| <i>Ebria tripartita</i> (Schum.) Lem. | 1 | 2,5 |
| <i>Thalassiosira</i> sp. | 1 | 2,5 |
| <i>Cyclotella caspia</i> Grunow | Много | 17,5 |
| <i>Coscinodiscus janischii</i> A. S. | 364 | 62,5 |
| <i>Rhizosolenia</i> sp. | 7 | 7,5 |
| <i>Rhizosolenia alata</i> Bright. | 2 | 2,5 |
| <i>Rhizosolenia calcar avis</i> Schul. | 108 | 32,5 |
| <i>Chaetoceros</i> sp. | 6 | 2,5 |
| <i>Synedra</i> sp. | 13 | 2,5 |
| <i>Thalassionema nitzschiooides</i> Grün. | 67 | 5,0 |
| <i>Achnantes</i> sp. | 1 | 2,5 |
| <i>Pontosphaera luxley</i> Lohm | Много | 5,0 |
| <i>Pontosphaera nigra</i> (?) | 7 | 5,0 |
| Обрывок макрофита | 1 | 2,5 |

Растительная часть пищи состоит в основном из Diatomae (от 54 до 99% веса растительной пищи). На втором месте стоят Dinoflagellatae, Silicoflagellatae и Coccolithophoridae. Хотя они и встречаются в пище довольно часто, но весовое значение их незначительно. В общем растительные организмы составляют менее одной сотой веса пищи *A. aurita* и нами в расчет не принимаются.

Животная пища почти наполовину состоит из ракообразных. Заметную часть составляют Noctiluca и Mollusca, на долю Tintinnidea, Appendicularia и Chaetognatha приходится менее 5% от веса пищи.

Соотношение этих компонентов в процентах от веса всей пищи представлено в табл. 5*.

* Графы 2, 3.

Таблица 4

Список организмов зоопланктона, найденных в пище *Aurelia aurita*

| Организм | Всего ско- бей в пище 40 медуз | Встречае- мость, % |
|------------------------------------------|--------------------------------------|-----------------------|
| Noctiluca miliaris Sur. | 43 | 25,0 |
| Tintinnopsis nitida (?) | 1 | 2,5 |
| Tintinnopsis cochleata (Brandt) Laackman | 3 | 7,5 |
| Tintinnopsis | 2 | 5,0 |
| Coxliella helix Clap. Lachm. | 292 | 47,7 |
| Favella ehrenbergii (Clap. Lachm.) | 7 | 5,0 |
| Helicostomella subulata (Ehrenb.) | 91 | 30,0 |
| Metacylis mediterranea (Meresch.) | 19 | 20,0 |
| Tintinnida gen. sp. | 176 | 7,5 |
| Cyphonautes | 1 | 2,5 |
| Penilia avirostris Dana | 1 | 2,5 |
| Evande spinifera P. E. Müll. | 5 | 7,5 |
| Evadne tergestina Claus | 7 | 10,0 |
| Podon polyphaemoides Leuk. | 2 | 2,5 |
| Podon sp. | 2 | 2,5 |
| Cladocera sp. sp. | 38 | 32,5 |
| Paracalanus parvus Claus | 56 | 45,0 |
| Pseudocalanus elongatus Boeck. | 6 | 10,0 |
| Acartia clausi Giesbr. | 55 | 50,0 |
| Oithona similis Claus | 11 | 17,5 |
| Oithona minuta Kricz. | 148 | 70,0 |
| Copepoda sp. sp. | 8 | 12,5 |
| Copepoda copepodit (sp.) | 4 | 2,5 |
| Copepoda copepodit Acartia | 12 | 12,5 |
| Copepoda copepodit Oithona | 24 | 12,5 |
| » » Paracalanus | 11 | 7,5 |
| » » Calanus | 1 | 2,5 |
| Copepoda nauplii (sp.sp.) | 107 | 57,5 |
| » » Calanus | 31 | 40,0 |
| » » Oithona minuta | 111 | 37,5 |
| » » Paracalanus | 8 | 12,5 |
| » » Oithona similis | 12 | 7,5 |
| » » Acartia | 5 | 2,5 |
| Copepoda ova | 86 | 47,5 |
| » » Calanus | 36 | 17,5 |
| » » Centropages | 37 | 10,0 |
| » » Oithona | 109 | 17,5 |
| Harpacticoida (sp.sp.) | 4 | 5,0 |
| Cirripedia nauplii | 9 | 42,5 |
| Lamellibranchiata vel. | 108 | 50,0 |

Таблица 4 (окончание)

| Организм | Всего осо- бей в пище 40 медуз | Встреча- емость, % |
|-----------------------------------|--------------------------------------|-----------------------|
| Gastropoda vel. | 108 | 27,5 |
| Decapoda larv. | 1 | 2,5 |
| Sagitta sp. | 32 | 25,0 |
| Sagitta ova | 3 | 5,0 |
| Oicopleura dicica Fol. | 107 | 55,0 |
| Ova (?) | 2 | 2,5 |
| Оболочка икринки | 1 | 2,5 |
| Черный шар | 1 | 2,5 |
| Шары, похожие на яйца | 18 | 7,5 |
| Темный плотный грубозернистый шар | 1 | 2,5 |

Как указывалось выше, количество пищи необходимо выразить в калориях; это можно сделать исходя из химического состава ее компонентов. Для многих планктонных организмов Черного моря такие анализы выполнены З. А. Виноградовой (1959, 1961, 1962). Ниже приводится химический состав компонентов пищи *A. aurita* в процентах на 100 г сухого вещества (табл. 6). Принимая во внимание процентное содержание этих компонентов в пище *A. aurita* (табл. 5), была вычислена калорийность каждого компонента, а затем калорийность всей пищи

Таблица 5

Значение разных групп зоопланктона в пище *A. aurita* (в % по весу) и расчет калорийности пищи

| Пищевой организм | Значение этих групп в пище | | <i>Ккал</i> в 100 г сухого вещества | <i>Ккал</i> в пище <i>A. aurita</i> |
|---------------------------------------------|-------------------------------|---------|-------------------------------------------|-------------------------------------------|
| | предел колебаний | среднее | | |
| Tintinnida | 0,6—22 | 0,3 | 290 | 0,87 |
| Noctiluca | 9—75 | 31,7 | 413 | 130,92 |
| Cladocera | 4—83 | 16,7 | 333 | 55,61 |
| Copepoda | 7—75 | 32,9 | 407 | 133,54 |
| Mollusca veliger | 3—87 | 13,9 | 291 | 40,45 |
| Chaetognatha | 1—14 | 1,6 | 386 | 6,18 |
| Appendicularia | 1—23 | 2,9 | 400 | 11,60 |
| Всего калорий в 100 г пищи <i>A. aurita</i> | | | | 379,54 |

Таблица 6

Химический состав и калорийность пищи *A. aurita*

| Группа пищевых организмов | Химический состав, % на сухой вес | | | | | Примечание |
|------------------------------|-----------------------------------|---------|--------|----------|---------|------------|
| | вода | белки | жиры | углеводы | зола | |
| Noctiluca | — | 46,71 | 4,89 | 29,37 | 19,48 | 357 |
| Noctiluca | — | 48,43 | — | — | 25,43 | — |
| » Cladocera | 96,48 | 47,56 | 10,44 | 30,24 | 11,66 | 413* |
| (Penilia, средн.) | 85,0 | 59,8 | 12,8 | 19,51** | 7,89 | 434* |
| (Evadne + Penilia) | 89,93 | 53,75 | 3,68 | 19,41 | 23,46 | 323* |
| (Penilia) | 89,35 | 61,68 | 5,60 | 12,87 | 19,85 | 357* |
| Copepoda | 89,36 | 50,00 | 7,49 | 32,68 | 10,43 | 412* |
| » Chaetognatha: | 89,35 | 37,75 | 12,95 | 33,65 | 15,68 | 403* |
| VII—XI | — | 77,31 | 2,56 | 12,34 | 7,79 | 392* |
| X—XI | — | 76,78 | 4,38 | 14,42 | 6,72 | 407* |
| IX | — | 68,18 | 4,30 | 20,52 | 7,00 | 391* |
| IX 1958 | — | 69,59 | 9,41 | 15,03 | 6,27 | 432* |
| В среднем | 95,30 | 59,49 | 7,29 | 18,25 | 15,03 | 386* |
| Larvae Mollusca | — | 45,7*** | 7,6*** | 10,6*** | 36,4*** | 302 |
| » | 84,71*** | 32,8*** | 3,4*** | 32,3*** | 30,3*** | 302 |
| » | 76,81*** | 33,3*** | 2,5*** | 27,4*** | 36,8*** | 272 |
| » | 83,66*** | 45,7*** | 3,4*** | 19,5*** | 31,4*** | 299 |
| Среднее из данных в табл. 8 | 80,72*** | 37,6 | 3,0 | 36,6 | 32,8 | 291* |
| Appendicularia | — | 59,49 | — | — | — | 400 |
| Tintinnidea | — | 37,6 | — | — | — | 291 |

* Вычислено наим по биохимическому составу.

** Вычислено по различии: сухой остаток минус белки, жиры, зола.

*** Вычислено по калорийности.

**** З. А. Виноградова, 1959, табл. 9, № 26, 28, 31.

(табл. 5) ***. Как видно из таблицы, в 100 г сухого вещества пищи содержится 379,54 ккал или, округленно, 380 ккал.

Суммарная потребность в пище одной особи *A. aurita* в течение жизни составляет 17,88 ккал, которым соответствует 4,705 г сухого органического вещества.

Среднее содержание воды в пище медузы составляет 88,55%, сухого вещества — 11,45%. Органическое вещество составляет в среднем 87,04% сухого вещества или 7,6% от сырого веса. Таким образом, 17,88 ккал соответствует 61,96 г сырого планктона, а потребность в пище, принимая во внимание 70% усвояемости, составит 88,51 г сырого планктона. Расчет потребности в планктоне по размерным группам, суточный рацион каждой группы и качественный состав планктона, необходимого для удовлетворения потребности в пище, представлены в табл. 7 и 8.

Таблица 7

Количество планктона, необходимого одной медузе *Aurelia aurita* в течение жизни и среднесуточный рацион особей разного размера

| Размеры одной особи | | Потребность, ккал | | | Сырой планктон, г | | Среднесуточная потребность в сыром планктоне, % от сырого веса тела |
|---------------------------|-------------|--------------------------|--------------------------------------------|--------------|-------------------|----------------|---------------------------------------------------------------------|
| диаметр, мм | вес, г | на рост (табл. 1, гр. 5) | на энергетические затраты (табл. 2, гр. 7) | всего | за период роста | среднесуточное | |
| 10—30 | 0,3—3,0 | 0,077814 | 0,0153 | 0,093114 | 0,46 | 0,0083 | 0,5 |
| 30—50 | 3,0—8,0 | 0,14410 | 0,0111 | 0,1552 | 0,77 | 0,0641 | 1,2 |
| 50—100 | 8,0—43,0 | 1,00870 | 0,0455 | 1,0532 | 5,21 | 0,3721 | 1,46 |
| 100—150 | 43,0—137,0 | 2,70918 | 0,0455 | 2,7546 | 13,64 | 2,7280 | 3,3 |
| 150—200 | 137,0—325,0 | 5,41816 | 0,1810 | 5,5991 | 27,71 | 3,0790 | 1,3 |
| 200—250 | 325,0—497,0 | 4,95704 | 1,4010 | 6,3580 | 31,47 | 0,7867 | 0,19 |
| 250—260 | 497,0—535,0 | 1,09548 | 0,774 | 1,8694 | 9,25 | 0,4625 | 0,09 |
| Итого (округленно) | | 15,41 | 2,47 | 17,88 | 88,51 | — | — |

Колебания в содержании влаги даже на 1% существенно отражаются на содержании сухого вещества. В черноморской *A. aurita* содержание воды колеблется от 98,69 (Пшенина) до 97,66% по нашим определениям.

Изменение содержания воды на 1% вызывает изменение содержания сухого вещества почти на 78%. Так как расчет прироста веса ведется по сухому веществу, то потребность *A. aurita* на прирост веса может колебаться от 15,41 ккал (при содержании воды 98,69%) до 26,2 ккал (при 97,66% воды). Общая

*** Графы 4, 5.

Таблица 8

**Состав среднесуточного рациона *A. aurita* различного размера
(в мг сырого веса)**

| Размеры особи, мм | Суточный рацион | В том числе | | | | | | |
|----------------------|--------------------|-------------|-----------------|----------------|----------|-------------------|------------------|---------------------|
| | | Noctiluca | Tintin- nida | Clado- cera | Copepoda | Chaeto- gnatha | L. Mol- lusea | Appendi- cularia |
| 10—30 | 8,3 | 2,63 | 0,02 | 1,39 | 2,74 | 0,13 | 1,15 | 0,24 |
| 30—50 | 64,4 | 20,32 | 0,19 | 10,70 | 21,03 | 1,03 | 8,91 | 1,86 |
| 50—100 | 372,1 | 117,96 | 1,12 | 62,14 | 122,14 | 5,95 | 51,72 | 10,79 |
| 100—150 | 2728,0 | 864,8 | 8,20 | 455,60 | 897,50 | 43,60 | 379,20 | 79,10 |
| 150—200 | 3079,0 | 976,0 | 9,2 | 514,2 | 1013,0 | 49,3 | 428,0 | 89,3 |
| 200—250 | 786,7 | 249,4 | 2,4 | 131,4 | 258,8 | 12,5 | 109,4 | 22,8 |
| 250—260 | 462,5 | 146,4 | 1,4 | 77,2 | 152,2 | 7,4 | 64,3 | 13,4 |

потребность на рост и энергетические расходы возрастет при этом почти на 60% и будет равна 28,67 ккал.

Значительно меньшее влияние оказывает изменение содержания органического вещества в сухом остатке. Количество органического вещества колеблется от 53 до 64%. Поскольку в наших расчетах содержание органического вещества было принято за 60%, то отклонения от принятого будет от 7 в сторону уменьшения до 4% в сторону увеличения. Эти отклонения будут соответственно -1,08 и +0,6 ккал, а величина прироста будет 14,33 ккал в случае уменьшения и 16,02 ккал при увеличении содержания органического вещества в указанных выше пределах.

Повышение окружающей температуры до +20° вызывает увеличение потребления О₂, в соответствии с кривой Крода, почти в 4 раза. Если при +8° потребление О₂ составляет 2,47 ккал и равно 13,8% всей потребности в пище, то при +20° оно составит почти 9,87 ккал, или 39% всей потребности. Общая потребность возрастет при этом до 25,28 ккал, или почти на 42%, против потребности при +8°. Исходя из приведенных расчетов, можно считать, что суммарная потребность в пище колеблется в пределах от 16,08 до 36,38 ккал, или немногим более чем в два раза.

Поэтому при использовании рассчитанных выше суточных рационов следует вносить поправки на конкретные условия.

Мы не смогли рассмотреть все стороны возможной потребности в пище, а именно: на воспроизведение половых продуктов, на замену устаревших клеток, на замену стрекательных клеток, а также на образование слизи, выделяемой медузой, так как сведения по этим вопросам в литературе отсутствуют.

Сделать выводы относительно степени выедания зоопланктона медузами *A. aurita* в настоящее время очень трудно вследствие отсутствия необходимых количественных данных об их численности и пространственном распределении. Предварительная обработка визуальных наблюдений за численностью медуз на поверхности моря, произведенная с борта на ходу судна, показала, что плотность распределения медуз в Черном море составляет в среднем в прибрежных районах 0,000033, а в открытых водах 0,000013 экз./м². В местах скоплений плотность может повышаться до 1,3 экз./м², а в ядре скоплений до нескольких десятков на 1 м². Ядра скоплений обыкновенно занимают по сравнению со всей акваторией небольшую площадь — несколько квадратных километров.

У самого берега медузы могут располагаться сплошными массами, однако наблюдения показали, что большинство медуз в таких прибрежных скоплениях неподвижны, а у многих повреждены края диска и ротовые лопасти, гонады и гастральные нити у подавляющего большинства медуз редуцированы, и поэтому принимать в расчет такие скопления не следует. Наблюдавшиеся средние плотности медуз позволяют предположить, что в общем продукционно-биологическом процессе Черного моря значение *A. aurita* как потребителя планктона невелико, однако в местах скоплений, особенно когда популяции состоят из особей с диском 100—200 мм в диаметре, она может заметно снижать численность зоопланктона.

ВЫВОДЫ

1. Медузоидная стадия *A. aurita* в Черном море, ст закончившей превращение эфиры до естественной смерти особи, длится приблизительно 5 месяцев. За этот период она выражает от 8—10 до 260 мм в диаметре диска и от 0,3 до 535 г по весу. Наибольшая скорость роста приходится на размеры 50—200 мм диаметра диска.

2. Потребность в пище для одной особи в течение всей жизни при температуре 8° слагается из 15,41 ккал на прирост веса и 2,41 ккал на энергетические расходы, всего 17,88 ккал, что соответствует 88,51 г зоопланктона при усвоемости 70%.

3. При изменении t° до 20° и возможных колебаниях химического состава тела медузы возможно увеличение потребности в два раза.

4. Суточные рационы особенно велики у особей с диаметром диска от 100 до 200 мм вследствие высокого темпа роста.

5. *A. aurita* является почти исключительно зоофагом (растительные организмы составляют менее 1% веса пищи). Наибольшее значение в ее пище составляют ракообразные — 50,6% (в том числе: Copepoda — 32,9; Cladocera — 16,7; Noctiluca —

31,7; Mollusca veliger — 13,9; Appendicularia — 2,9; Chaetognatha — 1,6; Tintinnoidea — 0,3%.

6. Степень выедания зоопланктона зависит от плотности скоплений медузы, но вследствие малой средней плотности по акватории в целом значение их для экономики водоема в общем не очень велико.

ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский И. А. и Розанова В. Д. 1940. Хронаксия и ритм у медузы *Pilema pulmo* в онтогенезе.—Бюлл. эксперим. биол. и мед., **9**, вып. 2.
- Ветохин И. А. 1930. Захватывание пищи и питание *Aurelia aurita* в связи с работой мерцательного эпителия.—Физиол. журн., **13**, № 4—5.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд-во Бел. Гос. Унив-та им. В. И. Ленина.
- Виноградова З. А. 1959. Биохимический состав планктона северо-западной части Черного моря.—Наукові записки Одеської біологічної станції, вып. I.
- Виноградова З. А. 1961. Особливості біохіміческого складу та калорійність і фіто- і зоопланктону північно-західної частини Чорного моря в 1955—1959 рр.—Там же, вып. 3.
- Виноградова З. А. 1962. Біохімічний складі калорійність фіто- і зоопланктону Чорного моря.—Там же, вып. 4.
- Миронов Г. Н. 1954. Питание планктонных хищников. I. Питание ноктилюки.—Труды Севаст. биол. ст., **8**.
- Миронов Г. Н. 1960. Питание планктонных хищников. II. Питание саггитты.—Там же, **13**.
- Михайлов Б. П. 1962. О питании черноморской медузы *Aurelia aurita*.—Зоол. журн., **12**, вып. 2.
- Павлова Е. В. 1959. О пищевых потребностях кладоцеры *Penilia avirostris Dana*.—Труды Севаст. биол. ст., **12**.
- Петрова Т. С. 1957. О среднем весе основных форм зоопланктона Чёрного моря.—Труды Севаст. биол. ст., **9**.
- Яковлева К. К. 1964. Интенсивность дыхания черноморских медуз.—Труды Севаст. биол. ст., **17**.
- Brown E. T. 1898. On keeping Medusae alive in an aquarium.—J. Marine Biol. J. Assoc., **5**, No 2.
- Delap M. J. 1907. Notes on rearing in an aquarium of *Aurelia aurita* L. and *Pelagia perla* (Slabber). Sci. Inv. Ireland, pt. 2.
- Lebour M. 1922. The food of plankton organisms.—J. Marine Biol. Assoc., **12**, No 4.
- Lebour M. 1923—1925. The food of plankton organisms.—J. Marine Biol. Assoc., **13**, No 1.
- Orthon J. H. 1922. Mode of feeding of the jelly-fish *Aurelia aurita* on the smaller organisms in the plankton.—Nature, **110**, No 2753.
- Vernon H. M. 1895—1896. The respiratory exchange of the lower marine invertebrates.—J. of Physiol., **19**.
- Wervey J. 1942. Die Periodizität im Auftreten und die aktiven und passiven Bewegungen der Quallen.—Arch. Neerland. Zool., **6**.
- Wolf E. 1880. Aschen Analysen, II Teil.