

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

А. В. МОНАКОВ

ПИТАНИЕ  
И ПИЩЕВЫЕ  
ВЗАИМООТНОШЕНИЯ  
ПРЕСНОВОДНЫХ  
КОПЕПОД

Дорожному  
Бориску  
с благодарностью  
и симпатией  
Али  
3-11-76.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ЛЕНИНГРАД • 1976

**A. V. Monakov. Nutrition and trophic relations of freshwater Copepoda.**

**УДК 595.341:591.13**

**Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Монаков А. В. Л., «Наука», Ленингр. отд-ние, 1976. 170 с.**

По строению ротового аппарата и по типу питания пресноводные веслоногие ракообразные делятся на 3 большие группы — фильтраторы, хвататели и собиратели. В перечисленных группах можно выделить зоофагов и альго-бактерио-детритофагов. Предпочитаемые размеры частиц, доступных к захвату фильтраторами, лежат в пределах 4—20 мкм. Хвататели и собиратели, характеризующиеся более широкой степенью полифагии, способны захватывать более крупные пищевые объекты. Оптимальные условия питания для большинства массовых видов копепод летнего планктона создаются при 18—22° и при сырой биомассе корма 2—15 мг/л. При более высоких концентрациях пищи эффективность ее утилизации остается постоянной либо снижается. В Рыбинском водохранилище преобладают пищевые взаимоотношения, складывающиеся на основе общности характера питания. 3 группы факторов обуславливают возможность сосуществования близких видов и исключают их пищевую конкуренцию. Планктонные веслоногие-хвататели в течение вегетационного сезона используют около 9% продукции планктона второго трофического уровня. Лит. — 393 назв., ил. — 48, табл. — 45.

**О т в е т с т в е н н ы й   р е д а к т о р**  
**доктор биол. наук А. А. С т р е л к о в**

**М 21009-606**  
**055(02)-76 614-73**

**© Издательство «Наука», 1976**

## ВВЕДЕНИЕ

Эффективность биологического продуцирования органического вещества водоемов во многом определяется степенью утилизации первичной продукции организмами гетеротрофами. Поэтому изучение питания гидробионтов особенно важно для понимания сложных процессов трансформации органического вещества на разных трофических уровнях.

Большую роль в этих процессах играют свободноживущие веслоногие ракообразные, составляющие значительную долю общей биомассы планктона, придонной и зарослевой фауны водоемов. Необходимость знания особенностей биологии этой группы животных определяется также тем, что *Сорерода*, с одной стороны, — важный объект питания большинства промысловых рыб и их молоди. С другой стороны, веслоногие ракообразные служат промежуточными хозяевами отдельных стадий многих ленточных и круглых червей, паразитирующих в позвоночных животных и в человеке.

Несмотря на то что к настоящему времени накоплено довольно много данных по питанию пресноводных *Сорерода*, в подавляющем большинстве случаев это сведения о составе пищи веслоногих ракообразных. Значительно слабее в литературе освещены механизмы питания животных. Очень мало специальных работ, посвященных интенсивности питания, и почти совершенно отсутствуют сведения о значении различного вида корма в жизни копепод, в частности об эффективности его утилизации веслоногими ракообразными.

Все это в значительной мере определило цель и задачу настоящего исследования — восполнить имеющийся пробел и дать возможно более полную сводку по питанию и пищевым взаимоотношениям пресноводных веслоногих ракообразных.

Материал работы включает в себя результаты экспериментов и наблюдений, выполненных в лаборатории зоологии Института биологии внутренних вод АН СССР, и литературные данные, накопленные по этому вопросу.

## МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ

Методы изучения питания веслоногих ракообразных не специфичны для данной группы животных. В равной степени они использовались и используются при выяснении особенностей питания беспозвоночных вообще.

### МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ КАЧЕСТВЕННОЙ СТОРОНЫ ПИТАНИЯ

#### Изучение состава пищи

Общее представление о составе пищи веслоногих ракообразных в природе можно получить методом анализа содержимого их кишечника. При этом наилучший результат дают вскрытия живых особей, только что отловленных в водоеме, поскольку при фиксации формалином у рачков происходит непроизвольная дефекация либо выбрасывание пищи через рот.

Техника вскрытия проста, хотя и требует известного навыка. С помощью пипетки рачка отлавливают и помещают на предметное стекло в каплю чистой (фильтрованной) воды; затем убивают слабым нагреванием в пламени спиртовки. После этого его тщательно промывают в воде, предварительно профильтрованной через мембранный фильтр, переносят на предметное стекло в каплю такой же воды и с помощью препаровальных игл приступают к вскрытию. Для этого, прижав иглой объект спинной стороной к стеклу, второй иглой делают поперечный разрез в области переднего отдела кишки. Если разрез произведен удачно, то одновременно с последующим отделением иглой абдомена из полости тела извлекается пищеварительный канал. Последний помещается под покровное стекло и рассматривается под микроскопом с использованием иммерсии. Указанный выше способ применим для относительно крупных веслоногих с размерами тела не меньше 1 мм. Анализировать содержимое кишечника более мелких рачков возможно и без их предварительного вскрытия. Для этого достаточно

слегка надавить исследуемый объект покровным стеклом, и содержимое кишечника изливается в разрыв стенок цефалоторакса.

Данные о составе пищи веслоногих ракообразных можно получить также, анализируя их фекалии (Петипа, 1959). Однако как первый, так и второй методы дают относительно хорошие результаты лишь при работе с фильтраторами, питающимися водорослями, имеющими панцирь. У хищных копепод и у ракообразных со смешанным питанием содержимое пищеварительного тракта часто представляет собой трудно определяемую массу. Поэтому данные, полученные методами анализа пищевого комка или фекалий хищных веслоногих, дают лишь весьма общее представление о составе их пищи в природе.

Наконец, некоторые авторы, изучавшие питание полифемид, использовали метод фиксации только что пойманных ракообразных и выясняли состав их пищи по жертвам и их остаткам, застревающим в пищевой камере животных (Bainbridge, 1958; Ривьер, 1968). Однако Комита (Comita, 1972) считает, что нахождение в фиксированном материале зоопланктеров, удерживающихся в челюстях прочих животных, не доказывает характер их хищного питания, а является следствием добавления фиксатора.

В применении к хищным веслоногим этот метод<sup>1</sup> не всегда дает хорошие результаты, обычно подопытные животные до наступления смерти успевают отбросить тело схваченной жертвы.

### Изучение способов питания и пищевого поведения

Общее представление о характере питания копепод дает анализ строения их ротового аппарата. Этот метод, основанный на функциональной связи между морфологией ротовых конечностей и характером питания веслоногих, позволяет распределить животных на две основные группы — хищников и фильтраторов. Он широко используется при изучении питания морских веслоногих и дает хорошие результаты (Беклемишев, 1954б, 1959; Гейнрих, 1958; Петипа, 1959; Чиндонова, 1959; Anraku, Omori, 1963; Савельев, 1965, 1968; Гептнер, 1968; Арашкевич, 1969, 1970; Арашкевич и Тимонин, 1970; Вышкварцева, 1972а, 1972б, 1972в). При использовании этого метода нужно помнить, что бывают случаи, когда морфологически очень близкие виды (*Macrocyclops fuscus* и *M. distinctus*) питаются совершенно различными способами (Монаков, 1963а). С другой стороны, иногда ракообразные, обладающие ротовым аппаратом, приспособленным к фильтрации, способны одновременно и к активной охоте (Монаков, Сорокин, 1971а). Поэтому применение указанного метода необходимо сочетать с анализом содержимого кишечника животных и непосредственным наблюдением за их питанием.

---

<sup>1</sup> Для быстрой фиксации можно пользоваться крепким раствором формалина, серной кислотой, хлороформом, цианистым калием.

Часто при выяснении роли отдельных видов беспозвоночных в круговороте органического вещества оказывается необходимым, хотя бы в грубом приближении, распределить их по основным трофическим уровням, иными словами получить общее представление о характере питания гидробионтов. В этом случае можно воспользоваться радиоуглеродным методом.<sup>2</sup> При этом предполагается, что в планктоне, четко разделенном на трофические уровни, удельная радиоактивность (отношение радиоактивности —  $r$  к единице веса —  $B$ ) гидробионтов, взятых одновременно для анализа, уменьшается от автотрофов к хищникам. Проведенные эксперименты подтвердили это предположение (Шушкина, Мо-наков, 1969). В качестве примера можно привести результаты одного из экспериментов. Из небольшого водоема был взят естественный планктон и помещен в 10-литровый аквариум. Туда же было внесено 10 мл взвеси меченой культуры *Scenedesmus* с удельной активностью 420 имп./мин. на 1 мкг. Примерно через каждые два часа отлавливалось несколько экземпляров гидробионтов каждого вида и определялась их радиоактивность.

Т а б л и ц а 1  
Удельная радиоактивность животных  
трофических уровней  
при разных сроках экспозиции

Время экспозиции, сутки	Удельная радиоактивность, имп./мин. на 1 мг сухого веса		
	<i>Pristicephalus shadini</i>	<i>Hemidiapto- mus amblyodon</i>	<i>Mochlo- nyx</i> sp.
0.12	8415	1174	14
0.21	17495	1110	24
0.29	34620	2022	69
0.35	36595	2420	30
0.77	54700	2242	75
0.99	56475	2254	50
1.00	74775	2078	81

Результаты опыта (табл. 1) показывают, что удельная радиоактивность 3 видов беспозвоночных, относящихся к разным трофическим уровням, резко различается при всех сроках экспозиции. Это позволяет считать, что указанный метод может быть использован при выяснении общего характера питания гидробионтов.

Изучение механизма питания животных, в частности выяснение функций конечностей в передвижении и в захвате пищи,

<sup>2</sup> Основные приемы работы с  $C^{14}$  изложены в разделе «Методы изучения количественной характеристики питания».

а также пищевое поведение копепод осуществляются либо непосредственным наблюдением над живыми ракообразными под микроскопом, либо с помощью стробоскопии или микрокиносъемки. В первом случае удобно пользоваться специальными камерами из хорошо шлифованного стекла (объемом от 2 до 5 мл) или высокими плоскими аквариумами с расстоянием между стенками не более 3 см. При наблюдении за относительно крупными животными

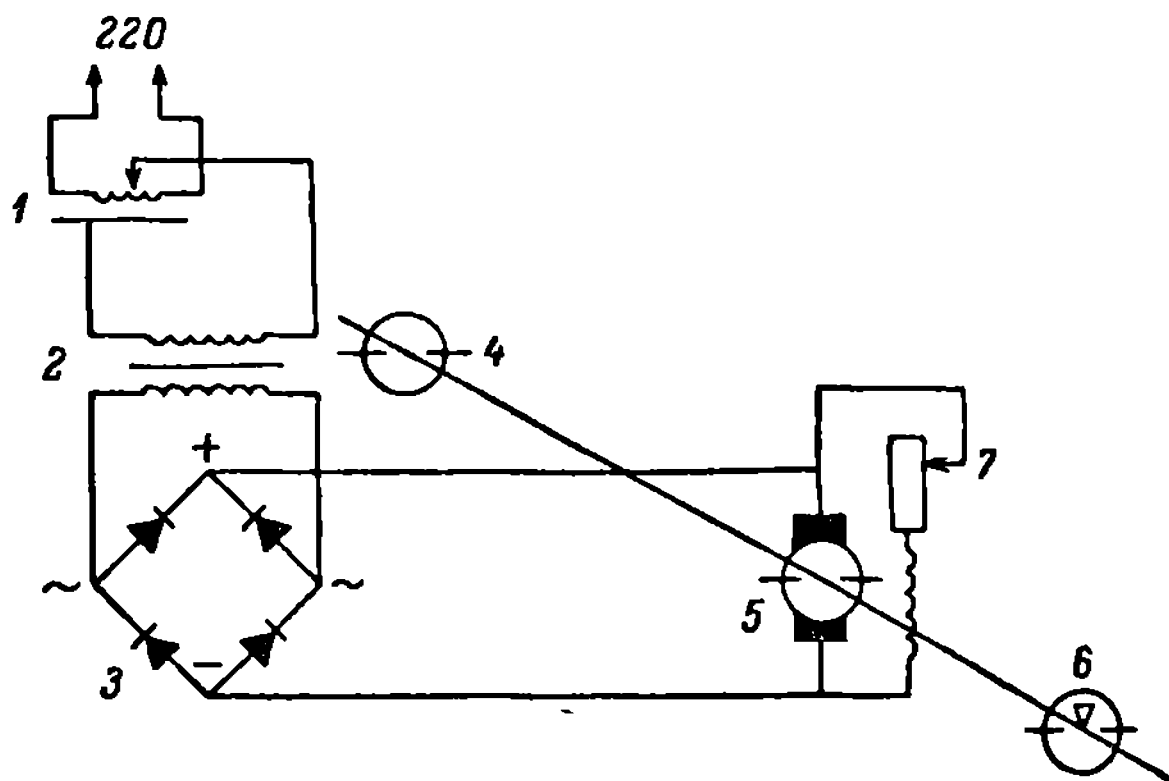


Рис. 1. Схема стробоскопического аппарата (по: Кутикова, 1967).

1 — лабораторный трансформатор, 2 — трансформатор 220/50В, 3 — выпрямитель 4-го диода Д-205, 4 — тахометр, 5 — микродвигатель постоянного тока (50В, 25Вт, 1200 об./мин.), 6 — стробоскопический диск ( $\varnothing=150$  мм), 7 — реостат для точной настройки оборотов мотора.

(свыше 1.5 мм) можно использовать обычные ручные лупы с 7—10-кратным увеличением.

Добавление в экспериментальный сосуд искусственных красителей (растертые тушь, кармин) или естественно окрашенных пищевых объектов (зеленые водоросли, некоторые простейшие) дает возможность разобраться в системе сложных пищевых токов, которые создаются при работе фильтрационного аппарата ракообразных. Некоторые авторы (Петипа, 1967а), наблюдая за механизмом питания морских копепод, применяли очень тонкие хлопчатобумажные нити, которые прикрепляли (привязывали) по очереди к концам дистальных щетинок различных конечностей. При работе последних свободные концы нитей двигаются со значительно меньшей скоростью и позволяют рассмотреть направление вращения самих конечностей.

Более точное представление о характере плавания и механизме питания копепод можно получить, применяя стробоскопический эффект и киносъемку (Dietrich, 1915; Cannon, 1928; Storch, 1929; Lowndes, 1935). Стробоскопия, или метод оптического замедления, заключается в том, что прерывистый свет, падающий на от-

ражательное зеркало микроскопа через радиальную прорезь вращающегося диска, позволяет исследователю видеть изучаемый объект в замедленном движении или как мнимо неподвижный. Принципиальная схема такого устройства, предложенная Л. А. Кутиковой (1967), изучавшей работу ресничного аппарата коловраток, может быть рекомендована и для исследования движения конечностей веслоногих (рис. 1).

### Изучение пищевого предпочтения

Одним из наиболее простых, но вместе с тем надежных методов по изучению избирательного питания, или элективности, следует считать непосредственное наблюдение над животными. Именно применение этого метода позволило прийти к важному выводу о наличии избирательного питания у животных фильтраторов (Гаевская, 1949). В качестве показателей, характеризующих отношение исследуемого вида рачка к конкретному виду корма, используются следующие параметры: сроки появления первых порций пищи в кишечнике, степень его наполнения, скорость прохождения содержимого через кишечник, частота дефекаций, длительность пребывания пищевого комка перед ртом и т. д. Для этого животных, выдерживаемых в сосудах емкостью 50 мл, периодически отлавливают и просматривают под микроскопом. При этом удается проследить ход пищевой реакции животного на тот или иной вид корма и установить основные фазы этой реакции.

Показателем избирательного потребления корма может служить частота встречаемости или соотношение отдельных пищевых объектов в кишечниках исследуемых видов (Яновская, 1956; Гунько, Алдакимова, 1963; Куделина, Журавлева, 1963). Такой метод дает весьма общее представление о пищевом предпочтении ракообразных и может быть рекомендован лишь для рачков фильтраторов и хищников, заглатывающих свою добычу.

Для количественной оценки избирательного потребления (в дополнение к данным о соотношении отдельных компонентов в рационе потребителя) совершенно необходимы сведения о соотношении тех же компонентов в общем комплексе пищевых объектов — будь то экспериментальный сосуд или естественный водоем. Такой количественный показатель был предложен А. А. Шорыгиным (1939) и в дальнейшем использовался при изучении питания копепод (Петипа, 1959) и других беспозвоночных (Fisher, 1966). Избирательная способность, по Шорыгину, представляет собой отношение (показатель элективности)

$$E^1 = \frac{r_1}{P_1} ,$$

где  $r_1$  — относительное значение данного вида пищи в рационе рачка,  $P_1$  — относительное значение этого же вида в планктоне.



Индексы  $> 1$  означают, что имеет место пищевое предпочтение, а  $< 1$  — свидетельствуют о наличии избегания того или иного пищевого объекта. Предельными значениями этого показателя становятся  $+\infty$  и 0.

Таким образом, при равном относительном содержании какого-либо компонента пищи в рационе исследуемого животного и в среде индекс избирания окажется равным не нулю, а  $+1$ . Отсюда положительное избирание выражается величинами в пределах от  $+1$  до  $+\infty$ , а избегание — от 0 до  $+1$ . В этом случае обратные соотношения значений пищевого компонента в среде и в рационе дадут не одну и ту же цифру с различными знаками, а положительные величины разных порядков.

На этот дефект обратил внимание В. С. Ивлев (1955) и предложил улучшенный вариант показателя элективности, представляющий собой отношение разности значений 'пищевого ингредиента в рационе и в среде к сумме этих же величин.

$$E = \frac{r_i - P_i}{r_i + P_i}.$$

В этом случае положительная элективность выражается величинами в пределах от  $+1$  до 0, отсутствие избирания — нулевым значением, избегание — значениями показателя от 0 до  $-1$ , т. е. весь интервал показателя заключается между  $+1$  и  $-1$ . Тогда обратное соотношение относительных значений каких-либо компонентов пищи выражается одной и той же величиной, но в случае предпочтения показатель имеет положительный знак, а при избегании — отрицательный.

Предложенный В. С. Ивлевым (1955) показатель элективности успешно применяется при изучении питания ракообразных (Сущеня, 1958а, 1958б, 1959; Аксенова и др., 1969).

Л. А. Эрман (1962), изучавший питание планктонных коловраток, предложил в качестве показателя элективности питания величину, представляющую собой отношение объема, облавливаемого животным при питании каким-либо видом пищи ( $W_n$ ), принятым за 100%, к облавливаемому объему при использовании другого вида корма ( $W_0$ ), т. е.

$$\frac{W_n}{W_0} \cdot 100\%.$$

При определении «облавливаемого объема» по этой формуле величина  $W$  рассчитывалась по уравнению Фуллера и Кларка (Fuller, Clarke, 1936).

Как мы уже указывали, перечисленные методы изучения состава пищи и пищевой элективности применимы к животным фильтраторам и глотальщикам. Значительно сложнее обстоит дело с хищными беспозвоночными, высасывающими свою добычу (*Lepidodora*, *Polyphemus*, многие *Copepoda*). Здесь мы сталкиваемся прежде всего с невозможностью идентифицировать содержимое

пищеварительного тракта, обычно представляющее собой трудно определяемую массу (Мордухай-Болтовская, 1962; Монаков, 1959а, 1963а; Буторина, 1965), а также со спецификой пищевого поведения изучаемых животных. Об этом свидетельствуют представленные ниже результаты методического эксперимента по скармливанию хищным циклопам различных кормовых объектов.

Вид корма	Число заданных особей	Из них съедено
<i>Polyphemus</i> . . . . .	50	50
<i>Daphnia</i> . . . . .	20	7
<i>Tubifex</i> . . . . .	20	13
<i>Paratendipes</i> . . . . .	20	3

Как следует из приведенных данных, лучше всего в опыте использовались циклопы полифемы. Однако при вскрытии циклопов в конце опыта оказалось, что из 25 кишечников 14 содержали переваренную массу с жировыми включениями, 10 — щетинки олигохет, 1 — остатки дафний и щетинки олигохет. Ни в одном из кишечников не были обнаружены остатки полифемид. Таким образом, частое нахождение в кишечниках циклопов щетинок олигохет объясняется отнюдь не предпочтительным питанием ракообразных тубифицидами, а тем, что олигохеты разрываются на части и заглатываются, в то время как более предпочитаемая добыча полифем — высасывается.

Наконец, пищевое предпочтение у беспозвоночных может быть выяснено с помощью радиоуглеродного метода (Сорокин, 1966; Панов, Сорокин, 1970; Петица и др., 1972). При этом животным предлагается корм, состоящий из двух или трех компонентов, один из которых метится радиоактивным углеродом. В одном случае корм задается в различной пропорции и в конце опыта определяется радиоактивность животных, которая переводится в проценты от радиоактивности консументов в параллельном опыте с одним только меченым кормом без добавки немеченого (Панов, Сорокин, 1970). В другом случае изучаемым объектам предлагают корм в одинаковой пропорции и о пищевом преферендуме судят по соотношению различных компонентов в общем рационе ракообразных (см. далее раздел «Методы изучения количественной стороны питания»).

## МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ СТОРОНЫ ПИТАНИЯ

Если методы изучения состава пищи, пищевого поведения и механизма питания помогают разобраться в структуре пищевых взаимоотношений животных, то количественные методы дают возможность оценить роль отдельных групп организмов в процессе превращения энергии на различных трофических уровнях.

## Изучение интенсивности питания

Одним из основных показателей количественной стороны питания следует считать его интенсивность. Под этим термином понимают, во-первых, скорость потребления пищи, т. е. поглощение определенного ее количества в единицу времени, причем такой единицей может быть любой небольшой его отрезок. С другой стороны, интенсивность питания может быть выражена количеством пищи, потребляемой животным за период, перекрывающий разовое насыщение организма (Ивлев, 1955). Отсюда единицами интенсивности питания становятся скорость фильтрации, скорость питания и суточный рацион. Рассмотрим основные методы получения этих величин.

### *Скорость фильтрации и скорость питания*

Скорость фильтрации (или осветляемый объем) —  $F$ , выражаемая в объеме, из которого животные извлекают пищу, — косвенный показатель, используемый для характеристики интенсивности питания фильтраторов. Скорость питания —  $f$  — прямой показатель интенсивности питания, который выражается числом пищевых частиц, отфильтровываемых животным в единицу времени. Большинство авторов для выяснения скорости фильтрации пользуются уравнениями, в основу которых взяты данные по концентрации кормовой взвеси до и после эксперимента.

**Счетный метод.** Впервые был применен Фуллером, Кларком (Fuller, Clarke, 1936) и Лукасом (Lucas, 1936) и заключался в подсчете пищевых частиц в среде до начала опыта и в конце периода экспозиции животных. Обычно время эксперимента охватывало несколько часов. При этом концентрация клеток в опытном сосуде могла либо увеличиваться вследствие их деления, либо уменьшаться за счет осаждения частиц. В связи с этим Фуллер (Fuller, 1937) предложил воспользоваться контролем, в котором концентрация кормовой взвеси была бы идентична опытной, но животные бы отсутствовали. Некоторые авторы, чтобы уменьшить величину осаждения клеток, или осторожно перемешивали содержимое опытных сосудов (Harvey, 1937), или помещали последние на специальную медленно вращающуюся установку (Copover, 1956).

В таких экспериментах скорость фильтрации обычно рассчитывалась из 2 измерений числа клеток, при этом предполагалось, что она не зависит от концентрации пищевых частиц. Основываясь на этом предположении, Голд (Gauld, 1951) для расчета скорости фильтрации предложил формулу

$$F = V \cdot \frac{\log C_0 - \log C_t}{0.4343 \cdot t}, \text{ мл/зкв. в час,}$$

где  $V$  — объем воды (мл) на 1 животное,  $C_0$  — начальная концентрация клеток в 1 мл,  $C_t$  — то же конечная,  $t$  — время опыта, часы.

Обычно опыты по определению скорости фильтрации и питания ставятся в замкнутых сосудах. Между тем эти величины можно измерить и в проточных системах, как это делал Корнер (Corner, 1961). Если определить концентрацию клеток во втекающем ( $C_0$ ) и вытекающем ( $C_t$ ) объемах воды ( $V$ ) и за отрезок времени и знать число животных в опыте ( $N$ ), то скорость питания можно рассчитать по формуле

$$f = \frac{(C_0 - C_t) \cdot V}{N} \text{ , кл./зкз. в час.}$$

Главный недостаток метода расчета скорости фильтрации по формуле Голда состоит в том, что он основан на предположении о независимости величины  $F$  от концентрации пищевых частиц. Сам Голд это хорошо понимал и с осторожностью относился к полученным данным, некоторые же авторы (Ryther, 1954; Mullin, 1963; Reeve, 1963a, 1963b) в своих исследованиях недоучитывали это обстоятельство. Риглер (Rigler, 1967) в своей методической работе, посвященной данному вопросу, показал, что формула Голда может быть использована в случае, если разница между  $C_0$  и  $C_t$  не превышает 15—20% от заданной концентрации кормовой суспензии.

С другой стороны, при постановке экспериментов предполагается, что продукты обмена животных в опытных сосудах не оказывают существенного влияния на скорость роста кормовых организмов (водорослей, бактерий), т. е. водоросли в контроле растут с той же скоростью, что и в опыте. Однако фактических материалов, подтверждающих это предположение, пока еще недостаточно.

Изменение концентрации пищевых объектов при использовании этого метода учитывается либо прямым счетом их на фильтрах или в счетных камерах, либо с помощью радиоизотопного метода — подсчетом радиоактивности кормовой взвеси в начале и в конце эксперимента. Введение в практику трофологических исследований радиоизотопных методов в значительной степени упростило изучение питания гидробионтов, в особенности мелких форм (простейших, коловраток, планктонных ракообразных). В настоящее время можно выделить три основных радиоизотопных метода, которые нашли достаточно широкое применение.

**Радиоуглеродный метод Сорокина.** Этот метод представляет собой по существу модификацию описанного выше счетного метода. Он был впервые применен при изучении питания веслоногих (Маловицкая, Сорокин, 1961a, 1961b) и кладоцер (Монаков, Сорокин, 1960b, 1961). Убыль концентрации пищевых частиц учитывается по изменению их радиоактивности в присутствии животных. Применение его возможно в трех слу-

чаях: если корм (водоросли, бактерии) удерживается в толще воды в виде гомогенной взвеси, если эксперимент заканчивается до того, как подопытные животные начнут выделять фекалии, либо если консументы образуют хорошо оформленные фекалии, быстро оседающие на дно.

Для проведения экспериментов необходимо наличие пищи, меченой  $C^{14}$ . Методика получения меченых пищевых объектов разработана Ю. И. Сорокиным (Сорокин, 1966; Sorokin, 1968). Рассмотрим ее основные приемы.

Бактерии можно получить, выращивая культуры гетеротрофных бактерий, предварительно выделенных из водоема, на жидкой среде, содержащей фосфат, нитрат, немеченую глюкозу (0.1 мг/мл), 0.01 мг/л пептона и 0.5 мккюри на 1 мл меченой  $C^{14}$  глюкозы. Их можно вырастить и на поверхности агара. С этой целью, приготовленная на водопроводной воде агаризованная среда (2.5% агара), куда входит фосфат и нитрат, разливается в чашки Петри. После того как агар застынет, на его поверхность вносят 2 мл жидкой среды, содержащей 1 мг/мл глюкозы, 0.1 мг/мл пептона и 1.0—1.5 мккюри на 1 мл меченой глюкозы. Эта среда должна быть предварительно заражена культурой бактерий. Выросшие меченые бактерии отделяются от жидкой среды центрифугированием, а с поверхности агара смываются кисточкой.

При отсутствии меченой глюкозы можно вырастить гетеротрофные бактерии на среде, содержащей гидролизат меченых водорослей. Для этого высушенные меченые водоросли в течение 5 час. гидролизуются 80%-й  $H_2SO_4$  при нагревании на водяной бане. Полученный таким образом гидролизат нейтрализуется, разводится, и на нем выращивают бактерии.

Наконец, можно получить и автотрофные водородокисляющие бактерии, которые легко выделить из ила на простой минеральной среде в атмосфере, содержащей водород. На природной воде (1 мл) готовится среда следующего состава:  $NaH_2PO_4$  — 1 мг,  $K_2HPO_4$  — 3 мг,  $KNO_3$  — 1 мг,  $MnSO_4$  — 0.2 мг,  $Na_2CO_3$  — 0.1 мг. Среда прогревается до кипения, охлаждается, и ее pH доводится до 7.6, после чего в нее вносится меченый карбонат (2—4 мккюри на 1 мл). Полученную среду заражают культурой водородокисляющих бактерий и затем переносят (по 2 мл) в заранее приготовленные чашки Петри с минеральной агаризованной средой. Чашки помещают в эксикатор, содержащий в атмосфере 3—5% водорода.

Водородокисляющие бактерии можно получить также, добавив водород в склянки с придонной водой из водоема, в которые предварительно внесен меченый  $C^{14}$  карбонат и минеральная среда. Через несколько дней начинается интенсивный рост бактерий, которые на дне склянок образуют хлопья.

Для получения меченого естественного бактериопланктона в природную воду, очищенную от планктона фильтрацией, вносится порция меченого  $C^{14}$  органического вещества в виде гидролизата водорослей, который приготавливается с помощью кислот-

ного гидролиза меченых водорослей. За время экспозиции (1—2 суток) естественная микрофлора поглощает меченую органику и приобретает определенную метку (Сорокин и др., 1970).

Водоросли метятся в среде, содержащей меченый карбонат, углерод которого они используют в процессе фотосинтеза. Для этого среда — Chu, Hedges — предварительно забуферивается добавлением кислого фосфата, нейтрализуемого бикарбонатом. Некоторые водоросли (*Chlorella*, *Scenedesmus*) можно выращивать на простой забуференной среде следующего состава:  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  — 1 г,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  — 3 г,  $\text{NaNO}_3$  — 0.1 г,  $\text{MgSO}_4$  — 0.05 г,  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  — 0.2 г,  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  — 0.01 г,  $\text{FeCl}_2$  — следы, водопроводная вода — 20 мл, дистиллированная вода — 1 л. Приготовленная среда стерилизуется, ее pH доводится до 7.6 и в колбу вносится 10—40 мккюри на 1 л меченого карбоната. После этого среда заражается культурой водорослей. Через 5—6 дней помеченные водоросли центрифугируются, среда сливается, водоросли заливаются водопроводной водой и снова центрифугируются. Для того чтобы полностью избавиться от остатков меченого карбоната, центрифугировать водоросли следует в 0.0005 HCl. Отделить водоросли от среды можно и с помощью фильтрации культуры через мембранный фильтр № 5, обработанный слабой соляной кислотой. Полученная взвесь водорослей переливается в маленькие колбочки и хранится в холодильнике. Для опытов по питанию желательно использовать водоросли с удельной активностью 100—200 тыс. имп./мин. на 1 мг.

Детрит может быть помечен различными приемами. Первый из них состоит в выращивании в среде, содержащей меченый карбонат, водных растений (нитчатка, злodeя, рдесты), которые в процессе фотосинтеза приобретают радиоактивную метку (состав среды приведен выше). Через несколько дней растения отмываются от среды и в живом виде растираются в ступке с небольшой порцией песка до состояния тонкого детрита. Растительный детрит можно получить из культуры меченых водорослей, предварительно разрушив их оболочки нагреванием. Если приготовленный таким образом гомогенат поместить на 2—3 дня в термостат, можно получить растительно-бактериальный детрит.

Мечение естественного детрита производится следующим образом: детрит, собрав его со дна водоема тонкой пипеткой, помещают в небольшую колбу и прогревают до температуры 50°, чтобы убить простейших. После этого в колбу вносится меченый гидролизат белка. Детрит выдерживается в термостате 2—3 суток, в течение которых естественная микрофлора, потребляя меченый гидролизат, приобретает радиоактивную метку (Монаков, Сорокин, 1971б).

Зоогенный детрит приготавливается из меченных  $\text{C}^{14}$  беспозвоночных, растертых в ступке.

Животная пища. Меченых простейших и коловраток можно получить, выращивая их на взвеси меченых бактерий. Первые



обычно полностью выедают микрофлору, поэтому нет необходимости отделять их от среды. Коловраток удобно отмывать на мембранном фильтре, оставляя в воронке небольшой объем воды, из которого животных после отмывки переносят в чистый сосуд.

Планктонных ракообразных выращивают на меченых водорослях, причем лучше для этого использовать мелких хламидомонад, которые хорошо усваиваются животными. Сроки выращивания ракообразных должны охватывать период, в течение которого животные проходят линьку (если это клadoцеры). От среды рачки отмываются в струе воды в стаканчике с дном, затянутым мельничным газом (Сорокин, 1966).

Опыты по определению скорости фильтрации ракообразных ставятся следующим образом. В отмытой взвеси меченых водорослей определяется число клеток в 1 мл. Их подсчет производится либо в счетной камере, либо на мембранном фильтре № 5, через который профильтровывается определенный объем исходной взвеси, предварительно разведенной в 10—20 раз. После этого фильтр сушат, красят эритрозином и после отмывки от краски и последующей просушки и осветления иммерсионным маслом подсчитывают на нем число клеток. Бактерии учитываются на мембранном фильтре № 2 после его окраски эритрозином в течение суток.

Зная число клеток в исходной взвеси, рассчитывают ее объем, который необходимо добавить в опытный сосуд для получения нужной концентрации корма. В опытах, где в качестве пищи используются водоросли, вода профильтровывается через мембранный фильтр № 5, для опытов с бактериями — вначале через № 5, а затем через № 3. В обоих случаях животные предварительно выдерживаются несколько часов в сосудах с немеченым кормом того же вида и той же концентрации. В опытах с малыми концентрациями обычно используются аквариумы большего объема, в экспериментах с большим количеством корма — небольшие сосуды.

Одновременно с помещением животных в опытные сосуды ставится контрольный аквариум без ракообразных, для того чтобы учесть осаждение кормовой взвеси и потери ею  $C^{14}$  на обмен за время эксперимента. В конце эксперимента из опытных и контрольных сосудов отбирается по 3 параллельных пробы, объем которых зависит от концентрации кормовых частиц.

В случае, если опыты ставятся с животными, образующими хорошо оформленные фекалии, можно в качестве корма использовать оседающие формы водорослей. При этом перед отбором проб в конце опыта кормовая взвесь осторожно перемешивается продуванием воздуха и оставляется на 1—2 мин. для осаждения фекалий.

В кратковременных опытах, которые заканчиваются до момента выделения консументами фекалий, можно не ставить контрольных сосудов, а отбирать пробы для определения радиоактив-

ности в начале эксперимента и после удаления из аквариума животных.

Скорость фильтрации ( $F$ ) рассчитывается по формуле Голда, где концентрация клеток в начале и в конце опыта заменяется пропорциональными величинами радиоактивности пищи в опытном ( $r_a$ ) и контрольном ( $r_b$ ) сосудах.

$$F = V \cdot \frac{\log r_b - \log r_a}{t \cdot \log e}, \text{ мл/экз. в час,}$$

Определив в исходной взвеси концентрацию клеток в 1 мл ( $N$ ), легко подсчитать в этом же объеме их радиоактивность ( $r$ ). Зная отношение этих величин, можно рассчитать скорость питания ( $f$ ), выраженную в числе клеток по формуле

$$f = \frac{(r_a - r_b) \cdot N}{t \cdot r}, \text{ кл./экз. в час,}$$

где  $r_a$ ,  $r_b$  — исходная и конечная радиоактивность корма в опытном сосуде.

Преимущество описанного радиоуглеродного метода перед обычным заключается в его высокой чувствительности —  $10^{-4}$ — $10^{-5}$  мкг экз. Это дает возможность за короткий промежуток времени (несколько минут) уловить минимальное количество потребленного консументами корма. С другой стороны, в отдельных случаях этот метод должен применяться с известной осторожностью, например при определении скорости фильтрации ракообразных, выделяющих не оформленные, а диспергированные фекалии. Радиоактивность кормовой взвеси в опытном сосуде в конце эксперимента может быть за счет этого значительно выше.

**Метод Маршалла и Орра.** Некоторые авторы (Родина, Трошин, 1954; Marshall, Orr, 1955) в своих исследованиях по питанию водных животных применяли радиоактивный фосфор  $P^{32}$ , которым метили различные виды корма (водоросли, бактерии). Маршалл и Оор в экспериментах, выясняющих скорость фильтрации калануса, определяли радиоактивность корма в начале опыта ( $C_0$ ). Однако разность между радиоактивностью кормовой взвеси в начале и в конце опыта ( $C_0 - C_t$ ) они рассчитывали, измеряя радиоактивность животных, их фекалий и яиц, продуцированных за время эксперимента. Таким образом, разность концентраций учитывалась с большей точностью, что давало возможность использовать формулу Голда без внесения заметных ошибок.

В этом методе есть существенные недостатки, главный из которых базируется на предположении, что потери изотопа  $P^{32}$  животными и их фекалиями отсутствуют. Однако, по мнению Ю. И. Сорокина (1966), фосфат, применявшийся в качестве метки, вообще не пригоден для количественных исследований питания,



поскольку он связан в клетках водорослей, бактерий или в самих консументах очень лабильно и легко их покидает. По данным авторов, применявших этот метод, радиоактивность животных, питавшихся меченым  $P^{32}$  кормом, за сутки может снизиться вдвое (Родина, Трошин, 1954; Родина, 1957). Риглер (Rigler, 1961) наблюдал значительное увеличение радиоактивности раствора, в котором *Daphnia magna* питалась дрожжами, мечеными  $P^{32}$ . Он показал, что такое выделение активности может привести к ошибке в расчете скорости фильтрации в 3.6%. Несмотря на ее незначительную величину, возможность потери животными радиоактивного фосфора необходимо учитывать, особенно в длительных экспериментах — свыше 4 час. (Edmonson, Winberg, 1971).

**Метод Науверка.** Науверк (Nauwerck, 1959), применивший в своих исследованиях радиоизотоп углерода, по существу модифицировал метод Маршалла и Орра. Он определял скорость фильтрации по величине радиоактивности меченых водорослей, захваченных фильтраторами в кратковременных опытах. Радиоактивность же животных измерялась сразу после периода питания — до того момента, когда они начнут выделять радиоактивные фекалии. Этот метод удобен тем, что может быть использован практически для животных, выделяющих диспергированные фекалии. Скорость фильтрации ( $F$ ) и скорость питания ( $f$ ) рассчитываются по формулам

$$F = E \frac{R_2 \cdot 24}{R_F \cdot t}, \text{ мл/экз. в час; } f = F \cdot C_{AV}, \text{ кл./экз. в час,}$$

где  $R_2$  — радиоактивность животных,  $R_F$  — радиоактивность пищевых клеток в 1 мл суспензии,  $E$  — поправочный коэффициент для разности между величиной самопоглощения животных и пищевых клеток,  $t$  — время питания (часы),  $C_{AV}$  — средняя концентрация пищевых клеток за время питания (в 1 мл).

**Графический метод.** Был предложен Коугленом (Coughlan, 1969), который подробно проанализировал 6 уравнений различных авторов (Fox et al., 1937; Fuller, 1937; Jørgensen, 1943; Williemsen, 1952; Quayle, 1948; Theede, 1963) и пришел к выводу, что при использовании стандартных обозначений и введении дополнительных терминов, все уравнения оказываются идентичными. Это подтвердилось сравнением результатов, полученных при их использовании. По мнению Коуглена, формула, предложенная Квейли (Quayle, 1948), наиболее проста в использовании (обозначения наши).

$$F = \frac{V}{n \cdot t} \cdot \log e \cdot \frac{C_0}{C_t}, \text{ мл экз. в час.}'$$

Коуглен обратил внимание на то, что в работах, выясняющих скорость фильтрации, обычно пользуются стандартными объемами

и стандартным периодом эксперимента. Приняв  $V=100$  мл,  $t=60$  мин.,  $n=1$  и используя эту формулу, он получил скорости фильтрации, соответствующие 3 произвольным значениям отношения  $C_0/C_t$  и на основании этих данных построил прямую, по ко-

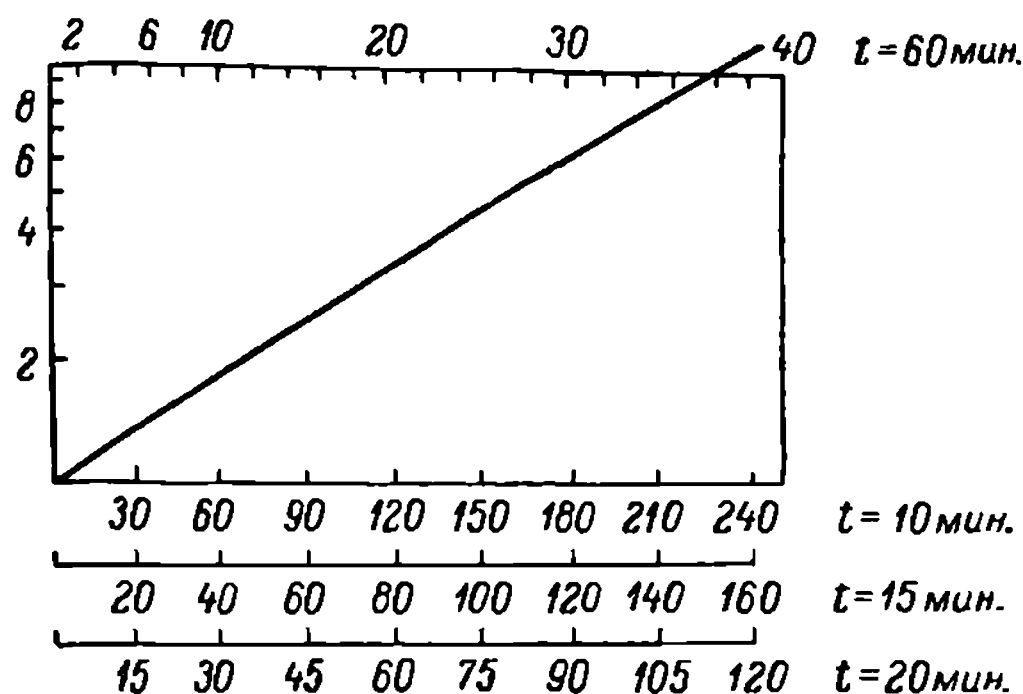


Рис. 2. Прямая для определения скорости фильтрации (по: Coughlan, 1969).

По оси абсцисс — скорость фильтрации, мл/мин.,  
по оси ординат — отношение  $\frac{C_0}{C_t}$ .

торой можно быстро находить скорость фильтрации, зная величину этого отношения (рис. 2).

Графический метод Куглена несомненно представляет интерес, однако его применение не освобождает исследователя от необходимости трудоемких определений концентраций кормовой взвеси в период эксперимента.

### *Величина суточного потребления (суточный рацион)*

В экологии под рационом следует понимать «количество пищи, поедаемое животным за определенный промежуток времени» (Ивлев, 1955). Эта величина, выраженная в единицах веса (сухого или сырого) или в энергетических единицах (калориях), рассчитанная на сутки, представляет собой суточный рацион ( $R$ ). Последний обычно выражается в процентах от веса тела консумента. Существует несколько методов определения величины суточного рациона.

**П р я м о й м е т о д.** Достаточно точным следует признать метод непосредственного подсчета числа заглатываемых пищевых объектов. С этой целью подопытный рачок помещается в небольшой объем воды (часовые стекла, солонки, чашки Петри), куда вносится предлагаемый корм, и под биноклем ведутся непрерывные наблюдения над процессом питания в течение светлого времени суток. Пользуясь таким приемом, можно получить данные о вели-

чинах суточных рационов каланид, питающихся водорослями с размерами клеток 10—20 мкм (Петипа, 1959), и циклопид при кормлении их крупными инфузориями (Монаков, 1959а).

В том случае, если веслоногим скармливаются водоросли, имеющие панцирь, учет количества съеденной пищи можно производить и по числу скелетных остатков в фекалиях. Анализ и подсчет последних производится под бинокуляром на дне сосуда, расчерченном на секторы. Фекальные комки переносятся на предметное стекло и под иммерсией подсчитывается в них число скелетных остатков водорослей (Петипа, 1959).

**Счетные методы.** Наиболее широко используются при изучении питания фильтраторов. Они основаны на вычислении количества съеденной пищи по разности ее концентрации до и после эксперимента. В этом случае величина потребления может быть рассчитана, во-первых, косвенным методом — по скорости фильтрации. Однако при высоких концентрациях корма часть отбираемой взвеси отбрасывается (McMahon, Rigler, 1963). В этом случае действительная скорость питания оказывается меньше скорости фильтрации. Это было показано на примерах *Daphnia magna* (Bourne, 1959; Rigler, 1961) и *Diaptomus oregonensis* (Richman, 1966). Ошибка при этом может достигать 5% (Rigler, 1961).

Во-вторых, количество потребленной пищи может быть вычислено непосредственно по разности концентрации пищевых частиц до и после опыта. При этом обычно число клеток подсчитывается в малом объеме взвеси с последующим пересчетом на весь объем сосуда. Поэтому в случае использования в качестве корма крупных водорослей (более 16 мкм) ошибка в величинах суточных рационов, рассчитанных этим способом, может быть весьма существенной и число «потребленных» клеток будет значительно отличаться от фактически проглоченных (Петипа, 1959).

Значительно сложнее обстоит дело с изучением питания хищных веслоногих, которые целиком заглатывают только мелкую добычу (простейших, некоторых коловраток), а более крупную (планктонные ракообразные) используют частично. В первом случае применение метода учета съеденной пищи по разности ее концентрации в начале и в конце эксперимента возможно. При питании хищных веслоногих более крупными объектами учет количества потребленной пищи должен производиться с большой тщательностью. Полученные величины суточных рационов бывают часто завышены и в действительности отражают не пищевые потребности животного, а его потенциальные охотничьи способности.

**Радиоуглеродный метод Сорокина.** С помощью  $C^{14}$  величину суточного потребления корма можно рассчитать по разности концентрации пищевых частиц за время эксперимента, используя для этого формулу

$$R = \frac{(r_a - r_b) \cdot C_r \cdot 24}{t}, \text{ мкг С на 1 экз.}$$

где  $C_r$  — удельная активность кормовых объектов (мкг С на 1 имп.),  $r_a$ ,  $r_b$  — исходная и конечная радиоактивность кормовых объектов. Такой способ расчета может быть использован при определении суточных рационов фильтраторов и хищных веслоногих при питании их мелкими объектами. При этом методика постановки экспериментов не отличается от описанной выше (см. стр. 105).

Для нахождения величины  $C_r$  необходимо знать содержание углерода ( $W$ ) в единице объема кормовой взвеси (водорослей или бактерий) или в 1 экз. кормовых беспозвоночных и радиоактивность углерода ( $r$ ) в такой же порции корма.

Наименее трудоемким приемом определения содержания углерода следует признать метод мокрого сжигения, модифицированный А. П. Остапеней (1965), сущность которого сводится к следующему. В колбы на 50 мл (две параллели) вносится по 0.3—0.5 мл взвеси меченого корма (водорослей или бактерий) либо определенное число кормовых беспозвоночных. В качестве катализатора добавляется кристаллик  $Ag_2SO_4$  и затем приливается по 5 мл 0.07 н. хромовой смеси. Одновременно ставится контроль, куда вместо анализируемого вещества добавляется аналогичный объем дистиллированной воды. После этого колбы ставятся в сушильный шкаф, где выдерживаются в течение 15 мин. при температуре 140—145°. Затем колбы охлаждаются до комнатной температуры, в каждую из них добавляют по 10—15 мл дистиллированной воды и перемешивают. Титрование производится в присутствии индикатора (фенилантрахиловая кислота) 0.02 н. солью Мора. Содержание углерода вычисляется по формуле.

$$W = (V_0 - V) \cdot 60, \text{ мкг С,}$$

где  $V_0 - V$  — количество соли Мора, пошедшее на титрование при холостом и опытном определении (мл); 60 — количество углерода (мкг С), соответствующее 1 мл 0.02 н. соли Мора.

Определение содержания углерода можно производить и в специальном приборе Ю. И. Сорокина (1960, 1966). Для анализа берут 0.5—1 мл меченого корма (водоросли, бактерии) и помещают его в пробирку А (рис. 3). Если необходимо определить содержание углерода в телах животных, то последних отбирают строго по счету, фиксируют слабой серной кислотой и переносят в указанную пробирку, из которой тонкой пипеткой отсасывают всю жидкость, попавшую вместе с животными. При отборе кормовых объектов необходимо учитывать их размер, пол, стадию, физиологическое состояние (наличие или отсутствие яйцевых мешков, накормленность), поскольку содержание углерода величина не стабильная и у ракообразных одного размера может варьировать в зависимости от указанных факторов.

Подготовленную таким образом пробирку с анализируемым материалом присоединяют к прибору, через который для удаления посторонней углекислоты просасывают воздух, очищенный от  $CO_2$  в поглотителе В (рис. 3). После этого в пробирку А вносят в ка-

честве катализатора кристаллик азотнокислого серебра, добавляют 0.2 мл 30% го раствора окиси хрома ( $\text{CrO}_3$ ) и присоединяют пробирку к прибору. В поглотитель В, Д, предварительно промытый кипяченой водой и проверенный на герметичность при закрытом кране Г, добавляют 10 мл 0.05 н. раствора  $\text{KOH}^3$ , очищенного от  $\text{CO}_2$ .

После этого хромовую смесь в пробирке А начинают нагревать, доводят до кипения и кипятят 10 мин. при слабом токе воздуха. Образовавшаяся при сжигании углекислота отгоняется в течение 5—7 мин. током воздуха и поглощается щелочью в поглотителе В. Затем все краны прибора перекрываются и щелочь из поглотителя сливается в чистую колбу с меткой на 50 мл. Остатки щелочи смываются из поглотителя кипяченой водой в ту же колбу и ее объем доводят до метки. Перемешав содержимое колбы, отбирают две порции раствора объемом от 1 до 10 мл (в зависимости от активности исходной взвеси) для последующего анализа радиоактивности в составе осадков  $\text{BaCO}_3$  (см. ниже). После этого в колбу добавляют 1 мл 10%-го раствора  $\text{BaCl}_2$ , закрывают ее пробкой и прогревают 10 мин. на водяной бане при  $80^\circ$ . Через 10 мин. горячий раствор оттитровывают 0.05 н.  $\text{HCl}$  в присутствии индикатора фенолфталеина. Содержание углерода вычисляют по формуле

$$W = 300 \cdot \left( V_0 - \frac{V \cdot 50}{50 - 2n} \right), \text{ мкг С,}$$

где 300 — количество углерода (мкг С), соответствующее 1 мл 0.05 н.  $\text{HCl}$ ,  $V_0$  — количество мл 0.05 н.  $\text{HCl}$ , пошедшее на титрование всего объема щелочи при холостом определении, когда вместо навески органического вещества берется 0.5 мл кипяченой воды,  $V$  — объем 0.05 н.  $\text{HCl}$ , пошедшей на титрование щелочи, оставшейся после взятия двух проб на радиоактивность,  $n$  — объем каждой из взятых проб, мл.

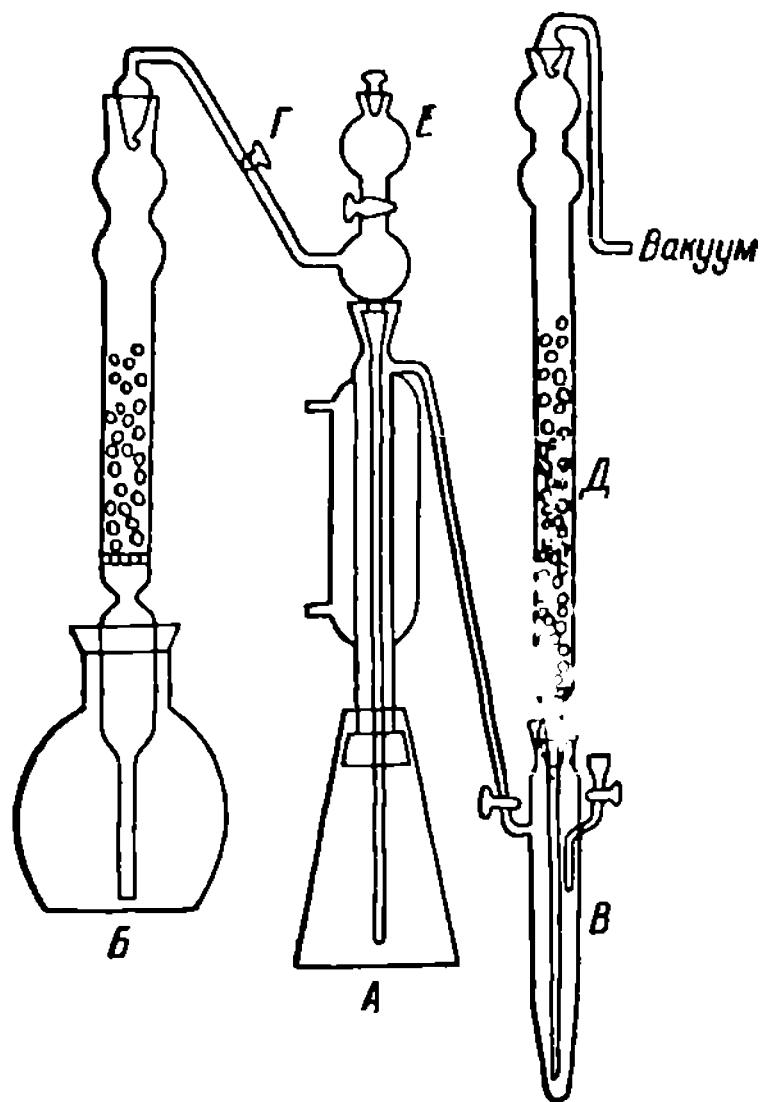


Рис. 3. Прибор для определения содержания углерода (по: Сорокин, 1966).

А — пробирка (колба) для анализируемого вещества, Б — поглотитель углекислоты из воздуха, В — пробирка, в которую вносится раствор щелочи, Г — кран, Д — поглотитель углекислоты, выделившейся при сжигании анализируемого материала, Е — воронка для внесения испытуемого материала и реактивов.

<sup>3</sup> При сжигании ракообразных щелочь должна быть более крепкой (0.1—0.2 н.).

Наконец, определение содержания углерода в телах животных может быть осуществлено путем их сжигания в сернохромовой смеси с последующим определением выделившейся углекислоты в автоматическом самопишущем кулонометре (Люцарев, 1969). Сопоставление полученных этим способом данных с результатами мокрого сжигания дает хорошие результаты (Петипа и др., 1972).

Радиоактивность органического углерода ( $r$ ) в расчете на 1 мл кормовой взвеси определяется следующим образом. 0.5 мл анализируемой взвеси, предварительно разведенной в 10 раз, отфильтровывают через мембранный фильтр № 2 (если это бактерии) или через № 4 (если это водоросли). Фильтры непосредственно в воронке обрабатываются 0.01 н. HCl, подсушиваются и под торцовым счетчиком БФЛ-25 с диаметром окна 25 мм определяется их радиоактивность. Диаметр рабочей поверхности фильтра должен составлять 20 мм.

Точно так же определяется радиоактивность взвеси мелких животных (коловраток, простейших), используемых в качестве корма. Для этого небольшой объем взвеси отмытых животных аналогичным образом профильтровывается через мембранный фильтр, на котором затем определяется радиоактивность в расчете на одно животное. Если необходимо определить величину  $r$  более крупных животных (планктонные ракообразные), то они в количестве 10—50 экз. (в зависимости от размера) несколько раз проводятся через чистую воду и фиксируются. После этого животные равномерно распределяются на куске предметного стекла в пределах круга диаметром 20 мм, обозначенного восковым карандашом, и под счетчиком определяется их радиоактивность с учетом самопоглощения (см. стр. 24).

Наконец, радиоактивность может быть определена в составе осадков  $BaCO_3$  после сжигания навески меченого пищевого материала, как это делается при определении содержания углерода (см. стр. 21). По окончании сжигания две порции раствора объемом 1—10 мл переносят в пробирки с 1 мл 0.5 н. КОН. Если отобранный в пробирки объем невелик, то туда же добавляется 2—3 мг носителя  $NaHCO_3$  или 3—5 мл водопроводной воды. Затем в пробирки вносят по 0.5 мл 10%-го раствора  $BaCl_2$ , закрывают их пробками и прогревают 10 мин. на водяной бане при  $80^\circ$ . После охлаждения выпавший осадок  $BaCO_3$  отфильтровывают на мембранный фильтр № 3, подсушивают и под счетчиком определяют его радиоактивность. За величину  $r$  берется средняя величина радиоактивности осадка из двух определений, которая пересчитывается на весь объем щелочи (50 мл) и умножается на коэффициент самопоглощения. Последний находят по таблице (Сорокин, 1962), предварительно рассчитав вес осадка на 1 см<sup>2</sup> фильтра, либо по формуле

$$P = \frac{W \cdot n}{10}, \text{ мг } BaCO_3 \text{ на } 1 \text{ см}^2,$$

где  $W$  — содержание углерода в анализируемой пробе,  $n$  — количество щелочи, взятое для осаждения осадка, из общего объема щелочи (50 мл), или (в случае добавки носителя) простым взвешиванием фильтра до и после фильтрации с последующим делением веса сухого осадка на его площадь на фильтре.

Таким образом, зная содержание органического углерода ( $W$ ) в определенном объеме взвеси меченого корма или в определенном числе меченых животных и радиоактивность этой же порции корма ( $r$ ), можно рассчитать величину  $C_r$  — количество микрограмм углерода, приходящееся на 1 импульс — по формуле

$$C_r = \frac{W}{r}, \text{ мкг С на 1 имп.}$$

Второй способ определения величины суточного потребления основан на данных радиоактивности пищи, обнаруживаемой в теле консументов. Для этого предварительно определяется время переваривания животными порции захваченной пищи. Один из таких приемов заключается в кормлении подопытных животных меченой пищей, после чего они периодически переносятся в сосуды с немеченым кормом, а вода аквариума, где они перед этим находились, отфильтровывается на мембранный фильтр № 6. Срок переваривания одной порции пищи устанавливается по времени исчезновения  $C^{14}$  из фекалий животных. Этот период можно определить и по времени появления радиоактивной метки в фекалиях ракообразных. В этом случае подопытных животных кормят меченой пищей в течение 3—5 мин., после чего их отмывают и переносят в сосуд с неактивным кормом. Из последнего через каждые 5—7 мин. отбираются пробы воды после ее тщательного взмучивания и отфильтровываются на мембранном фильтре. Промежуток между началом питания меченым кормом и максимальной радиоактивностью фекалий принимается за время переваривания.

В наиболее простой форме опыты по определению суточного рациона ставятся следующим образом. Животные, предварительно адаптированные к условиям эксперимента, помещаются в аквариум, содержащий меченый корм. Их число, а также объем опытных сосудов и концентрация кормовых объектов подбираются с расчетом, чтобы за период эксперимента (который должен на  $\frac{1}{3}$  быть меньше срока переваривания пищи) не произошло существенного снижения численности кормовых объектов. Для получения достоверных величин такие опыты должны ставиться как минимум в трех повторностях.

В конце эксперимента животные отмываются от меченого корма, если в качестве последнего использовались бактериальные или водорослевые культуры, либо, если кормом были другие беспозвоночные, осторожно переносятся пипеткой в сосуд с небольшим объемом воды и фиксируются. Во избежание при фиксации непроизвольного выбрасывания животными части захваченной пищи вместо формалина лучше пользоваться либо серной кислотой, либо



убивать рачков постепенным нагреванием их в пламени горелки. Определив затем величину радиоактивности потребленного корма ( $R_1$ ) в расчете на одно животное, можно рассчитать количество пищи, потребленное за время опыта, по формуле

$$R = R_1 \cdot C_r, \text{ мкг С на 1 экз.}$$

Определение радиоактивности тел консументов ( $R_1$  и  $r_1$ ) можно производить различными приемами. В том случае, если размер подопытных животных незначителен (науплиальные и ранние копеподитные стадии веслоногих), они, после предварительной отмывки от радиоактивного корма, распределяются в капле 0.01 %-го агара на квадратном куске предметного стекла в круге диаметром 20 мм. Приготовленные таким образом препараты подсушиваются и подсчитываются в стандартном положении. Для получения надежной средней величины число препаратов должно быть возможно бóльшим (как минимум 3—5). При работе с мелкими животными величина самопоглощения  $C^{14}$  в телах консументов специально не определяется, так как она компенсируется рассеянием от предметного стекла. В таких случаях измеренная активность животных обычно совпадает с таковой, приведенной к стандарту (Сорокин, 1966).

При прямом определении радиоактивности тела более крупных веслоногих нужно учитывать величину самопоглощения в теле высушенных рачков, представляющую собой отношение активности углерода тела животных, приведенной к стандартным условиям ( $R_0$ ), к их активности ( $R_1$ ), измеренной на высушенных препаратах (Сорокин, 1960). Для этого после определения радиоактивности ракообразных на высушенных препаратах ( $R_1$ ) животных осторожно смывают со стекла водой и переносят по счету в пробирку для сжигания в хромовой смеси, как это делалось при определении величины  $C_r$  (см. стр. 21). Однако в данном случае в поглотитель добавляется более крепкая щелочь (0.1—0.2 н.). По окончании отгонки в 2—3 порции щелочи вносят по 0.5 мл 10 %-го раствора  $BaCl$  и затем определяют радиоактивность осадков  $BaCO_3$  (см. стр. 22). Полученная таким приемом величина радиоактивности, деленная на число сожженных животных, соответствует величине  $R_0$  в имп./экз. Разделив последнюю на величину  $R_1$ , получают коэффициент самопоглощения ( $K$ ). Истинную радиоактивность препарата находят умножением величины  $R_1$  на коэффициент самопоглощения. Последний для пресноводных веслоногих ракообразных колеблется в незначительных пределах (от 1 до 2) и зависит от возраста, размера и видовой принадлежности животных. У других ракообразных, в частности у *Ostracoda*, эта величина может быть значительно выше (McGregor, Wetzel, 1968). Некоторые авторы (Ward et al., 1970) для определения величины самопоглощения в телах ракообразных применяли жидкостную сцинтилляцию. С этой целью они растворяли тела дафний, накормленных мечеными  $C^{14}$  водорослями, в гидроокиси гиамина



и затем вводили в сцинтилляционную жидкость, где определяли их радиоактивность. Разделив полученную величину на радиоактивность целых тел дафний, они получали коэффициент самопоглощения, который для 8 размерных групп *Daphnia pulex* колебался от 1.2 до 2.7.

Радиоактивность тел консументов ( $R_1$ ) можно определить и в препаратах гомогенатов. С этой целью определенное количество подопытных животных, предварительно отмытых от остатков меченой пищи, переносится в небольшую ступку, где растирается в нескольких каплях фильтрованной воды. Полученный таким образом гомогенат тонкой пипеткой равномерно распределяется на предметном стекле в круге диаметром 20 мм, подсушивается и под счетчиком определяется его радиоактивность. Разделив последнюю на число растертых животных, получают радиоактивность одного рачка. Серия контрольных определений, выполненных на меченых циклопах, показала, что ошибка в величине  $R_1$  за счет потерь при приготовлении гомогената обычно составляет менее 10% (Монаков, Сорокин, 1971б). Как правило, величина  $R_1$  гомогената соответствует величине  $R_0$ , так как самопоглощение компенсируется его обратным рассеянием от предметного стекла (Сорокин, 1966).

При постановке вышеописанных экспериментов подопытным животным в качестве корма последовательно предлагается какой-нибудь один вид меченой  $C^{14}$  пищи, т. е. в одной серии повторностей рачков кормят только водорослями, в другой — бактериями, в третьей — беспозвоночными и т. д. Иными словами, подопытные животные лишены возможности выбирать корм. Полученные таким образом величины суточных рационов дают нам возможность судить об интенсивности питания рачков конкретным видом пищи, но не отвечают на вопрос о значении данного вида корма в питании животных. Монофагия среди пресноводных беспозвоночных явление довольно редкое, а у веслоногих в особенности. Поэтому получение данных по интенсивности питания рачков смешанным кормом представляет особый интерес. Подобные опыты были выполнены с морскими веслоногими ракообразными (Петипа и др., 1972). Подопытным рачкам предлагался один и тот же набор пищевых объектов (бактерии, водоросли, мертвые беспозвоночные),<sup>4</sup> общая биомасса которого по возможности подбиралась близкой к естественной. Каждая серия включала в себя как минимум три повторности. В первой серии меченым кормом были только бактерии, во второй — только водоросли, а бактерии и беспозвоночные были неактивными, в третьей — только беспозвоночные, т. е. в каждой из серий подопытные рачки могли использовать три вида корма, один из которого был меченым. Вычисленные для каждой серии величины суточных рацио-

---

<sup>4</sup> Для исключения возможности потребления кормовыми беспозвоночными меченых бактерий и водорослей.

нов суммировались, и полученная таким образом цифра представляла собой суточный рацион веслоногих при питании смешанным кормом. Подобные эксперименты позволили, кроме того, оценить роль различного вида пищи в общем рационе веслоногих.

В подобных опытах, выясняющих интенсивность питания ракообразных, потери  $C^{14}$  на дыхание практически очень малы — не более 1% от общей радиоактивности потребленного корма (Сорокин, 1966). Однако эту величину можно измерить в отдельном опыте.<sup>5</sup> Для этого в качестве пищи лучше использовать убитый корм, чтобы снять выделение  $C^{14}O_2$  самими кормовыми объектами. Величина потери за счет дыхания ( $r_2$ , имп. на 1 экз.) измеряется в воде, где содержались животные. Для этого отбирается 20—30 мл воды из опытного сосуда и подщелачивается 0.1 н. КОН. Проба профильтровывается через мембранный фильтр № 4—5, на котором задерживаются фекалии животных. В фильтрат добавляют 3 мл 0.5 н. КОН и 1 мл 10%-го  $BaCl_2$ , прогревают 10 мин. при температуре 80°, после чего охлаждают. Выпавший осадок  $BaCO_3$  отфильтровывают на предварительно взвешенный мембранный фильтр и определяют его радиоактивность с поправкой на самопоглощение. Аналогичным образом величина  $r_2$  определяется в параллельном опыте без животных, где учитывается поправка на потери  $C^{14}O_2$  самим кормом под действием водной микрофлоры. Получив таким образом величину  $r_2$ , суточный рацион можно рассчитать по формуле

$$R = \frac{(R_1 + r_2) \cdot C_r \cdot 24}{t}, \text{ мкг С на 1 экз.}$$

Методы изучения питания в естественных условиях. Рассмотренные выше методы используются при изучении питания беспозвоночных в лабораторных экспериментах. Между тем большой интерес представляют сведения о питании животных в естественной среде. Такая попытка была сделана Науверком (Nauwerck, 1963), изучавшим питание *Eudiaptus graciloides*. Автор использовал обычный счетный метод. Для удаления прочих зоопланктеров он фильтровал озерную воду через тонкий фильтр, задерживающий также основной сетной планктон. В этом один из основных недостатков метода Науверка, поскольку остающийся после фильтрации наннопланктон, по нашему мнению, не может рассматриваться как единственная пища в природе.

Заслуживает серьезного внимания метод, разработанный Гливишем (Gliwicz, 1968, 1969a, 1969b, 1969c, 1970), в основе которого лежит сопоставление численности фитопланктона, бактерий и де-

<sup>5</sup> Существенное преимущество радиоуглеродного метода заключается главным образом в его высокой чувствительности (от  $10^{-4}$  до  $10^{-5}$  мг С на 1 экз.) при точности 2—4% (Сорокин, 1966).

рита в естественной воде в присутствии и в отсутствие зоопланктеров. Последнее достигается анестезией планктонных животных в момент взятия пробы воды салициловым физостигмином в концентрации  $5 \cdot 10^{-5}$  г/мл, который парализует периферическую нервно-мышечную систему коловраток и ракообразных. Анестезирующее вещество в концентрации  $1 \cdot 10^{-2}$  т/мл содержится в специальном контейнере объемом 15 мл. Последний помещается внутри плексиглазового 3-литрового цилиндра. При его закрытии на заданной глубине малый контейнер открывается и происходит анестезия зоопланктона. Параллельно ставится контроль в аналогичном цилиндре, где зоопланктон сохраняется в активном состоянии. После экспозиции подсчитывается число клеток водорослей и бактерий, а также частиц детрита в опытных и контрольных сосудах, и по разности определяется их потребление консументами.

Метод Гливича, дающий возможность оценить воздействие зоопланктона в целом на первичные звенья продукционных процессов, представляет несомненный интерес и может быть использован при выяснении количественной стороны питания отдельных видов животных.

**Р а с ч е т н ы й м е т о д.** Рассмотренные выше методы получения величин суточного потребления корма основаны на непосредственном учете фактически съеденной или оставшейся непотребленной пищи. Между тем расчет пищевых потребностей животных может быть осуществлен с помощью данных по интенсивности их дыхания. Этот метод достаточно хорошо разработан для высших животных (Винберг, 1956) и основан на том, что количество кислорода, потребленное животным, примерно соответствует расходу в энергетических единицах. Зная количество потребленного кислорода, можно судить об энергетических затратах организма, которые должны покрываться таким же количеством энергии, поступающей в организм с пищей. Для расчета величин суточного потребления корма по респирационным данным обычно пользуются балансовым уравнением, по которому энергия рациона ( $R$ ) при определенной усвояемости ( $1/U$ ) равна сумме энергии прироста ( $P$ ) и энергии обмена ( $T$ )

$$R \frac{1}{U} = P + T.$$

Пример расчета ожидаемой величины пищевых потребностей ракообразных дает Г. Г. Винберг (1964). Как правило, сопоставление данных, рассчитанных по этому уравнению, с величинами суточных рационов, вычисленных прямыми методами, дает сходные результаты (Сущеня, 1961; Павлова, 1964, 1967; Шушкина, Печень, 1964; Петипа, 1966б).

Энергетические траты на обмен обычно определяются по интенсивности потребления кислорода животными в эксперименте. При отсутствии фактических данных по интенсивности дыхания

количество потребленного кислорода может быть рассчитано по уравнению Г. Г. Винберга (1950).

$$Q = aW^K,$$

где  $Q$  — количество потребленного кислорода, мл,  $W$  — сырой вес рачка, г,  $a$  — коэффициент пропорциональности (обмен животного весом в 1 г),  $K$  — константа, отвлеченное число, не зависящее от единиц измерения  $Q$  и  $W$ .

Обзор имеющихся данных по интенсивности обмена веслоногих ракообразных (главным образом морских) <sup>6</sup> позволил Л. М. Сущену (1969, 1972) установить, что обмен копепод по приведенному уравнению при 20° связан с сырым весом тела следующим образом

$$Q = 0.200W^{0.777}.$$

Возьмем в качестве примера циклопа с индивидуальным весом  $3 \cdot 10^{-5}$  г. Его ожидаемый обмен по вышеприведенной формуле Л. М. Сущену (1969) будет равен  $Q = 6.12 \cdot 10^{-5}$  мл  $O_2$  в час или  $146.82 \cdot 10^{-5}$  мл  $O_2$  в сутки. При оксикалорийном коэффициенте 4.86 кал./мл  $O_2$  траты на обмен циклопа составят  $T = 7.13 \cdot 10^{-3}$  кал. в сутки. Если принять максимально возможный прирост ( $P_m$ ) за 1.5  $T$ , то  $P_m = 10.66 \cdot 10^{-3}$  кал. в сутки. Чтобы выразить величину суточного прироста в процентах от веса, нужно знать калорийность сырого веса. Приняв содержание сухого вещества в теле планктонных ракообразных за 10%, а величину калорийности беззольного вещества — 5600 кал. на 1 г (Остапеня, Сергеев, 1963), получим, что при зольности 5% калорийность сырого вещества составит 532 кал. на 1 г. Тогда же вес  $3 \cdot 10^{-5}$  г будет эквивалентен  $B = 15.96 \cdot 10^{-3}$  кал.,  $T = 44.6\%$  и  $P_m = 66.9\%$ . Отсюда усвояемая часть рациона ( $P_m + T$ ) будет равна  $7.13 \cdot 10^{-3} + 10.66 \cdot 10^{-3}$  кал. =  $17.79 \cdot 10^{-3}$  кал. или 111.5% от биомассы за сутки.

Эта величина рассчитана при условии, когда коэффициент использования усвоенной пищи на рост ( $K_2$ ) максимален, т. е. для быстро растущего организма. В случае если мы имеем дело с ракообразными, достигшими предельного размера и прекратившими рост (при  $P = 0$ ), усвоенная часть рациона будет равна тратам на обмен ( $T$ ), в конкретном случае 44.6%. Зная усвояемость корма ( $1/U$ ), можно перейти к рациону в целом, используя балансовое равенство

$$R \frac{1}{U} = P + T.$$

Если усвояемость животного корма принять равной  $1/U = 0.8$ , то суточный рацион в пределах его крайних возможных значе-

<sup>6</sup> Средняя интенсивность обмена морских ракообразных не отличается от таковой пресноводных видов (Винберг, 1950).

ний составит 55.7—139.3%, а при более низкой усвояемости ( $1/U=0.5$ ) соответственно 89.2—223%.

В последнее время на ракообразных показано, что величина суточного рациона находится в тесной связи с весом тела животного<sup>7</sup> (Сущеня, Хмелева, 1967). Эта связь может быть выражена уравнением

$$R = pW^m,$$

где  $R$  — суточный рацион, г/экз.,  $p$  — константа, определяющая уровень потребления пищи в единицу времени при  $W=1$ ,  $W$  — вес тела животного, г,  $m$  — коэффициент скорости изменения величины рациона при возрастании веса животного.

Авторы для каждого изученного вида рассчитывали логарифмы рациона и веса тела ракообразных и получили общее уравнение, отражающее эту зависимость для всех исследованных ракообразных при температуре 20°.

$$R = 0.0746W^{0.80}.$$

Используя последнее, можно весьма приближенно рассчитать ожидаемые средние величины суточного рациона ракообразных, сырой вес которых различается на 8 порядков (0.01 мг — 600 г).

## Изучение эффективности питания

### Усвоение и усвояемость

Термин «ассимиляция» (усвоение) предложен физиологами для обозначения превращения части потребленной пищи в вещества тела животных. Показателем эффективности усвоения (ассимиляции) служит усвояемость ( $1/U$ ) — безразмерный коэффициент — отношение к рациону усвоенной его части.

$$\frac{1}{U} = \frac{A}{R}.$$

Усвоенная часть рациона ( $A$ ) и усвояемость ( $1/U$ ) не только характеризуют уровень обмена животных, но и дают представление о пищевой ценности кормов. Существующие методы, критическая оценка которых дается в статьях Е. А. Цихон-Луканиной с соавторами (1968) и Г. А. Печень-Финенко (1971) основаны на одном из двух простых уравнений:

$$A = R - H; \quad A = P + T,$$

где  $R$  — рацион,  $H$  — неусвоенная часть пищи,  $P$  — прирост,  $T$  — траты на обмен.

В и з у а л ь н ы й м е т о д, которым пользовался ряд исследователей (Harvey, 1937; Lilly, 1953; Беклемишев, 1954а; Гаевская, 1954; Цихон-Луканина, 1958; Петица, 1966а, 1966б), в достаточ-

<sup>7</sup> Подробно см. главу IV.

ной мере субъективен, с его помощью трудно получить надежные количественные данные (Винберг, 1964; Сорокин, 1966).

**П р я м о й м е т о д**, основанный на уравнении  $A = R - H$ , заключающийся в непосредственном определении количества потребленной и выброшенной с фекалиями пищи, получил достаточно широкое применение. В различных модификациях он успешно использовался при изучении питания беспозвоночных (Ивлев, 1938; Леванидов, 1949; Marshall, Ott, 1955; Сущеня, Кларо 1966; Цихон-Луканина и др., 1968). Однако этот метод не может быть использован, если планктонные ракообразные образуют фекалии, не поддающиеся учету (Edmonson, Winberg, 1971), либо если невозможно отличить потребляемую пищу от неусвоенной, например при определении усвояемости детрита (Павлютин, 1970). Очевидно, при работе с мелкими планктонными ракообразными наиболее приемлемыми окажутся методы, в которых необходимость учета фекалий отпадает (Mullin, Brooks, 1965; Остапеня и др., 1968), а усвоение определяется как разность между предложенной и неиспользованной пищей. Последняя включает в себя непотребленный корм плюс фекалии.

**М е т о д « о т н о ш е н и й »**, разработанный Коновером (Conover, 1966), по которому можно рассчитать усвояемость, зная долю органического вещества в пище и в фекалиях, основан на предположении, что зольные элементы пищи в процессе питания не усваиваются. Тогда усвояемость можно рассчитать по формуле

$$\frac{1}{U} = \left[ \frac{F^1 - E^1}{(1 - E^1) \cdot F^1} \right] \cdot 100\%,$$

где  $F^1$  — доля органического вещества в пище,  $E^1$  — доля органического вещества в фекалиях.

Однако специально выполненные исследования А. П. Павлютина (1970) показали, что усвояемость зольных элементов многими беспозвоночными в отдельных случаях может достигать 98%. На основе убедительных данных А. П. Павлютин (1970) пришел к выводу, что предположение Коновера о неусвояемости золы в принципе неверно и в связи с этим метод «отношений» не может быть применим.

**Р а с ч е т н ы й м е т о д**, основанный на уравнении  $A = P + T$ , обычно используется при изучении энергетического баланса животных (Richman, 1958; Галковская, 1963; Ивлева, 1964; Сущеня, 1964; Клековский, Шушкина, 1968). Полученные с его помощью данные по эффективности питания достаточно надежны. Однако использование этого метода связано с необходимостью постановки специальных экспериментов, выясняющих отдельные элементы балансового равенства, а это часто довольно трудоемко.

**Р а д и о у г л е р о д н ы й м е т о д** Сорокина следует признать наиболее перспективным при изучении питания планктонных ракообразных (Печень-Финенко, 1971). Рассмотрим основные приемы его использования. Для определения количества

усвоенного корма ( $A$ ) подопытных животных в количестве 30—50 экз., предварительно адаптированных к условиям эксперимента, помещают на 2—3 часа в аквариум, содержащий меченый корм. В конце опыта их отмывают и пересаживают в сосуд с природной водой, обедненной бикарбонатом (содержание последнего не должно быть выше 15 мг С на 1 л) и подщелоченной раствором КОН, с рН около 8.2. Вода, обедненная бикарбонатом, готовится ее разведением либо дистиллированной, либо природной водой, из которой кипячением при подкислении полностью удалены бикарбонаты и  $\text{CO}_2$ .

Пересаженным в такую воду животным предлагается немеченый корм для очищения их кишечника от остатков непереваренного меченого корма. В параллельном опыте по убыли радиоактивности фекалий определяется время переваривания. В конце опыта животные отбираются по счету, фиксируются и из нихготавливаются либо высушенные препараты, либо гомогенаты. Их радиоактивность ( $r_1$ ) представляет собой величину усвоения без поправки на потери за счет дыхания.

Оставшуюся воду профильтровывают через мембранный фильтр № 5 или 6, на котором задерживаются фекалии животных. Фильтры высушиваются и под счетчиком определяется их радиоактивность. Последняя, рассчитанная на одно животное, дает нам радиоактивность фекалий ( $r_3$ ). В фильтрате определяется расход усвоенного вещества меченого корма на дыхание —  $r_2$  (см. стр. 26).

Усвоение рассчитывается по формуле:

$$A = (r_1 + r_2) \cdot C_r, \text{ мкг С на 1 экз.}$$

Если в эксперименте определяется радиоактивность потребленного корма ( $R_1$ ), тогда усвоение будет представлять собой разность между этой величиной и радиоактивностью фекалий ( $r_3$ ):

$$A = (R_1 - r_3) \cdot C_r, \text{ мкг С на 1 экз.}$$

До последнего времени при определении различными методами величины усвоения не учитывалась растворенная фракция неусвоенной пищи, что в отдельных случаях приводило к завышенным величинам усвоения (Павлютин, 1970; Павлова, Сорокин, 1970; Петипа и др., 1970).

Радиоуглеродный метод по определению потерь меченого органического вещества в процессе его усвоения в виде растворенной фракции сводится к следующему (Павлова, Сорокин, 1970). Часть фильтрата после отделения фекалий и определения величины  $r_2$  выпаривают досуха на водяной бане. Сухой остаток заливают 3—5 мл 7 %-й  $\text{H}_2\text{SO}_4$ , перемешивают и выдерживают несколько часов. За это время большая часть карбонатов и хлоридов разрушается. После этого жидкость количественно переносят в пробирку для сжигания в приборе Ю. И. Сорокина, через который



продувают воздух в течение получаса для удаления остатков  $\text{CO}_2$  и хлоридов, мешающих мокрому сжиганию органического вещества. Затем в пробирку с анализируемой жидкостью вносят 50 мг сухого  $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$  и кристаллик  $\text{Ag}_2\text{SO}_4$ , а поглотитель заполняют 0.2 н. раствором КОН. Сжигание продолжается 15 мин. Связанная щелочью  $\text{CO}_2$  осаждается в виде  $\text{BaCO}_3$ . Радиоактивность жидких выделений ( $r_4$ ) определяется в осадке, отфильтрованном на фильтр № 2, и рассчитывается с поправками на одно животное, как при определении  $r_2$  (стр. 26). Тогда усвоение с учетом жидких выделений может быть рассчитано по формуле

$$A = [R_1 - (r_3 + r_4)] \cdot C_r, \text{ мкг С на 1 экз.}$$

Располагая данными по радиоактивности усвоенного ( $r_1$ ) и потребленного ( $R_1$ ) кормов, а также зная радиоактивность расхода усвоенного вещества меченого корма на дыхание ( $r_2$ ), можно считать усвояемость по формуле

$$\frac{1}{U} = \frac{(r_1 + r_2)}{R_1} \cdot 100\%.$$

Индекс усвоения  $\left(\frac{C_a}{W}, \%\right)$  — один из показателей эффективности питания — представляет собой отношение величины усвоения без поправки на потери за счет дыхания ( $C_a$ ) к среднему содержанию углерода в теле животного ( $W$ ). Величина  $C_a$  определяется в кратковременных опытах (3—4 часа), в которых животным предлагается меченый корм. По истечении этого времени животных отмывают и пересаживают в сосуд с неактивным кормом для освобождения их кишечника от остатков непереваренной пищи. Определив затем радиоактивность консументов ( $r_1$ ), величину усвоения корма ( $C_a$ ) рассчитывают по формуле

$$C_a = \frac{C_r \cdot r_1 \cdot 24}{t}, \text{ мкг С/экз. в сутки.}$$

Зная содержание углерода в теле консумента, можно рассчитать затем индекс усвоения

$$\frac{C_a}{W} = \frac{C_a \cdot 100}{W} \%$$

Индекс усвоения  $\frac{C_a}{W}$ , характеризующий, с одной стороны, эффективность процесса питания, в то же время — хороший показатель, с помощью которого можно оценить значение того или иного вида корма в питании животного.



## СОПОСТАВИМОСТЬ И ДОСТОВЕРНОСТЬ ПОЛУЧАЕМЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Мы рассмотрели основные методы, которые могут быть использованы при изучении питания веслоногих ракообразных. При постановке экспериментов важное и необходимое условие — знание морфологии и пищевого поведения ракообразных. Надежные и сопоставимые результаты могут быть получены, если исследователь четко представляет себе возможное влияние различных факторов на процесс питания. Это, в первую очередь, — физиологическое состояние, вес, размер и пол животных; вид и возраст пищевой культуры, концентрация корма; объем экспериментальных сосудов и время опыта, температура, освещенность и т. п.

На вопросах зависимости интенсивности и эффективности питания ракообразных от их веса, концентрации корма и температуры мы остановимся в специальном разделе настоящей работы. Рассмотрим некоторые факторы методического характера, которые необходимо учитывать при постановке экспериментов.

Физиологическое состояние в период постановки эксперимента может существенно повлиять на полученные результаты. Так, специальные опыты по кормлению циклопов (*Acanthocyclops viridis*) корацидиями цестод дали отрицательный результат, хотя случаи заражения этого вида процеркоидами были неоднократно зарегистрированы ранее. Как оказалось, причина заключалась в том, что циклопы, отловленные для этих целей из водоема, вскоре после очищения его ото льда вообще не питались, а существовали за счет жировых запасов. К активному питанию они приступили лишь после линьки (Куперман, Монаков, 1972а, 1972б). На способность многих ракообразных не питаться в зимний период указывают также А. П. Щербаков (1967) и А. С. Константинов (1972).

Некоторые морские каланиды могут длительное время голодать (Ussing, 1938) и существовать, созревая за счет жировых запасов (Бродский, 1938, 1950).

Установлено, например, что скорость ударов торакальных конечностей у больных и травмированных дафний более медленна и нерегулярна, чем у здоровых (McMahon, Rigler, 1963), а самки некоторых каланид (*Diaptomus birgei*) при неблагоприятных условиях эксперимента в 4 раза снижают свою плавательную и пищевую активность (Edmonson, Winberg, 1971). Все это имеет существенное значение при определении скорости фильтрации.

У морских каланид суточный рацион в период роста, размножения и активных миграций бывает в 5—10 раз выше, чем у неразмножающихся, нерастущих и немигрирующих особей (Петипа, 1968). Интенсивность питания рачков разного пола может иногда сильно различаться. Так, самцы некоторых видов копепод в период интенсивного размножения вообще не питаются (собственные данные; Вышкварцева, 1972в) или едят с меньшей интенсивностью, чем самки (Raymont, Gross, 1942; Marshall, Orr, 1955;

Nauwerck, 1959; Mullin, 1963). У самцов батипелагических кооп под родов *Gaetanus*, *Euchirella*, *Euchaeta* наблюдается редукция ротовых конечностей (Mazza, 1966). Велики и индивидуальные отклонения интенсивности питания рачков (табл. 2).

При постановке экспериментов с ракообразными знание особенностей их пищевого поведения помогает избежать возможные ошибок. Так, например, *Daphnia magna* (Bourne, 1959; Rigler 1961), *Polyphemus pediculus* (Буторина, Сорокин, 1970) и *Acantho-*

Т а б л и ц а 2

Индивидуальные изменения величины потребления и усвоения хлореллы *Euglenella velox*

Потреблено в сутки экз.		Усвоено в сутки экз.	
мкг С	%	С <sub>а</sub> , мкг С	$\frac{C_a}{W}$ , %
3.6	55.3	0.04	0.6
3.4	52.3	0.06	0.9
5.0	76.9	0.01	0.1
5.6	86.1	0.05	0.7
2.0	30.7	0.04	0.6
1.8	27.6	0.02	0.3
3.4	52.3	0.01	0.1
4.0	61.5	0.01	0.1

Примечание. Температура — 17—20°, сырая биомасса водорослей — 5 мг/л.,  $W = 6.5$  мкг С.

*diaptomus denticornis* (собственные данные), будучи помещены в аквариум, начинают питаться немедленно, а хищные веслоногие рода *Heterosore* потребляют корм, по нашим наблюдениям, лишь спустя 2—3 часа после начала эксперимента. Еще в более длительном периоде адаптации (сутки и более) к условиям опыта нуждаются некоторые морские копеподы — *Calanus hyperboreus* (Conover, 1960).

Многие авторы (Gauld, 1951; Marshall, Orr, 1955; Richman 1966) перед постановкой опытов выдерживали животных голодными. Другие (Rigler, 1961; McMahon, 1962; Burns, 1966) предварительно адаптировали ракообразных к условиям эксперимента. Насколько существенно влияние адаптационного периода животных на получаемые результаты, видно из приводимых ниже данных Э. А. Шушкиной и Г. А. Печень (1964), выполнивших серии определений суточных рационов и усвоения корма смешанной популяцией хищных циклопов — *Macrocyclops fuscus*, *M. albidus*, *Acanthocyclops vireidis*. Оказалось, что интенсивность и эффективность питания голодных циклопов значительно выше, чем адаптированных к условиям опыта. Аналогичные опыты, выполненные

этими авторами с фильтраторами (*Daphnia longispina*), показали, что существенная разница в рационах голодных и адаптированных животных наблюдалась лишь в кратковременных опытах.

Продолжительность опыта, час.	Условия опыта	Время адаптации в голодание, час.	Концентрация корма, г/м <sup>3</sup>	R, %	Ca, мкг С в сутки	Число повторностей
18	Адаптация	24	7.5	16	0.83	2
	Голодание			25	1.16	2
	Адаптация	24	15.0	13	1.25	2
	Голодание			28	1.42	2
	Адаптация	24	30.0	29	1.95	2
	Голодание			44	2.38	2
24	Адаптация	48	7.5	15	1.15	8
	Голодание			15	1.35	4
	Адаптация	48	15.0	23	1.57	8
	Голодание			31	2.21	4
	Адаптация	48	15.0	29	2.38	7
	Голодание			38	2.54	7

Продолжительность опыта и объем экспериментальных сосудов могут сказаться на результатах наблюдений. Первое особенно важно учитывать при работе с хищными веслоногими, у которых индивидуальные особенности пищевого поведения и интенсивности питания выражены более четко, чем у рачков фильтраторов. Так, у циклопов *Acanthocyclops viridis* величины суточных рационов отдельных особей могут разниться более чем в 10 раз (Монаков, 1959а). Хотя суточный ритм питания пресноводных веслоногих (Добрынина, в печати) выражен не так четко, как у морских (Петипа, 1958, 1959, 1964), данные по интенсивности питания хищных каланид (*Hemidiaptomus amblyodon*), полученные в кратковременных опытах, бывают часто завышены, по-видимому, вследствие недоучета суточной ритмики пищевой активности животных.

Продолжительность опыта, час.	Вид корма	Концентрация корма, г/м <sup>3</sup>	R, %	Число повторностей
24	Смешанный	9	30.0	6
18	<i>Polyphemus</i>	4.5	53.1	10
4	»	4.5	171.6	10

Объем экспериментальных сосудов может оказывать косвенное влияние на получаемые результаты. Это особенно заметно проявляется у рачков фильтраторов, как следствие изменения объема воды, приходящегося на одно животное. В результате этого интенсивность питания фильтраторов в сосудах большего размера бывает выше (Marshall, Orr, 1955; Cushing, 1958; Беляцкая, 1959; Павлова, 1959; Ангаки, 1963; Шушкина, Печень, 1964).

Характер пищи (размеры кормовых объектов, их подвижность, структура покровов тела) может быть причиной существенного различия в получаемых величинах суточных рационов. Иными сло-

вами, интенсивность потребления различной пищи может зависеть от пищевого преферендума консументов, который, в свою очередь, в значительной степени определяется доступностью кормовых объектов (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Влияние характера пищи на интенсивность питания копепод

Вид корма	<i>Eurytemora velox</i>		<i>Heteroscore appendiculata</i>	
	число повторностей	R, %	число повторностей	R, %
Сапрофитные бактерии	3	0	2	0
<i>Chlorella</i> . . . . .	11	62	6	0.8
<i>Scenedesmus</i> . . . . .	2	57	6	7.2
<i>Nitschia</i> . . . . .	3	46	2	1.6
<i>Chlamydomonas</i> . . . . .	3	6	2	0
<i>Polythetis</i> . . . . .	—	—	2	46

П р и м е ч а н и е. Температура 17—20°, сырая биомасса корма — 4—7 мг/л. R — суточный рацион.

Как видно из приведенных данных, сапрофитные бактерии вследствие своих незначительных размеров (0.6—2 мкм) вообще не потреблялись рачками. Интенсивность потребления водорослей фильтратором *Eurytemora* оказалась достаточно высокой, в то время как у *Heteroscore*, относящейся к веслоногим со смешанным типом питания, суточный рацион при кормлении водорослями был низким. Характер пищи в большей степени влияет на эффективность питания. Существует прямая связь между калорийностью корма и его усвояемостью (Остапеня, Павлюгин, 1938; Schindler, 1968).

Освещенность, активная реакция среды — факторы, о которых также не следует забывать при постановке экспериментов по питанию беспозвоночных.

Как мы уже говорили, результаты опытов во многом зависят от того, насколько четко исследователь представляет себе возможное влияние рассмотренных факторов. Получаемые количественные данные необходимо критически оценивать с точки зрения их реальности. Это достигается, во-первых, сопоставлением величин рационов, вычисленных опытным путем, с пищевыми потребностями животных, рассчитанными по интенсивности обмена (Винберг, 1964) и, во-вторых, — сравнением результатов, полученных разными методами.

К сожалению, в отдельных работах можно встретить количественные данные, представляющие собой результат однократного кратковременного опыта, а они далеко не всегда отражают действительную картину. Эксперименты должны ставиться в нескольких повторностях. При этом уместно напомнить, что изучаемые

объекты — живые существа, с присущими им индивидуальными особенностями, поэтому при воспроизводстве опыта трудно ожидать получения абсолютно идентичных результатов.

Немаловажное обстоятельство, от которого часто зависит возможность сопоставления данных с материалами других авторов, — это точная характеристика условий опыта. В последней должны быть четко указаны вид животного, концентрация корма, температура. Без таких сведений интересные данные по интенсивности и эффективности питания животных часто теряют свое значение.

В заключение хотелось бы подчеркнуть следующее. Эксперименты с живыми объектами, даже если они ставятся в условиях, максимально приближающихся к естественным (чего в действительности не бывает и в чем нет особой необходимости), хотя и помогают нам разобраться в конкретно поставленных вопросах, однако не решают проблемы в целом. Об этом необходимо помнить при использовании экспериментальных данных для объяснения биологических процессов в водоемах.

## СТРОЕНИЕ И ОНТОГЕНЕЗ КОНЕЧНОСТЕЙ СИНЦЕФАЛОНА

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ  
РОТОВОГО АППАРАТА КОПЕПОД

К настоящему времени накоплен значительный материал по анатомии и морфологии ротовых конечностей морских и пресноводных, веслоногих ракообразных (Giesbrecht, 1892; Рылов, 1930а, 1948; Бородский, 1931; Gurney, 1931; Snodgrass, 1950; Беклемишев, 1954б, 1959; Dussart, 1967, и др.). В последние годы появились работы по функциональной морфологии ротового аппарата морских копепод, установившие наличие довольно четкой связи между его строением и характером питания животных (Anraku, Onogi, 1963; Gauld, 1966; Петипа, 1967а; Арашкевич, 1969; Вышкварцева, 1972а, 1972б). У пресноводных ракообразных этот вопрос подробно изучен лишь на примере некоторых *Cladocera* (Fryer, 1968; Сергеев, 1970а, 1970б, 1971, 1972; Смирнов, 1971), а веслоногие раки в этом плане исследованы еще слабо. Между тем без знания морфофункциональных особенностей ротового аппарата трудно понять механизм питания веслоногих ракообразных. Ниже приводится описание основных типов строения конечностей синцефалона половозрелых самок массовых видов пресноводных копепод. В работе ротового аппарата принимают участие вторые (задние) антенны, мандибулы, первые и вторые максиллы и максиллярные ноги. Первые (передние) антенны, имеющие у копепод сходное строение, нами не рассматриваются.

**Вторые задние антенны (AII).** У веслоногих ракообразных подотряда *Calanoida* задняя пара антенн имеет сходное строение и включает в себя все главные элементы 2-ветвистой конечности копепод: 2-члениковый базиподит и 2 ветви — внешнюю (экзоподит), состоящую обычно из 7 члеников, и внутреннюю (эндоподит) — из 2 члеников. Обе ветви вооружены длинными оперенными щетинками (рис. 4, а—в), число, длина и характер оперения которых варьируют. Эндоподиты и экзоподиты AII *Eurytemora velox* и *Acanthodiaptomus denticornis* несут 23—25 обычно густо оперенных щетинок (рис. 4, а, б). У этих видов, а так же у родов *Eudiaptomus*, *Neutrodiaptomus*, *Diaptomus*, *Hemidiaptomus* задние антенны выполняют функцию локомоции, а их вращательное

движение создает фильтрационные токи, приносящие пищу животным.

Задние антенны *Heteroscore* в значительной степени утратили способность к вращательному движению. Число щетинок на эндо- и экзоподитах обычно не превышает 20, и они в меньшей степени опушены (рис. 4, в).

Одноветвистые и в подавляющем большинстве случаев 4-члениковые задние антенны циклопид несут группу щетинок (рис. 4, г).

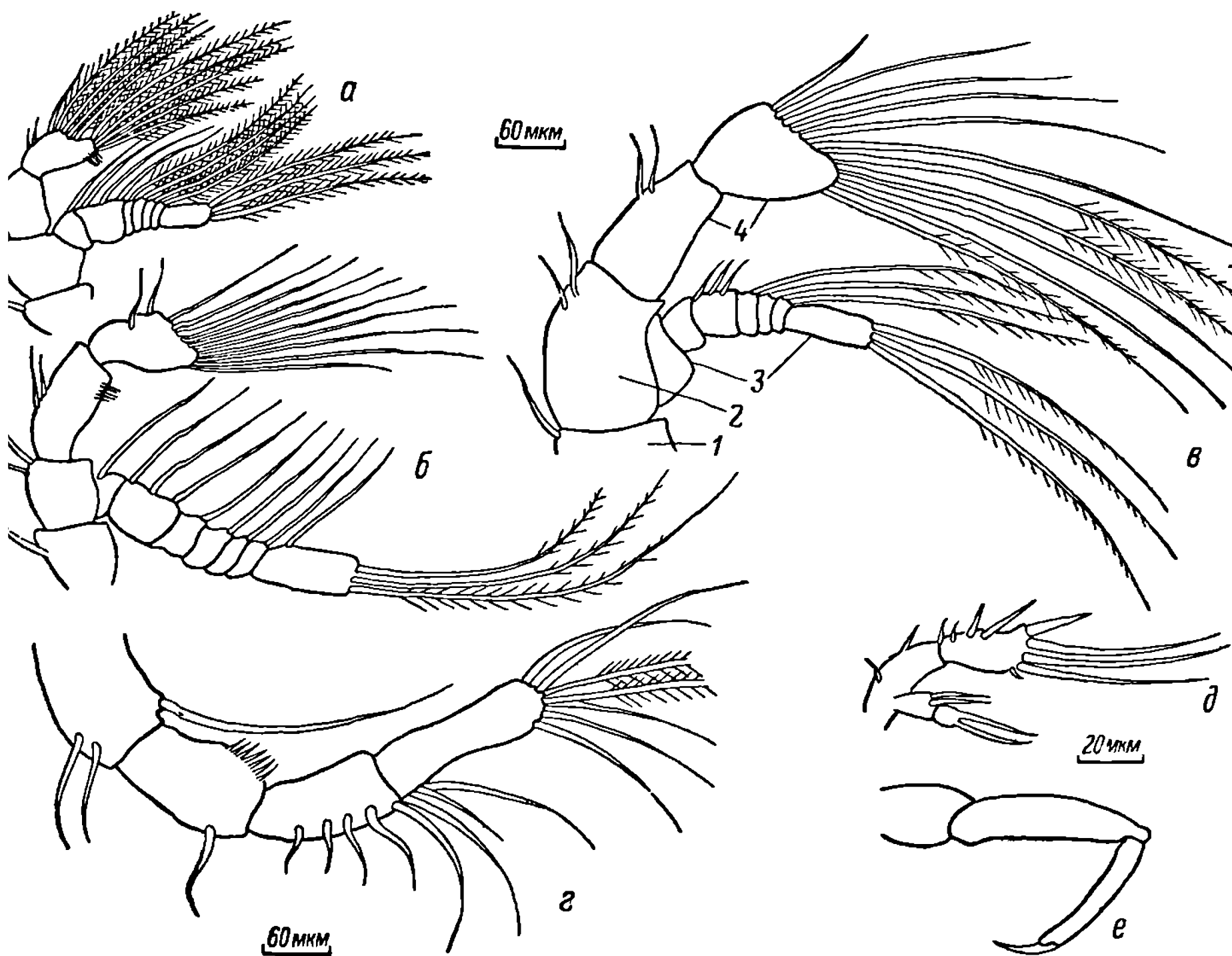


Рис. 4. Строение вторых антенн (AII).

а — *Eurytemora velox*, б — *Acanthodiaptomus denticornis*, в — *Heteroscore appendiculata*, г — *Macrocyclops albidus*, д — *Bryocamptus minutus*, е — *Ergasilus sieboldi*. 1—2 — базиподит I—II, 3 — экзоподит, 4 — эндоподит.

У веслоногих этого подотряда они не принимают участия в питании и лишь у детритофага *Macrocyclops distinctus* (Монаков, 1963а) служат своеобразным аппаратом, подгоняющим к ротовому отверстию пищевые частицы.

У гарпактицид задние антенны двуветвисты, причем внешняя ветвь (экзоподит) значительно меньше внутренней, состоит из 2—3 члеников и сильно редуцирована. Дистальный членик эндоподита вооружен прочными шипами и щетинками (рис. 4, д). Функциональная роль задних антенн, как и других ротовых конечностей гарпактицид, не выяснена.

Особенно сильные изменения задние антенны претерпевают у паразитических копепод. У *Ergasilus* это 3-члениковые образования, снабженные в дистальной части прочным изогнутым когтем, с помощью которого рачок прикрепляется к хозяину (рис. 4, е).

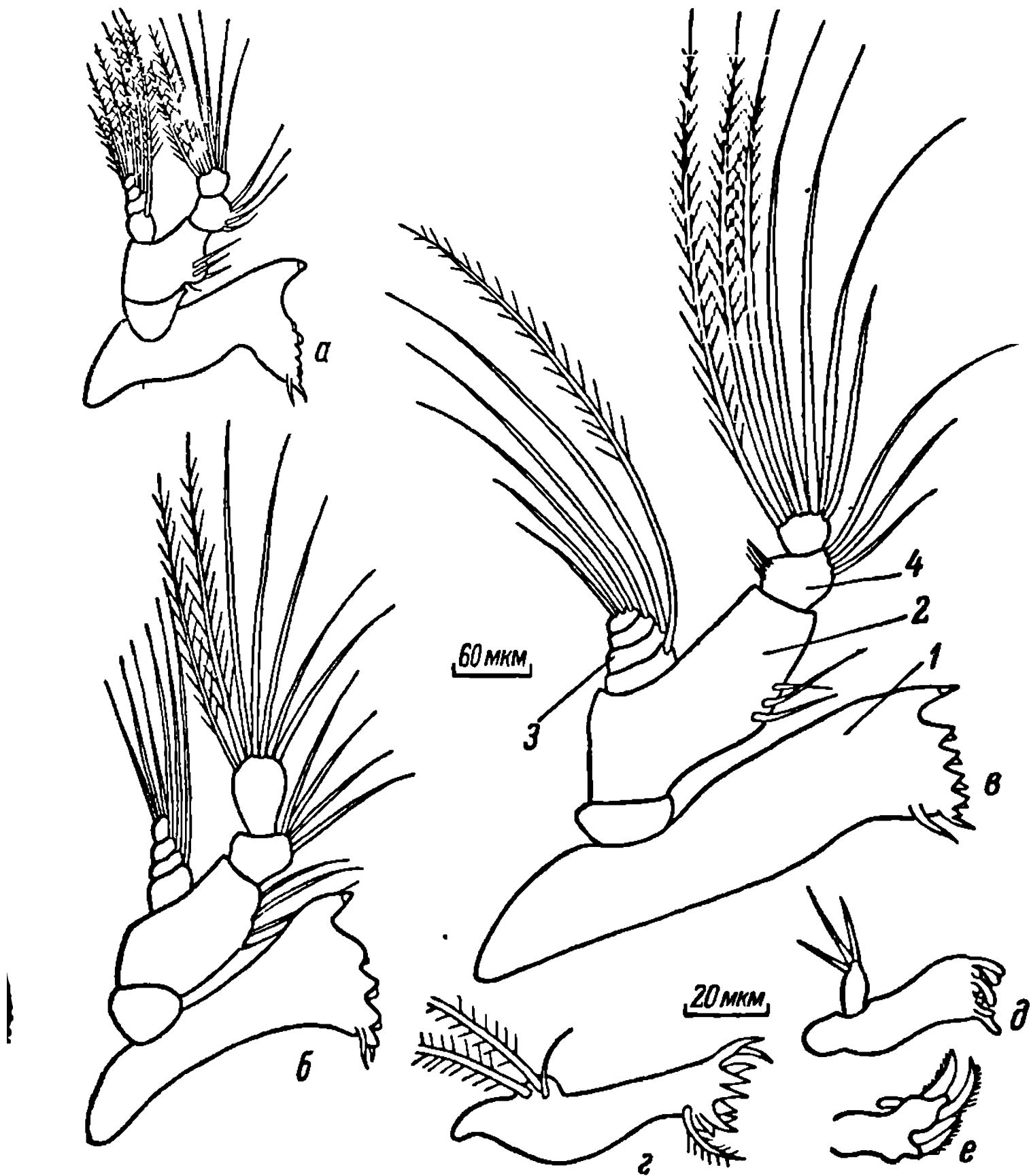


Рис. 5. Строение мандибул (md).

а—е — то же, что на рис. 4. 1 — жевательная пластинка, 2 — мандибулярная пальпа, 3 — экзоподит, 4 — эндоподит.

**М а н д и б у л ы (md).** Следующая пара околоротовых конечностей копепод представлена мандибулами (жвалами), имеющими форму хитиновой пластинки, вооруженной зубцами, обращенными к ротовому отверстию и прикрытыми сверху губой (рис. 5). К пластинке прикрепляется придаток — мандибулярная пальпа.

Строение и функция мандибул веслоногих ракообразных различных подотрядов существенно различаются. У каланид мандибулярная пальпа хорошо развитое образование, состоящее



из 2-членикового эндоподита и многочленикового экзоподита, морфологически сходное с задними антеннами. Большого различия в характере вооружения мандибулярных пальцев у каланид не наблюдается (рис. 5, а—в). Их функциональная роль аналогична задним антеннам.

У каланид, питающихся фитопланктоном, вершины зубцов мандибул плавно закруглены (рис. 5, б) и у некоторых морских видов

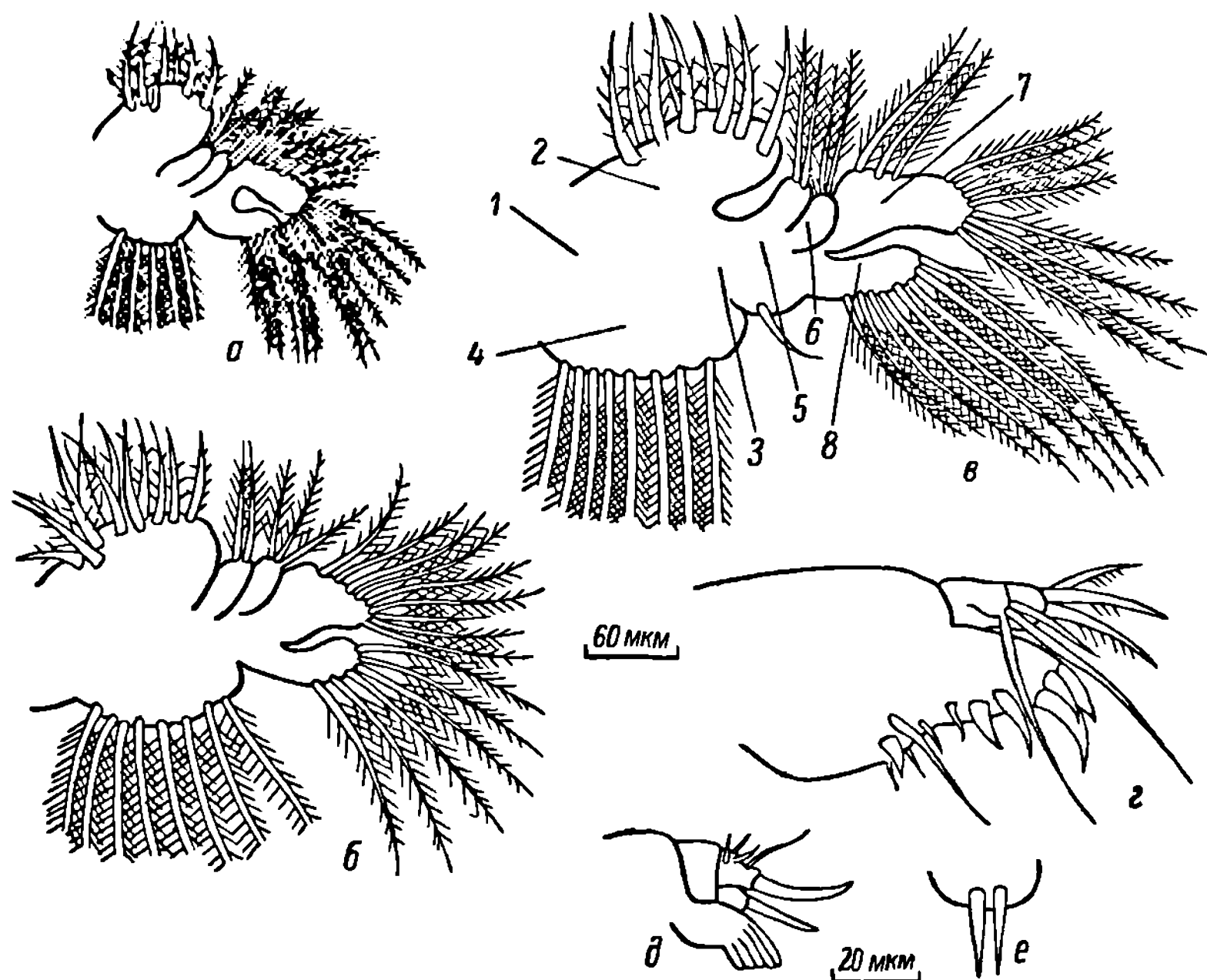


Рис. 6. Строение первых максилл (mxI).

а—г — то же, что на рис. 4. 1 — прекокса, 2 — гнатобаза с эндитом I, 3 — кокса, 4 — экзит, 5—6 — эндиты II, III, 7 — эндоподит, 8 — экзоподит.

имеют кремниевые коронки (Беклемишев, 1954б, 1959). С помощью зубцов пищевые объекты перетираются и разрываются на части

У циклопид мандибулярная пальпа очень сильно редуцирована (у некоторых видов — *Speocyclops demetiensis* — совершенно отсутствует) и представлена коротким придатком с 2 длинными и 1 короткой щетинками. Вершины зубцов мандибул заострены (рис. 5, в). С их помощью циклопы разрывают покровы тела и пользуются в пищу беспозвоночных. Таким образом, у *C. l. p. a* мандибулярные пальпы полностью утрачивают локомоторную и вододвигательную функции.

Значительная редукция мандибулярных пальцев наблюдается и у веслоногих подотряда *Naupacticoidea*, у которых этот придаток —

одноветвистое 1- или 2-члениковое образование, вооруженное несколькими щетинками (рис. 5, *δ*). Зубцы мандибул относительно длинные, пальцевидные.

У паразитических копепод сем. *Ergasilidae* (*Ergasilus sieboldi*) мандибулы представлены широкой пластинкой, от которой в сторону ротового отверстия отходят 3 вооруженных щетинками мечевидных отростка (рис. 5, *ε*). На дорсальной стороне пластинки расположен небольшой мешковидный хитиновый придаток.

Первые максиллы, или максиллулы (*mxI*). Эта пара конечностей в пределах отряда *Copepoda* претерпевает довольно существенные морфологические изменения. У каланид первые максиллы представляют собой пластинку, вооруженную густо оперенными щетинками. Первые максиллы расчленены нечетко, но в них можно выделить прекоксу, несущую гнатобазу с первой жевательной лопастью (эндитом I), коксу с 2 внутренними жевательными лопастями (эндитами II, III) и 1 внешней лопастью — эпиподитом (экзитом), экзоподит и эндоподит (рис. 6, *а—в*). Общий характер строения первых максилл веслоногих различных родов подотряда *Calanoida* сходен (рис. 6, *а—в*).

Экзиты максиллул, несущие густо оперенные щетинки, у рассматриваемых видов принимают участие в отфильтровывании пищевых частиц, в то время как эндиты этих конечностей вооружены короткими и крепкими шипоподобными щетинками, помогающими удерживать пойманную добычу.

У *Cyclozoidea* первые максиллы сильно редуцированы и состоят из основной пластинчатой гнатобазы, несущей на переднем внутреннем крае несколько крупных конических зубцов, и подвижно сочлененного с ней 1-членикового придатка. У некоторых видов придаток образует 2 вооруженные щетинками лопасти, представляющие собой рудименты экзо- и эндоподита (рис. 6, *г*). Мы не обнаружили у отдельных видов циклопид существенных отклонений от общего типа строения первых максилл, хотя, по данным В. М. Рылова (1948), у *Mesocyclops leuckarti* на придатке максилл I имеется лишь 1 лопасть.

Первые максиллы циклопид принимают участие в схватывании и удерживании добычи у ротового отверстия.

У гарпактицид редукция максиллул выражена полнее (рис. 6, *δ*). Они имеют вид пластинки, в которой часто бывает трудно выделить отдельные сегменты, аналогичные общему типу строения конечности.

Первые максиллы паразитических копепод (*Ergasilus sieboldi*) редуцированы до небольшой округлой хитиновой пластинки с 2 отходящими щетинками (рис. 6, *ε*).

Вторые максиллы (*mxII*). Кзади от максиллул расположена слетующая пара околоротовых конечностей — максиллы II (рис. 7). У каланид они состоят из 2 члеников — коксоподита и базиоподита, каждый из которых несет по 2 эндита, и 1 внутренней 3-5-члениковой ветви эндоподита с экзитами.

Расчленение эндоподита не всегда бывает достаточно четким. Эндиты максилл II вооружены длинными густо оперенными щетинками (рис. 7, а—в).

Характер вооружения этих конечностей каланид может существенно меняться. У рачков-фильтраторов (*Eurytemora*, *Diapto-*

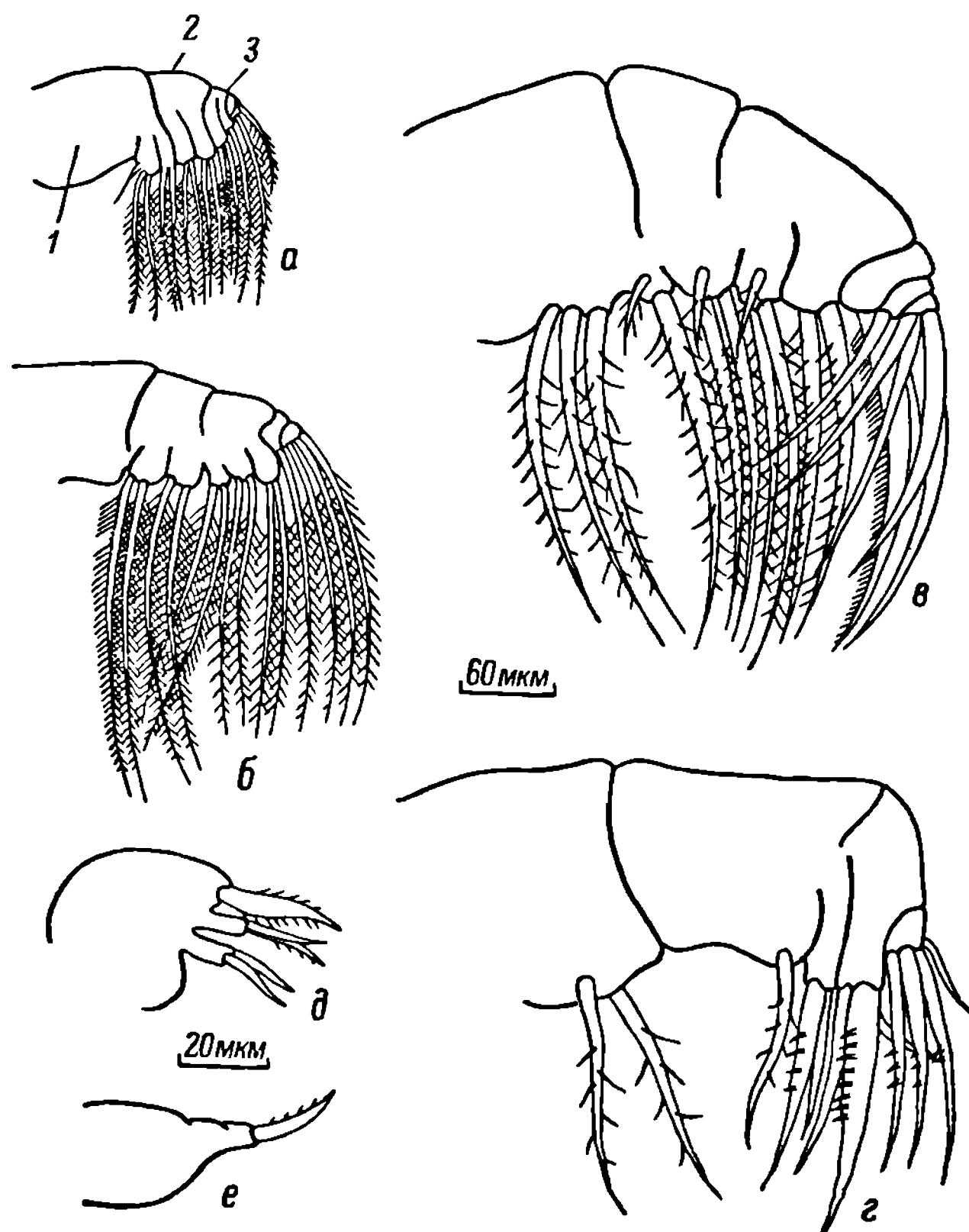


Рис. 7. Строение вторых максилл (mxII).

а—е — то же, что на рис. 4. 1 — коксоподит, 2 — базиподит, 3 — эндоподит.

*mus*, *Acanthodiaptomus*, *Neutrodiaptomus*) вторые максиллы — основной цедильный аппарат. Их проксимальные и дистальные щетинки густо опушены волосками, увеличивающими фильтрационную способность конечности (рис. 7, а, б). У каланид со смешанным типом питания (*Heterosore saliens*, *H. appendiculata*) дистальные щетинки вторых максилл более прочны. Они когтеподобны и не опушены (рис. 7, в).

Вторые максиллы циклопид (рис. 7, г) состоят из коксоподита, имеющего внутренний отросток с 2 оперенными щетинками бази

подита, несущего на внутреннем крае 1 щетинку и на дистальном конце — удлиненный отросток с шиповидным придатком и щетинкой у его основания, и 2-членикового эндоподита. Первый членик последнего представляет собой клювообразный, направленный внутрь вырост, у основания которого крепится толстая оперенная щетинка. Дистальный членик эндоподита небольшой, вооруженный 4—5 щетинками (рис. 7, г).

Вторые максиллы циклопид полностью утратили фильтрующую способность и у большинства видов выполняют функцию схватывания и удерживания пищевых объектов.

У гарпактицид эта пара челюстей представлена округлой широкой пластинкой, несущей на дистальной части 3 одночлениковых выроста, вооруженных оперенными щетинками (рис. 7, д).

Вторые максиллы некоторых паразитических копепод (*Ergasilus sieboldi*) редуцированы до широкой пластинки, от которой отходит подвижно сочлененный, суживающийся к дистальному концу членик. На его поверхности, обращенной к ротовому отверстию, расположен ряд крупных шиповидных щетинок (рис. 7, е).

**Максиллипеды (mxr).** Максиллярные ноги каланид представлены 2 крупными члениками базиподита и одной 3—5-члениковой ветвью — эндоподитом, редко усаженным голыми и оперенными щетинками (рис. 8, а—в). Характер вооружения максиллярных ног отдельных видов каланид различен. У *Eurytemora* (рис. 8, а) тонкие щетинки в срединной и дистальной частях конечности густо опушены волосками, и только в проксимальной части они шиповидны и слабо опушены. У видов родов *Eudiaptomus*, *Acanthodiaptomus* и *Neutrodiaptomus* лишь 4 дистальные щетинки напоминают внешне таковые *Eurytemora*, остальные опушены короткими волосками только с внутренней стороны, при этом они и когтеподобны (рис. 8, б).

Максиллипеды гетерокопы (*Heteroscore saliens*, *H. appendiculata*) окончательно утрачивают вид фильтрующей конечности и вооружены по всему внутреннему краю, включая проксимальную часть, мощными когтеподобными щетинками (рис. 8, в), обеспечивающими прочное удерживание пойманной добычи. Электронномикроскопическое исследование щетинок максиллипед некоторых морских каланид показало, что вместо обычных волосков на щетинках имеется 2 ряда специальных образований — «пуговиц», сидящих на коротких ножках и помогающих удерживать жертву около мандибул (Krishnaswamy et al., 1967).

Максиллярные ноги циклопид обычно состоят из 4 члеников (рис. 8, г). Первый членик базиподита с внутренней стороны вооружен 3 (реже 2) оперенными щетинками, второй — 2. Двучлениковый<sup>6</sup> эндоподит на первом членике несет 1 щетинку, а на дистальном — 3, из которых внутренняя — наиболее длинная. Максилли-

<sup>6</sup> У *E. lo* *p. al. ratus* и *Para y lora* *fi briatus* он 1-члеников (Рылов, 198).

педы циклопид, как и вторые максиллы, — основной хватательный орган животных, позволяющий прочно удерживать пойманную добычу.

У гарпактицид происходит полная редукция эндоподита и максиллярные ноги представляют собой небольшую по размерам 2-члениковую конечность, оканчивающуюся длинным крючком (рис. 8, *б*).

Самки паразитических копепод (*Ergasilus sieboldi*) характеризуются полным исчезновением этой пары конечностей. Максилляр-

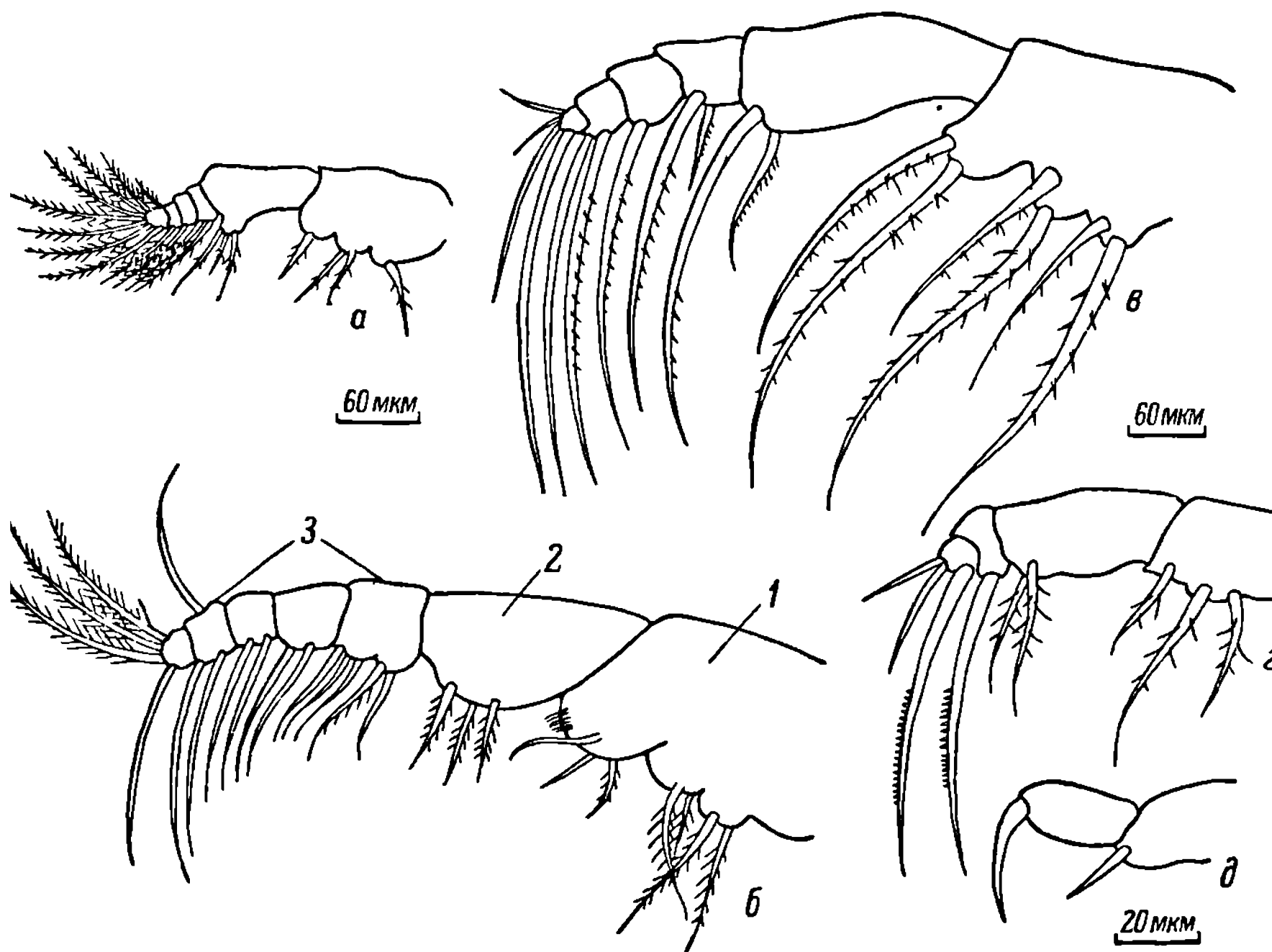


Рис. 8. Строение максиллипед (мхр).

*а—б* — то же, что на рис. 4. *1—2* — базиподит, *3* — эндоподит.

ные ноги в виде 3-члениковых когтеподобных образований сохраняются лишь у самцов (Маркевич, 1956).

Таким образом, ротовой аппарат веслоногих в процессе эволюции претерпевает существенные морфологические изменения, сопровождающиеся либо упрощением вооружения конечностей, до почти полной редукции их отдельных частей, либо резкой сменой функций.

У свободноживущих копепод можно выделить 3 основных типа строения и вооружения конечностей синцефалона, в общем соответствующих каждому из 3 подотрядов. Для каланид в целом

характерен ротовой аппарат фильтрационного типа, для циклопид — хватательного, для гарпактицид — собирательного. Вместе с тем имеется ряд переходных форм.

### МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ РОТОВОГО АППАРАТА В ПРОЦЕССЕ ОНТОГЕНЕЗА

Постэмбриональное развитие копепод изучено достаточно хорошо. Для массовых видов пресноводных циклопид и гарпактицид составлены определительные таблицы их личиночных стадий (Dietrich, 1915; Боруцкий, 1925; Manfredi, 1925; Ziegelmayr, 1925; Амелина, 1927; Ewers, 1930; Pine, 1934; Дукина, 1956; Мазепова, 1960; Elgmork, Langeland, 1970).

Значительно слабее исследован метаморфоз пресноводных каланид (Wutrich, 1948; Gonzales, 1968; Tomikawa, 1971). В перечисленных работах, а также в статьях, посвященных морским веслоногим ракообразным (Oberg, 1906; Murphy, 1923; Чайнова, 1950; Гарбер, 1951; Яновская, 1956; Katona, 1971; Vilela, 1972), дается достаточно подробное описание личиночных стадий копепод. Между тем морфофункциональные особенности ротовых конечностей веслоногих в процессе онтогенеза исследовались слабо (Storch, 1928; Gauld, 1959) и лишь в последнее время появилась обстоятельная работа Л. И. Сажинной (1971), в которой на примере 5 видов морских копепод дается подробный анализ морфологии и функции ротовых конечностей по мере роста рачков.

После выхода из яйца личинка имеет 3 пары конечностей — I и II антенны и мандибулы. Все 3 пары конечностей личинок выполняют функцию локомоции, а II антенны и мандибулы, кроме того, участвуют в процессе питания. После перехода в копеподитную стадию у личинки появляются еще 3 пары конечностей — первые и вторые максиллы и максиллипеды.

### Онтогенез ротового аппарата *Calanoida*

Вторые антенны науплиальных стадий каланид — 2-ветвистые образования. Они представлены базиподитом с 2 прочными изогнутыми шипами, 1—2-члениковой ветвью — эндоподитом с 3—4 щетинками на дистальном членике и 6-члениковым экзоподитом, несущим 7—11 щетинок (рис. 9, а, б). Быстрые вибрирующие удары этой пары конечностей создают токи воды, приносящие пищу животным (см. стр. 76). Строение и функция II антенн на всех науплиальных стадиях по существу остаются постоянными. С переходом личинок в копеподитную стадию «хватательные» крючья базиподитов редуцируются. В остальном строение этой пары конечностей в процессе роста копеподитов меняется мало, увеличивается лишь число и характер оперения щетинок дистальных члеников эндо- и экзоподитов (рис. 9, в, г).

Мандибулы науплиев каланид (рис. 10, а, б) состоят из жевательной пластинки (коксоподита) с рядами мелких зубцов, обра-

щенными в сторону ротового отверстия, 1-членикового базиоподита, на котором сидят 2 ветви: внешняя — экзоподит и внутренняя — эндоподит. Обе ветви вместе с базиоподитом формируют так называемый мандибулярный придаток (щупик, пальпу), функциональная роль которого сводится к захвату пищевых частиц с помощью проксимальных щетинок, формирующих ловчую ка-

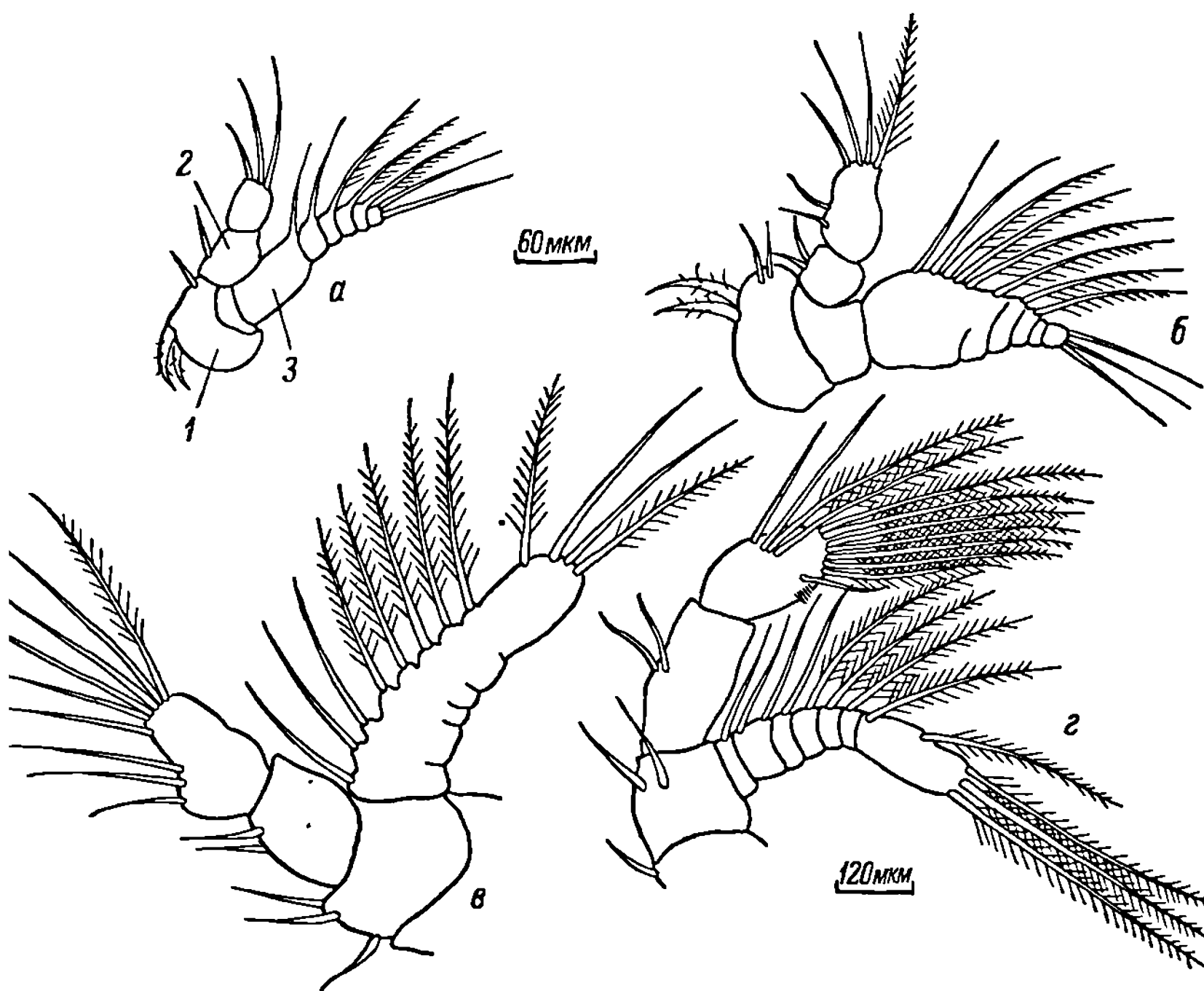


Рис. 9. Возрастные изменения строения вторых антенн *H. amblyodon*. а — науплии II, б — науплии IV, в — копеподит I, г — половозрелая самка. 1 — базиоподит, 2 — эндоподит, 3 — экзоподит.

меру (см. стр. 76). У науплиев II и IV стадий расчленение эндо- и экзоподитов выражено нечетко.

С переходом в копеподитную стадию строение мандибулы усложняется (рис. 10, в). Зубцы жевательной пластинки становятся крупнее. Появляется второй членик базиоподита, 4-члениковый экзоподит несет 6 оперенных щетинок. Такой тип строения мандибул в общем сохраняется и у половозрелых особей (рис. 10, г).

Первые максиллы закладываются у науплиев IV стадии в виде 2-лопастной пластинки, сидящей на базиоподите (рис. 11, а). Они плотно прижаты к вентральной стороне тела личинки и в питании не принимают участия. С переходом в копеподитную стадию



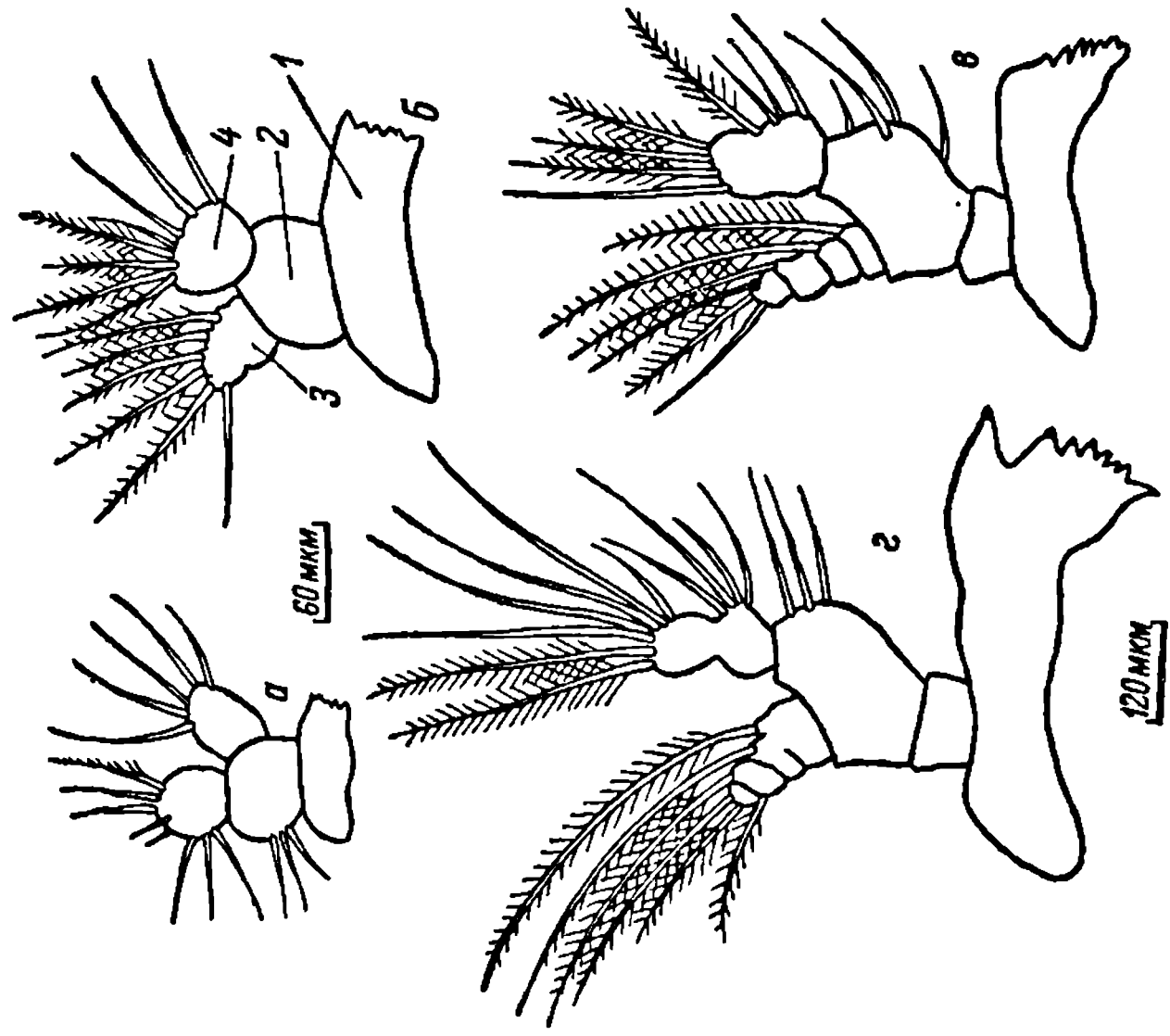


Рис. 10. Возрастные изменения строения мандибул *H. amblyodon*.

а—б — то же, что на рис. 9. 1 — жевательная пластинка, 2 — базиподит, 3 — экзоподит, 4 — эндоподит.

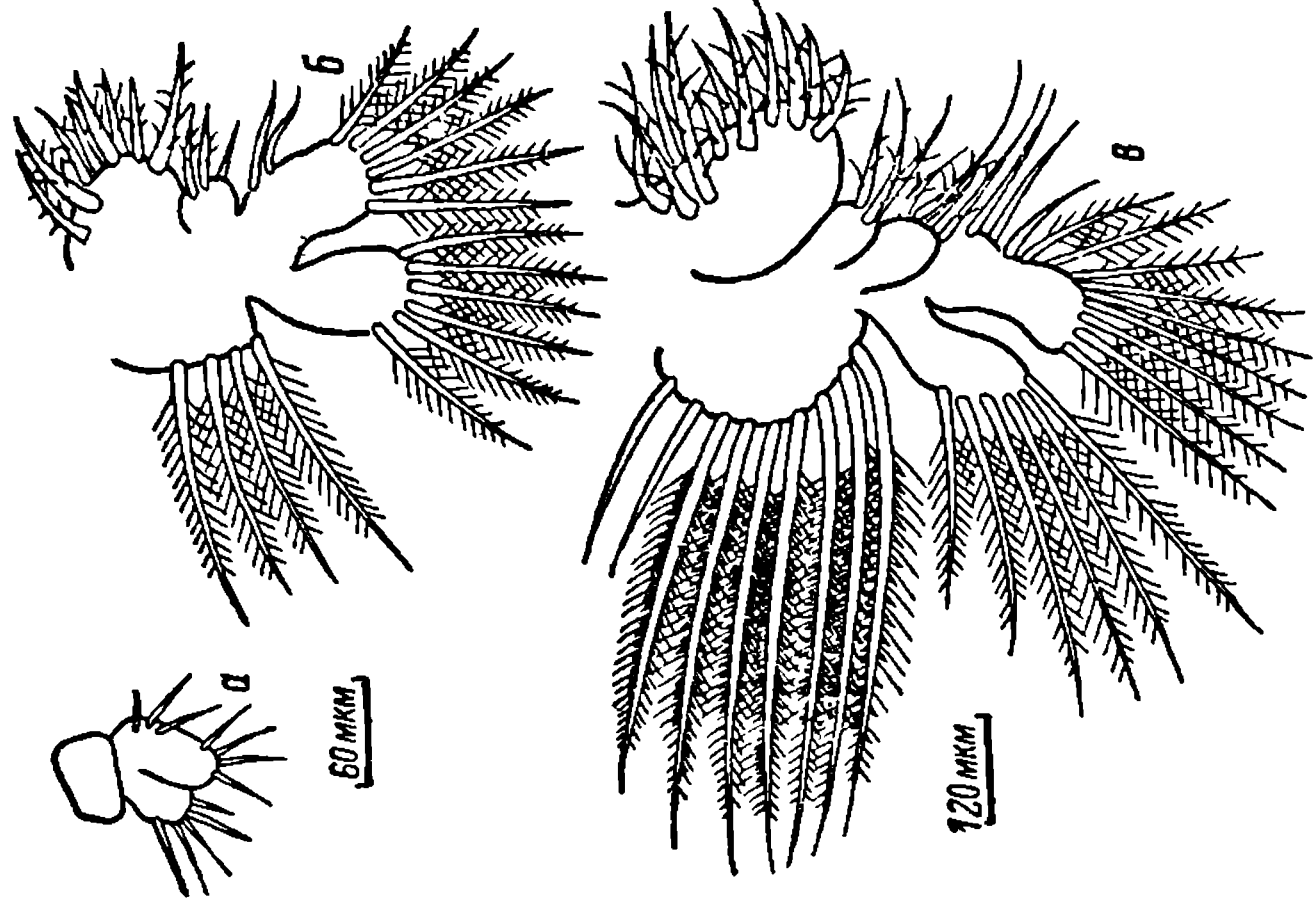


Рис. 11. Возрастные изменения строения первых максилл *H. amblyodon*.

а — науплии IV, б — копеподит I, в — половозрелая самка.

вторые максиллы приобретают вид конечностей половозрелых особей. У копеподитов I стадии отсутствует лишь третья внутренняя лопасть (эндит 3). По мере роста рачков усложняется характер вооружения конечности — увеличивается число щетинок на лопастях и степень их опушения (рис. 11, б, в).

Длинные, густо опушенные щетинки экзитов принимают участие в отфильтровывании пищевых частиц, а внутренние лопасти (эндиты), вооруженные по краям крупными изогнутыми шипообразными щетинками, помогают удерживать пойманные объекты.

Вторые максиллы в виде бугорчатых образований появляются у науплиев IV стадии и лишь у копеподитов I стадии по внешнему виду становятся похожими на конечности половозрелых особей. Как и у взрослых самок, в этой конечности можно выделить коксо- и базиподит, несущие 4—5 выростов (эндитов) и одну 3—5-члениковую ветвь — эндоподит с наружными выростами (экзитами). Расчленение эндоподита не всегда бывает достаточно четким. У копеподитов I стадии эндиты на коксо- и базиподитах несут по 2 длинные прочные щетинки, у взрослых самок на этих выростах появляется еще по 1 короткой щетинке (рис. 7, а—в). Функциональная роль вторых максилл копеподитов аналогична таковой половозрелых самок.

Максиллипеды, появляющиеся у науплиев последних стадий в виде слабо заметных бугорков, у копеподитов I стадии приобретают вид конечности взрослых рачков. На них достаточно четко выделяются 2 членика базиподита с крупными голыми щетинками (рис. 8, а—в) и 2-члениковый эндоподит с 2 оперенными и 3 голыми щетинками. По мере роста рачка число члеников эндоподита увеличивается и у половозрелых самок достигает 5. У рассматриваемого вида лишь 4 дистальные щетинки эндоподита тонкие и оперенные, остальные — более прочны и когтеподобны.

Максиллипеды копеподитов и взрослых самок рассматриваемого вида — основной хватательный орган.

### Онтогенез ротового аппарата *Cyclopoida*

Вторые антенны науплиальных стадий циклопид, как и у каланид, — двуветвистые конечности (рис. 12, а, б), у которых достаточно четко можно выделить 2-члениковый базиподит и 2 ветви — внутреннюю 1-члениковую (эндоподит) и внешнюю многочлениковую (экзоподит). Общий тип строения этой пары конечностей сохраняется на всех науплиальных стадиях (рис. 12, а, б), меняется лишь число члеников и щетинок экзоподита. Первый членик базиподита вооружен 2 прочными слабооперенными крючьями, направленными в сторону ротового отверстия. С их помощью пищевые частицы проталкиваются под губу (см. стр. 77).

В отличие от каланид переход личинок циклопов в первую копеподитную стадию сопровождается полным изменением строения

вторых антенн (рис. 12, в). Вместо 2-ветвистой конечности науплиев появляется 1-ветвистое 3—4-члениковое образование, со-

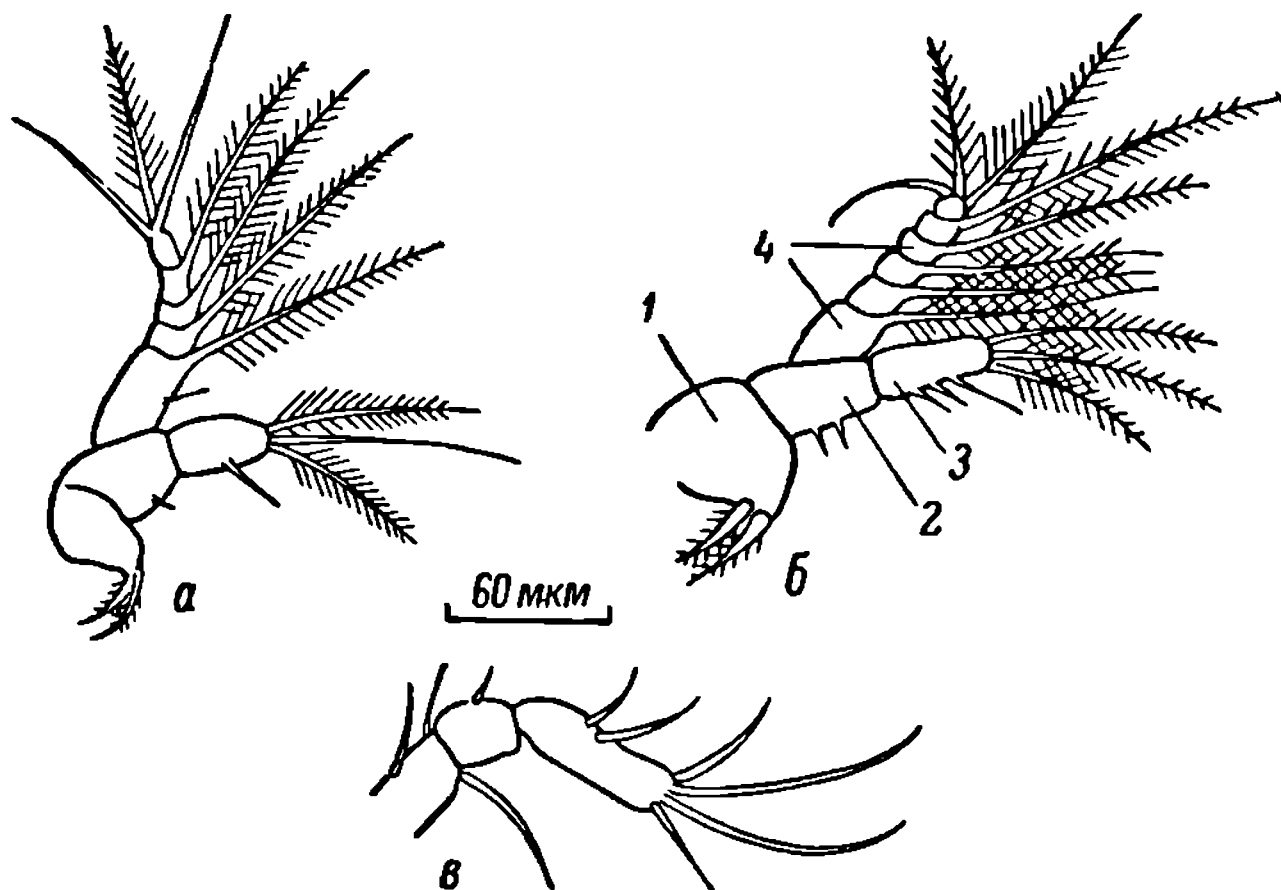


Рис. 12. Возрастные изменения строения вторых антенн *C. vicinus*.

а — науплии II, б — науплии IV, в — копеподит I. 1—2 — базиподит, 3 — эндоподит, 4 — экзоподит.

храняющее свой общий вид и у половозрелых особей циклопов. Вторые антенны циклопов полностью утрачивают локомоторную функцию и по существу не принимают участия при питании рачков

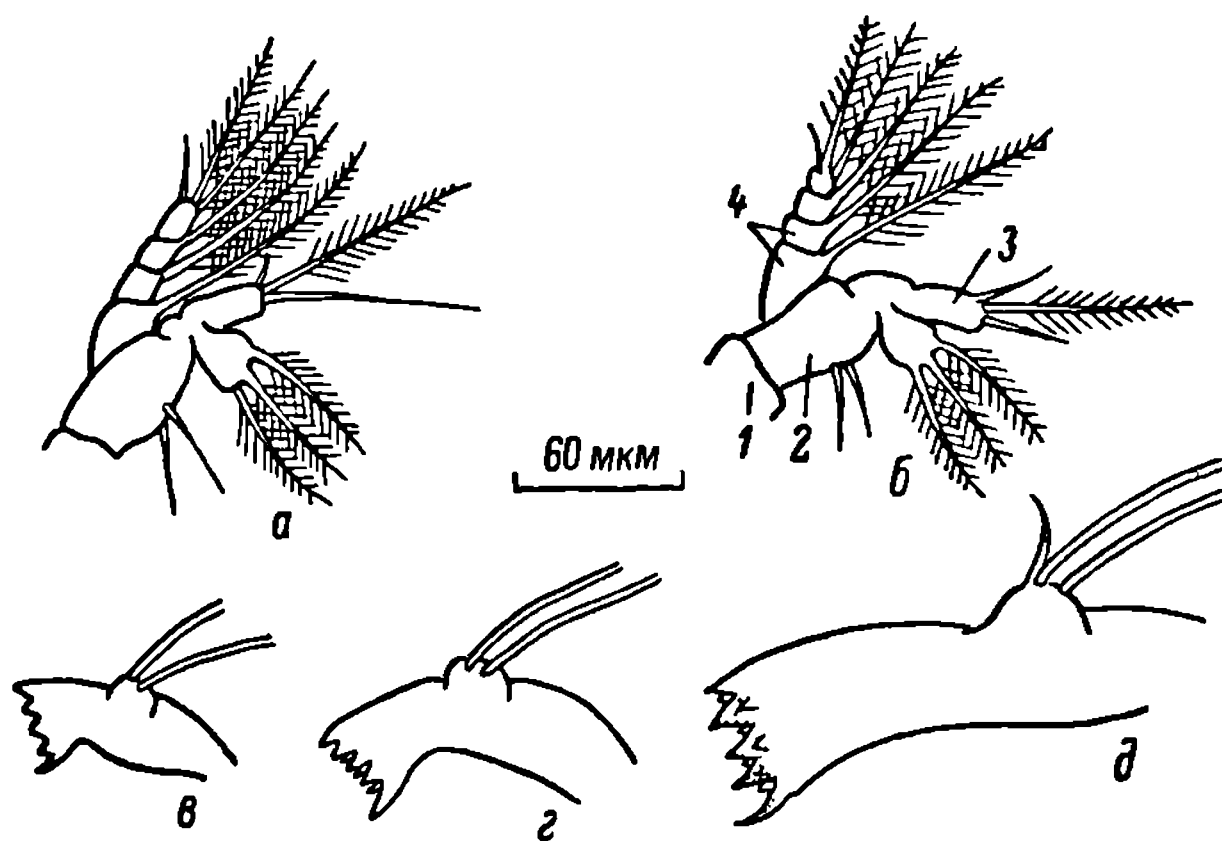


Рис. 13. Возрастные изменения строения мандибул *C. vicinus*.

а — науплии II, б — науплии IV, в — копеподит II, г — копеподит IV, д — половозрелая самка. 1—4 — то же, что на рис. 12.

Мандибулы науплиальных стадий 2-ветвисты и состоят из 2-членикового базинодита, эндоподита и акзоподита (рис. 13, а, б). 4-члениковый экзоподит вооружен 6—7 опушенными щетинками. 2-члениковый эндоподит на втором членике несет тре-

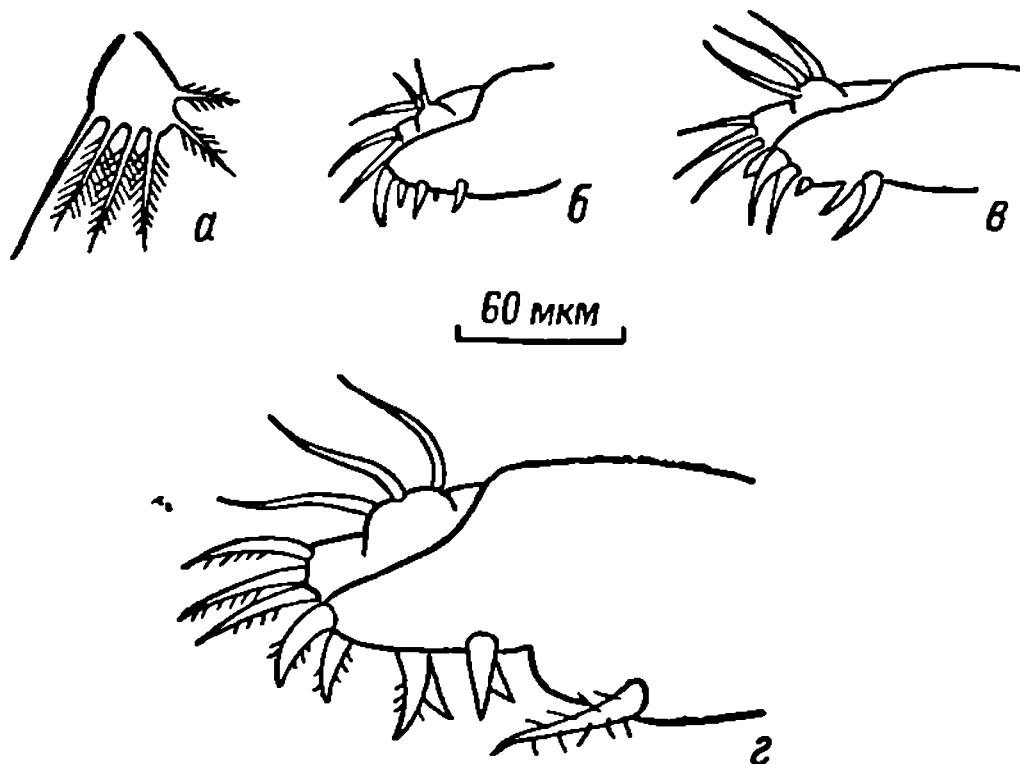


Рис. 14. Возрастные изменения строения первых максилл *C. vicinus*.

а — науплий IV, б — копепоиды II, в — копепоидит IV, г — половозрелая самка.

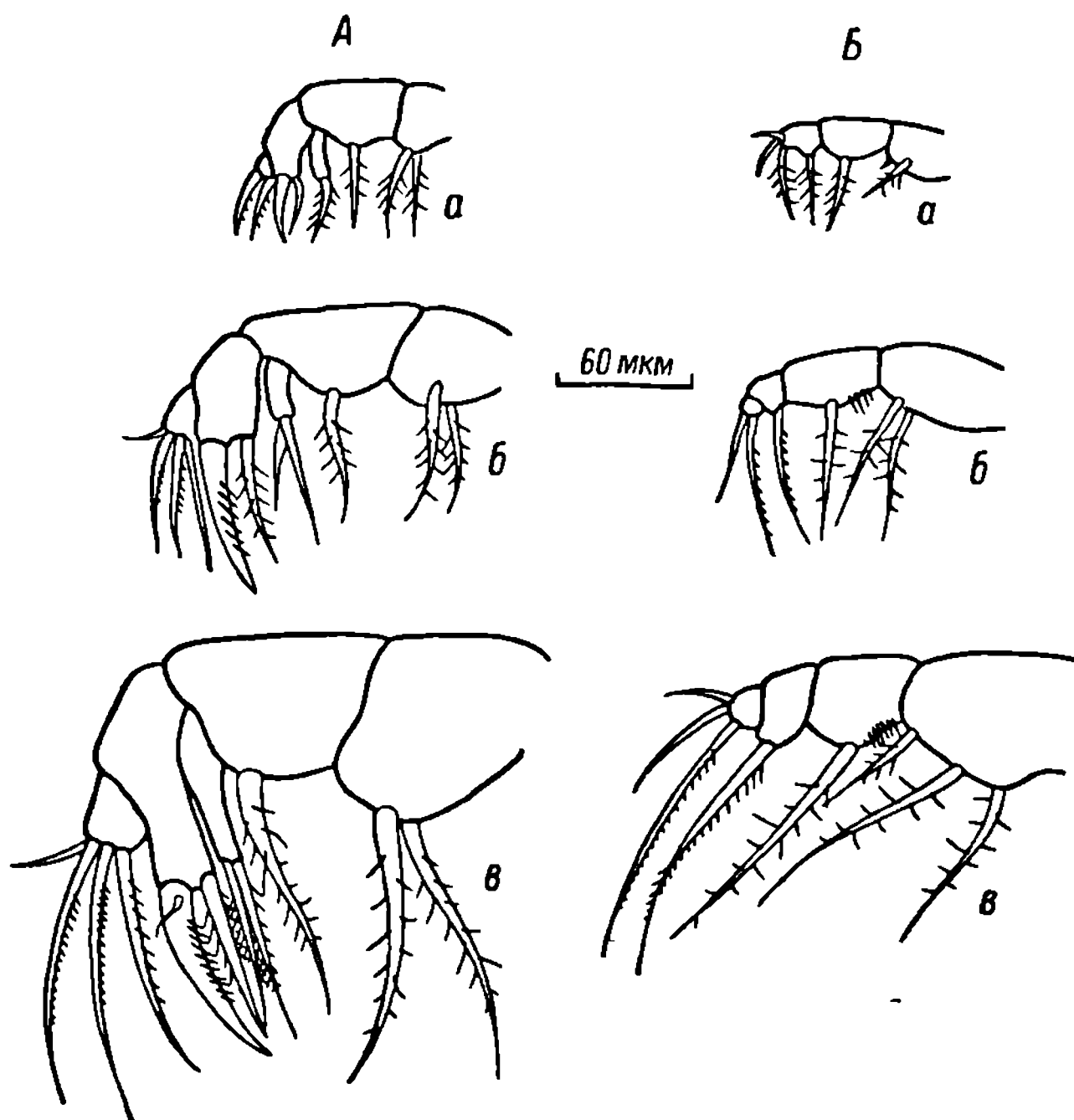


Рис. 15. Возрастные изменения строения вторых максилл (А) и максиллипед (Б) *C. vicinus*.

а — копепоидит I, б — копепоидит IV, в — половозрелая самка.

угольную пластинку (эндит), вооруженную 3 прочными оперенными щетинками. Эндиты мандибул формируют ловчую корзину с помощью которой задерживаются пойманные объекты (см. стр. 77). Расстояние между щетинками эндитов мандибул науплиев II—IV стадий не превышает 12—15 мкм. В противоположность каланидам жевательная пластинка (коксоподит) у науплиев циклопид отсутствует.

С переходом в первую копеподитную стадию мандибулы у циклопид приобретают вид жевательной пластинки, вооруженной зубцами, обращенными в сторону ротового отверстия (рис. 13, в, г). Мандибулярная пальпа копеподитов циклопов в отличие от каланид редуцируется до небольшого придатка, имеющего вид бугорка, на котором сидят 2 длинные оперенные и 1 короткая голая щетинки. Общий тип строения этой пары конечностей в процессе дальнейшего развития по существу не меняется. У половозрелых форм зубцы жевательной пластинки становятся лишь более прочными (рис. 13, д). Функциональная роль мандибул копеподитов и взрослых циклопов сводится к разрыванию покровов пойманной добычи.

Первые максиллы в виде оперенной щетинки появляются уже на II науплиальной стадии и у личинок IV стадии приобретают вид пластинки, усаженной оперенными щетинками (рис. 14, а). У копеподитов I—IV стадии первые максиллы имеют уже все элементы конечности половозрелых циклопов, с возрастом лишь несколько усложняется их вооружение (рис. 14, б—г).

Вторые максиллы и максиллярные ноги закладываются на последних науплиальных стадиях в виде бугорков и лишь с переходом рачков в первую копеподитную стадию приобретают вид конечности половозрелых циклопов (рис. 15).

Функциональная роль первых, вторых максилл и максиллярных ног копеподитов циклопов аналогична таковой половозрелых самок (см. стр. 46).

### Онтогенез ротового аппарата *Harpacticoida*

Сходным образом в процессе развития меняется строение около ротовых конечностей гарпактицид, достаточно полно описанно Е. В. Боруцким (1925). По его данным, у науплиальных стадий *Brucampius pigmaeus* вторые антенны и мандибулы имеют сходное строение на всех стадиях. Первые максиллы в виде 1 оперенной щетинки, сидящей на выступе, закладываются на II науплиальной стадии. У науплиев IV стадии в них уже можно выделить экзо и эндоподит с 1 2 щетинками.

С переходом в копеподитную стадию существенные изменения происходят в строении вторых антенн и мандибул, которые приобретают вид конечности, характерных для половозрелых форм. В это же время окончательно формируются первые и вторые максиллы и максиллярные ноги по типу конечностей взрослых особей (Боруцкий, 1925).

## ГЛАВА III

### ТИПЫ ПИТАНИЯ И СОСТАВ ПИЩИ

По типу питания свободноживущих веслоногих ракообразных можно разделить на 3 группы — фильтраторов, активных хватателей и пасущихся собирателей. Большинство ракообразных подотряда *Calanoida* питается фильтрационным способом, *Cyclopoidea* — преимущественно активные хвататели и *Harpacticoida* — животные, собирающие пищу с поверхности подводных субстратов. Вместе с тем в каждом из этих подотрядов имеются виды, обладающие смешанным типом питания. Так, среди каланид встречаются виды, способные одновременно охотиться на крупных ракообразных и отфильтровывать частицы размером 2—3 мкм. Некоторые циклопы по типу питания напоминают пасущихся собирателей — гарпактикоид. Иными словами, у веслоногих ракообразных достаточно четко выражена видовая специфика питания, поэтому относить всех каланид к фильтраторам, а циклопид — к хватателям было бы неверно.

#### СПОСОБЫ ДОБЫВАНИЯ (ЗАХВАТА) ПИЩИ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

##### Фильтраторы

Основной элемент движения рачков-фильтраторов складывается из плавного скольжения и быстрых резких скачков. Первое осуществляется работой ротовых копечностей, которые, помимо фильтрации, выполняют таким образом и функцию локомоции. Широко расставив I антенны и вытянув вперед плавательные ноги, рачки как бы парят в толще воды, очень медленно двигаясь вперед. Скорость их перемещения зависит от частоты вибрирующих ударов вторых антенн и мандибулярных пальцев, и у некоторых каланид (*Acanthodiaptomus denticornis*) она не превышает 0.1 см сек. Примерно с такой же скоростью скользят морские фильтраторы, в частности *Calanus helgolandicus* (Петипа, 1967а). Некоторые пресноводные диаптомиды (*Hemidiaptomus amblyodon*) способны развивать более высокую (около 2 см сек.) скорость (Монаков Сорокин, 1971а).

Такой характер движения чередуется с быстрыми скачками. По мнению Паркера (Parker, 1902), основным органом движения веслоногих в момент скачка следует считать abdomen, так как ампутация его каудальных ветвей лишает рачков возможности передвигаться таким образом. Первые антенны, обычно широко расставленные при скольжении, в момент удара abdomen, по наблюдениям этих авторов, мгновенно опускаются вниз вдоль туловища рачка.

Между тем Дитрих (Dietrich, 1915) и позднее Шторх (Storch, 1929) показали, что резкий скачок копепод происходит с помощью последовательных ударов их торакальных ног.

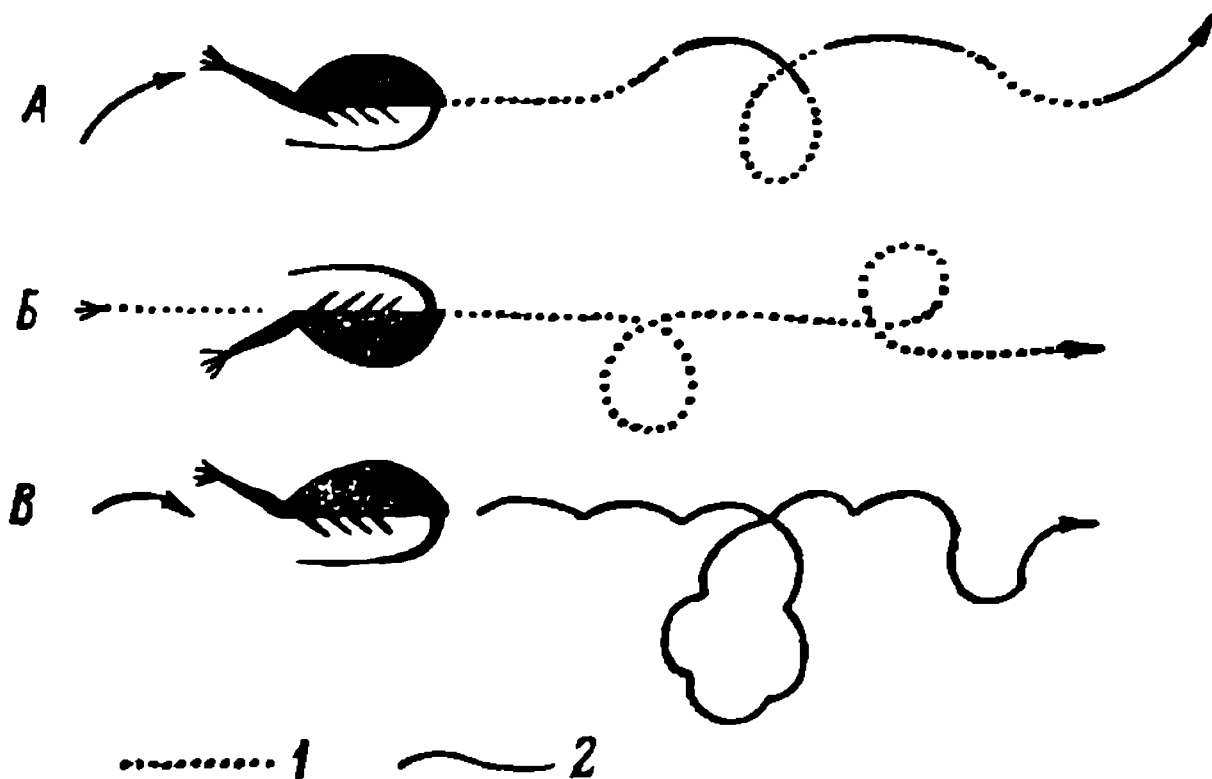


Рис. 16. Схематическое изображение элементов плавания копепод.

A — *Eurytemora velox*, B — *Hemidiaptomus amblyodon*, B — *Heterosore appendiculata*. 1 — движение с помощью окологоротовых конечностей, 2 — с помощью ударов abdomen.

Противоречивость приведенных данных объясняется тем, что авторы наблюдали различные фазы одного и того же процесса. По нашим наблюдениям, *Hemidiaptomus* может осуществлять скачки как с помощью ударов abdomen, так и с помощью плавательных ног.

При движении резкими большими скачками рачки развивают значительную скорость. По наблюдениям Т. С. Петипа (1967а), *Calanus helgolandicus* способен делать от 3 до 5 скачков, следующих один за другим со средней скоростью до 13 см/сек., *Acanthodiaptomus denticornis* (собственные данные), *Eudiaptomus gracilis*, *Euchirella* sp. (Hargy, Bainbridge, 1954; Conover, 1960) могут совершать скачки со скоростью до 20 см/сек. Такая высокая подвижность копепод помогает им избегать нападения хищников и совершать миграции на значительные расстояния, хотя средняя скорость движения морских копепод во время суточных миграции по мнению большинства авторов, значительно ниже — до 2 см/сек. (Петипа, 1967а).



У некоторых фильтраторов наблюдается еще один способ плавания — это короткие частые скачки, осуществляемые ударами abdomena. Такой тип движения, чередующийся с плавным скольжением, характерен для *Eurytemora*. Этим она напоминает плавание видов рода *Heteroscore* и многих хищных циклопид. Схематиче-

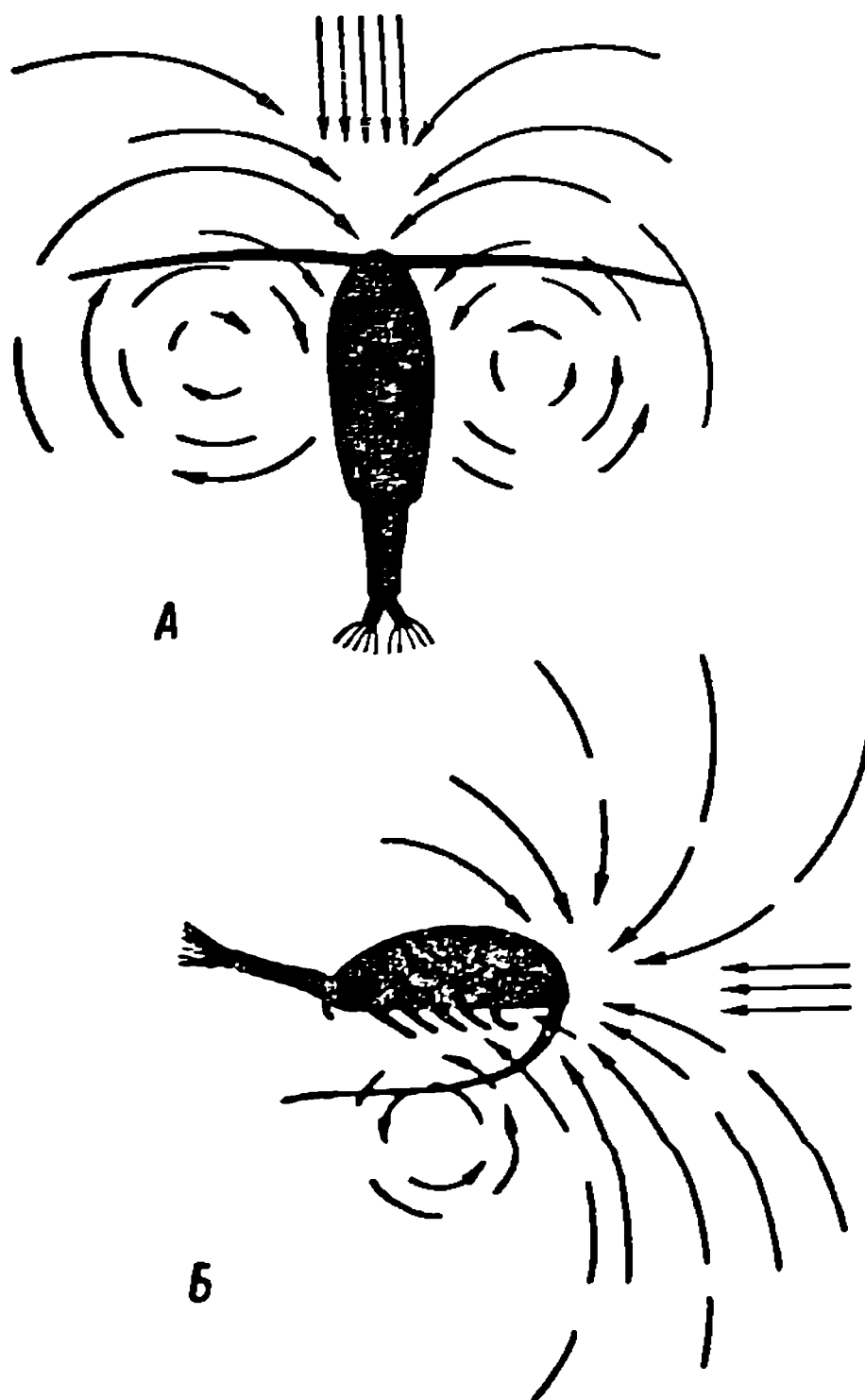


Рис. 17. Схема фильтрационных токов (А, Б).  
Стрелками показано направление движения частиц пищи.

ческое изображение основных элементов плавания фильтраторов каланид приводится на рис. 16.

Быстрая вибрация вторых антенн и мандибулярных пальп рачков-фильтраторов вызывает довольно сложную систему токов воды, хорошо прослеживаемую под микроскопом. Шторх и Пфистерер (Storch, Pfisterer, 1925), наблюдая работу околоротовых конечностей у *Eudiaptomus gracilis*, *Acanthodiaptomus denticorn*, О. М. Кожова (1956) в опытах с *Epischura baicalensis* и В. М. Рылов (1930б) при изучении питания *Eudiaptomus coeruleus* отмечали, что пищевой ток направляется от плавательных ног кпереди. Наши наблюдения над питанием *Acanthodiaptomus denticorn*, *Hemidiaptomus amblyodon* и *Eurytemora velox* показали, что при

работе их ротовых конечностей создаются четко выраженные круговые токи, направленные спереди назад и в стороны от рачка (рис. 17). Аналогичный характер создаваемых токов описывают Кеннон (Cannon, 1928), Лаундс (Lowndes, 1935), Петипа (1967а).

Действие круговых токов прослеживается на значительном расстоянии от рачка. Так, диаметр токов, создаваемых работой конечностей *Hemidiaptomus amblyodon*, достигает, по нашим наблюдениям, 10 мм, *Calanus glacialis* (Вышкварцева, 1972б) может создавать водовороты до 20 мм в диаметре. Фильтрационные токи под микроскопом видны достаточно четко, и ошибиться в направлении движения пищевых частиц трудно. Противоречивость в описаниях разных авторов, вероятно, вызвана способностью рачков изменять направление вращения конечностей. Последняя была замечена Т. С. Петипа (1967а) и Н. В. Вышкварцевой (1972а) в опытах по питанию *Calanus*.

Значительно труднее без киносъемки и стробоскопа разобраться в функции отдельных конечностей ракообразных в процессе питания. Между тем, по мнению большинства авторов, занимающихся главным образом морскими копеподами, работа фильтрационного аппарата сводится к быстрой вибрации эндоподитов вторых антенн, мандибулярных палъп и наружных лопастей максиллул (Cannon, 1928; Lowndes, 1935; Gauld, 1964; Петипа, 1967а; Вышкварцева, 1972а). Число вибрирующих ударов конечностей некоторых видов *Calanus* может колебаться от 600 до 1600 в 1 мин. (Петипа, 1959), а у некоторых пресноводных видов *Diaptomus* достигать 2700 в минуту (Яшинов, 1969).

По нашим наблюдениям, функция ротовых конечностей пресноводных каланид в общих чертах сходна с таковой морских, у которых можно выделить 3 способа добывания (захвата) пищи: чистая фильтрация, описанная Кенноном (Cannon, 1928), фильтрационный способ питания, при котором возможен активный захват более крупных объектов в случае их столкновения с питающимся рачком (Cushing, 1959), и, наконец, активные поиски пищевых частиц, напоминающие охоту некоторых хищников (Петипа, 1959; Беклемишев, 1961).

У пресноводных каланид-фильтраторов встречаются все эти 3 способа. Первый из них свойствен почти всем *Calanoida*, но служит основным для «парителей» — *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *E. coeruleus*, *Acanthodiaptomus denticornis*. Рассмотрим его на примере последнего. Создаваемые при вибрации ротовых конечностей токи воды выходят за пределы тела рачка иногда на расстояние, превышающее его размер. Вместе с водой в околоротовое пространство, ограниченное сзади щетинками вторых максилл, максиллярных и плавательных ног (а с боков оперенными экзитами первых максилл), попадают пищевые объекты (клетки водорослей, простейшие, комочки детрита). Часть их задерживается щетинками вторых максилл и максиллярных ног, образуя своеобразный ковш. Другая часть пищевых частиц, ударяясь

в стенки этого ковша, изменяет направление, перемещается к ротовому отверстию и заглатывается. Через 3—4 сек. вибрация ротовых конечностей прекращается, вторые максиллы и максиллярные ноги делают характерные подгребающие движения и пищевые объекты, сконцентрированные на их дистальных щетинках, поступают в рот и заглатываются ритмическими сокращениями глотки.

Рассмотренный способ приема пищи у разных видов веслоногих, по-видимому, может сильно варьировать. Так, тщательные наблюдения Н. В. Вышкварцевой (1972а) над механизмом питания *Calanus glacialis* показали, что пищевые частицы, вовлекаемые в водоворот, могут вообще не задерживаться на максиллах, а проскальзывать к основанию конечностей, откуда по направляющему каналу, ограниченному спереди щетинками протоподитов антенн, а сзади щетинками эндитов максилл, продвигаться к ротовому отверстию и заглатываться.

Второй способ добывания пищи, при котором рачки-фильтраторы в равной степени способны к захвату более крупных пищевых объектов, наблюдался нами у *Eurytemora velox*. Однако этот процесс происходит либо при столкновении питающегося рачка с добычей, либо когда последняя оказывается в непосредственной близости от ротового аппарата веслоногого. Действие фильтрационных токов бывает настолько сильным, что даже подвижные животные оказываются не в состоянии с ними справиться и попадают в пищевую камеру *Eurytemora*. В этом случае добыча схватывается вторыми максиллами при участии максиллярных ног и направляется к ротовому отверстию. На живом рачке бывает трудно проследить функцию мандибул, лежащих под верхней губой, роль которых, очевидно, сводится к разрыванию покровов тела жертвы. При глотании заметны слабые движения первых максилл, их эндиты, несущие крупные щетинки, по-видимому, проталкивают пищу под пластинки мандибул.

Если в радиус ротовых конечностей попадают животные, превышающие размер пищевой камеры *Eurytemora*, они отбрасываются ударами торакальных ног. Время наполнения кишечника рачка занимает около получаса, после чего происходит дефекация, повторяющаяся в дальнейшем каждые 20—30 мин.

Третий способ добывания пищи — активное преследование и схватывание подвижной добычи — свойствен некоторым каланидам со смешанным типом питания. В озерах Канады это *Diaprotomus nevadensis*, *D. arcticus*, *D. shoshone* (Anderson, 1970) в водоемах СССР такой способ питания зарегистрирован для видов рода *Heterocope* и для *Hemidiaptomus amblyodon* — крупной подвижной формы, способной одновременно к тонкой фильтрации (Монаков, 1973). В небольшом объеме воды, где рачок лишен возможности передвигаться на значительное расстояние, его ротовые конечности активно вибрируют и создают мощные токи воды, аналогичные описанным выше. В них вовлекаются взвешен-

ные в воде частицы и мелкие беспозвоночные (коловратки, молодь ракообразных), которые схватываются вторыми максиллами и максиллярными ногами и направляются к ротовому отверстию. В данном случае захват пищи происходит так же, как и у *Eurytemora*. Однако в отличие от последней *Hemidiaptomus amblyodon* способен еще и к активной охоте. В этом ему помогают исключительная подвижность и маневренность. Рачок быстро скользит в толще воды с широко расставленными первыми антеннами. Расположенные на них многочисленные щетинки выполняют осязательную функцию. Когда в радиусе первых антенн оказывается какое-нибудь животное, то любой контакт с ним вызывает мгновенный пищевой рефлекс рачка. *H. amblyodon* резким взмахом абдомена изменяет направление движения в сторону раздражителя. При этом можно заметить, как его относительно большие максиллярные ноги слегка отводятся вниз и в стороны.

Момент схватывания настолько стремителен, что проследить функцию отдельных конечностей очень трудно. Схватив добычу, рачок продолжает быстро плавать, удерживая ее вторыми максиллами и максиллярными ногами. Мелких планктонных ракообразных размером до 1 мм *H. amblyodon* поедает очень быстро. Уже через час после помещения копепод в аквариум с животным кормом (*Polyphemus pediculus*) их кишечники оказывались наполненными, а на дне сосуда появлялись останки полифемов. По существу такой способ питания *H. amblyodon* уже не отличается от охоты типичных хватателей.

Мы рассмотрели различные способы фильтрационного питания, встречающиеся у каланид. К фильтраторам, таким образом, мы относим веслоногих, ротовой аппарат которых способен либо отфильтровывать пищевые частицы, либо осуществлять их подгон к ротовому отверстию с последующим захватом. Можно заметить, что некоторые фильтраторы-каланиды по способу добывания пищи сильно отличаются от классических фильтраторов, каковы многие двустворчатые моллюски, и значительно ближе стоят к седиментаторам «водоворотчикам» — инфузориям, коловраткам, мшанкам. Однако до сих пор работа их ротового аппарата рассматривается многими авторами как активная фильтрация (Бирштейн, 1968; Яшнов, 1969; Константинов, 1972).

### Хвататели

Характер движения веслоногих-хватателей довольно однообразен. Большинство циклопид, как пелагических, так и обитающих на субстрате, двигается короткими скачками. с помощью последовательных ударов торакальных ног. Это было показано Розенталем (Rosenthal, 1972) с помощью киносъемки в опытах с *Cyclops strenuus*. По его данным, копеподиты этого вида длиной 0,8 мм при 8—10 способны двигаться со скоростью до 4 мм/сек. Скорость движения половозрелых самок *C. abyssorum* и *C. vicinus*

при 12° несколько выше — 5—6 мм/сек. (Strickler, 1970). По нашим наблюдениям, примерно так же передвигаются *Macrocyclops fuscus*, *M. albidus*, *Acanthocyclops viridis*, *A. vernalis* и виды рода *Mesocyclops*.

Несколько напоминает скачки циклопид и плавание каланид со смешанным типом питания — *Heteroscope saliens* и *H. appendiculata* (Монаков, 1967). Однако их движение осуществляется с помощью одновременно действующих ударов abdomena и вторых антенн. Плавательные ноги при этом вытянуты вперед, а первые антенны широко расставлены. Органом управления служат последние сегменты abdomena с фуркальными ветвями, способные изгибаться в горизонтальной и вертикальной плоскостях. Рачок совершает быстрые скачки в направлении снизу вверх и вперед. После каждого скачка его abdomen медленно опускается и рачок принимает почти вертикальное положение. В то же время эти веслоногие, подобно прочим каланидам, способны ускорять действие вторых антенн и за счет этого создавать ток воды, двигаясь плавно вперед. Однако такой тип движения для них не характерен (рис. 16).

Способ питания хищных копепод (циклопов) описан давно, и большинство авторов относит их к активным хватателям (Dietrich, 1915; Naumann, 1923; Дзюбан, 1937; Рылов, 1948). Охота циклопов хорошо описана Фрайером (Fryer, 1957b). По его мнению, общий характер поведения хищников (имеются в виду непелагические формы) сводится к тому, что они в поисках добычи непрерывно передвигаются над субстратом. Автор при этом отрицает направляющую роль обоняния и зрения и считает, что циклопы реагируют на присутствие добычи, когда последняя находится в непосредственной близости.

Наши исследования пищевого поведения большинства хищников в значительной степени подтвердили выводы Фрайера (Fryer, 1957b). В случае, если циклоп сталкивается с подвижными животными (копеподиты других веслоногих, некоторые кладодеры) и его попытка схватить добычу оканчивается неудачей, он никогда не преследует свою жертву. Реакцией на неудавшееся нападение становятся его более активные движения в месте столкновения. Циклоп начинает интенсивные поиски, быстро передвигаясь по спирали или концентрическими кругами. Основные хватательные органы циклопов — максиллы. Роль мандибул сводится главным образом к разрыванию жертвы на части. Плавательные ноги вытянуты при этом вперед, и их первая пара как бы поддерживает пищевой объект. Схватив добычу, циклоп либо продолжает с ней быстро плавать, либо медленно опускается на дно сосуда и остается в неподвижности. Вторым вариантом на блюдается значительно чаще. Если жертва циклопа примерно одного с ним размера, то она убивается сразу. При схватывании хищником более крупных животных (личинки хирономид олигохет), способных активно сопротивляться, процесс их умерщвле-

ния затягивается. Беспорядочные движения схваченной и прочно удерживаемой жертвы часто привлекают других особей циклопов, которые подключаются к нападению. Нами неоднократно регистрировались случаи, когда несколько циклопов одновременно уничтожали одно значительно более крупное животное.

Механизм питания циклопов описан в работах Н. А. Дзюбана (1937) и Т. М. Мешковой (1953), однако до сих пор нет еще единого мнения о способе приема пищи этими веслоногими. Так, Н. А. Дзюбан (1937) указывает, что *Acanthocyclops viridis* при кормлении дафниями размером до 1.3 мм съедает жертву целиком, а *Macroscyclops albidus* — только ее содержимое. Т. М. Мешкова (1953) в опытах с *Cyclops strenuus* и *Acanthocyclops gigas*, а также Фрайер (Fryer, 1957b), экспериментировавший с *Macroscyclops albidus*, *M. fuscus*, *Acanthocyclops viridis*, утверждают, что у крупной жертвы съедается только ее содержимое, а шкурка остается.

Наши наблюдения показали, что простейшие, мелкие колероватки, ранние науплиальные стадии копепод размерами не выше 150 мкм, крупными циклопами обычно заглатываются целиком. Естественно, размеры заглатываемых животных зависят от размеров консументов. У мелких хищных циклопов максимальные размеры объектов, которые могут быть ими проглочены без предварительного разрывания на части, значительно меньше 100 мкм. Доказательством служат специальные эксперименты по скармливанию веслоногим корацидиев цестод (*Triaenophorus*), в которых установлено, что большинство видов родов (*Cyclops*, *Mesocyclops*, *Acanthocyclops*, *Macroscyclops*) может быть искусственно заражено этим паразитом (Куперман, Монаков, 1972а, 1972б).

Ювинальные стадии клadoцер, ранние копеподитные стадии копепод размером 200—400 мкм, а также олигохеты (тубифициды и наидиды) целиком заглатываются редко. Как правило, они предварительно разрываются на части. У крупных ракообразных и личинок хирономид съедается только содержимое, а покровы остаются.

Способ питания и пищевого поведения хищничающих каланид в общем мало отличается от такового циклопов (Монаков, 1967, 1968; Монаков, Сорокин, 1971а).

Виды рода *Heteroscore* (*H. saliens* и *H. appendiculata*) реагируют на присутствие добычи, когда она находится в непосредственной близости от хищника. В этом случае активность его заметно возрастает. Гетерокопа способна резко изменять направление движения, быстро скользить спиной вниз и описывать в толще воды замкнутые окружности. Широко расставленные антенны I при этом выполняют осязательную функцию. Такая беспорядочность движения, по-видимому, представляет специфическую реакцию на поведение жертвы, которая никогда не уходит от хищника по прямой, а двигается зигзагами, резкими скачками в разных направлениях, как бы дезориентируя преследователя. Подобное явление отмечено для многих беспозвоночных и позвоночных

животных и получило название «протеево поведение» (Humphries, Driver, 1967). У низших раков оно зарегистрировано Маршаллом и Орром (Marschall, Orr, 1955).

Добыча схватывается с помощью максилл и максиллярных ног, вооруженных крепкими шипоподобными щетинками, несущими по краям более мелкие. Быстро перебирая ротовыми конечностями, хищник ориентирует тело схваченного животного, чтобы его голова была направлена к ротовому отверстию. При этом шипики верхней губы придерживают добычу сверху, а концы оперенных щетинок вытянутых вперед плавательных ног прикрывают тело жертвы снизу. Через неопределенные промежутки времени рачок производит быстрые движения мандибулярными пальцами. Очевидно, в это время действуют мандибулы, разрывающие и сминаящие добычу. Роль максилл, эндиты которых вооружены короткими толстыми щетинками, сводится преимущественно к проталкиванию пищевых комков в глотку. Этому способствует периодическое перехватывание тела жертвы вторыми максиллами и максиллярными ногами.

Весь процесс поедания, в зависимости от размера добычи, продолжается от 5 до 30 мин. Жертва, как правило, съедается целиком, остаются лишь кусочки раковинок и конечностей ракообразных. Способ питания *Heterosore* очень напоминает таковой *Acartia clausi*, детально описанный Г. С. Петипа (1959).

### Собиратели

В эту группу входят веслоногие, жизнь которых тесно связана с грунтом или с водной растительностью. Это многие литоральные и придонные *Cyclopoidea* и, по-видимому, большинство *Harpacticoida*. Характер их движения и питания сводится к тому, что животные как бы «пасутся» на субстрате. У некоторых видов особенности поведения настолько специфичны, что заслуживают специального рассмотрения.

*Macrocyclus distinctus* — крупный циклоп, обитающий в прибрежной зоне водоемов, в отличие от двух других видов этого рода — малоподвижная, нехищная форма. Циклопы способны «рассаживаться» на ветвях водных растений, висеть, прикрепившись к поверхностной пленке воды, спиной вниз либо передвигаются медленно по дну короткими толчками с помощью первых антенн и четвертой пары плавательных ног. Обычное положение конечностей при покое следующее: первые антенны широко расставлены в стороны, вторые опущены вниз, плавательные ноги направлены вниз и вперед (рис. 18). В таком положении (оставаясь на месте или медленно передвигаясь) циклопы начинают питаться. В первом случае животные производят плавные удары первыми антеннами вниз назад. Одновременно первая пара плавательных ног действует во встречном направлении. Число таких ударов в минуту колеблется от 60 до 120. При этом создается



очень слабые, с трудом различимые токи воды, несущие пищевые частицы. Через 1.5—2 мин. циклоп производит быстрые загребающие действия челюстями, после чего происходит акт глотания.

При движении циклопа положение его конечностей такое же, как и в состоянии покоя. Плавательные ноги направлены вниз и под небольшим углом вперед и действуют подобно «плугу», однако не зарываясь в грунт. Пищевые частицы (комочки детрита, останки животных), попадающие в пространство, ограниченное щетинками плавательных ног и II антенн, разрываются челюстями и проглатываются.

В отличие от двух других видов этого рода *M. distinctus* не реагирует на присутствие в аквариуме живых беспозвоночных, более того — при столкновении с мелкими ракообразными циклопы ста-

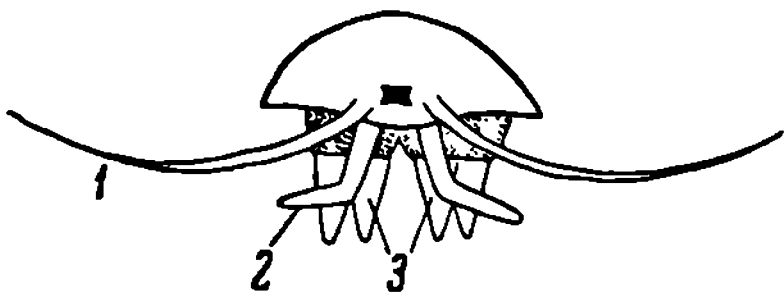


Рис. 18. Схема расположения конечностей *Macrocyclus distinctus*.

1 — первые антенны, 2 — вторые антенны, 3 — плавательные ноги.

раются уйти в сторону. Однако в случае, когда в опытный сосуд вносятся убитые животные, *M. distinctus* активно потребляет их трупы. Факт нападения циклопов этого вида на подвижные объекты был зарегистрирован лишь, когда особи *M. distinctus* перед опытом выдерживались голодными в течение 2—3 суток (Монаков, 1963а).

К «пасущимся» собирателям следует отнести и виды рода *Eucyclops*. По наблюдениям Т. В. Щербиной (1970), *E. serrulatus* передвигается короткими скачками с помощью последовательных ударов 1-й пары плавательных ног. Загребающие движения ротовых конечностей создают слабый ток воды, несущий пищевые частицы вдоль тела рачка. Мелкие объекты (клетки водорослей, простейшие, нематоды размером 350—600 мкм) циклопами заглатываются целиком. Более крупные животные (олигохеты) съедаются по частям, либо используется только их содержимое. В случае когда через разрывы покровов тела жертвы в окружающую воду выделяется полостная жидкость, на это четко реагируют другие особи циклопов и подплывают к питающимся веслоногим (Щербина, 1970).

*Eucyclops macrurus* и *E. macruioides*, активно потребляющие скопления водорослей, отдельные клетки *Scenedesmus* длиной меньше 16 мкм не захватывают. Обычно панцири заглоченных клеток водорослей челюстями циклопов не повреждаются (Fryer, 1957b). Этот же автор наблюдал процесс заглатывания *E. macrurus* нитчатых водорослей. Если их длина превышала длину пищеварительного тракта циклопа, то, попадая в желудок, такая нить сворачивалась в нем клубком, а ее заглатывание продолжалось с помощью мускулистых сокращений пищевода.

Движение мелких литоральных видов рода *Microcyclops* (*M. bicolor*) состоит из очень частых коротких скачков, при этом

абдомен рачков способен изгибаться в горизонтальной плоскости, что создает впечатление ползания по субстрату. Циклопы подолгу могут находиться в состоянии покоя, и лишь при контакте с другими беспозвоночными их активность заметно возрастает, тогда движение *Microscyclops* напоминает плавание других циклопид. Характерной особенностью *M. bicolor*, отличающей его от прочих циклопов, можно считать положение IV пары плавательных ног, которые у этого вида расставлены в стороны от продольной оси тела под углом в 45°.

Циклопы, перемещаясь, тщательно обследуют частицы детрита, стебли водных растений, загребая и схватывая максиллипедами скопления эпифитных водорослей, простейших, коловраток и трупы мелких беспозвоночных.

Веслоногие из подотряда *Harpacticoida* (*Bryocamptus minutus*), подобно циклопам рода *Microscyclops*, держатся у дна, где ползают, опираясь щетинками торакальных ног о частицы грунта. Рачки довольно активны. Их тело способно изгибаться в разных плоскостях, что значительно облегчает движение *B. minutus* среди растительных остатков и иловых частиц. Могут они быстро перемещаться и в толще воды, вращаясь вокруг продольной оси тела, но это не основной тип движения *Bryocamptus*.

При питании рачки передвигаются короткими «перебежками» по субстрату и обследуют комочки детрита. Это типично пасущиеся животные, собирающие пищу на дне водоема и с поверхности подводных субстратов. Вместе с тем *B. minutus* оказались способными потреблять корм, находящийся во взвешенном состоянии. Доказательством этому служат результаты экспериментов, суть которых сводилась к следующему. В 3 сосуда емкостью по 50 мл каждый были отсажены рачки. В качестве корма использовалась *Chlorella*, причем во всех сосудах ее концентрация была одинаковой (около 8 г/м³ в пересчете на биомассу). В первых двух сосудах водоросли находились во взвешенном состоянии, в третьем — в осажденном. Результаты опытов представлены ниже.

№ сосуда	Условия опыта	Число повторностей	$\frac{Ca}{W} \cdot 100$
1	Хлорелла во взвешенном состоянии без детрита . . . . .	4	15.5
2	Хлорелла во взвешенном состоянии с детритом на дне . . . . .	3	8.8
3	Хлорелла в осадке с детритом . .	4	15.5

Как следует из приведенных данных, в первом сосуде отсутствие субстрата заставляло животных активно перемещаться по аквариуму в поисках убежища. Сравнительно высокие индексы усвоения (15.5%) свидетельствуют о том, что рачки, не смотря на необычные условия, оказались способными захватывать клетки, находящиеся во взвешенном состоянии. Во втором сосуде, где условия опыта приближались к естественным, живот

ные концентрировались в слое грунта, а так как основная масса хлореллы находилась в толще воды, то и индексы усвоения у *B. minutus* оказались низкими. Наконец, в третьем аквариуме животные могли использовать водоросли, находящиеся в осадке, и индекс усвоения у них снова возрос.

## СОСТАВ ПИЩИ И ПИЩЕВОЕ ПРЕДПОЧТЕНИЕ

Давая оценку методам изучения питания, мы отмечали, что анализ содержимого кишечника копепод (особенно хищных форм) не всегда может быть достаточным для выявления роли того или иного вида корма в рационе веслоногих. Однако в сочетании с наблюдениями над механизмом питания рачков и данными по усвоению кормовых объектов метод вскрытий может дать общее представление о составе пищи животных в природе. Это прежде всего относится к фильтраторам.

### Фильтраторы

Анализы содержимого 200 кишечника *Eudiaptomus graciloides* и *E. gracilis*, выполненные Л. М. Маловицкой (1962), показали, что в питании этих видов в летний период преобладающую роль играют диатомовые, протококковые водоросли и детрит. Несмотря на способность *E. graciloides* улавливать бактериальные клетки (Вышкварцева, Гутельмахер, 1971) и длительное время существовать в среде, из которой удален фитопланктон (Nauwerck, 1962), значение микрофлоры в питании рачков несущественно. Доказательством этому служат представленные ниже данные Л. М. Маловицкой (1962).

Вид корма	Сырая био- биомасса, мг/л	Вид рачка	$\frac{C_a}{W} \cdot 100$
Синезеленые . . . . .	7.1	<i>E. gracilis</i>	1.3
		<i>E. graciloides</i>	1.1
Диатомовые . . . . .	6.9	<i>E. gracilis</i>	6.8
		<i>E. graciloides</i>	6.0
Протококковые . . . . .	5.6	<i>E. gracilis</i>	7.4
		<i>E. graciloides</i>	6.7
Бактерии . . . . .	6.5	<i>E. gracilis</i>	0.6
		<i>E. graciloides</i>	0.5

Бактерии используются указанными видами каланид в 10 раз слабее, чем водоросли. Низкая способность *E. graciloides* использовать в пищу бактерии ( $\frac{C_a}{W} = 0.7\%$ ) была зарегистрирована и в опытах А. П. Павлютина и А. П. Остапени.

Рассмотренные виды отдают предпочтение мелким планктонным водорослям (Fryer, 1954; Сушня, 1958а, 1959; Gliwicz, 1970), размер клеток которых находится в пределах 4—20 мкм (Богатова, 1965; Weglenska, 1971; Гутельмахер, 1973). Однако это не исключает их способности захватывать более крупные

объекты, размером до 100 мкм, в частности корацидиев *Triacanthophorus* (Куперман, Монаков, 1972а, 1972б), которые при этом не повреждаются челюстями диаптомид.

Имеющиеся в литературе данные о составе пищи других веслоногих фильтраторов также свидетельствуют о преобладающей роли водорослей в их питании. *Epischura baicalensis* отдает предпочтение диатомовым (*Cyclotella*), хотя способна отфильтровывать бактерий при их концентрации не ниже 10 тыс. кл. на 1 мл (Кожова, 1953, 1956). Основную массу содержимого кишечника другого представителя этого семейства — *Eurytemora velox* — составляют различные водоросли (*Staurostrum*, *Closterium*, *Eudorina*, *Pinnularia*, *Melosira*). Однако, как показали специальные опыты (Монаков, Сорокин, 1971а), они могут служить лишь дополнительным источником питания *Eurytemora*, поскольку усваиваются очень плохо. Основной пищей *E. velox* в природе служат мелкие беспозвоночные (простейшие, коловратки, молодь ракообразных), остатки которых в ее кишечниках встречаются реже, чем растительная пища.

Сходный характер питания был зарегистрирован Григерек (Grygierek, 1971) у *Eudiaptomus zachariasii*. По ее наблюдениям, в рационе этого вида доминируют коловратки. С падением их численности в планктоне исследованных прудов *E. zachariasii* переключается на питание водорослями с размерами клеток до 50 мкм.

Пищей *Acanthodiaptomus denticornis* в оз. Севан служит детрит и водоросли, состав которых заметно меняется по сезонам (Мешкова, 1953). Это преимущественно *Oocystis*, *Botriococcus*, *Gloeococcus*, *Ceratium*, *Tribonema*, *Aphanotheca*. По данным И. Б. Богатовой (1965), *A. denticornis* охотнее потребляет водоросли крупного размера, но в то же время способен достаточно эффективно использовать и более мелкие (Монаков, 1973). Значение бактериальной пищи в рационе *A. denticornis* невелико. Индекс усвоения бактерий этим видом по своим значениям (0.6%) не отличается от полученного для *E. gracilis* и *E. graciloides*.

Тем не менее некоторые диаптомиды (*Neutrodiaptomus angustilobus*) способны в равной степени одинаково хорошо использовать и водоросли ( $\frac{C_a}{W} = 53\%$ ) и бактериопланктон ( $\frac{C_a}{W} = 30\%$ ). Так, в оз. Дальнем на Камчатке в первой половине лета основным источником пищи *N. angustilobus* служит *Stephanodiscus* (Павельева, Сорокин, 1971). После отмирания фитопланктона диаптомиды переходят на питание микрофлорой и детритом.

Таким образом, в составе пищи веслоногих-фильтраторов преобладают водоросли, что, однако, не исключает способность каланид отфильтровывать бактериопланктон. Это позволяет считать, что рассмотренные виды производят захват пищевых частиц с определенным выбором, а не механически, как было показано Дитрихом (Dietrich, 1915) и В. М. Рыловым (1930б) в опытах с *Eudiaptomus coeruleus*. Действительно, пищевое предпочтение

веслоногих-фильтраторов ограничено обычно возможностями их ротового аппарата. Однако это не означает, что процесс питания — всего лишь механическая сортировка кормовых объектов. На примере рассмотренных видов мы могли видеть, что не все доступные по размерам частицы используются в равной степени (пример слабого потребления некоторыми диаптомидами бактерий). По-видимому, пресноводным веслоногим-фильтраторам, как многим ветвистоусым (Гаевская, 1949) и морским копеподам (Петипа, 1959; Gauld, 1964), присуща способность выбирать из смеси корма наиболее полноценную пищу.

### Хвататели

Пищевой спектр хищных веслоногих чрезвычайно широк. В природе кормом им служат простейшие, коловратки, планктонные ракообразные, личинки хирономид, олигохеты (Nauman, 1918; Klygh, 1927; Дзюбан, 1939; Lindberg, 1949; Богатова, 1951; Мешкова, 1953; Hintz, 1951; Ruttner, 1953; Fryer, 1957a; Монаков, 1959a, 1963a; Мазепова, 1963; McQueen, 1969; Anderson, 1970; Монаков и Сорокин, 1971a, 1971b).

Обычно содержимое кишечников хватателей представляет собой бесформенную массу с жировыми включениями и остатками беспозвоночных (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Питание *Macrocyclops albidus*, *M. fuscus* и *Acanthocyclops viridis*  
(по материалам вскрытий 350 особей)

Вид корма	Число кишечников, содержащих пищу, %		
	<i>M. albidus</i>	<i>M. fuscus</i>	<i>A. viridis</i>
Неопределяемая бесформенная масса . . . . .	10	28	62.5
Неопределяемые остатки личинок насекомых . . . . .	3	0	4
Ветвистоусые . . . . .	53	38	5
Веслоногие . . . . .	29	34	3
Личинки хирономид . . . . .	11	0	3
Олигохеты . . . . .	22	6	22.5

Сравнив результаты анализа кишечников 3 литоральных видов циклопид,<sup>9</sup> можно видеть, что при кажущемся на первый взгляд однообразии в их пище соотношение отдельных компонентов различно. Так, и *M. albidus*, и *M. fuscus* охотнее всего потребляют ракообразных, а процент желудков *A. viridis*, содер-

<sup>9</sup> Подобное сравнение допустимо, поскольку эти циклопы обладают одинаковым типом питания и собраны в одно и то же время.

жащих эти остатки, не превышал 8. Роль личинок хирономид и олигохет, занимающих значительное место в питании *M. albidus* (33%) и *A. viridis* (25.5%), в питании *M. fuscus* малоощутима (6%). В кишечниках всех трех видов циклопов встречаются водоросли: *Navicula*, *Microcystis*, *Tetrastrum*, *Oocystis*, *Palmella*, *Colacium* и др.

В желудках веслоногих-хватателей, обитающих в пелагиали водоема, совершенно отсутствуют остатки олигохет и личинок хирономид (табл. 5).

Т а б л и ц а   5  
Питание *Heteroscore appendiculata*, *Cyclops vicinus*  
и *Mesocyclops leuckarti*  
(по материалам вскрытий 217 особей)

Вид корма	Число кишечников, содержащих пищу, %		
	<i>H. appendiculata</i>	<i>C. vicinus</i>	<i>M. leuckarti</i>
Неопределяемая бесформенная масса . . . . .	0	81.2	65.4
Планктонные ракообразные	92.6	10.0	34.6
Водорослевые клетки . . .	8.9	8.8	—

Высокий процент кишечников *C. vicinus* и *M. leuckarti*, содержащих неопределяемую бесформенную массу, объясняется механизмом питания этих видов, обычно съедающих лишь содержимое своих жертв. У *H. appendiculata*, как правило, заглатывающей свою добычу по частям, основная масса кишечников содержит остатки ракообразных.

Состав пищи веслоногих во многом определяется составом населения водоема. Об этом свидетельствуют представленные ниже данные вскрытий 100 особей *Heteroscore saliens*.

Вид корма	Число кишечников, содержащих пищу, %	
	22 V	7 VI
Водоросли . . . . .	0	32
Пыльца сосны . . . . .	94	0
Остатки ракообразных . . .	6	35
Личинки хирономид . . . .	0	1
Олигохеты . . . . .	0	12
Пустые кишечники . . . . .	0	20

Первые сборы материала произведены, когда планктон пруда в котором обитала гетерокопа, был чрезвычайно беден (его основу составляла *H. saliens*, единично попадались личиночные стадии циклопид). Через 2 недели в планктоне в массе появилась молодь кладоцер, значительно увеличилась численность копепоидных стадий циклопид, молоди личинок хирономид и мелких наидид.

Почти у всех рачков, отловленных в мае, содержимое кишечника представляло собой неопределяемую массу, основой которой была пыльца сосны. Лишь незначительное количество особей (6%) питалось животной пищей. В массе сосновой пыльцы встречались водоросли (*Cosmarium*, *Staurostrum*).

Через 2 недели картина резко изменилась: пыльца встречалась лишь как дополнение к водорослям, составлявшим основу пищевого комка одной трети вскрытых особей. Число кишечника, содержащих животные остатки, составило почти половину от общего числа питающихся рачков. По-прежнему из водорослей преобладали *Cosmarium* и *Staurostrum*, но встречались также *Scenedesmus*, *Closterium*, *Coelastrum*, *Dictyosphaerium*, *Pediastrum*, *Oedogonium*. Вместе с тем процент непитающихся рачков в этот период достиг 20.

На основании приведенных выше данных можно полагать, что в первом случае интенсивное потребление рачками пыльцы носило вынужденный характер, поскольку планктонная фауна в этот период отсутствовала. Однако активность животных, их интенсивная окраска и наличие в теле жировых включений свидетельствовали о том, что рачки не ощущали недостатка в пище. Не изменилось состояние *H. saliens* и через 2 недели, когда ее популяция приступила к массовому размножению.

На примере рассматриваемых выше веслоногих можно было заметить, что в их кишечниках почти всегда и часто в значительном количестве присутствуют различные водоросли. На это указывалось исследователями (Southern, Gardiner, 1928), некоторыми из которых были сделаны выводы о значительной роли водорослевого корма в питании копепод (Рзаева, 1957). Однако Фрайер (Fryer, 1957b), кормивший циклопов культурой *Scenedesmus* и клетками спирогиры, замечал, что водоросли попадали в пищевод неповрежденными и часто не переваривались.

Впоследствии эксперименты с веслоногими-хватателями подтвердили слабую степень использования ими некоторых водорослей (см. стр. 96), которые для большинства копепод-хватателей могут служить лишь дополнительным источником питания. Тем не менее существует интересное исключение, подтверждающее нашу точку зрения о том, что пищевой спектр и преобладание того или иного корма в питании веслоногих тесно связаны с составом населения водоема и доступностью кормовых объектов. Это исключение касается *Cyclops scutifer* в озерах Камчатки. Большинство видов этого рода типичные хвататели, у которых животная пища преобладает (Дзюбан, 1937; Мазепова, 1963; Nauwerck, 1963; Монаков, Пугачева, 1971; Монаков, Сорокин, 1971b). Между тем, по наблюдениям И. А. Носовой (1972), основную массу содержимого кишечника *C. scutifer* из оз. Курильское составляет *Melosira italica* — преобладающая форма фитопланктона. Опыты И. А. Носовой (1972) по длительному (до 6.5 месяцев) выращиванию *Cyclops scutifer* на культуре мелозиры показали,



что рачки на этом корме нормально развиваются и созревают. Оказалось, что *Melosira* усваивается *C. scutifer* значительно лучше некоторых других форм естественного фитопланктона Курильского озера. Индекс усвоения этой водоросли циклопами достигал 51% (Монаков и др., 1972).

Переход на питание фитопланктоном у *C. scutifer* связан с особенностями данного озера. В этом водоеме набор планктонных беспозвоночных ограничен весьма немногочисленной *Daphnia longiremis*<sup>10</sup> и несколькими видами коловраток (Носова, 1968). Дафниды, как правило, вообще слабо используются циклопами в качестве пищи. Наиболее доступным кормовым объектом *Cyclops* остается фитопланктон, в частности *Melosira*, численность и биомасса которой в озере достаточно высока и постоянна. Преобладание в рационе этого вида растительной пищи не исключает его способности хищничать. Процент встречаемости животных остатков в кишечниках *C. scutifer* из оз. Курильское иногда достигает 12 (Носова, 1972).

Этот же вид циклопа в оз. Дальнем (Камчатка) на стадии копеподитов питается фитопланктоном (*Stephanodiscus*), а по достижении половозрелости переходит на питание простейшими и коловратками, в массе появляющимися после отмирания фитопланктона (Павельева, Сорокин, 1971).

Таким образом, состав пищи веслоногих-хватателей весьма разнообразен. У большинства рассмотренных видов преобладает корм животного происхождения, среди которого выделяются наиболее предпочитаемые формы. Последние достаточно четко выявляются в экспериментах (табл. 6), когда веслоногим-хватаателям предлагается в различных сочетаниях животный корм. По истечении определенного промежутка времени производится подсчет оставшихся в живых организмов. Оказалось, что в опытах, где все виды корма были в равной мере доступны хищникам, что достигалось сознательной искусственностью эксперимента (I серия — опытные сосуды лишены растительности и слоя грунта), циклопы отдают предпочтение *Polyphemus pediculus*. Меньше потребляются олигохеты и почти совсем не используются *Daphnia* и личинки хирономид. Изменившиеся условия опыта (II серия — сосуды с растительностью) мало сказались на характере питания *A. viridis*. По-прежнему интенсивнее всего потреблялись *Polyphemus*, несколько снизилось потребление олигохет и совершенно нетронутыми оказались личинки хирономид, быстро прячущиеся в грунт.

Малоподвижные тубифициды и полифемиды концентрируются в определенных участках аквариума, что значительно облегчает охоту циклопов. Тем самым избирательное потребление этого корма объясняется его большей доступностью.

---

<sup>10</sup> В планктоне Курильского озера отсутствуют каланиды, играющие существенную роль в питании *C. scutifer* в оз. Дальнем.

Т а б л и ц а   6  
Пищевое предпочтение *Acanthocyclops viridis*

Вид корма	Количество заданных особей	I серия			II серия		
		из них съедено					
<i>Polyphemus pediculus</i> . .	25	25	22	22	19	25	21
<i>Daphnia longispina</i> . . .	25	1	1	1	2	5	0
<i>Tubifex tubifex</i> . . . . .	10	4	4	3	2	2	4
<i>Paratendipes albimanus</i>	10	0	0	2	0	0	0

Подобные опыты были выполнены с *Macroscyclops albidus*, *M. fuscus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops vicinus*, *Heteroscore saliens* (Монаков, 1959а, 1959б, 1963а, 1968а). Этим животным предлагался в различных сочетаниях следующий корм.

Вид корма	Длина, мм
<i>Daphnia longispina</i> . . . . .	0.7—0.9
<i>D. pulex</i> . . . . .	1.1—1.3
<i>Bosmina coregoni</i> . . . . .	0.5—0.7
<i>B. longirostris</i> . . . . .	0.3—0.4
<i>Alona</i> sp. . . . .	0.3—0.4
<i>Scapholeberis mucronata</i> . . . . .	0.5—0.7
<i>Simocephalus</i> sp. . . . .	—
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> . . . . .	—
<i>Chydorus sphaericus</i> . . . . .	—
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> . . . . .	0.7—0.9
<i>Polyphemus pediculus</i> . . . . .	1.1—1.3
<i>Eudiaptomus gracilis</i> . . . . .	1.7—1.9
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i> . . . . .	1.9—2.1
Копеподиты <i>Calanoida</i> . . . . .	1.5—1.7
<i>Conochilus unicornis</i> . . . . .	—
<i>Euchlanis dilatata</i> . . . . .	—
<i>Stylaria</i> sp. . . . .	5
<i>Tubifex tubifex</i> . . . . .	7
<i>Paratendipes albimanus</i> . . . . .	—
<i>Tendipes plumosus</i> . . . . .	3—5
<i>Ephemeroptera</i> larvae . . . . .	3—5

Оказалось, что, кроме хидорид (*Chydorus sphaericus*, *Alona* sp.), обладающих прочными хитиновыми покровами, все предложенные виды корма потребляются веслоногими в той или иной степени. Однако для всех рассмотренных видов копепод явно предпочитаемой пищей оказались полифемиды.

Литоральные виды циклопов (*Macroscyclops fuscus*, *M. albidus*), кроме *Polyphemus*, охотно используют более мелких и менее

подвижных животных (коловраток, молодь дафнид и копепод, олигохет и ранние стадии личинок хирономид). Крупные диаптомиды, *Daphnia pulex*, личинки поденок потребляются циклопами значительно хуже: дафнии из-за относительно прочных раковин, диаптомиды и личинки *Ephemeroptera* — как наиболее подвижные.

Планктонные *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*, а также *Heteroscore saliens*, помимо излюбленной пищи, — полифемид, охотно потребляют мелких кладоцер (*Diaphanosoma*, *Bosmina*), копеподитов циклопид, коловраток. Личиночные стадии и половозрелые особи *Calanoida* используются хищниками в слабой степени.

Каннибализм среди копепод одного возраста наблюдается редко, даже при их высокой концентрации. Однако при содержании в одном сосуде разновозрастной популяции хищников молодые стадии часто становятся жертвами более старших.

Таким образом, пищевое предпочтение хищных веслоногих хватателей в значительной степени определяется доступностью жертвы — ее размерами, подвижностью и прочностью покровов тела. Обычно веслоногие предпочитают формы с нежными покровами тела, отличающиеся меньшей подвижностью. При одном сочетании корма (например, *Tubifex* и *Polyphemus*) копеподы выбирают более мелкие объекты, при другом (*Tubifex* и *Chydorus*) решающее значение приобретает прочность покровов.

### Собиратели

Состав пищи «пасущихся» собирателей определить по данным вскрытий практически невозможно. Ниже представлены результаты вскрытий 230 особей циклопид.

Вид корма	Число кишечников, содержащих пищу, ‰		
	<i>M. distinctus</i>	<i>M. bicolor</i>	<i>E. serrulatus</i>
Неовределенная масса . . . .	97	94.5	85
Остатки коловраток . . . .	0	5.4	0
Остатки олигохет . . . . .	3	0	0
Водорослевые клетки . . . .	—	—	15

Можно видеть, что в 85—97% случаев содержимое их кишечников представлено бесформенной массой различных оттенков с жировыми включениями и водорослевыми клетками. Вероятно, поэтому Фрайер (Fryer, 1957a), по данным анализов желудков циклопов рода *Euscyclops*, пришел к выводу о преобладании растительной пищи в рационе *E. macrurus* и *E. macruioides*, между тем виды рода *Euscyclops*, по нашим наблюдениям, хорошо используют и животную пищу. Лишь непосредственные наблюдения над механизмом питания в сочетании с экспериментами, выясняющими пищевую ценность различных кормовых объектов, позволяют

Т а б л и ц а 7

Качественная характеристика питания *Coepoda* (*Calanoida*)

Вид рачка	Преобладающая пища	Литературный источник
ФИЛЬТРАТОРЫ		
альгофаги,	детритофаги,	бактериофаги
<i>Eudaptomus gracilis</i> (Sars)	Водоросли, детрит	Груер, 1954; Nauwerck, 1959; Маловицкая, 1962
<i>E. graciloides</i> (Lill.)	То же	Сущеня, 1958а, 1959; Маловицкая, 1962
<i>E. coeruleus</i> (Fischer)	Детрит, водоросли	Рылов, 1930б; Богатова, 1965
<i>Acanthodaptomus denticornis</i> (Wierzejski)	Водоросли	Мешкова, 1953; Монаков, 1971
<i>Neutrodaptomus angustilobus</i> Sars	Водоросли, бактерии	Павельева, Сорокин, 1971
<i>Diaptomus laticeps</i> Sars	Водоросли	Груер, 1954
<i>Epischura baicalensis</i> Sars	Водоросли, бактерии	Кожова, 1953, 1956; Черепанов, 1967
зоофаги		
<i>Eudaptomus zachariasi</i> (Poppe)	Водоросли, <i>Rotatoria</i>	Grygierek, 1971
<i>Eurytemora velox</i> (Lill.)	<i>Protozoa</i> , <i>Rotatoria</i> , водоросли	Монаков, Сорокин, 1971а
СМЕШАННЫЙ		
зоофаги		
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars	<i>Crustacea</i> , <i>Rotatoria</i> , водоросли	Монаков, 1967; Монаков, Сорокин, 1971а
<i>H. saliens</i> Lill.	То же	Монаков, 1968а
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i> (Marenzeller)	<i>Crustacea</i> , <i>Rotatoria</i> , водоросли, бактерии	Монаков, Сорокин, 1971а
<i>Diaptomus arcticus</i> March.	<i>Rotatoria</i> , <i>Crustacea</i>	Anderson, 1970
<i>D. nevadensis</i> Light	То же	» »
<i>D. shoshone</i> Forbes	» »	» »

выявить состав пищи этих веслоногих в природе. Рассматриваемые виды — типичные эврифаги, причем в питании *Macrocyclops distinctus* преобладают детрит и отмершие животные, *Microcyclops bicolor* — детрит, простейшие и мелкие коловратки (примерно то же самое входит и в рацион гарпактицид — *Bryocamptus minutus*). В питании *Eucyclops serrulatus* преобладает пища животного происхождения (Щербина, 1970). Специально проведенные опыты показали, что *E. serrulatus*, подобно хищным веслоногим, отдает предпочтение животным с нежными покровами тела. Так,

в 2 сериях опытов с 4 повторностями в каждом из 3 видов предложенного корма *E. serrulatus* выбирал *Polyphemus pediculus*.<sup>11</sup> Вместе с тем этот же вид циклопа способен с достаточной эффективностью использовать и некоторую растительную пищу, в частности клетки диатомей. По-видимому, как и у хищных веслоногих, преобладание того или иного вида пищи в рационе связано с ее наличием в водоеме. Прежде всего используется корм, находящийся в изобилии.

---

Мы рассмотрели типы питания и состав пищи массовых видов копепод. На основании полученных данных рассмотренные виды по типу питания следует разделить на фильтраторов, хватателей и собирателей. Кроме того, существуют виды со смешанным типом питания (табл. 7, 8).

В группу фильтраторов нами объединяются веслоногие, ротовой аппарат которых способен либо отфильтровывать пищевые частицы, либо осуществлять их подгон к ротовому отверстию (многие диаптомиды и некоторые темориды).

К группе хватателей относятся веслоногие, не способные отфильтровывать пищевые частицы и создавать токи воды, приносящие пищу животным (большинство планктонных и литоральных циклопид, ведущих хищный образ жизни). Мы сознательно заменили термин «хищник» на слово «хвататель», поскольку классифицируем копепод по способам приема пищи, а термин «хищник» — понятие более общее.

В группу собирателей входят веслоногие, близкие по способу добывания пищи к активным хватателям, но виды, входящие в нее, специфичны по своей экологии (преимущественно литоральные и фитофильные циклопиды и придонные гарпактициды).

В группу копепод со смешанным типом питания мы отнесли каланид, способных отфильтровывать взвешенные частицы, но у которых при питании преобладает активный захват подвижных объектов.

В каждой из перечисленных групп (табл. 7, 8) по характеру преобладающей в рационе пищи можно выделить: 1) зоофагов, питающихся живыми беспозвоночными, 2) альгофагов, в рационе которых преобладают водоросли, 3) бактериофагов, питающихся бактериями, 4) детритофагов, использующих в качестве пищи детрит, 5) некрофагов, питающихся трупами животных.

При этом нужно помнить, что подобное разделение в известной мере условно, оно указывает лишь на преобладание определенного вида корма в рационе копепод, характеризующихся вообще высокой степенью пластичности питания.

---

<sup>11</sup> Опыты были выполнены Т. И. Добрыниной.

Т а б л и ц а 8  
 Качественная характеристика питания *Copepoda* (*Cyclopoida*,  
*Harpacticoida*)

Вид рачка	Преобладающая пища	Литературный источник
<b>ХВАТАТЕЛИ</b> з о о ф а г и		
<i>Macrocyclus fuscus</i> (Jur.)	<i>Crustacea, Oligochaeta</i>	Фруер, 1957а; Монаков, 1963а
<i>M. albidus</i> (Jur.)	» »	Дзюбан, 1937; Фруер, 1957а; Монаков, 1963а
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer	<i>Crustacea, Protozoa</i>	Богатова, 1951; Мешкова, 1953; Nauwerck, 1963
<i>C. kolensis</i> Lill.	» »	Мазепова, 1963; Монаков, 1973
<i>C. vicinus</i> Uljan.	» »	Монаков, Пугачева, 1971
<i>C. insignis</i> Claus	<i>Crustacea</i>	Дзюбан, 1937
<i>Acanthocyclops viridis</i> (Jur.)	<i>Oligochaeta, Crustacea, Protozoa</i>	Дзюбан, 1937; Богатова, 1951; Фруер, 1957а; Монаков, 1959а; Smyly, 1971
<i>A. vernalis</i> (Fischer)	<i>Crustacea, Protozoa</i>	Дзюбан, 1937; Anderson, 1970; Монаков, 1973
<i>A. gigas</i> (Claus)	<i>Crustacea</i>	Мешкова, 1953
<i>A. bicuspidatus thomasi</i> Forbes	»	McQueen, 1969; Anderson, 1970
<i>Mesocyclops leuckartii</i> Claus	<i>Crustacea, Protozoa</i>	Монаков, 1959б; Монаков, Сорокин, 1959б, 1971б; Nauwerck, 1963
<i>M. oithonoides</i> Sars	<i>Protozoa, молодь Crustacea</i>	Монаков, Сорокин, 1971б; Монаков, 1973
<i>M. crassus</i> (Fischer)	То же	Монаков (собственные данные)
<b>Ф И Т О Ф А Г И</b>		
<i>Cyclops scutifer</i> Sars *	<i>Stephanodiscus, Melosira, Protozoa, Rotatoria</i>	Павельева, Сорокин, 1971; Монаков и др., 1972
<b>СОБИРАТЕЛИ</b> э в р и ф а г и		
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	<i>Protozoa, Crustacea водоросли</i>	Auvray, Dussart, 1967, Щербина, 1970; сообщение Добрыниной
<i>E. macruioides</i> (Lill.)	<i>Protozoa, водоросли</i>	Фруер, 1957а; Монаков, 1973

Т а б л и ц а 8 (продолжение)

Вид рачка	Преобладающая пища	Литературный источник
<i>E. macrurus</i> (Sars) <i>Microcyclops bicolor</i> Sars	Водоросли Детрит, <i>Protozoa</i> , <i>Rotatoria</i> , трупы животных	Груег, 1957а Монаков, 1973
<i>Bryocamptus minutus</i> (Claus)	Детрит, трупы животных, <i>Protozoa</i>	Монаков, Павельева, 1971
д е т р и т о ф а г и		
<i>Macrocyclops distinctus</i> (Rich)	Детрит, трупы животных	Монаков, 1963а

\* Данные относятся к оз. Курильское (Камчатка).

### ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ЛИЧИНОЧНЫХ СТАДИЙ

Движение и механизм питания личинок пресноводных копепоид специально исследовались Шторхом (Storch, 1928), который пришел к важному выводу об отсутствии существенных различий в механизме питания взрослых веслоногих и их личиночных стадий. Позднее на примере морских *Copepoda* этот вывод был подтвержден исследованиями Маршалла и Орра (Marschall, Orr, 1956), Петипа (1959, 1967а) и Голда (Gauld, 1959).

По мнению Шторха (Storch, 1928), характер движения и питания науплиальных стадий достаточно специфичен для каждого из подотрядов *Copepoda*.

#### Фильтраторы

На примере *Eudiaptomus gracilis* Шторх показал, что движение науплиев может осуществляться двумя способами. В первом случае быстрая вибрация вторых антенн и мандибул вызывает слабый ток воды и придает рачку медленное движение. Первые антенны при этом вытянуты вперед и почти неподвижны. Такое плавное скольжение характерно для науплиальных стадий и других каланид и наблюдалось нами у *Acanthodiaptomus dentis* и *Hemidiaptomus amblyodon*. Науплиальные стадии указанных видов двигаются со скоростью 0.2—0.4 см сек. Примерно с такой же скоростью (0.33 см сек.) скользят науплии *Calanus* (Петипа, 1967а).

Второй тип движения — резкие скачки осуществляет одновременно ударами всех 3 конечностей, действуя спереди назад. Личинки некоторых морских каланид способны развивать значительную скорость до 24 см сек (Петипа 1967а).



Питание науплиев происходит при их плавном скольжении. Имеющиеся в литературе сведения о механизме захвата пищевых частиц довольно противоречивы. Последнее, вероятно, объясняется тем, что авторы сравнивают результаты наблюдений, выполненных на разных объектах. Так, Шторх (Storch, 1928) и Л. М. Маловицкая (1962) в опытах по питанию науплиальных стадий *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* наблюдали, как в результате быстрых вибрирующих ударов антенн II и мандибул создаются 2 тока воды. Один из них, действующий в направлении спереди назад, проходит между вторыми антеннами и мандибулами и второй — так называемый обратный ток — идет позади мандибул во встречном направлении. Пищевые частицы удерживаются фильтрующей стенкой, образованной густо оперенными щетинками базальных члеников вторых антенн и мандибул.

В наших наблюдениях над захватом пищи науплиальными стадиями *Acanthodiaptomus denticornis* и *Hemidiaptomus amblyodon* не было замечено обратного тока. Процесс питания личинок этих видов по существу не отличается от такового науплиев морских копепод рода *Calanus*, описанного Голдом (Gauld, 1959) и Петипа (1967а). В общих чертах, по наблюдениям этих авторов, процесс захвата пищи науплиальными стадиями сводится к следующему. При медленном движении личинки вперед за счет вибрации вторых антенн и мандибул создаются токи воды во встречном направлении, которые спереди образуют U-образное пространство. Пищевые частицы, вовлекаемые током воды, проносятся быстро назад и вниз, наружу от тела. В определенные моменты вибрации щетинки вентрального края обеих мандибул встречаются в середине и образуют позади рта вентральную корзину. Когда пищевые частицы попадают в сферу действия мандибул, они несутся назад, внутрь, и запираются вентральной корзиной сзади. Голд предполагает, что мандибулы слабо изгибаются и частицы перемещаются в зону непосредственно позади рта, откуда они с помощью последовательных ударов вторых антенн и мандибул проталкиваются в рот. Наши наблюдения над захватом клеток *Chlorella* объемом 6—30 мкм<sup>3</sup> науплиальными стадиями *Hemidiaptomus amblyodon* показали, что уже через 5—7 мин. в кишечниках науплиев появляются скопления этих водорослей.

О составе пищи науплиальных стадий пресноводных веслоногих-фильтраторов известно немного. Т. М. Мешкова (1953), изучавшая содержимое кишечника *Acanthodiaptomus denticornis*, *Arctodiaptomus bacillifer* и *A. spinosus*, считает, что основным источником питания указанных видов в оз. Севан служит детрит. Л. М. Маловицкая и Ю. И. Сорокин (1961а, 1961б) в опытах с науплиальными стадиями *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* показали, что последние способны в слабой степени использовать и бактериопланктон, однако отдают предпочтение протококковым водорослям (*Scenedesmus*).

Переход из науплиальной в копеподитную стадию сопровождается существенными изменениями морфологии ротового аппарата веслоногих. Функция отдельных конечностей и механизм питания копеподитов заметно усложняются, хотя в принципе остаются прежними. По нашим наблюдениям, способ добывания корма копеподитными стадиями *Acanthodiaptomus denticornis* практически не отличается от такового половозрелых особей. Мало меняется и характер питания (состав пищи); нижний размерный предел пищевых частиц, которые могут быть отфильтрованы рачками, остается прежним (2—3 мкм), а верхний — заметно увеличивается — до 100 мкм.

### Хвататели

Характер плаванья науплиальных стадий хватателей-циклопид представляет собой серию последовательных скачков, осуществляемых одновременными ударами назад всех 3 пар конечностей. После небольшого периода покоя, когда личинка как бы висит в толще воды, широко расставив первые и вторые антенны и мандибулы, следует новая серия ударов конечностями и рачок перемещается. Антенны II и мандибулы не производят быстрой вибрации подобно конечностям науплиальных стадий фильтраторов. Это сказывается и на характере питания науплиусов-циклопид, ротовой аппарат которых работает не ритмично и не вызывает постоянного тока воды, приносящего пищу животным.

Шторх (Storch, 1928) наблюдал захват мелких частиц науплиальными стадиями *Cyclops strenuus*. По его данным, при движении рачка вперед одновременно действуют мандибулы в направлении поля, ограниченного щетинками верхней губы. Пищевые объекты при этом задерживаются густо оперенными щетинками, расположенными на треугольных пластинках эндоподитов мандибул, и продвигаются в ротовое отверстие действием сильных крючков вторых антенн (рис. 19). Наши наблюдения над характером питания III—IV стадий *Macrocyclops albidus*, *M. fuscus*, *Mesocyclops leuckarti* и *Ac. viridis* не выявили существенных отличий от способа, описанного Шторхом, однако личинки рода *Macrocyclops* оказались также способными активно схватывать относительно крупных простейших (Монаков, 1963а). Науплиус *Macrocyclops* реагирует на присутствие добычи, когда последняя находится в непосредственной близости от него, и быстрым скачком перемещается в ее сторону, ориентируя свое тело так, чтобы жертва оказывалась под ротовым отверстием. С помощью одновременно действующих в направлении рта мандибул и крючков вторых антенн добыча схватывается и проталкивается под губу, после чего заглатывается. Если жертва крупнее ротового отверстия, она отбрасывается мандибулами в сторону.

Имеющиеся сведения о составе пищи науплиальных стадий веслоногих-хватателей сводятся к отдельным указаниям на то, что они питаются простейшими и бактериями (Coker, 1933; Ду

кина, 1956; Metzler, 1957; Монаков, Сорокин, 1960б; Мазепова, 1963). Способность науплиальных стадий циклопид использовать в качестве пищи простейших подтвердилась специальными наблюдениями над механизмом питания личинок и опытами по их выращиванию на культурах инфузорий (Монаков, 1958а, 1958б; Кле-

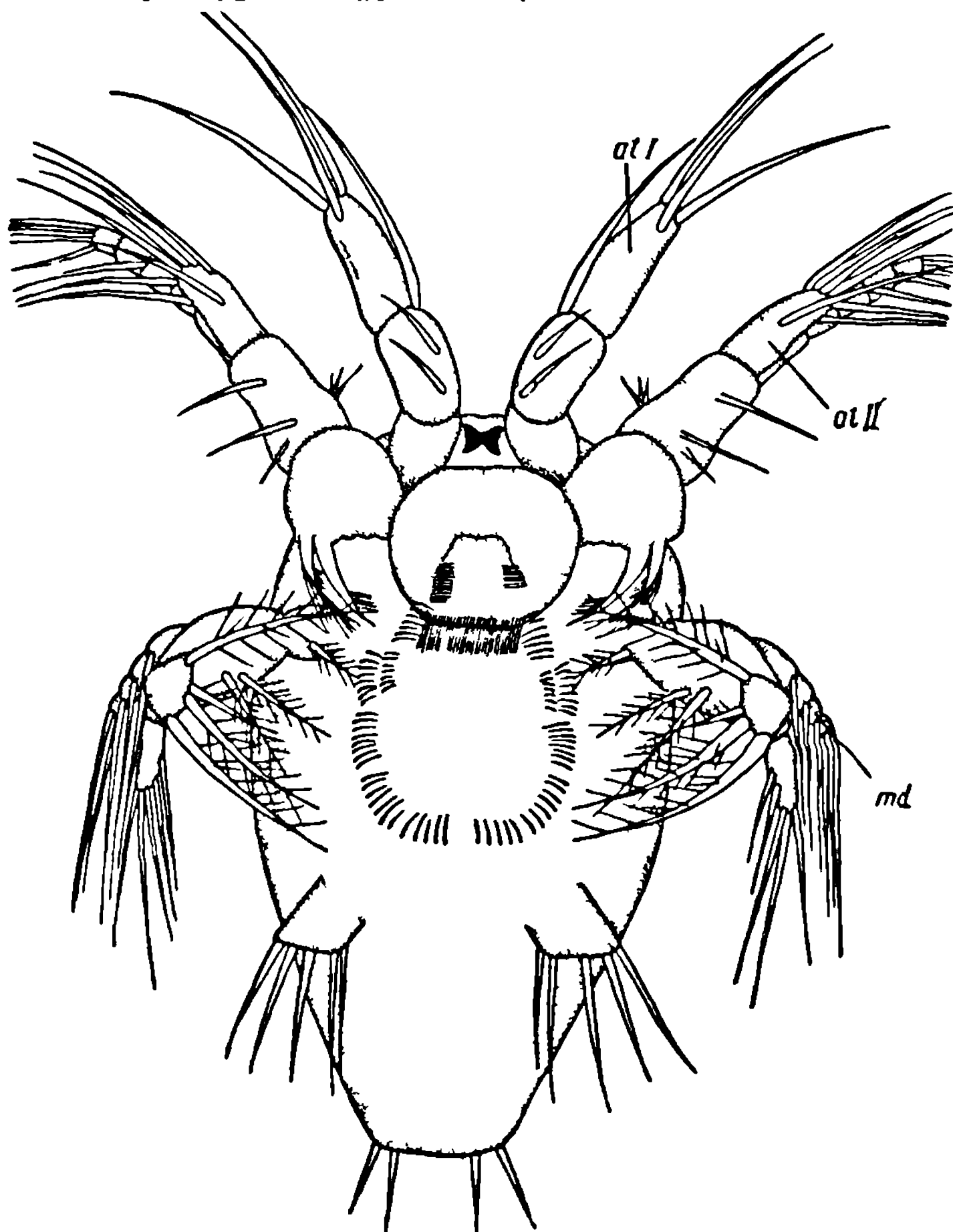


Рис. 19. Науплиус *Cyclops strenuus* (по: Storch, 1928).

at I — I антенны, at II — II антенны, md — мандибулы.

ковскии, Шушкина, 1966). Оставалось неясным, способны ли науплиальные стадии циклопов улавливать отдельные бактериальные и водорослевые клетки. С этой целью была выполнена серия экспериментов (табл. 9). Приводимые данные свидетельствуют о том, что науплиальные стадии циклопид способны использовать в качестве пищи естественную микрофлору, детрит, водоросли и простейших. Размерные границы доступных к захвату частиц лежат в пределах 2—40 мкм.

Т а б л и ц а 9

Питание науплиальных стадий циклопов при 18—20°

Вид рачка	Вид корма	Число пов- торностей	$C_a$ , мкг С в сут- ки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , °
<i>Cyclops vicinus</i> ( $W=0.4$ мкгС)	Chlorella . . . . .	3	$0.0004 \pm 0.000$	0.1
	Scenedesmus . . . . .	3	$0.0044 \pm 0.0004$	1.1
	Staurostrum . . . . .	3	$0.0002 \pm 0.0000$	0.05
	Diatoma . . . . .	3	$0.0162 \pm 0.0024$	4.16
	Бактерии . . . . .	3	$0.0085 \pm 0.0006$	2.1
	Детрит из элодеи . . . . .	3	$0.0061 \pm 0.0014$	1.5
	<i>Paramecium</i> . . . . .	3	$0.0163 \pm 0.0027$	4.6
<i>Eucyclops serrulatus</i> ( $W=0.32$ мкгС)	Staurostrum . . . . .	3	$0.017 \pm 0.003$	5.2
	Diatoma . . . . .	3	$0.030 \pm 0.015$	9.1
	Бактерии . . . . .	3	$0.036 \pm 0.006$	11.1
	Детрит из элодеи . . . . .	3	$0.037 \pm 0.005$	11.6
	<i>Paramecium</i> . . . . .	3	$0.010 \pm 0.001$	2.7

Примечание. Сырая биомасса водорослей 4 мг/л, концентрация бактерий  $10^6$  экз./мл, простейших — 2500 экз./мл.

### Собиратели

Характер движения и питания науплиальных стадий веслоногих собирателей довольно специфичен. Пищевое поведение личинок копепод подотряда *Cyclopoidea* (*Macrocyclus distinctus*,

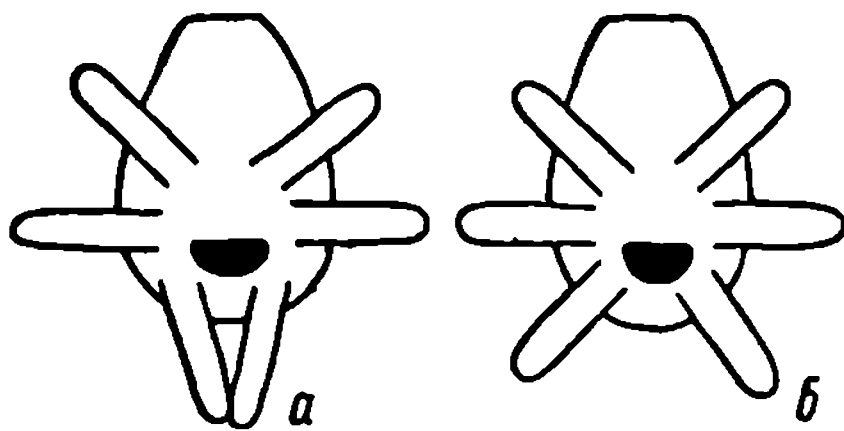


Рис. 20. Схема расположения конечностей науплиусов циклопов рода *Macrocyclus*.

б *M. fuscus*, а *M. distinctus*.

*Eucyclops serrulatus*) напоминает таковое науплиальных стадий веслоногих-хватателей родов *Cyclops* и *Mesocyclops*. Однако для науплиев *Macrocyclus distinctus* характерны более частые удары конечностями, с помощью которых они совершают короткие «пербежки» и затем подолгу остаются в состоянии покоя. В этот период они хорошо отличимы от науплиальных стадий других видов этого рода по положению первых антенн. У хватателей *Macrocyclus fuscus* и *M. albidus* они вытянуты вперед и значительно

расходятся, у собирателей *M. distinctus* — первые антенны плотно соприкасаются друг с другом (рис. 20). Личинки *M. distinctus* менее активны, чем науплии 2 других видов, и отдают предпочтение частицам меньшего размера.

Науплиальные стадии весловогих подотряда *Harpacticoida* — *Camptocamptus* (Claus, 1858), *Bryocamptus* (Монаков, Павельева, 1971) в отличие от других личинок копепод ведут ползающий образ жизни. Перемещаясь по поверхности грунта, они активно собирают пищу — отдельные скопления водорослей, комочки детрита, простейших.

## КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИТАНИЯ

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИТАНИЯ <sup>12</sup>

Скорость фильтрации и величина суточного потребления  
корма при стабильных условиях эксперимента

## Фильтраторы

В настоящее время по фильтрационному питанию ракообразных, главным образом *Cladocera* и морских *Copepoda*, накоплен значительный фактический материал. Получены данные по зависимости скорости фильтрации от концентрации пищи (Ryther, 1954; Сущеня, 1958б, 1963; Монаков, Сорокин, 1960а, 1960б, 1961; Rigler, 1961; McMahon, Rigler, 1963; Mullin, 1963; Adams, Steele, 1966; Богатова, 1966; Наг, 1967; Иванова, 1970а, 1970б), ее качества (Burns, 1968; Richman, Rogers, 1969) и внешних факторов — температуры, рН, освещенности (Иванова, 1965; McMahon, 1965; Burns, Rigler, 1967; Иванова, 1969, 1970а, 1970б; Иванова, Клековский, 1969). Между тем данные по скорости фильтрации пресноводных копепод ограничены лишь единичными работами по питанию нескольких видов диаптомид. У последних при температуре 15—20° и при относительно стабильной концентрации водорослей скорость фильтрации выражается цифрами одного порядка — 2—3 мл/экз. в сутки (табл. 10). Лишь в опытах Ю. С. Беляцкой (1959) по питанию *Eudiaptomus graciloides* бактериопланктоном были зарегистрированы более высокие цифры (до 35 мл/экз. в сутки).

Величины относительных среднесуточных рационов каланид-фильтраторов, полученные при стандартных условиях эксперимента (температуре 15—20° и концентрации пищи, близкой к естественной) также колеблются незначительно (от 34 до 69% от веса тела) — и в среднем составляют около 48% (табл. 11). Приводимые данные суточных рационов фильтраторов близки к расчетным величинам, вычисленным по интенсивности дыхания рачков.

Суточная ритмика питания пресноводных фильтраторов, хотя и наблюдается в природе, тем не менее выражена не так четко как у морских копепод. По нашим наблюдениям, степень наполно

<sup>12</sup> В дальнейшем под интенсивностью и эффективностью питания автор понимает характеристику процесса как такового, а не показатели

Т а б л и ц а    10  
Скорость фильтрации *Calanoida* при 15—20°

Вид рачка	Вид корма	Концент- рация, тыс. кл. на 1 мл	Скорость фильтра- ции, мл экз. в сут- ки	Литературный источник
<i>Eudiaptomus gracilis</i> + <i>E. graciloides</i>	Chlorococcum	24	1.92	Маловицкая, Сорокин, 1961a
<i>E. graciloides</i>	Фитопланктон	Естест- венная	0.2—2.6	Nauwerck, 1959
<i>E. gracilis</i>	Chlorella	27	2.4	Kibby, 1971
	Scenedesmus		1.32	
	Diplosphaeria		2.54	
	Ankistrodesmus		2.45	
	Nitzschia		1.96	
	Естественный фи- топланктон	Естест- венная	2.08	
<i>Diaptomus oregonensis</i>	Chlorella	20	1.33	McQueen, 1970
	Ochromonas		1.68	
	Chlamydomonas		1.43	
	Cryptomonas		1.07	
	Chlorella + Chla- mydomonas	1.5—25	1.5	Richman, 1966
<i>D. siciloides</i>	Chlamydomonas + Pandorina	—	2.0	Comita, 1964

ния кишечника *Acanthodiaptomus denticornis* в ночное время несколько ниже, чем днем. *Epischura baicalensis* в оз. Байкал также питается круглосуточно, однако максимальная степень наполнения ее кишечника зарегистрирована в светлое время суток, ночью интенсивность питания рачков снижается (Черепанов, 1967). В то же время у обитающего в мелких водоемах Индии *Rhinediaptomus indicus* пищевая активность заметно возрастает в темное время суток (Singh, 1972).

### Хвататели и собиратели

Интенсивность питания веслоногих, относящихся к этим группам, исследовалась более полно. В табл. 11 представлены данные суточных рационов копепод при питании различным кормом. Их показатели у отдельных видов колеблются в небольших пределах и в среднем составляют около 50% от веса тела. В ряде случаев расчетные величины суточных рационов, вычисленные по интенсивности дыхания копепод (особенно у крупных хищных форм), оказались несколько выше цифр, полученных в эксперименте (табл. 11).



Суточное потребление корма веслоногими рачками при 15—20° в концентрации пищи, близкой к естественной

Вид рачка	Вес, мг	Вид корма	Среднесуточный рацион, % от веса тела		Литературный источник
			эксперимен- тальный	расчет- ный	
<i>Macrocyclus albidus</i>	0.150	<i>Daphnia longispina</i>	86.0	39.4	Монаков, 1963а
<i>M. albidus</i>	0.250	<i>Paramecium</i> sp.	50.0	34.8	Клековский, Шупкина, 1966
<i>M. fuscus</i>	0.200	<i>Daphnia longispina</i> <i>Tubifex tubifex</i>	33.0 74.0	53.5 36.6	Монаков, 1963а
<i>Eucyclops seggii</i>	0.050	Личинки <i>Chironomidae</i> <i>Ceriodaphnia</i> sp. Молодь <i>Polyphemus</i> sp.	13.0 30.0 51.5	49.9	По сообщению Добрыниной
<i>Cyclops vicinus</i>	0.070	<i>Ceriodaphnia</i> sp. <i>Eudiaptomus</i> sp. <i>Polyphemus pediculus</i>	11.4 20.0 80.0	46.3	Монаков, Пугачева, 1971
<i>C. strenuus</i>	0.080	<i>Paramecium</i> sp.	26.8	44.9	Богатова, 1951
<i>C. scutiger</i>	0.025 0.015	<i>Stephanodiscus</i> sp. Протококковые водоросли	37.0 64.9	76.1 86.0	Павельева, Сорокин, 1971; Монаков и др., 1972
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	0.130	<i>Daphnia longispina</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Diaphanosoma brachyurum</i> <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> <i>Paramecium</i> sp.	53.0 53.0 50.0 96.0 11.4	37.4	Монаков, Сорокин, 1959 Богатова, 1951

Т а б л и ц а 11 (продолжение)

Вид рачка	Вес, мг	Вид корма	Среднесуточный рацион, % от веса тела		Литературный источник
			эксперимен- тальный	расчет- ный	
<i>A. gigas</i>	0.150	<i>Arctodiaptomus bacillifer</i>	60.0	39.4	Мепкова, 1953
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.020	<i>Daphnia longispina</i>	88.0		
		<i>Eudiaptomus gracilis</i>	28.0		
		<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	92.0	61.5	Монаков, Сорокин, 1959б
		<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	38.0		
<i>M. crassus</i>	0.010	<i>Parataeacium</i> sp.	33.0	71.4	Наши данные
<i>Heterosore appendiculata</i>	0.250	<i>Polypheumus pediculus</i>	46.0	34.8	Монаков, Сорокин, 1971а
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i>	0.740	<i>Cladocera</i>	30.0	41.0	Те же
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	—	<i>Polypheumus</i> sp.	53.1		
		<i>Microcystis</i> sp.	31.2		
		<i>Coelastrum</i> sp.	68.8		
<i>Acanthodiaptomus dentis- cornis</i>	0.130	<i>Cryptomonas</i> sp.	51.7	—	Schindler, 1971
		<i>Scenedesinus</i> sp.	41.5		
		<i>Stephanodiscus</i> sp.	33.7	40.3	Наши данные
<i>Neutrodiaptomus angusti- lobus</i>	0.039	Бактерии	55.0		
		<i>Stephanodiscus</i> sp.	40.0	52.9	Павельева, Сорокин, 1971

Суточную ритмику питания веслоногих-хвватателей и собира-  
телей на примерах с *Cyclops vicinus* и *Eucyclops serrulatus* выявить  
не удалось. Процесс потребления корма в темное и светлое время  
суток, по наблюдениям Т. И. Добрыниной, идет с одинаковой  
интенсивностью.

### Факторы интенсивности питания

Интенсивность питания ракообразных тесно связана с рядом  
факторов — температурой среды, весом и возрастом консументов  
и с концентрацией корма. Между температурой и скоростью филь-  
трации каланид существует прямолинейная связь. Она была уста-  
новлена Шиндлером и Комитой (Schindler, Comita, 1966) в экспе-

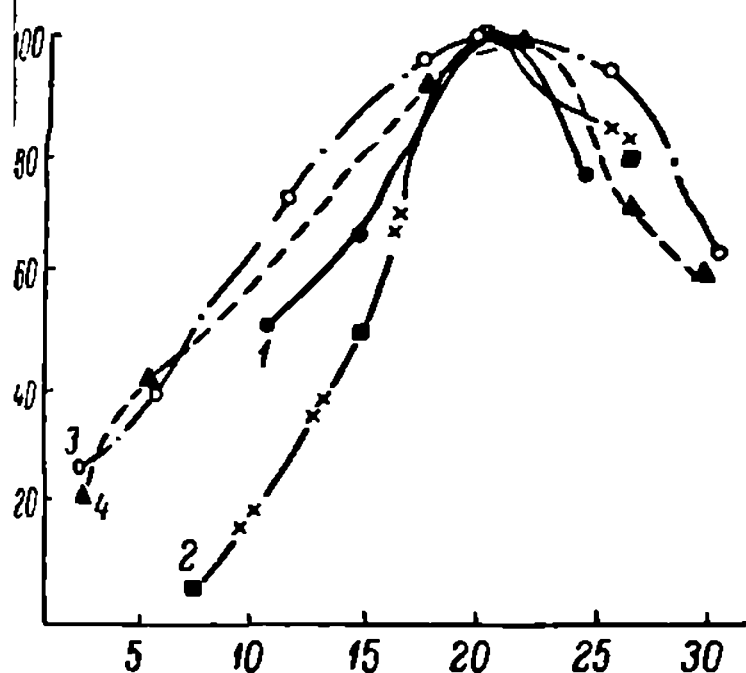


Рис. 21. Влияние температуры на ин-  
тенсивность питания циклопов.

1 — *Acanthocyclops viridis*, корм — инфу-  
зории (по: Богатова, 1951), 2 — *Acantho-  
cyclops viridis*, корм — личинки хирономид,  
3 — *Cyclops vicinus*, корм — *Polyphemus*,  
4 — *Eucyclops serrulatus*, корм — *Poly-  
phemus*. По оси ординат — суточный ра-  
цион 1 циклопа, % максимума, по оси  
абсцисс — температура, °С.

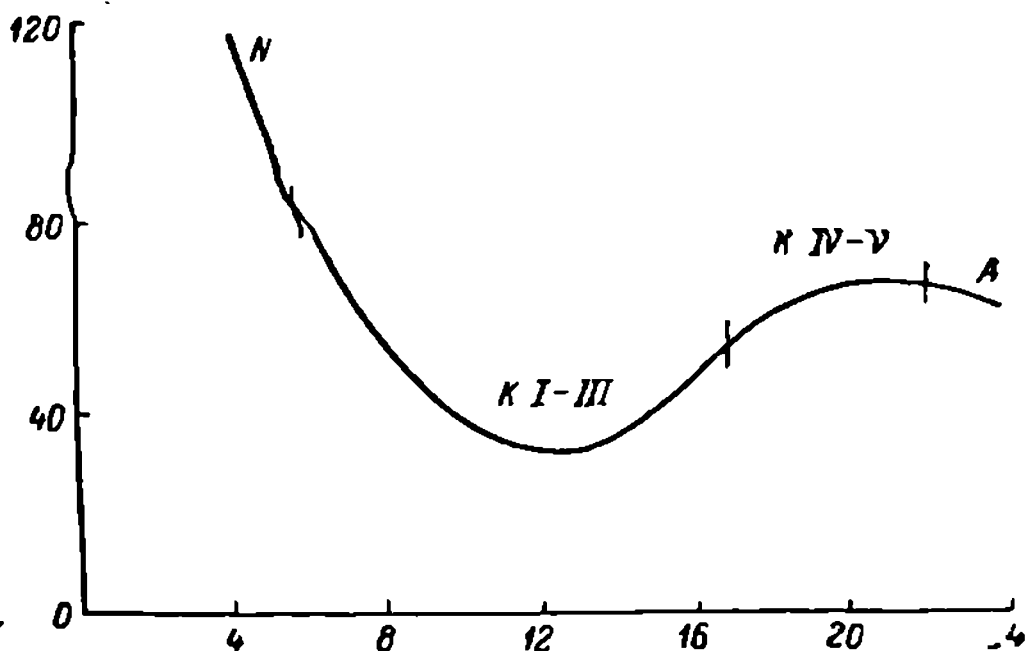


Рис. 22. Возрастные изменения пи-  
тания *Macroscyclops albidus* при био-  
массе инфузорий 1 мг/л и 21° (по:  
Клековский, Шушкина, 1968).

N — науплиальные стадии, K — I—III,  
IV—V — копепоидитные стадии, A —  
половозрелые особи. По оси ординат —  
суточный рацион 1 циклопа, по оси абс-  
цисс — возраст, сутки.

риментах с *Diaptomus leptopus*. У некоторых видов веслоногих  
(*Diaptomus siciloides*) при температуре 20° скорость фильтрации  
оказывается в 2 раза выше, чем при температуре 10° (Comita,  
1964).

Кибби (Kibby, 1971) в опытах с *Eudiaptomus gracilis* при тем-  
пературе 5, 12 и 20° получил величины скорости фильтрации  
соответственно 0.6, 1.5 и 2.4 мл/экз. в сутки.

Величина среднесуточного потребления корма *Neutrodiaptomus  
angustilobus* в диапазоне температур от 5 до 25° возрастает в 3 раза  
(Павельева, Сорокин, 1971). Вообще температурный оптимум  
для питания ветвистоусых-фильтраторов лежит в пределах 20  
25°. Это было четко показано Мак-Магоном (McMahon, 1965)  
в опытах с *Daphnia magna*, М. Б. Ивановой (1965), исследовав

шей питание *Daphnia pulex*, Бэрнс и Риглером (Burns, Rigler, 1967) экспериментах с *Daphnia rosea*.

У веслоногих-хвватателей связь интенсивности питания с температурой также выражена достаточно ясно. С повышением температуры относительный суточный рацион копепод растет, достигает максимальных значений при 20—22°, а затем снижается (рис. 21). Очевидно, большинство беспозвоночных из водоемов умеренных широт при температуре 20—25° питается наиболее интенсивно.

В последнее время на ракообразных было показано, что существует функциональная связь между величиной суточного рациона и весом тела животного (Сущенко, Хмелева, 1967). Эта связь хорошо проявляется в экспериментах, выясняющих интенсивность питания беспозвоночных в процессе их роста и развития. На примере ветвистоусых ракообразных (*Moina rectirostris*, *Eurycercus lamellatus*, *Sida crystallina*) установлено, что максимальный суточный рацион (в процентах от веса тела) наблюдается у животных младших возрастных групп и по мере их старения падает (Крючкова, 1967, 1969; Семенюк, 1970; Крючкова и др., 1971). То же было показано Паффенхофером (Paffenhofer, 1971) в опытах с морскими копеподами.

У пресноводных веслоногих подобная связь выявлена в экспериментах с *Macrocyclops albidus* (Клековский, Шупкина, 1968). По данным этих авторов, при концентрации инфузорий 0.1, 1.0, 10.0 мг л среднесуточные рационы по мере роста рачков падают соответственно от 70 до 15, от 120 до 50 и от 240 до 90% от веса тела (рис. 22). Суточный рацион копеподитных стадий *Cyclops scutiger* при питании детритом был равен 98% от веса тела, а у половозрелых особей в аналогичных условиях составлял 43% (Монаков, Сорокин, 1972).

Интенсивность потребления корма веслоногими связана и с размерами пищевых частиц и с их концентрацией. Так, у *Diaptomus oregonensis*, воспитываемого на смешанной культуре диатомовых водорослей (*Navicula*), объем клеток которых изменялся от 30 до 2000 мкм<sup>3</sup>, максимальная скорость фильтрации (2 мл экз. в сутки) и максимальный рацион (2.7 мкг сырого веса на 1 экз. в сутки) были зарегистрированы при питании клетками объемом 250—500 мкм<sup>3</sup>. При использовании клеток меньшего и большего объема интенсивность питания *D. oregonensis* снижалась (McQueen, 1970).

Как мы уже отмечаем (табл. 10), при концентрации водорослей колеблющейся в пределах 1.5—25 тыс. кл. на 1 мл, скорость фильтрации воды веслоногими относительно стабильна. Однако с дальнейшим ростом концентрации (табл. 12) она довольно резко снижается (Маловицкая, Сорокин, 1961а, 1961б). Подобную связь установил также Ричман (Richman, 1966) в опытах по кормлению *Diaptomus oregonensis* смешанной культурой водорослей — *Chlamydomonas reinhardtii* и *Chlorella vulgaris*. По его данным, при

Т а б л и ц а 12

Скорость фильтрации *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*  
( $W=6.9$  мкг С) при 15—17°  
(по: Маловицкая, Сорокин, 1961а)

Концентрация корма		Объем воды на 1 рачка, мл	Скорость фильтрации	
тыс. кл. на 1 мл	мг/л		мл экз. в сутки	мг на 1 мг сухого веса
14	1.4	1.8	4.1	371
24	2.5	1.3	1.9	174
52	5.4	1.2	2.0	178
198	20.5	0.7	0.7	62

концентрации корма от 1.5 до 25 тыс. кл. на 1 мл скорость фильтрации *D. oregonensis* достаточно стабильна (табл. 10). Вместе с тем скорость питания в диапазоне тех же концентраций увеличивается с ростом биомассы водорослей. При численности клеток свыше 25 тыс. в 1 мл она стабилизируется, а скорость фильтрации начинает снижаться (Richman, 1966). Таким образом, скорость питания (по существу — величина суточного потребления), по данным Ричмана, стабилизируется при концентрации клеток свыше 25 тыс. в 1 мл.

По данным Т. С. Петипа (1970), относительно постоянная скорость потребления пищи различными организмами морского планктона наступает при ее концентрации 0.5—4 г м³.

В опытах Л. М. Маловицкой и Ю. И. Сорокина (1961а, 1961б) относительная стабилизация суточного рациона *Eudiaptomus* происходит при более высокой концентрации водорослей (около 200 тыс. кл. на 1 мл). На основании этого авторы не отрицают возможности «избыточного» потребления корма, однако, учитывая, что скорость фильтрации при этом снижается, они полагают, что подобное явление может наступать лишь при очень высоких концентрациях пищи и его размеры невелики.

Е. Г. Перуева и Б. Я. Виленкин (1970), Перуева (1972) при изучении питания *Calanus glacialis*, наблюдали, как по мере насыщения рачков при высоких концентрациях корма увеличивается количество клеток водорослей, от которых используется только небольшая часть, а остальное отбрасывается. По мнению этих авторов, общее количество «уничтоженных» клеток составляет экологический рацион рачков. Однако отличие экологического рациона от реального в их экспериментах было незначительным. По поводу явления «избыточного» питания долгое время не было единой точки зрения. По мнению ряда авторов (Гаевская, 1948; Беклемишев, 1955), оно достаточно широко распространено среди беспозвоночных. Однако позднее экспериментами Л. М. Суцени (1958а), опытами с пресноводными ветвистоусыми (Монаков, Сорокин, 1960б, 1961), а также работой К. В. Беклемишева (1961)

с морскими веслоногими было показано, что «избыточное» питание фильтраторов может наблюдаться лишь при высоких концентрациях пищи, которые в природе встречаются редко. Эту же точку зрения позднее высказал Г. Г. Винберг (1964) и доказал Коновер (Conover, 1966).

Поскольку вопрос о наличии «избыточного» питания имеет весьма важное принципиальное значение, рассмотрим результаты некоторых опытов, выполненных с ветвистоусыми фильтраторами (Монаков, Сорокин, 1960б, 1961, 1971а; Монаков, 1972в, 1973). Скорость фильтрации воды дафниями находится в обратной зависимости от количества корма (табл. 13). При его разной концентрации довольно сильно меняются величины суточного потребления, усвоения корма и его усвояемости.<sup>13</sup> С повышением концентрации водорослей скорость фильтрации падает, а суточный рацион растет. Величина усвоения ( $C_a$ ) и индекс усвоения ( $C_a/W$ ) достигают максимальных значений при биомассе 4—6 мг/л, а затем начинают колебаться в незначительных пределах. Дальнейшее увеличение суточного рациона при более высоких концентрациях пищи не сопровождается ростом усвоения, в результате усвояемость корма падает (табл. 13).

Т а б л и ц а    13

Интенсивность и эффективность питания дафний водорослями (Clogosocsum) при 15°

Вид рачка	Концентрация корма		$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , ‰	Скорость фильтра- ции, мл экз. в сутки	Суточный рацион		$\frac{1 \cdot}{U}, ‰$
	тыс. кл. на 1 мл	мг/л				мкг С	‰	
<i>Daphnia pulex</i>	2.4	0.3	1.63	10.0	64	4.9	30.6	33.2
	6.3	0.8	2.84	17.7	24	6.0	37.5	47.5
	15.4	1.9	3.90	24.3	16	8.8	55.0	44.2
	33.0	4.1	4.27	26.6	10	13.1	81.0	32.6
	53.0	6.6	4.08	25.5	5	12.2	76.0	33.5
	116.0	14.3	3.60	22.5	3	20.2	126.0	17.8
<i>Daphnia longispina</i>	8.4	1.2	1.0	14.4	14	4.1	66.0	24.5
	25.0	3.1	1.2	17.4	7	6.9	100.0	19.0
	59.0	7.4	1.5	21.7	4	9.2	149.0	16.3
	92.0	11.2	1.2	17.4	3	12.2	197.0	9.8

\* Без поправки на потери за счет дыхания.

Таким образом, ветвистоусые и, по-видимому, большинство других фильтраторов способны регулировать интенсивность филь-

<sup>13</sup> Усвояемость в этих опытах учитывалась без поправки на потери за счет дыхания животных, поэтому ее значения в действительности во сколько выше.

трации в зависимости от концентрации корма. При обилии пищи животные уменьшают затраты энергии на ее добывание. Способность регулировать скорость фильтрации естественно наиболее

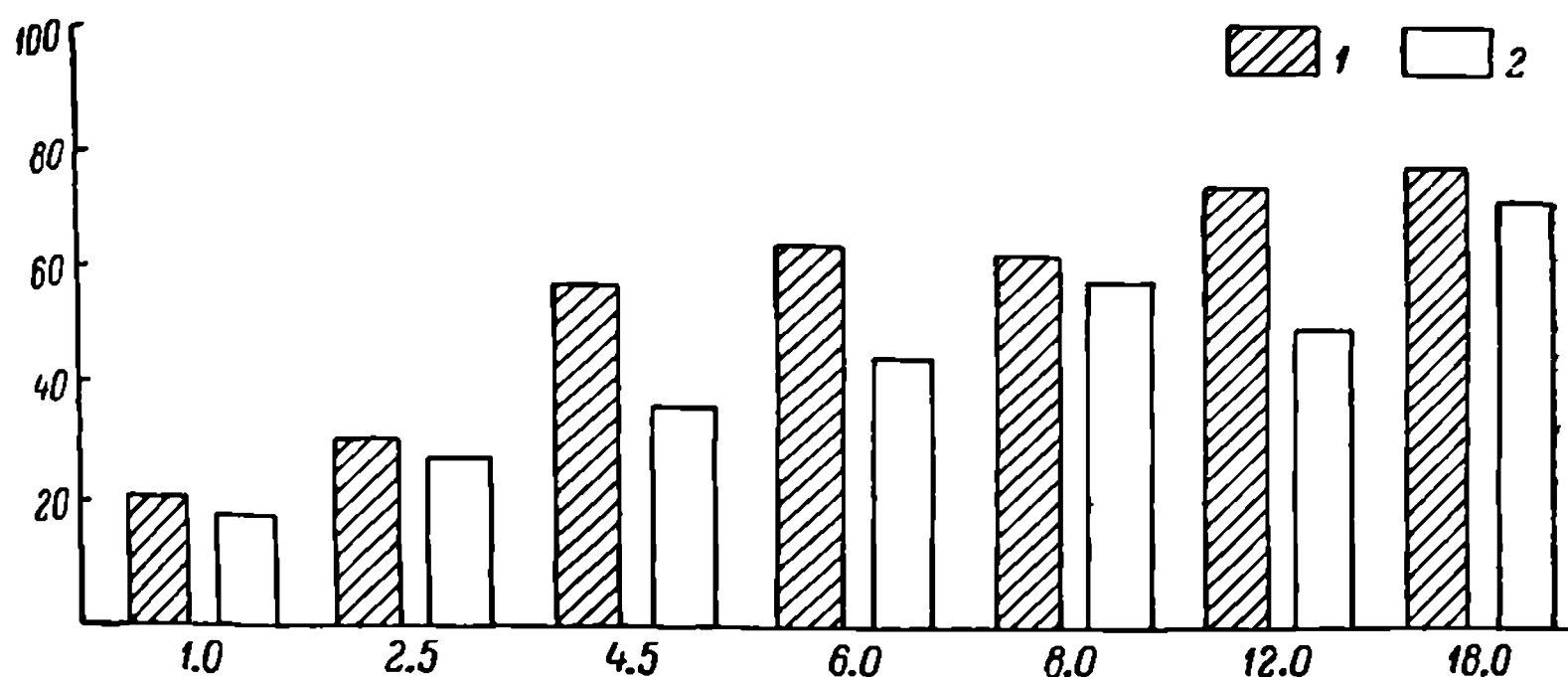


Рис. 23. Влияние концентрации корма на интенсивность его потребления циклопами при 18—21° (по данным Добрыниной).

1 — *Cyclops vicinus*, 2 — *Eucyclops serrilatus*. По оси ординат — суточный рацион 1 циклопа, %, по оси абсцисс — биомасса корма *Polyphemus*, мг/л.

четко проявляется при концентрациях корма, с которыми животные сталкиваются в природе. При дальнейшем повышении концентрации (в конкретном случае свыше 4—6 мг/л сырого веса)

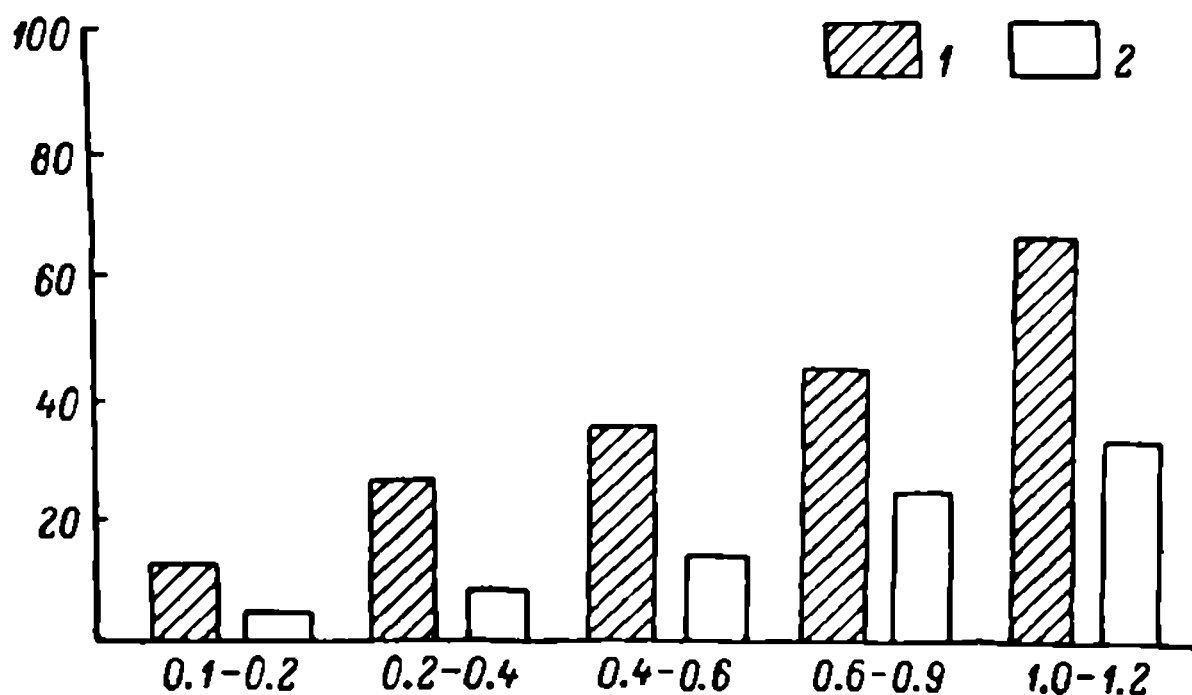


Рис. 24. Влияние концентрации корма на интенсивность его потребления циклопами при 18—21° (по: Богатова, 1951).

1 — *Cyclops strenuus*, 2 — *Acanthocyclops vernalis*. По оси ординат — суточный рацион 1 циклопа, %, по оси абсцисс — численность инфузорий, тыс. в 1 мл

снижение скорости фильтрации идет более медленным темпом рацион же продолжает расти. В конце концов при избытке корма рачки не могут снизить скорость фильтрации до предела, который бы обеспечил им захват количества пищи, соответствующего



нормальному рациону. В таких условиях и наблюдается «избыточное» потребление — увеличение рациона при падении усвояемости, однако в природе оно встречается, по-видимому, крайне редко.

У веслоногих-хватателей и собирателей связь между интенсивностью питания и концентрацией корма также проявляется четко. По мере роста концентрации пищи величины суточных рационов копепод растут (рис. 23, 24). Однако уже при сырой биомассе корма 6—8 мг/л у циклопов либо намечается тенденция к снижению величин рационов (рис. 23), либо их рост идет непропорционально увеличению концентрации пищи.

В отличие от ракообразных-фильтраторов, у которых процесс питания в известной мере автоматичен и тесно связан с дыханием и движением рачков, хищные веслоногие осуществляют захват кормовых объектов с выбором. В связи с этим нарастание суточного рациона по мере увеличения количества корма у хватателей происходит до определенного предела, обеспечивающего их нормальную жизнедеятельность, поскольку избыточное потребление корма биологически не оправдано. Однако в отдельных экспериментах с хищными веслоногими при расчете суточных рационов по убыли концентрации корма могут быть получены цифры, явно превышающие пищевые потребности копепод. Это во многом объясняется спецификой пищевого поведения хватателей; при избытке корма веслоногие потребляют лишь часть убитых ими животных. В таких условиях потенциальные охотничьи способности веслоногих-хватателей растут при относительно стабильной величине суточного потребления.

## **ТРОФИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ПИЩИ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПИТАНИЯ**

### **Значение водорослей, бактерий, детрита и водных беспозвоночных в питании веслоногих ракообразных**

Способность беспозвоночных усваивать органическое вещество пищевых объектов во многом определяется их природой. Пищевая ценность фитопланктона, микрофлоры, детрита, простейших и беспозвоночных различна и зависит от биохимического состава корма и физиологии консументов. Показателем пищевой ценности корма может быть как общее состояние животных, культивируемых на определенном виде пищи, так и величины эффективности ее утилизации организмами гетеротрофами.

### **Фильтраторы**

В продукции органического вещества в водоемах существенная роль принадлежит фитопланктону. Значение его отдельных видов в питании гидробионтов достаточно велико. Это было пока-

зано на примере пресноводных ветвистоусых (Гаевская, 1946; Родина, 1948а; Richman, 1958; Печень-Финенко, 1964; Сорокин и др., 1965; Печень, Кузнецова, 1966; Сорокин, 1966; Крючкова, 1967, 1971; Остапеня и др., 1968) и морских веслоногих ракообразных (Bernier, 1962; Mullin, 1963; Conover, 1964; Jørgensen, 1966; Петипа, 1967б). Значительно слабее исследовалась трофическая ценность различных видов водорослей в питании пресноводных *Sorperoda*. Этому вопросу в своей работе мы уделили особое внимание.

Эффективность утилизации водорослей веслоногими-фильтраторами при стабильных условиях опыта (температуре 18—20° и одинаковой концентрации клеток) изменяется в широких пределах. У фильтраторов-альгофагов (*Acanthodiaptomus denticornis*) максимальный индекс усвоения зарегистрирован при кормлении рачков культурами *Scenedesmus* и *Stephanodiscus* (табл. 14).

Т а б л и ц а 14  
Эффективность использования водорослей *Acanthodiaptomus denticornis* при 20° и биомассе корма 7-10 мг/л

Вид корма	Число повторностей	W, мкг С	Ca, мкг С в сут-ки на 1 экз.	$\frac{Ca}{W}$ , %
Scenedesmus . . . . .	8	13	5.562±0.3	43.0
Stephanodiscus . . . .	8	13	4.499±0.2	36.6
Chlorella . . . . .	8	13	0.231±0.03	1.8
Microcystis и Aphani- zomenon . . . . .	4	13	0.278±0.03	2.1
Aphanizomenon . . . .	4	14.6	0.262±0.01	1.8
Nitzschia . . . . .	4	14.6	1.516±0.06	10.4

*Neutrodiaptomus angustilobus*, по данным Е. Б. Павельевой и Ю. И. Сорокина (1971), также хорошо усваивает эти водоросли, но в отличие от *A. denticornis* с большей эффективностью использует хлореллу (рис. 25).

Т а б л и ц а 15  
Эффективность использования водорослей *Eurytemora velox* (W=6.5 мкг С) при 17—20° и сырой биомассе корма 5 мг л

Вид корма	Число повторностей	Суточный рацион		Ca, мкг С в сутки на 1 экз	$\frac{Ca}{W}$
		мкг С в сутки на 1 экз.	W, °		
Chlorella . . . . .	11	4.0±0.3	61.6	0.03 0 006	0 4
Scenedesmus . . . .	2	3.7±0.7	57.0	0 0	0 0
Chlamydomonas . . .	3	3.0±0.3	46 1	0 0	0 0
Nitzschia . . . . .	3	0.4±0.3	6.1	0 75±0 05	1 1

Фильтраторы, у которых в рационе доминирует пища животного происхождения (*Eurytemora velox*), усваивают водоросли в очень слабой степени, хотя и обладают способностью отфильтровывать их клетки достаточно хорошо (табл. 15). Из приводимых данных видно, что факт интенсивного потребления какого-либо корма не может служить показателем его пищевой ценности для животного. Та же самая хлорелла используется *Neutrodiaptomus angustilobus* с достаточной эффективностью (рис. 25). Иными

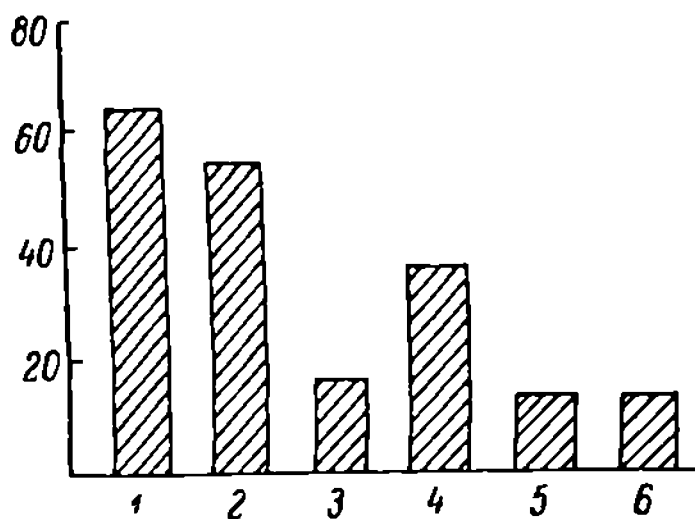


Рис. 25. Эффективность использования водорослей *Neutrodiaptomus angustilobus* при 18–20° и биомассе 2–5 мг/л (по: Павельева, Сорокин, 1971).

1 — Chlorella, 2 — Stephanodiscus, 3 — Staurastrum, 4 — Scenedesmus, 5 — Asterionella, 6 — Ankistrodesmus. По оси ординат — индекс усвоения, %.

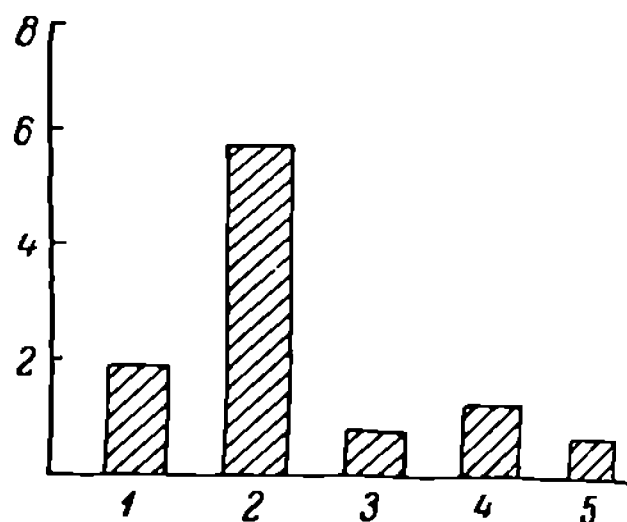


Рис. 26. Эффективность использования детрита *Eudiaptomus graciloides* при 8° (по данным Павлютина и Остапени).

1 — детрит из смеси хлореллы, возраст — 2 суток, 2 — то же, возраст — 4 суток, 3 — то же, возраст 2 года, 4 — детрит из смеси водорослей, возраст — 2 года, 5 — детрит из обрастаний, возраст — 2 года. По оси ординат — индекс усвоения, %.

словами, пищевая ценность одного вида водорослей для разных видов веслоногих различна, и, с другой стороны, один и тот же вид ракообразного-фильтратора усваивает различные виды водорослей с разной эффективностью.

Показателем пищевой ценности корма и эффективности его утилизации служит также усвояемость — отношение к рациону его усвоенной части. В настоящее время данные по усвояемости водорослей пресноводными веслоногими-фильтраторами немногочисленны. Ниже приведены полученные разными авторами в опытах по кормлению 6 видов копепод 15 видами водорослей цифры усвояемости при 15–20° (табл. 15а). Они колеблются в широких пределах, однако в среднем составляют 43.5%. Примерно с такой же эффективностью утилизируется в среднем водорослевый корм ракообразными других групп — ветвистоусыми и морскими веслоногими (Крючкова, 1971).

Несмотря на способность многих *Calanoida* отфильтровывать мелкие частицы размером 2–3 мкм, значение бактерий как прямого источника пищи для взрослых копепод невелико. Из 5 об-

Т а б л и ц а 15а

Вид рачка	Вид корма	Концентрация корма, мг/л	$\frac{1}{U}$ , %	Литературный источник
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Oocystis Elakatothrix Gloeocystis Coelastrum Ankistrodesmus Asterionella Microcystis Anabaena Tribonema Oscillatoria	10	13.7 31.3 44.2 29.1 49.4 20.1 45.3 73.5 19.9 29.7	Schindler, 1971
<i>Eudiaptomus gracilis</i> и <i>E. graciloides</i>	Chlorococum		30.1 *	Маловицкая, Сорокин, 1961а
<i>Neutrodiaptomus angustilobus</i>	Stephanodiscus	5	88.0	Павельева, Сорокин, 1971
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	Scenedesmus Stephanodiscus	10—15	50.9 51.1	Собственные данные
<i>Diaptomus siciloides</i>	Chlamydomonas	5—500 тыс.кл./мл	70—82	Richman, 1967

\* Без поправки на потери за счет дыхания.

Т а б л и ц а 16

Эффективность использования микрофлоры веслоногими-фильтраторами

Вид рачка	Вид бактерий	Концентрация бактерий, кл./мл	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , %	Литературный источник
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Дисперсно распределены	$0.9 \cdot 10^6$	0.02	0.3	Маловицкая, Сорокин, 1961а
	То же	$5.4 \cdot 10^6$	0.04	0.6	
	Пленки	$3.6 \cdot 10^6$	0.20	2.9	
<i>E. graciloides</i>	Дисперсно распределены	$0.9 \cdot 10^6$	0.01	0.1	Те же
	То же	$5.4 \cdot 10^6$	0.03	0.5	
	Пленки	$3.6 \cdot 10^6$	0.20	2.9	
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	Водородные	$5.0 \cdot 10^6$	0.08	0.6	Монаков, 1971
<i>Neutrodiaptomus angustilobus</i>	Бактериопланктон		1.16	30.0	Павельева, Сорокин, 1971
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i>	Сапрофитные	$2-4 \cdot 10^6$	0.8	1.0	Монаков, Сорокин, 1971а

следованных видов диаптомид лишь 1 (*Neutrodiaptomus angustilobus*) использует микрофлору (табл. 16). У остальных веслоногих индексы усвоения бактерий очень низки. Однако это не означает, что указанный вид корма не полноценен для копепод-фильтраторов. Напротив, имеющиеся данные по его усвояемости (80% для *Acanthodiaptomus denticornis* — собственные данные, 82% для *Neutrodiaptomus angustilobus* — Павельева, Сорокин, 1971) подтверждают высокую пищевую ценность микрофлоры, доказанную на примере других групп беспозвоночных (Родина, 1940, 1948б, 1949а, 1949б, 1958).

Дисперсно распределенные в толще воды отдельные бактериальные клетки потребляются веслоногими-фильтраторами (*Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*) в слабой степени, поскольку последние отдают предпочтение пищевым частицам размером свыше 6 мкм (Богатова, 1965; Gliwicz, 1970; Weglenska, 1971). В результате рассчитанные индексы усвоения оказываются низкими, а усвояемость — достаточно высокой. Опыты, поставленные Е. Б. Павельевой и Ю. И. Сорокиным (1971) с естественным бактериопланктоном, показали, что последний используется *Neutrodiaptomus angustilobus* с высокой эффективностью (табл. 16). По данным этих же авторов, озерный зоопланктон на 1/3 состоит из агрегатов (комочков) размером более 3 мкм, которые в первую очередь используются фильтраторами. Иными словами, степень утилизации бактериопланктона зависит от его агрегатного состояния. Это подтверждается приведенными данными (табл. 16). У *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* индекс усвоения бактериальных пленок почти в 6 раз выше этой величины при питании бактериями, дисперсно распределенными в толще воды.

Несмотря на то что детрит — один из основных источников пищи большинства водных беспозвоночных (Родина, 1965), его значение в питании организмов гетеротрофов исследовано еще крайне недостаточно (Сущеня, 1968). В последние годы появилась серия работ о пищевой ценности детрита для ветвистоусых ракообразных (Остапеня, Павлютин, 1968; Есипова, 1969а, 1969б, 1970, 1971) и остракод (Луфферова, Сорокин, 1971), однако данные об эффективности его использования пресноводными веслоногими-фильтраторами практически отсутствуют. Выполненные А. П. Павлютиным и А. П. Остапеной опыты по определению индексов усвоения различного детрита *Eudiaptomus graciloides* показали, что с большей эффективностью используется детрит, приготовленный из смеси видов хлореллы (рис. 26), хотя абсолютные значения индексов оказались низкими.

Отсутствуют данные и по эффективности использования копеподами-фильтраторами простейших, играющих существенную роль в питании веслоногих хватателей (Монаков, Сорокин, 1971а).

Высокие индексы усвоения (до 40%) получены в опытах с фильтраторами-зоофагами при кормлении их коловратками (Монаков, Сорокин, 1971а).

## Хвататели

Как мы уже отмечали, в кишечниках веслоногих-хватателей часто в значительном количестве встречаются различные водоросли. Однако уже первые опыты по их скармливанию циклопам показали, что водорослевый корм усваивается плохо (Монаков, Сорокин, 1959а; Монаков, 1963а). Величина радиоактивности тела циклопов при питании растительной пищей оказалась в 25 раз ниже, чем у фильтраторов дафний на этом же виде корма (рис. 27, 28). В дальнейшем были поставлены опыты по определению индексов усвоения 8 видов водорослей 5 видами циклопид-хвата-

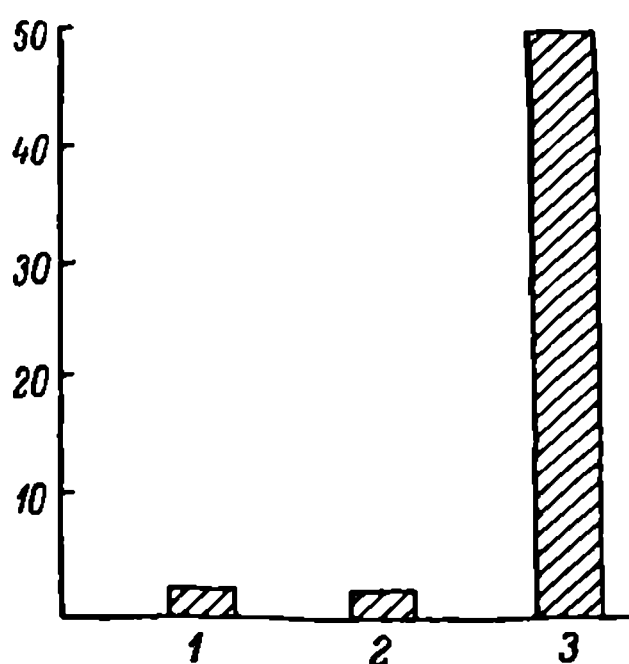


Рис. 27. Эффективность использования ракообразными протококковых водорослей (смесь *Chlorella Ankistrodesmus*).

1 — *Macrocyclops albidus*, 2 — *Acanthocyclops viridis*, 3 — *Ceriodaphnia* + *Diaptomus*. По оси ординат — радиоактивность, имп./мин. на 1 экз.

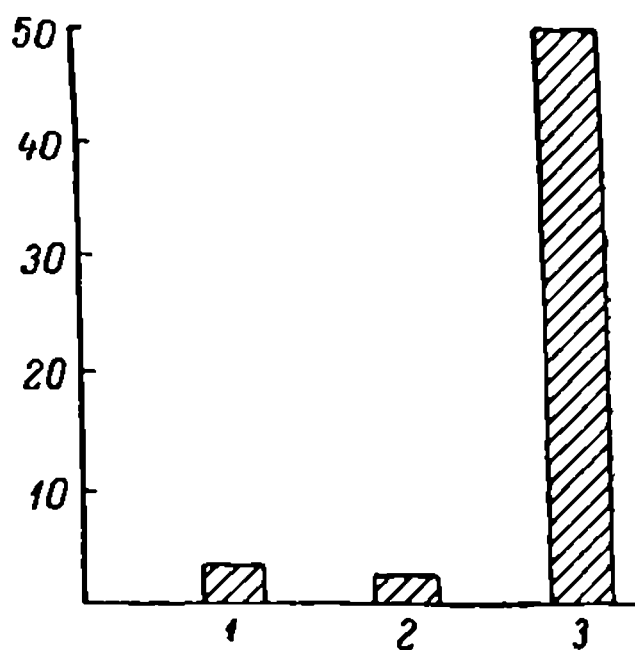


Рис. 28. Эффективность использования циклопами водорослей.

1 — *Macrocyclops albidus*, 2 — *M. distinctus*, 3 — *Daphnia longispina*. По оси ординат — радиоактивность, имп./мин. на 1 экз.

телей. Результаты, представленные в табл. 17, подтверждают слабую степень использования водорослей этими веслоногими. Из предложенного корма лишь крупные клетки *Diatoma* используются относительно хорошо. В среднем же индекс усвоения водорослевой пищи этой группой рачков составляет 1.17%.

В отличие от хватателей-зоофагов *Cyclops scutifer* в озерах Камчатки питается фитопланктоном и при сырой биомассе водорослей 4—7 мг/л использует их с высокой эффективностью. Индексы усвоения растительного корма этим видом приближаются к величинам, полученным в опытах с альгофагами-фильтраторами (табл. 17а). На особенностях биологии *C. scutifer* мы останавливались ранее.

Слабая степень использования водорослей зарегистрирована в экспериментах с веслоногими со смешанным типом питания — видами рода *Heteroscore* и *Hemidiaptomus amblyodon* (табл. 18).

Т а б л и ц а 17

Эффективность использования водорослей  
веслоногими-хвватателями при 18—20° и сырой биомассе корма 4—5 мг/л

Вид рачка	Вид корма	Число повтор-ностей	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , ‰
<i>Cyclops vicinus</i> ( $W=7$ мкг С)	<i>Staurostrum</i>	3	$0.03 \pm 0.008$	0.44
	<i>Scenedesmus</i>	3	$0.013 \pm 0.002$	0.20
	<i>Ankistrodesmus</i>	3	$0.037 \pm 0.003$	0.50
	<i>Chlorella</i>	3	$0.120 \pm 0.03$	1.70
<i>Acanthocyclops viridis</i> ( $W=10$ мкг С)	<i>Staurostrum</i>	4	$0.0037 \pm 0.001$	0.04
	<i>Scenedesmus</i>	4	$0.0047 \pm 0.001$	0.05
<i>Acanthocyclops vernalis</i> ( $W=10$ мкг С)	<i>Chlorella</i>	3	$0.003 \pm 0.00$	0.03
	<i>Diatoma</i>	3	$0.610 \pm 0.02$	6.10
<i>Mesocyclops Leuckarti</i> ( $W=4.5$ мкг С)	<i>Stephanodiscus</i>	3	0.008	0.10
	<i>Microcystis</i>	3	0.001	0.02
	<i>Anabaena</i>	3	0.004	0.08
<i>Mesocyclops crassus</i> ( $W=1$ мкг С)	<i>Diatoma</i>	3	0.048	4.8

Т а б л и ц а 17а

Стадия	Вид корма	°С	$\frac{C_a}{W}$ , ‰	Литературный источник
Самки, копе-подиты V	<i>Melosira</i>	10—12	51.4	Монаков и др., 1972 Павельева, Соро-кин, 1971
Копеподиты V	<i>Stephanodiscus</i>	18—20	13.5	
			30.0	

У преимущественно зоофагов *Heteroscore saliens* и *H. appendiculata* индекс усвоения различных водорослей в среднем составляет 0.6% — почти столько же, сколько в опытах с хватателями-зоофагами. *Hemidiaptomus amblyodon* в отличие от веслоногих рода *Heteroscore* с большей эффективностью использует растительную пищу, индексы усвоения некоторых водорослей достигают у него 9—11% и составляют немного больше 5% (табл. 18).

Таким образом, фитопланктон используется веслоногими-хватателями и рачками со смешанным типом питания в слабой степени, хотя в отдельных случаях усвояемость некоторых водорослей может быть довольно высокой (табл. 19).

Несмотря на высокую трофическую ценность бактерий, эффективность их использования хватателями также невелика, что прежде всего связано с неспособностью большинства этой группы копепод к захвату отдельных бактериальных клеток. Специальная серия экспериментов, выполненная с циклопидами при 17—



Т а б л и ц а 18

Эффективность использования водорослей веслоногими со смешанным типом питания при 18—21° и сырой биомассе корма 4-2 мг/л

Вид рачка	Вид корма	Число повторностей	Ca, мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{Ca}{W}$ , ‰
<i>Heteroscope appendiculata</i> (W=25 мкг С)	Chlorella	6	0.07	0.3
	Scenedesmus	6	0.30	1.2
	Chlamydomonas	2	0.00	0.0
	Nitzschia	2	0.03	0.1
	Microcystis	6	0.02	0.1
<i>H. saliens</i> (W=14.6 мкг С)	Scenedesmus	4	0.01	0.08
	Nitzschia	4	0.60	4.1
	Coelosphaerium	4	0.24	1.6
	Aphanizomenon	4	0.00	0.00
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i> (W=74 мкг С)	Chlorella	10	0.20	0.3
	Scenedesmus	10	4.30	5.8
	Chlamydomonas	10	8.0	10.8
	Stephanodiscus	4	1.10	8.4
	Synechococcus	4	1.16	8.9
(W=13 мкг С)	Diatoma	4	0.25	1.9
	Microcystis	3	0.12	0.9
	Coelosphaerium	4	0.64	4.9

Т а б л и ц а 19

Усвояемость водорослей веслоногими-хватателями при 15—20°

Вид рачка	Вид корма	Биомасса, мг/л	$\frac{1}{U}$ , ‰	Литературный источник
<i>Cyclops strenuus</i>	Oocystis	10	8.0	Schindler, 1971
	Elakatothrix		19.0	
	Gloeocystis		18.2	
	Coelastrum		6.2	
	Ankistrodesmus		11.4	
	Asterionella		38.0	
	Microcystis		8.9	
	Anabaena		25.9	
	Tribonema		5.6	
	Oscillatoria		3.7	
<i>C. vicinus</i>	Diatoma	16	58.5	Сообщение Доорыниной

18° и концентрации бактерий 2 млн. кл. на 1 мл (Монаков, Сорокин, 1960б), показала, что естественный бактериопланктон ими практически не используется. Индексы усвоения бактерии циклопами не превышали десятых долей процента и были во много

раз ниже, чем у ветвистоусых ракообразных в контрольном опыте с этим же видом корма.

Вид рачка	W, мкг С	Ca, мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{Ca}{W}$ , %
<i>Mesocyclops leuckarti</i> . . . . .	2.5	0.0035	0.14
<i>Acanthocyclops viridis</i> . . . . .	12.8	0.045	0.35
<i>A. viridis</i> . . . . .	10.0	0.034	0.34
<i>Daphnia longispina</i> . . . . .	6.0	0.62	10.3

При высокой концентрации бактерий, в 30—40 раз превышающей их концентрацию в природе, индекс усвоения микрофлоры циклопами остается очень низким и не превышает 1% (рис. 29).

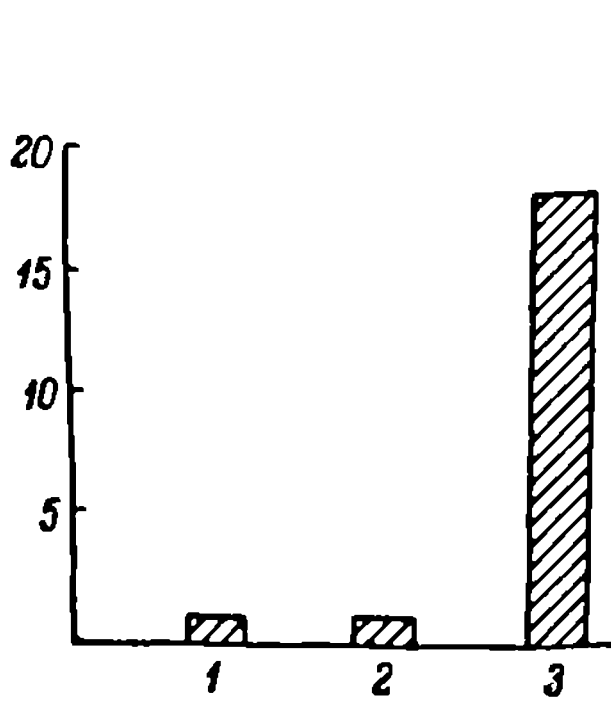


Рис. 29. Эффективность использования бактерий веслоногими хватателями при 17—18° и концентрации бактериальных клеток в 72 млн./мл.  
1 — *Acanthocyclops viridis*, 2 — *Mesocyclops leuckarti*, 3 — *Daphnia longispina*. По оси ординат — индекс усвоения, %.

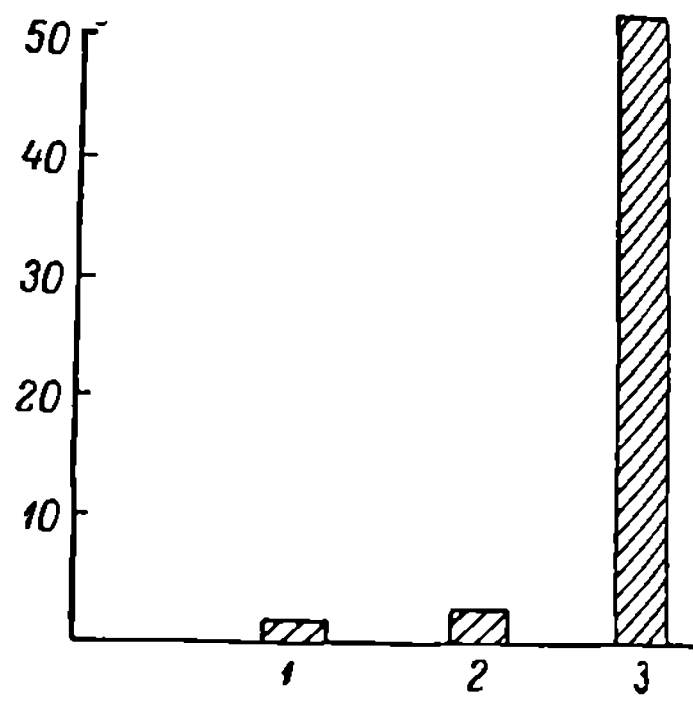


Рис. 30. Эффективность использования бактерий *Cyclops vicinus* при 18—20°.  
1 — бактерии диспергированные, 4 млн кл. на 1 мл, 2 — то же, 10 млн кл. на 1 мл, 3 — бактерии в виде хлопьев. По оси ординат — радиоактивность, имп./мин.

Степень утилизации бактерий зоофагами-хватателями, как и в опытах с фильтраторами, зависит от агрегатного состояния корма. Микрофлора, предлагаемая циклопам в виде хлопьев или пленок, используется рачками значительно эффективнее (рис. 30).

Бактериальная пища слабо используется и веслоногими со смешанным типом питания. *Heteroscore appendiculata* вообще не способна потреблять бактерий, *Hemidiaptomus amblyodon* усваивает их в незначительной степени, индекс усвоения бактериопланктона этим видом веслоногого достигает 1% (Монаков, Сорокин, 1971а).

Способность циклопид-хвватателей в качестве пищи использовать бактерий в виде хлопьев позволила предположить, что они могут питаться и детритом. Это нашло подтверждение в экспериментах, выполненных с 2 видами циклопов, которым в качестве корма предлагался естественный детрит (Монаков, Сорокин, 1971а). За показатель эффективности использования меченого корма в данном случае нами было взято отношение радиоактивности усвоенной части пищи к весу консумента. Контролем служил опыт с детритофагом *Cypridopsis vidua* (Ostracoda). Результаты опыта показали, что *Cyclops vicinus* и *Mesocyclops oithonoides* при 18–20° явно способны использовать в качестве пищи микрофлору детрита, хотя и слабее, чем типичные детритофаги.

Вид рачка	W, мкг С на 1 экз.	Радиоактивность R, имп. мин. на 1 экз.	$\frac{R}{W}$
<i>Cyclops vicinus</i> . . . . .	100	4.5	0.04
<i>Mesocyclops oithonoides</i> . . . . .	10	0.4	0.04
<i>Cypridopsis vidua</i> . . . . .	30	3.7	0.12

Позднее (Монаков, Пугачева, 1971) были получены величины индексов усвоения этого корма хватателем *Cyclops vicinus*, которые составили 12% при питании циклопов естественным детритом и 4% при кормлении веслоногих детритом из отмершей культуры *Microcystis*.

В отличие от корма растительного происхождения, пищевая ценность которого, а следовательно, и эффективность его утилизации во многом определяются специфическими особенностями отдельных видов или групп видов продуцентов, животный корм (простейшие, коловратки, черви, ракообразные и т. п.), как правило, содержит хорошо усваиваемый белок. В результате в экспериментах по питанию копепод-хвватателей беспозвоночными величины индексов усвоения разных кормов колеблются не в таких широких пределах, как в опытах с фильтраторами (табл. 20). В данном случае на получаемых величинах  $Ca/W$  сказывается не столько пищевая ценность кормовых объектов, сколько их доступность для хищников. Индексы усвоения циклопами животного корма колеблются от 12 до 88% и в среднем составляют около 36% (табл. 20).

Сравнительно немногочисленные данные по усвояемости животного корма веслоногими-хвватателями и копеподами со смешанным типом питания (табл. 21) свидетельствуют о его высокой пищевой ценности. В среднем усвояемость простейших, коловраток и ветвистоусых составляет около 68%, но в отдельных случаях достигает 87%.

Т а б л и ц а    20

Эффективность использования животной пищи  
веслоногими-хватателями и рачками со смешанным типом питания

Вид рачка	Вид корма	$\frac{C_a}{W}$ , %
<i>Macrocyclus albidus</i>	<i>Ceriodaphnia</i>	88.0
<i>Cyclops vicinus</i>	<i>Infusoria</i>	16.2
	<i>Bosmina</i>	55.0
<i>C. kolensis</i>	<i>Bosmina</i>	16.0
<i>Acanthocyclops viridis</i>	<i>Daphnia, Diaphanosoma, Ceriodaphnia, Diaptomus</i> (смесь)	11.7
<i>A. vernalis</i>	<i>Oligochaeta</i>	16.6
	<i>Bosmina</i>	29.0
	<i>Infusoria</i>	54.4
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	<i>Infusoria</i>	42.0
<i>M. oithonoides</i>	<i>Infusoria</i>	34.0
<i>Heterocope appendiculata</i>	<i>Bosmina</i>	34.0
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i>	<i>Keratella</i>	15.7

П р и м е ч а н и е. Температура — 15—20°, численность инфузорий — 150—400 экз. мл, сырая биомасса беспозвоночных — 1—5 мг/л.

Т а б л и ц а    21

Усвояемость животной пищи веслоногими-хватателями и рачками  
со смешанным типом питания при 15—20°

Вид рачка	Вид корма	Концентрация корма, мг/л	$\frac{1}{U}$ , %	Литературный источник
<i>Mac cyclops albi-</i>	<i>Paramecium</i>	10	50	Клековский, Шущкина, 1966
<i>C p nus</i>	<i>Ceriodaphnia</i>	3.5	58	Сообщение Добрыниной
	<i>Infusoria</i>	400 экз./мл	80.2	Монаков, Сорокина, 1971б
<i>p p endi- u ata</i>	<i>Keratella</i>	4—5	87.0	Наши данные
	<i>B m na</i>		62.5	

Собиратели

ни но ть использования растительной пищи веслоногими,  
ми к рм с поверхности подводных субстратов, значи-  
че у ватателей зоофагов. У видов рода *Eucyclops*  
и *B* и т индекс усвоения диатомовых и некоторых

протококковых водорослей довольно высок (табл. 22). Между тем единственные опыты по выяснению усвояемости водорослей (*Diatoma*) полифагом *Eucyclops serrulatus* (сообщение Добрыниной) дали очень низкую величину — 14%. Разумеется, эти данные не могут характеризовать питательную ценность растительного корма в целом для веслоногих-собираателей и нуждаются в проведении дополнительных экспериментов. По аналогии с данными опытов с альгофагом *Cyclops scutifer* (Монаков, Сорокин, 1972), можно полагать, что усвояемость фитопланктона этой группой веслоногих-полифагов будет колебаться в пределах 25—40%.

Т а б л и ц а 22

Эффективность использования водорослей веслоногими собирателями при 15—20° и сырой биомассе корма 4—8 мг/л

Вид рачка	Вид корма	Число повторностей	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , ‰
<i>Eucyclops serrulatus</i> * ( $W=4.5$ мкг С)	<i>Staurastrum</i>	3	0.6	21
	<i>Scenedesmus</i>	3	0.03	1.0
	<i>Ankistrodesmus</i>	3	0.03	1.0
	<i>Chlorella</i>	3	0.02	0.6
	<i>Microcystis</i>	3	0.05	1.6
<i>Eucyclops macrurus</i> ( $W=4.5$ мкг С)	<i>Stephanodiscus</i>	2	0.09	2.0
	<i>Chlorella</i>	2	0.14	3.1
	<i>Microcystis</i>	2	0.16	3.5
	<i>Diatoma</i>	9	1.51	33.3
<i>Microcyclops bicolor</i> ( $W=1.0$ мкг С)	<i>Stephanodiscus</i>	2	0.002	0.2
	<i>Anabaena</i>	1	0.05	5.0
	<i>Microcystis</i>	2	0.007	0.7
<i>Bryocampius minutus</i> ( $W=0.9$ мкг С)	<i>Diatoma</i>	4	0.147	16.3
	<i>Asterionella</i>	4	0.199	22.1
	<i>Ankistrodesmus</i>	4	0.084	9.3
	<i>Scenedesmus</i>	4	0.180	20.0
	<i>Staurastrum</i>	4	0.045	5.0
	<i>Anabaena</i>	4	0.118	13.1
	<i>Microcystis</i>	4	0.099	11.0

\* По сообщению Т. И. Добрыниной.

Выполненная нами серия экспериментов, выясняющая способность циклопов рода *Eucyclops* усваивать естественный бактериопланктон, показала, что этот вид пищи ими практически не используется — индекс усвоения не достигал 1%, а усвояемость составляла 25%. В то же время детрит различного происхождения используется веслоногими-собираателями сравнительно эффективно. В отдельных случаях индекс усвоения зоогенного детрита, представляющего собой разложившиеся останки ракообразных, богатые микрофлорой и простейшими, достигает относительно

высокой величины (табл. 23). Несколько хуже ассимилируется естественный и фитогенный детрит. Сведения по усвояемости детрита веслоногими-собираателями отсутствуют. Между тем хвататели-альгофаги (*C. scutifer*) ассимилируют этот вид пищи очень хорошо, усвояемость детрита в опытах с *C. scutifer* достигала 70—90% (Монаков, Сорокин, 1972).

Т а б л и ц а 23

Эффективность использования детрита разного происхождения веслоногими-собираателями при 15—20°

Вид рачка	Вид детрита	Число повторностей	$C_a$ мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , %
<i>Bryocamptus minutus</i> ( $W=0.9$ мкг С)	Естественный	4	0.102	11.3
	Фитогенный	6	0.068	7.5
	Зоогенный	6	0.082	9.1
<i>Eucyclops serrulatus</i> * ( $W=4.5$ мкг С)	Естественный	3	0.30	10.3
	Фитогенный	3	0.44	14.6
	Зоогенный	3	0.86	19.0
<i>Microcyclops bicolor</i> ( $W=1.0$ мкг С)	Фитогенный	2	0.02	2.0
	Зоогенный	2	0.14	14.0

\* По сообщению Т. И. Добрыниной.

Пища животного происхождения при сырой биомассе 4 мг/л и температуре 15—20° используется собирателями-полифагами довольно эффективно, индексы усвоения коловраток и *Polyphemus* приближаются к 50% и значительно ниже при питании культурами парameций и цериодафний.

Вид рачка	Вид корма	Число повторностей	$\frac{C_a}{W}$ , %
<i>Eucyclops serrulatus</i>	<i>Paramecium</i>	3	5.37
	<i>Polyphemus</i>	3	47.5
	<i>Ceriodaphnia</i>	3	7.1
<i>Eucyclops macruratus</i>	<i>Infusoria</i>	2	18.0
<i>Microcyclops bicolor</i>	<i>Infusoria</i>	3	7.0
	<i>Rotatoria</i>	3	48.0

Мы рассмотрели результаты экспериментов, выясняющие эффективность использования различного корма при его относительно стабильной концентрации и температуре 15—20°. В табл. 24 для каждой группы веслоногих приведены средние индексы усвоения водорослей, бактерий, детрита и беспозвоночных. Хотя эти величины усреднены, тем не менее они дают достаточно четкое общее представление о сравнительной эффективности использования различного корма веслоногими с разным типом питания.

Прежде всего обращает на себя внимание, что альгофлора с достаточной эффективностью утилизируется лишь группой фильтраторов. Значительно слабее она используется собирателями, а средние индексы усвоения водорослей другими группами веслоногих очень малы. Во-вторых, лабораторные эксперименты по питанию копепод дисперсно распределенными бактериями дали очень низкие величины  $C_a/W$  (табл. 24). В действительности значение микрофлоры как непосредственного источника пищи веслоногих в природе должно быть выше, поскольку в водоемах 20—30% бактериопланктона входит в состав агрегатов размером свыше 4 мкм, которые эффективно используются фильтраторами (Павельева, Сорокин, 1971; Сорокин, 1971б).

Т а б л и ц а 24

Сравнительная эффективность использования пищевых ресурсов веслоногими-ракообразными с различным типом питания при 15—20° и концентрации пищи, близкой к наблюдающейся в природе

Группа веслоногих	$\left(\frac{C_a}{W}\right), \%$			
	фито-планктон	бактерио-планктон	детрит	зоопланктон
Фильтраторы-альгофаги <i>Eudiaptomus</i> , <i>Acanthodiaptomus</i> , <i>Neutrodiaptomus</i>	24.0	5.3	2.2 *	—
Хвататели-зоофаги <i>Macrocyclops</i> , <i>Cyclops</i> , <i>Acanthocyclops</i> , <i>Mesocyclops</i>	1.17	0.27	8.0	35.2
Собиратели-эврифаги <i>Eucyclops</i> , <i>Microcyclops</i> , <i>Bryocamptus</i>	8.9	0.95	10.9	22.2
Смешанный тип питания <i>Heterocope</i> , <i>Hemidiaptomus</i>	2.9	0.5	0.1	24.8

\* Данные получены при 8°.

Органический детрит различного происхождения сравнительно хорошо используется веслоногими-хватателями и собирателями —  $\frac{C_a}{W} = 8—11\%$  (табл. 24). Единственные опыты по его усвоению фильтраторами *Eudiaptomus*, выполненные А. П. Павлютиным и А. П. Остапеней при температуре 8°, дали низкие величины индексов усвоения. Однако можно полагать, что этот вид пищи в природе используется фильтраторами более эффективно.

Наконец, пища животного происхождения хорошо усваивается веслоногими всех групп. <sup>14</sup>

<sup>14</sup> В первую группу мы не включили фильтратора *Eurytemora*, который в отличие от диаптомид — зоофаг, питающийся мелкими беспозвоночными. Индекс усвоения коловраток этим рачком достигает 40% (Монаков, Сорокин, 1971а).

Трофическую ценность корма характеризует и общее состояние культивируемых ракообразных; данные об их плодовитости, темпе роста и продолжительности развития могут быть хорошими показателями условий питания животных. В последние годы выполнена серия работ по длительному культивированию копепода на разных видах корма. Одни исследователи подтвердили установленную ранее трофическую ценность определенного вида пищи, другие пришли к противоположным выводам. Так, И. Б. Богатова (1951), проводившая опыты по выращиванию *Cyclops strenuus* и *Acanthocyclops viridis* на культурах инфузорий и водорослей, установила, что при питании только водорослями взрослые циклопы некоторое время живут, однако развитие их молоди идет медленнее, чем в опытах с животным кормом, и часть популяции гибнет. Точно так же, жизнестойкие культуры *Acanthocyclops viridis*, *Mesocyclops leuckarti* и *Macrocyclus albidus* были получены нами при кормлении копепода только животной пищей — культурами простейших и мелкими ракообразными (Монаков, 1958а, 1958б, 1962, 1965).

Установленный ранее хищный характер питания одного из перечисленных выше видов (*Acanthocyclops viridis*) был окончательно подтвержден работой Смайли (Smyly, 1970). В его опытах темп роста и плодовитость *A. viridis*, воспитываемого на пище животного происхождения, оказались значительно более высокими, чем при питании водорослями. Вместе с тем автор подчеркивает, что, хотя простейшие и обеспечивают высокий темп роста циклопов, плодовитость *A. viridis* оказывается большей в случае, если копеподы в качестве пищи используют более крупных животных — планктонных ракообразных (Smyly, 1970).

Вместе с тем Паркер (Parker, 1960, 1961), выращивающий веслоногих совместно с ветвистоусыми и подкармливающий их смешанными культурами водорослей, установил угнетающее влияние кладоцер (*Simocerphalus*, *Daphnia*) на популяцию циклопид — *Acanthocyclops viridis*, *Eucyclops agilis*.

Точно так же в опытах Эльбурна (Elbourn, 1966) *Cyclops strenuus* довольно быстро погибал в присутствии *Daphnia*, подкармливаемой хлореллой. На основании этого автор пришел к выводу о неспособности *C. strenuus* существовать при питании одними беспозвоночными и о преобладающей роли водорослей в рационе этого вида.

Противоречивость данных о значении качества корма в жизни одного и того же вида, очевидно, связана с тем, что авторы использовали в своих работах популяции циклопов, обитающих в различных экологических условиях, оказывающих заметное влияние на характер питания копепода. Как мы уже отмечали, в питании *Cyclops scutiger* из озер Камчатки значительное место занимает фитопланктон, а в рационе этого же вида, населяющего некоторые озера Ленинградской обл., доминируют беспанцирные коловратки (Вардапетян, 1972).



Влияние разного вида корма на жизненные циклы веслоногих-циклопид (*Cyclops vicinus*, *Eucyclops serrulatus*) было исследовано также Овреем, Дюссаром (Auvray, Dussart, 1967) и Т. И. Добрыниной. Первые авторы воспитывали циклопов на различных видах водорослей и культуре *Paramecium*. Они показали, что при недостатке пищи или ее однообразии размеры подопытных животных заметно мельчают, хотя сроки их созревания практически не меняются.

По данным Т. И. Добрыниной, *Cyclops vicinus* при выращивании на культуре хлореллы достигает половозрелости, но самки не образуют яйцевых мешков. В то же время *E. serrulatus* одинаково хорошо растет и размножается как на растительной, так и на животной пище, что лишний раз подтверждает установленную ранее всеядность этого вида. Автором не было обнаружено существенной разницы в сроках наступления половой зрелости циклопов, воспитываемых на разных видах пищи.

### Факторы эффективности питания

Эффективность питания пресноводных копепод, как мы уже отмечали, тесно связана с особенностями пищевого поведения гидробионтов и со спецификой самих кормовых объектов. Пищевая ценность последних во многом определяется их химическим составом и калорийностью. На примере морских веслоногих Коновер (Conover, 1966) показал, что корм с низким содержанием золы усваивается лучше, чем водоросли с повышенным ее содержанием. Аналогичные данные получил Хаг (Hag, 1967). Однако, как было показано Г. А. Печень-Финенко (1971), подобная корреляция возможна в случае, когда усвояемость органического вещества значительно выше, чем золы (табл. 25). Если же эффективность утилизации обоих компонентов одинакова, усвояемость сухого вещества окажется постоянной независимо от содержания в нем золы (Печень-Финенко, 1971). По данным А. П. Павлютина (1970), усвояемость зольных элементов пищи отдельными беспозвоночными может достигать 98%. Таким образом, установленное Коновером (Conover, 1966) явление обратной зависимости между зольностью и усвояемостью может иметь место в ограниченном числе случаев. Данные о связи между калорийностью пищи и ее усвояемостью пресноводными веслоногими отсутствуют. Подобная корреляция была установлена А. П. Остапеней с соавторами (1968) и Шиндлером (Schindler, 1968) в опытах с пресноводными ветвистоусыми ракообразными. Оказалось, что с повышением калорийности водорослей от 3.0 до 6.2 кал. мг<sup>-1</sup> сухого веса их усвояемость ветвистоусыми возрастает, однако при дальнейшем искусственном повышении калорийности корма эффективность его утилизации ракообразными снижается.

О влиянии температуры на эффективность питания пресноводных копепод имеются данные в работе Саундса (Saund

Т а б л и ц а 25

Расчет усвояемости сухого вещества  
(по: Печень-Финенко, 1971)

Содержание в сухом веществе, %		Усвоено от сухого вещества, %		Общая усвояе- мость, %
зола	органического вещества	зола	органического вещества	
0.1	0.9	0.03	0.72	0.75
0.2	0.8	0.06	0.64	0.70
0.3	0.7	0.09	0.56	0.65
0.4	0.6	0.12	0.48	0.60
0.5	0.5	0.15	0.40	0.55

П р и м е ч а н и е. Расчеты производили при условии, когда усвояемость органического вещества  $\left(\frac{1}{V_0} = 80\%\right)$  выше, чем таковая зола  $\left(\frac{1}{U_s} = 30\%\right)$ .

1969), по которым величина ассимилированной пищи циклопами рода *Tropocyclops* в весенние и осенние месяцы была в 1.5 раза выше, чем летом.

Между тем, по данным Кибби (Kibby, 1971), усвояемость хлореллы фильтратором *Eudiaptomus gracilis* в интервале температуры от 5 до 20° была практически постоянной — 64.2—68.4%.

Аналогичные результаты получил Коновер (Conover, 1966) в опытах с морскими копеподами: повышение температуры на 3—5° в пределах от 2 до 11° не сказалось на величине усвояемости диатомовых водорослей веслоногим *Calanus hyperboreus*, она колебалась от 60 до 70%.

Четкая связь температуры с эффективностью питания была зарегистрирована в опытах Л. М. Семеновой (1974) с ветвистым рачком *Bosmina coregoni* (табл. 26). Максимальные индексы усвоения бактериального корма наблюдаются при 18—20°, с дальнейшим повышением температуры эффективность питания *Bosmina* довольно резко падает, хотя суточный рацион продолжает расти и снижается при 27° (табл. 26). Следует отметить, что величины индексов усвоения в интервалах температур 5—15 и 25—30° почти одинаковы (в среднем 6—7%). Это позволяет предполагать, что температура 18—20° — оптимальна для питания *Bosmina coregoni* и, по-видимому, для многих других пресноводных ракообразных летнего планктона. Кроме того, из приведенных данных становится очевидным, что наиболее четким показателем наступления нормальных условий питания следует считать величину усвоения пищи, а не суточный рацион.

Литературные данные, касающиеся вопроса связи эффективности питания с возрастом животного, довольно противоречивы (Печень-Финенко, 1971). Из ряда работ, выполненных с *Cladocera*, следует, что степень усвоения корма увеличивается по мере роста рачков (Richman, 1958; Монаков, Сорокин, 1961). Однако позднее

Т а б л и ц а 26

Влияние температуры на величины потребления  
и усвоения бактерий *Bosmina coregoni*  
(по: Семенова, 1974)

Температура °С	Потреблено за сутки		Усвоено за сутки	
	мкг С на 1 экз.	% от веса	$C_a$ мкг С на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , %
5	—	—	0.056	$3.7 \pm 0.48$
10	0.53	$35.3 \pm 0.58$	0.077	$5.5 \pm 0.58$
15	0.75	$50.0 \pm 4.90$	0.14	$9.2 \pm 0.3$
18	—	—	0.26	$16.1 \pm 0.46$
20	1.5	$100.0 \pm 3.7$	0.39	$25.8 \pm 1.1$
25	1.85	$123.0 \pm 4.0$	0.13	$8.4 \pm 0.5$
27	1.97	$125.0 \pm 3.8$	0.10	$6.7 \pm 0.41$
30	0.93	$68.6 \pm 4.5$	0.09	$5.7 \pm 0.43$

Примечание. ( $W$  — 1.5 мкг С на 1 экз., биомасса бактерий — 6 мг/л).

Н. М. Крючкова (1967) и Шиндлер (Schindler, 1968) получили обратную зависимость — снижение усвояемости и величины усвоения у взрослых особей клadoцер.

Единственные данные, касающиеся подобной связи у пресноводных копепод, получены в работе Р. Клековского и Э. А. Шупкиной (1966): усвояемость *Paramecium caudatum* различными возрастными стадиями *Macrocyclops albidus* — величина довольно стабильная, хотя у половозрелых особей она несколько выше. Расхождения в результатах, получаемых разными авторами, объясняются тем, что часто сравниваются разные показатели, характеризующие эффективность питания — абсолютные ( $A$ ,  $C_a$ ) и относительные ( $1/U$ ;  $C_a/W$ ) величины.

В последнее время была выполнена серия экспериментов с ветвистоусыми (Семенова, 1974) и веслоногими (Монаков и др., 1972) ракообразными. За показатель эффективности питания были взяты величины усвоения корма ( $C_a$ ) без поправки на потери за счет дыхания. Наиболее четкая картина связи усвоения с возрастом животных была получена в опытах с тонким фильтратором *Bosmina coregoni* (табл. 27). Эффективность утилизации корма более крупными рачками выше, чем мелкими. Однако нарастание величины усвоения корма идет не пропорционально увеличению веса тела. Так, если вес тела подопытных рачков возрастал в 20 раз (от 0.3 до 6.0 мкг), то величина усвоения корма всего лишь в 2—4 раза (табл. 27).

Рост величины усвоения по мере роста животного зарегистрирован и в опытах с копеподитными стадиями *Hemidiaptomus amblyodon* (табл. 28). Однако у половозрелых особей этого вида величина усвоения падает, что связано с возрастными изменениями в характере питания рачков. Обычно при постановке подобных

Т а б л и ц а 27

Возрастные изменения эффективности питания *Bosmina coregoni*  
при 19—20° и сырой биомассе корма 6 мг/л  
(по: Семенова, 1974)

Вид корма	Размер рачка, мм	Вес рачка, мкг С	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , ‰
Бактерии	0.36	0.37	0.233	63.0
	0.48	1.50	0.360	24.0
	0.65	3.60	0.519	14.4
	0.84	6.00	0.531	8.8
Diatoma	0.29	0.30	0.186	62.0
	0.48	1.50	0.481	32.0
	0.63	3.60	0.720	20.0
	0.78	6.00	0.859	14.3

экспериментов животным предлагается один и тот же вид корма при его одинаковой концентрации, и это естественно.

Т а б л и ц а 28

Возрастные изменения эффективности питания *Hemidiaptomus amblyodon*  
при 21° и биомассе хлореллы 4—5 мг/л

Стадия	Число пов- торностей	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , ‰
Копеподиты II ( $W=1.7$ мкг С) . .	6	$0.35 \pm 0.03$	20.5
Копеподиты IV ( $W=13.0$ мкг С) .	4	$0.662 \pm 0.027$	5.0
Самки, самцы ( $W=74.0$ мкг С) . .	10	$0.20 \pm 0.01$	0.3

При этом нужно помнить, что характер питания (состав пищи, размер доступных для потребления частиц) ракообразных меняется с их возрастом. Так, например, некоторые веслоногие на ранних стадиях развития потребляют и используют определенный вид корма с высокой эффективностью, а по мере роста переходят на другую пищу (Павельева, Сорокин, 1971). В результате в подобных экспериментах животные могут отказываться от предложенной пищи, и в связи с этим получаемые величины эффективности ее использования резко падают, хотя пищевая ценность корма по существу остается высокой. Это в первую очередь относится к веслоногим ракообразным, у которых возрастные изменения характера питания выражены более четко, чем у клadoцер.

У веслоногих хватателей и -собираателей величина усвоения корма тоже растет по мере роста животных (табл. 29, 30). Способность ракообразных по мере роста ассимилировать корм с большей эффективностью Г. А. Печень Фипенко (1971) объясняет обогащением бактериальной флоры кишечника животных, что вполне вероятно, однако с уверенностью ответить на этот вопрос можно

Т а б л и ц а 29

Возрастные изменения эффективности питания *Cyclops vicinus* при 18—20°  
(по сообщению Добрыниной)

Вид корма, концентрация	Стадия	Число пов- торностей	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , °
<i>Scenedesmus</i> (4 мкг/л)	Науплии IV—V ( $W=0.38$ мкг С)	3	$0.0044 \pm 0.0004$	1.1
	Копеподиты I—III ( $W=0.50$ мкг С)	3	$0.0075 \pm 0.0015$	1.5
	Самки ( $W=7.0$ мкг С)	3	$0.0013 \pm 0.002$	0.2
<i>Paramecium</i> (1000 экз./мл)	Науплии IV—V ( $W=0.38$ мкг С)	3	$0.0061 \pm 0.0014$	1.6
	Копеподиты I—III ( $W=0.50$ мкг С)	3	$0.0183 \pm 0.0027$	3.7
	Самки ( $W=7.0$ мкг С)	3	$0.95 \pm 0.12$	13.6

Т а б л и ц а 30

Возрастные изменения эффективности питания  
*Eucyclops serrulatus* при 18—20°  
(по сообщению Добрыниной)

Вид корма, концентрация	Стадия	Число пов- торностей	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , °
<i>Diatoma</i> (4 мг/л)	Науплии IV—V ( $W=0.32$ мкг С)	3	$0.030 \pm 0.002$	9.3
	Копеподиты I—III ( $W=0.45$ мкг С)	3	$0.082 \pm 0.014$	18.2
	Самки ( $W=4.5$ мкг С)	3	$1.36 \pm 0.22$	30.2
<i>Paramecium</i> (2500 экз./мл)	Науплии IV—V ( $W=0.38$ мкг С)	3	$0.010 \pm 0.001$	2.7
	Копеподиты I—III ( $W=0.45$ мкг С)	3	$0.065 \pm 0.003$	14.5
	Самки ( $W=4.5$ мкг С)	3	$0.240 \pm 0.001$	5.4

лишь после проведения специальных биохимических исследований. Рассмотрев приведенные данные (табл. 27—30), можно заметить, что нарастание величин усвоения у рачков, питающихся фильтрационным способом, идет более медленным темпом, чем у веслоногих-хватателей и -собираателей. Так, при разнице в весе в 10—20 раз величина усвоения у копеподитов *Hemidiaptomus am l don* и *Bosmina coregoni* увеличивается в 2—4 раза (табл. 27 2), а у *Eucyclops serrulatus* (при питании культурой *Diatoma*) и *Cyclops vicinus* (при кормлении их инфуэориями) — примерно в 100 раз. В результате относительный показатель эффективности питания (индекс усвоения) у рачков фильтраторов по мере их роста

падает, а у веслоногих-хватателей и -собирателей либо возрастает, либо колеблется в незначительных пределах (табл. 29, 30). В разделе по интенсивности питания мы отмечали, что величина суточного потребления корма, выраженная в весовых единицах, по мере роста животных увеличивается, а относительный суточный рацион — падает. В случае, если нарастание величины потребления идет пропорционально росту величины усвоения, относительный показатель эффективности питания (усвояемость) должен оставаться примерно одинаковым у животных разного возраста. Это подтверждается опытами Р. Клековского и Э. А. Шушкиной (1966), по которым усвояемость корма различными возрастными стадиями циклопов — величина стабильная (45—50%). Однако в силу того, что процессы потребления и ассимиляция корма животными по мере их роста идут с разной скоростью, что связано с индивидуальными и видовыми особенностями ракообразных, усвояемость корма может либо возрастать, либо снижаться. Первый случай имел место в наших экспериментах с *Cladocera* (Монаков, Сорокин, 1961). Падение усвояемости наблюдалось в экспериментах Н. М. Крючковой (1967) по питанию *Moina rectirostris* культурами *Chlorella* и *Stichococcus*, когда ее величина к концу жизни животных снизилась соответственно с 97 до 28 и с 83 до 46%. Аналогичное явление наблюдалось нами в опытах с *Cyclops scutifer* (табл. 31). Тем не менее во всех указанных работах получаемые цифры усвояемости оказывались одного порядка и только в одном случае разнились немного более чем в 3 раза.

Т а б л и ц а 31

Возрастные изменения эффективности питания  
*Cyclops scutifer* при 10—12°

Вид корма	Стадия	Потреблено	Усвоено	$\frac{1}{U}, \%$
		мкг С в сутки на 1 экз.		
Протококковые во- доросли	Копеоподиты III—IV ( $W=0.5$ мкг С)	0.19	0.07	36.8
	Самки ( $W=1.5$ мкг С)	0.96	0.25	26.7
Детрит	Копеоподиты III—IV ( $W=0.5$ мкг С)	0.52	0.47	91.5
	Самки ( $W=1.5$ мкг С)	0.63	0.43	68.8

Если взять ракообразного, у которого вес изменяется по мере роста в 10 раз, а величина усвоения в 4 раза (что обычно наблюдается у планктонных фильтраторов), и предположить, что относительный среднесуточный рацион падает от 120 до 60%, тогда

возможные возрастные изменения показателей эффективности питания будут выглядеть следующим образом (табл. 32).

Т а б л и ц а    32

Возможные изменения относительных показателей эффективности питания по мере роста рачка-фильтратора

Вес рачка, мкг С	Суточный рацион		Ca, мкг С в сутки на 1 экв.	$\frac{Ca}{W}$ , ‰	$\frac{1}{U}$
	%	мкг С			
0.7	120	0.8	0.3	45	37
1.0	100	1.0	0.4	40	40
2.5	80	2.0	0.6	24	30
7.0	60	4.2	1.2	17	28.5

К настоящему времени выявлена связь ~~как~~ между эффективностью использования корма ~~так и между~~ концентрацией его в среде. При постановке экспериментов с веслоногими-ракообразными мы ставили перед собой цель: 1) установить общую тенденцию изменения процесса ассимиляции по мере роста концентрации корма; 2) выявить оптимальные концентрации пищи, при которых величина усвоения стабилизируется или меняется незначительно; 3) определить минимальные концентрации кормовых организмов, ниже которых величина ассимилированной части рациона не покрывает трат на обмен. Последнее представляет особый интерес, поскольку позволяет давать оценку пищевым ресурсам в водоеме.

В данном случае под обеспеченностью пищей следует понимать не абсолютное ее количество, доступное виду, а, как справедливо указывает Г. В. Никольский (1953), условия ее усвоения, при которых обеспечивается нормальный уровень обмена животного.

### Фильтраторы

Общий характер процесса ассимиляции корма в диапазоне его концентраций от 0.1 до 100 мг/л сырого веса у веслоногих-фильтраторов довольно сходен. По мере роста концентрации кормовых объектов величина усвоения повышается, но не пропорционально увеличению биомассы пищи (табл. 33, 34). Абсолютные максимальные значения величин  $S_a$  на порядок ниже максимальной биомассы корма. Нарастание величины усвоения связано с тем, что при небольших концентрациях корма суточный рацион и величина его ассимилированной части не покрывают трат на обмен животного. Нарастание величины усвоения наблюдается до определенных концентраций кормовых объектов. Дальнейший рост концентрации пищи не сопровождается повышением эффективности ее ассимиляции, величина усвоения и индексы

усвоения либо стабилизируются, либо колеблются в незначительных пределах (табл. 33, 34).

У веслоногих-фильтраторов, обитающих в разных экологических условиях, это происходит при концентрациях корма, обычно наблюдающихся в природе. На рис. 31 приведены данные индексов усвоения, рассчитанные в процентах от максимума при различной концентрации корма. У *Eudiaptomus* из Рыбинского водохранилища и у *Neutrodiaptomus angustilobus* из оз. Даль-

Т а б л и ц а 33

Влияние концентрации корма на эффективность его использования *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* (по: Маловицкая, Сорокин, 1961а)

Концентрация Chloococcum		Ca, мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{Ca}{W}$ , %
тыс. кл. на 1 мл	мг л		
0.8	0.08	0.018	0.27
3.1	0.32	0.09	1.44
4.1	0.43	0.13	1.98
10.2	1.03	0.34	5.00
21.0	2.12	0.35	5.2
46.2	4.84	0.46	6.8
72.4	7.45	0.40	5.9
241.0	25.0	0.51	7.4

Примечание. W — 6.9 мкг С на 1 экз., температура — 15–20°.

Т а б л и ц а 34

Влияние концентрации корма на эффективность его использования *Acanthodiaptomus denticornis* (W=13 мкг С) при 20°

Концентрация Stephanodiscus, мг/л сырого веса	Ca, мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{Ca}{W}$ , %
0.15	0.10	0.7
0.60	0.33	2.5
2.00	0.24	1.8
4.0	0.54	4.1
8.0	1.60	12.0
16.0	2.42	18.0
32.0	3.00	22.7
80.0	2.64	20.0

Примечание. Каждая цифра — средняя из 2–4 наблюдений.

него (Камчатка) максимальный индекс усвоения зарегистрирован при биомассе 2–5 мг/л сырого веса, у *Hemidiaptomus amblyodon* и *Acanthodiaptomus denticornis* из высокоевтрофного временного водоема — при более высокой биомассе водорослей (рис. 31).

Данные экспериментов, выясняющих связь величины усвоения с количеством корма, дают возможность выявить минимальные концентрации, ниже которых количество усвоенной пищи не перекрывает трат на обмен животного. Последний может быть определен в экспериментах либо рассчитан по уравнению Л. М. Сушени (1969):  $Q=0.200W^{0.777}$ . Полученные данные пересчитываются на углерод по коэффициенту 1 мг  $O_2=0.33$  мгС. Минимальное количество пищи, обеспечивающее нормальное развитие веслоногих-фильтраторов из разных водоемов, оказывается различным. Так, для *Neutrodiaptomus angustilobus* минимальной концентрацией водорослей и бактерий следует считать их биомассу 2–4 мг/л сырого веса (рис. 32); у *Acanthodiaptomus denticornis* при биомассе водорослей (*Stephanodiscus*) ниже 15–16 мг/л усвоенная часть рациона не перекрывает трат на дыхание (рис. 33).



Оптимальные условия питания создаются при более высоких концентрациях пищи. Наступление подобных условий можно установить по периоду выхода индекса усвоения на плато либо по падению усвояемости, тесно связанной с рационом животных. У пресноводных веслоногих фильтраторов усвояемость корма в пределах его концентраций от 1 до 10 мг/л сырого веса — величина относительно постоянная (Маловицкая, Сорокин, 1961); при более высоких концентрациях пищи она снижается, в то время как суточный рацион продолжает расти.

Подобная связь концентрации корма с его усвояемостью довольно подробно исследовалась на примере листоногих-фильтраторов (Richman, 1958; Монаков, Сорокин, 1960а, 1961; Сущенко, 1962, 1964; Schindler, 1968; Павлова, Сорокин, 1970). Анализ литературных данных по этому вопросу, выполненный Г. А. Печень-Финенко (1971) и Н. М. Крючковой (1971), показал наличие четкой связи между усвояемостью пищи и ее концентрацией в среде. У ветвистоусых-фильтраторов, процесс питания которых в известной мере автоматичен и тесно связан с дыханием, усвояемость, относительно стабильная при определенном количестве корма, по мере увеличения его концентрации падает. Это происходит в результате того, что фильтраторы, несмотря на способность регулировать скорость фильтрации, оказываются не в состоянии снизить ее до предела. В результате с дальнейшим повышением концентрации корма суточный рацион рачков растет, а усвояемость падает, хотя абсолютное количество ассимилированной пищи в общем остается достаточно стабильным, как это можно наблюдать в опытах с веслоногими-фильтраторами (табл. 33, 34).

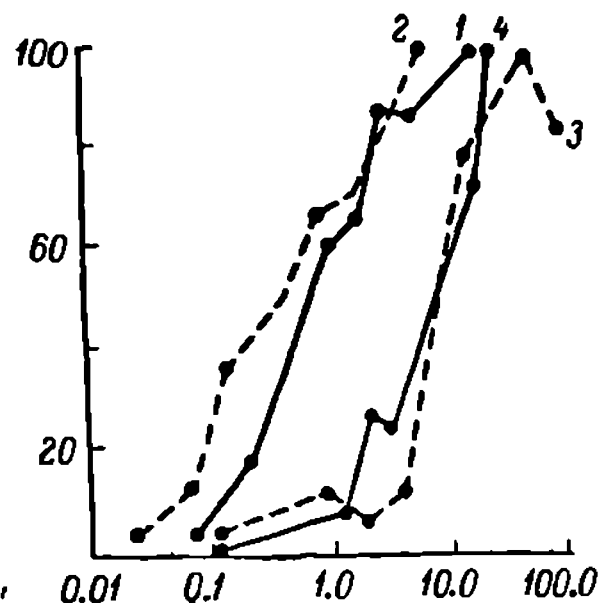


Рис. 31. Влияние концентрации корма на эффективность его использования веслоногими-фильтраторами.

1 — *Eudiaptomus*, корм — *Chlorococcum*, 2 — *Neutrodiaptomus*, корм — *Stephanodiscus*, 3 — *Acanthodiaptomus*, корм тот же, 4 — *Hemidiaptomus*, корм — *Stephanodiscus*. По оси ординат — индекс усвоения, % от максимума, по оси абсцисс — биомасса корма, мг/л (сырой вес).

### Хвататели

У веслоногих-хватателей и у копепод со смешанным типом питания при кормлении их животной пищей наблюдается аналогичная связь между концентрацией корма и эффективностью его использования. Величина усвоения и индекс усвоения вначале растут, достигают максимальных значений при определенных концентрациях кормовых животных, а затем, несмотря на дальней-

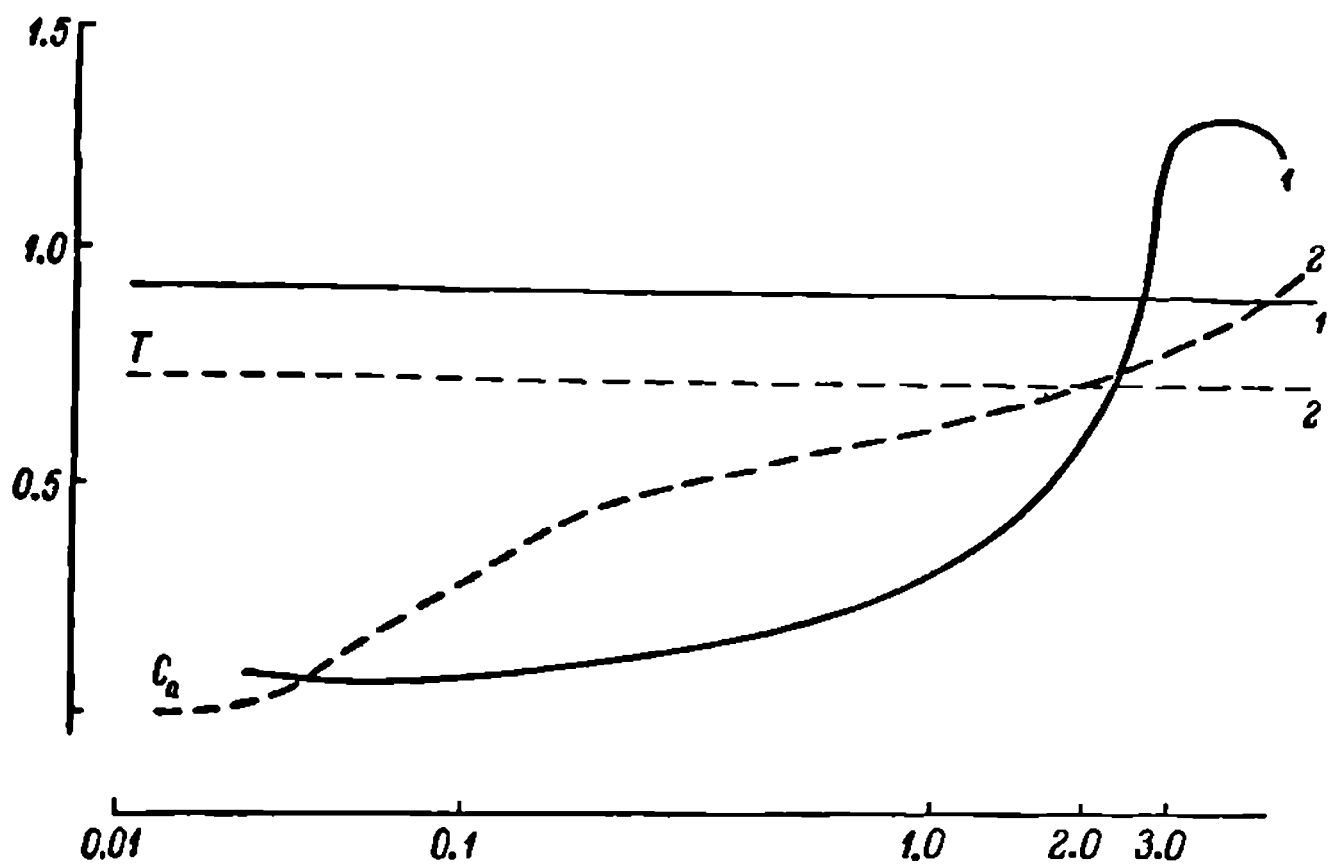


Рис. 32. Определение минимальной концентрации для питания *Neutrodaptomus angustilobus* (по: Павельева, Сорокин, 1971).

1 — бактерии, 2 — *Stephanodiscus*. По оси ординат — траты на дыхание (T) и величина усвоения ( $C_a$ ), мкг С в сутки на 1 экз., по оси абсцисс — биомасса корма, мг/л.

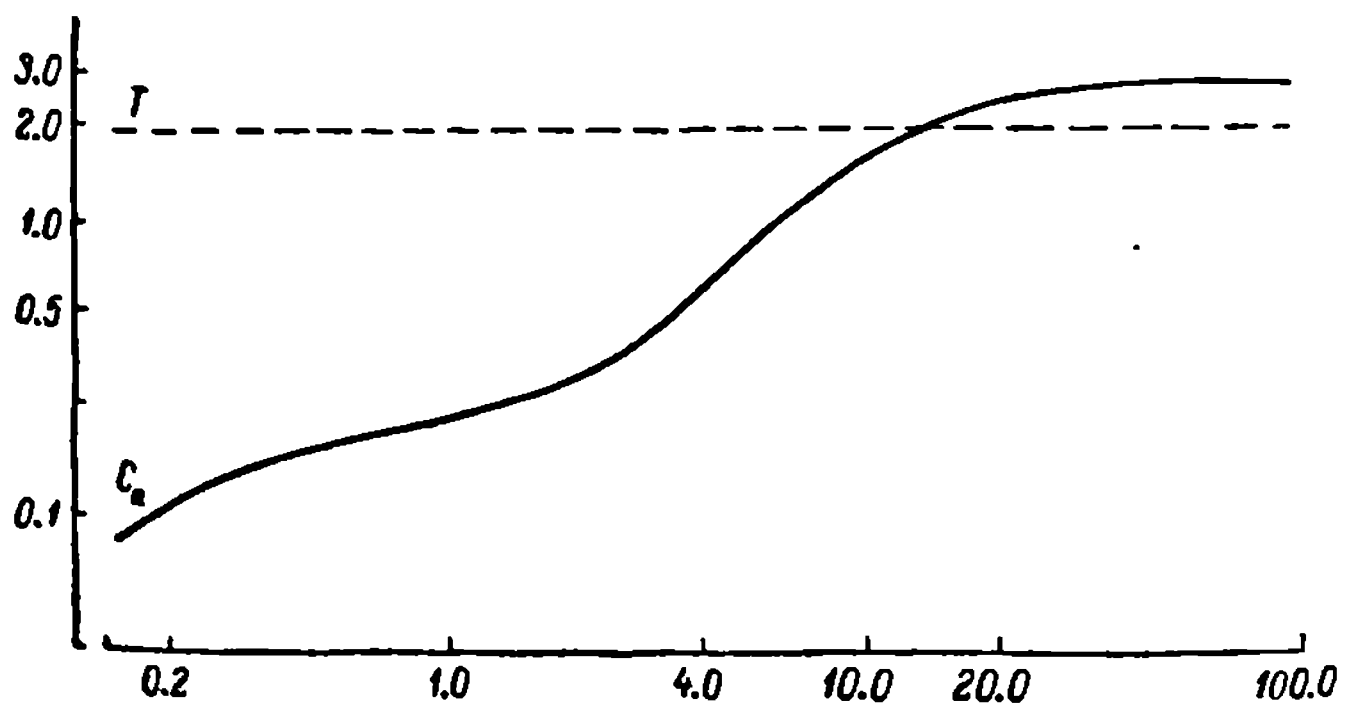


Рис. 33. Определение минимальной концентрации для питания *Acanthodaptomus denticornis*.

По оси ординат — траты на дыхание (T) и величина усвоения (C), мкг С в сутки на 1 экз., по оси абсцисс — биомасса *Stephanodiscus*, мг/л.

Т а б л и ц а    35  
Влияние концентрации инфузорий на эффективность  
их использования веслоногими-хватателями при 18—20°

Вид рачка	Концентрация корма		$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , ‰
	экз./мл	мг/л		
<i>Cyclops vicinus</i> ( $W=10$ мкг С)	10	0.08	0.1	1.0
	20	0.16	0.5	5.0
	50	0.40	1.3	13.0
	150	1.20	1.1	11.0
	400	3.20	2.6	26.0
	1000	9.00	3.2	32.0
	2000	18.00	3.7	37.0
	3600	32.40	2.6	26.0
<i>Mesocyclops leuckarti</i> ( $W=4.5$ мкг С)	10	0.08	0.2	4.0
	20	0.16	0.7	15.0
	50	0.40	1.4	32.0
	150	1.20	2.0	44.0
	400	3.20	1.8	40.0
	1000	9.00	2.1	46.0
	2000	18.00	2.4	53.0
<i>Mesocyclops oithonoides</i> ( $W=1$ мкг С)	10	0.08	0.006	0.6
	20	0.16	0.04	4.0
	50	0.40	0.13	13.0
	150	1.20	0.32	32.0
	400	3.20	0.36	36.0
	1000	9.00	0.37	37.0
	2000	18.00	0.31	31.0

Т а б л и ц а    36  
Влияние концентрации корма  
на эффективность его использования  
*Heterosore appendiculata* при 18—20°  
( $W=25$  мкг С)

Концентрация <i>Ceriodaphnia</i> , мкг/л сырого веса	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , ‰
0.02	1.0	4.0
0.09	0.8	3.2
0.45	3.7	14.8
1.00	5.4	21.6
2.00	6.8	27.2
4.0	7.8	31.2
5.0	7.0	28.0
6.0	5.6	22.4

П р и м е ч а н и е. Каждая цифра — среднее из 2 наблюдений.

шее увеличение количества пищи, либо снижаются, либо колеблются в незначительных пределах (табл. 35, 36).

Максимальные величины усвоения наблюдаются при биомассе корма, обычно встречающейся в природе, — 1—10 мг/л сырого веса (рис. 34). Однако минимальные концентрации кормовых объектов, при которых ассимилированная часть рациона покрывает траты на дыхание, лежат значительно ниже оптимальных. Так, *Mesocyclops oithonoides* и *Cyclops vicinus* удовлетворяют

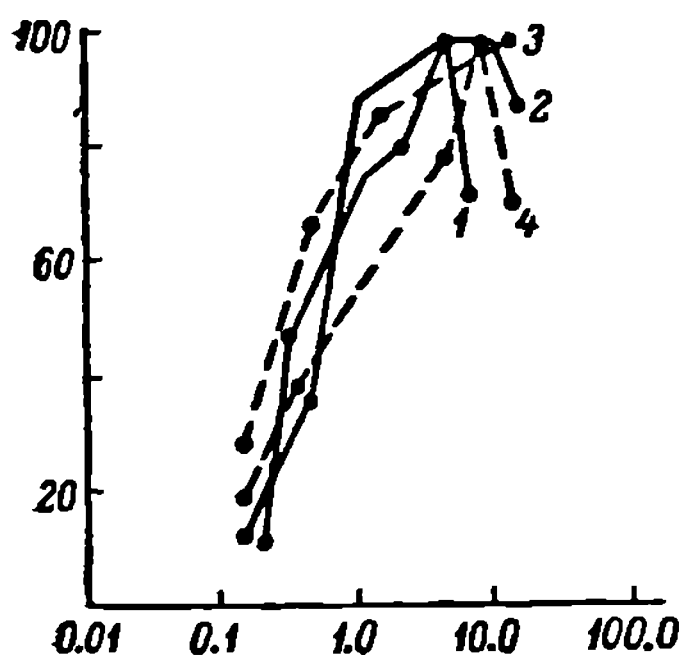


Рис. 34. Влияние концентрации корма на эффективность его использования веслоногими-хватателями.

1 — *Heteroscore appendiculata*, корм — *Ceriodaphnia*, 2 — *Mesocyclops oithonoides*, корм — *Infusoria*, 3 — *M. leuckarti*, корм тот же, 4 — *Cyclops vicinus*, корм *Infusoria*. По оси ординат — индекс усвоения, % от максимума, по оси абсцисс — биомасса корма, мг/л (сырой вес).

свои пищевые потребности при биомассе инфузорий от 0.5 до 1 мг/л (рис. 35, 36). Минимальная концентрация этого же корма для *Mesocyclops leuckarti* лежит еще ниже (рис. 37).

Крупный рачок *Heteroscore appendiculata* при питании планктонными ракообразными нуждается в более высоких концентрациях корма — 4—5 мг/л (рис. 38).

В последнее время выполнена серия работ с морскими веслоногими-хватателями по вопросу о связи усвояемости корма с его концентрацией (Corner, 1961; Conover, 1964; Corner et al., 1967; Петипа и др., 1970). Анализ этих данных позволил Г. А. Печень-Финенко (1971) прийти к выводу об относительном постоянстве усвояемости при изменении концентрации корма. Это объясняется следующим. Как мы видели, абсолютная величина усвоен-

ной части рациона веслоногих-хватателей стабилизируется при определенной концентрации корма (табл. 35, 36). При этом относительный показатель эффективности питания — усвояемость — будет зависеть от того, как изменяется в дальнейшем интенсивность потребления пищи. Если суточный рацион по мере роста концентрации корма продолжает расти (как это наблюдалось в опытах с фильтраторами), то усвояемость при этом падает. Если же интенсивность потребления корма с определенного момента не увеличивается, то его усвояемость окажется величиной достаточно стабильной. Это наблюдается у морских веслоногих-хватателей, у которых, по данным К. В. Беклемишева (1954а) и Л. М. Сущени (1969), при концентрации корма около 3 мг/л сырого веса величина суточного потребления корма остается постоянной, а вследствие этого и усвояемость при дальнейшем повышении концентрации корма практически не меняется (Печень-Финенко, 1971).

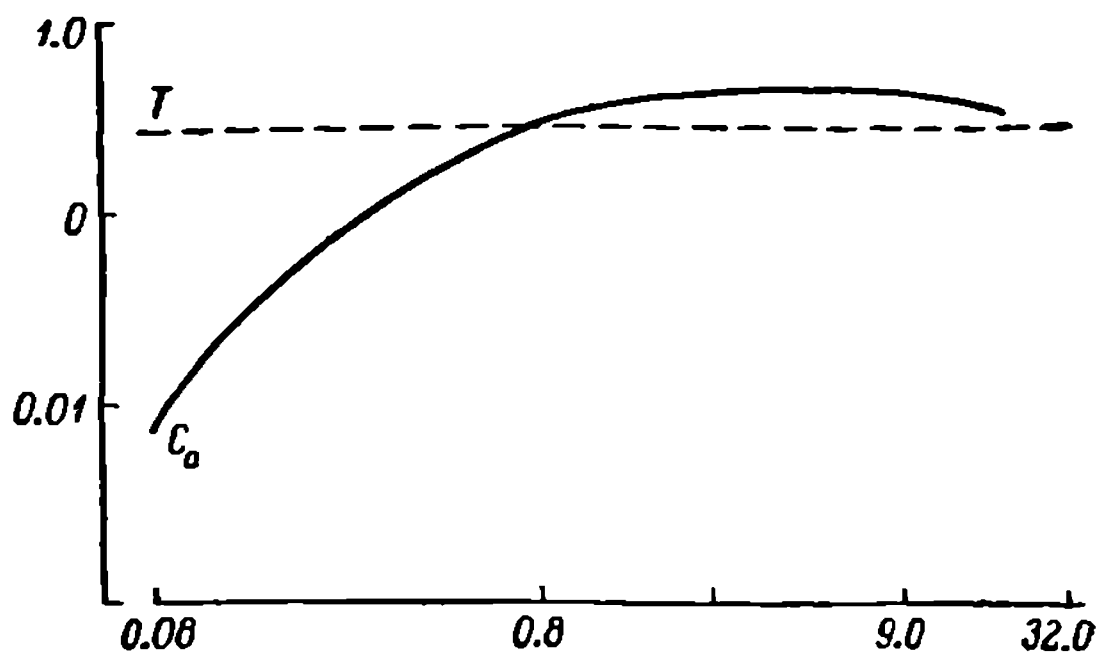


Рис. 35. Определение минимальной концентрации для питания *Mesocyclops oithonoides*.

По оси ординат — траты на дыхание ( $T$ ) и величина усвоения ( $C_a$ ), мкг С в сутки на 1 экз., по оси абсцисс — биомасса инфузорий, мг/л.

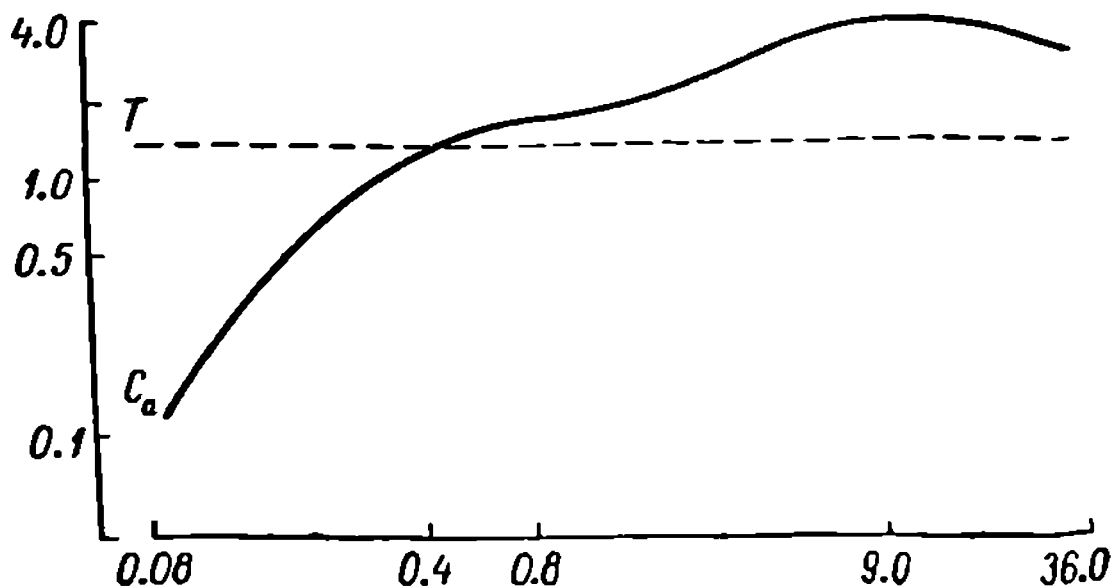


Рис. 36. Определение минимальной концентрации для питания *Cyclops vicinus*.

По оси ординат — траты на дыхание ( $T$ ) и величина усвоения ( $C_a$ ), мкг С в сутки на 1 экз., по оси абсцисс — биомасса инфузорий, мг/л.

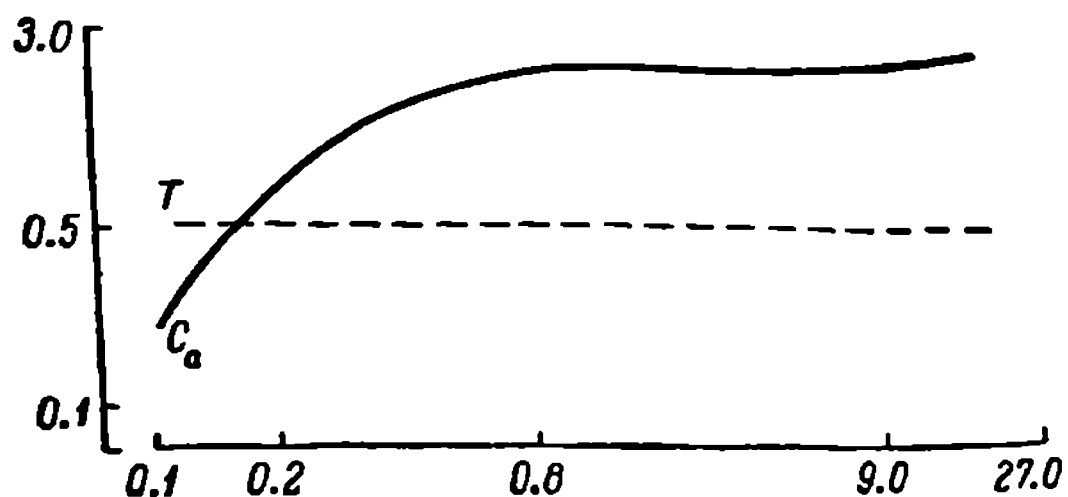


Рис. 37. Определение минимальной концентрации для питания *Mesocyclops leu karti*.

Обозначения те же, что на рис. 36.

У пресноводных копепод-хватателей интенсивность питания стабилизируется при более высоких концентрациях корма —

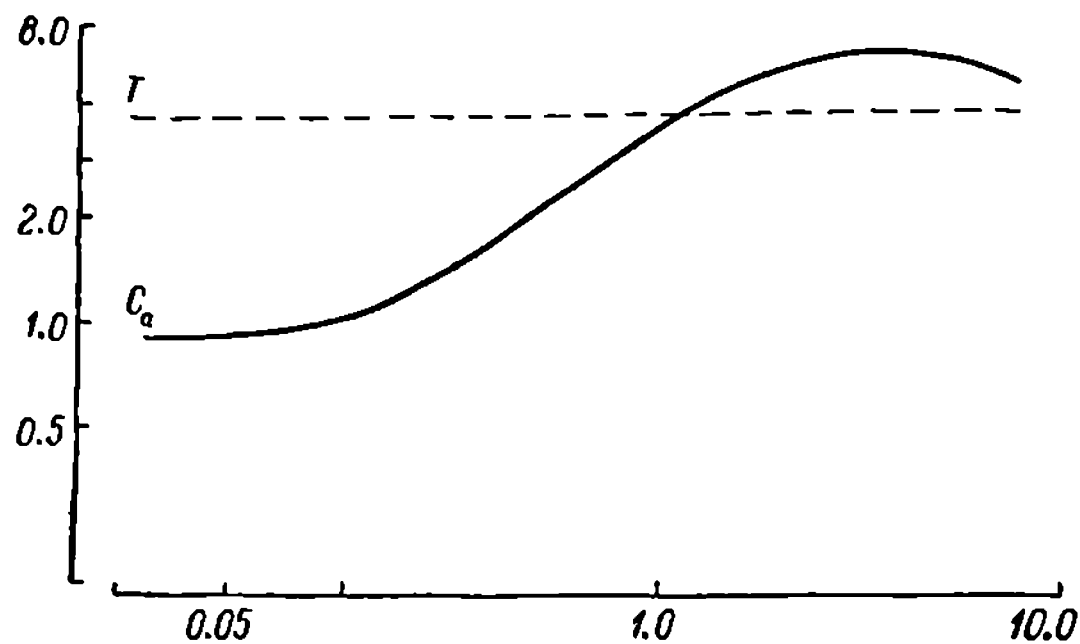


Рис. 38. Определение минимальной концентрации для питания *Heterosore appendiculata*.

По оси ординат — траты на дыхание (T) и величина усвоения (Ca), мкг С в сутки на 1 экз., по оси абсцисс — биомасса цериодафний, мг/л.

6—8 мг/л сырого веса (сообщение Добрыниной); по-видимому, в этих пределах биомассы можно ожидать относительного постоянства и усвояемости.

### Собиратели

Общая тенденция увеличения эффективности использования корма до определенного предела по мере роста концентрации, установленная в экспериментах с веслоногими-фильтраторами и -хватателями, наблюдается и у копепод, собирающих свою пищу с поверхности подводных субстратов (табл. 37, 38).

Т а б л и ц а 37

Влияние концентрации корма на эффективность его использования *Euscyclops serrulatus* при 18—20° (по сообщению Добрыниной)

Концентрация <i>Polyphetus</i> , мг/л сырого веса	Ca, мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{Ca}{W}$ , %
1.0	0.032±0.004	0.7
4.0	0.430±0.06	9.5
8.0	1.86±0.06	41.3
12.0	2.23±0.18	49.6
16.0	2.30±0.24	51.3
20.0	2.18±0.09	48.4
24.0	2.10±0.11	46.

Т а б л и ц а 38

Влияние концентрации корма на эффективность  
его использования *Bryocamptus minutus*  
( $W=0.9$  мкг С)  
при 18—20°

Концентрация, мг/л сырого веса	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экв.		$\frac{C_a}{W}$ , %	
	I	II	I	II
0.1	0.10	0.09	11.1	10.0
0.5	0.13	0.10	14.4	11.1
2.0	0.14	0.16	15.5	17.7
4.0	0.17	0.12	18.8	13.3
8.0	0.10	0.11	11.1	12.2
16.0	0.22	0.19	24.4	21.1
32.0	0.17	0.23	18.8	25.5
80.0	0.19	0.16	21.1	17.7
100.0	0.21	0.25	23.3	27.7

Примечание. Каждая цифра — среднее из 3 наблюдений. I — корм *Asterionella*, II — корм *Scenedesmus*.

Оптимальные условия питания для собирателей *Bryocamptus minutus* и *Euscyclops serrulatus* создаются при биомассе корма 16—20 мг/л сырого веса (табл. 37, 38). На рис. 39 приведены данные по величинам усвоения и тратам на обмен у *Euscyclops ser-*

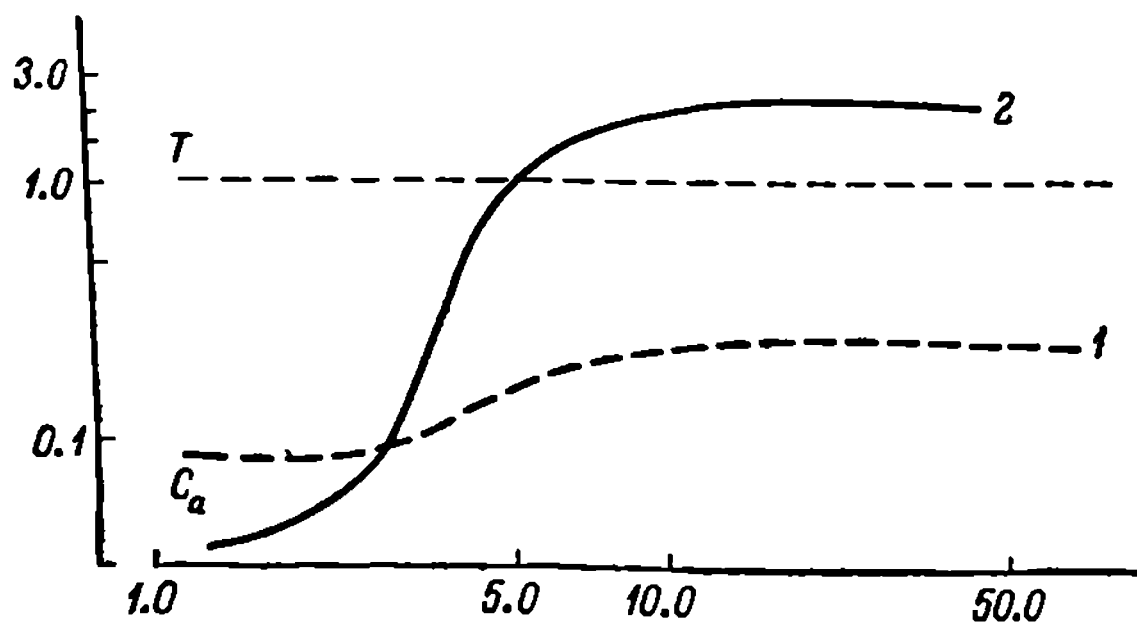


Рис. 39. Определение минимальной концентрации для питания *Euscyclops serrulatus*.

1 — корм *Prataesium*, 2 — корм *Polyphemus*. По оси ординат — траты на дыхание ( $T$ ) и величина усвоения ( $C_a$ ), мкг С в сутки на 1 экв., по оси абсцисс — биомасса корма, мг/л.

*gulatus* при питании 2 видами пищи. В том случае, если циклопам предлагаются в качестве корма ракообразные (*Polyphemus*), то уже при биомассе корма 8 мг/л веслоногие удовлетворяют свои потребности. В то же время высокопитательный корм — *Prataesium* — даже при его достаточно высокой концентрации не обеспечивает нормальной жизнедеятельности веслоногих, и величина

усвоения оказывается значительно ниже трат на дыхание (рис. 39). Оказалось также, что водорослевый корм (*Asterionella*, *Scenedesmus*) в опытах с гарпактицидами (табл. 38) не удовлетворяет пищевых потребностей *Bryocamptus*. Очевидно, для большинства веслоногих эврифагов благоприятные условия питания создаются при наличии смешанной пищи. Это нашло подтверждение в экспериментах, выполненных нами с некоторыми массовыми видами тропических *Copepoda*, пищевые потребности которых удовлетворяются лишь при одновременном использовании животной, растительной пищи и детрита (Петипа, Монаков и др., 1972).



## ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И РОЛЬ КОПЕПОД В ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ ВОДОЕМА

### ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИХ ПО ТРОФИЧЕСКИМ УРОВНЯМ

Изучение пищевых взаимоотношений между водными беспозвоночными было начато на Черном море Н. С. Гаевской (1954). «Эта комплексная проблема должна включать изучение таких моментов, как возрастное морфоанатомическое соответствие или несоответствие хищника и жертвы; далее, приспособительные черты в циклах жизни жертвы и хищника, определяющие совпадение или несовпадение в сроках появления пищевого организма и потребителя; морфологические защитные приспособления и защитные повадки в отношении убежищ, в том числе уход в грунт; скорости движения и реакции на них обеих сторон; изучение концентрации корма и степени его доступности (все это в аспекте различных возрастных стадий) — вот далеко не полный перечень вопросов, входящих в эту проблему и показывающих как ее сложность, так и абсолютную необходимость считаться с этими сторонами при оценке кормности водоема» (Гаевская, 1955). Впоследствии Е. В. Боруцкий (1959) наметил и рассмотрел основные системы биотических взаимоотношений, оказывающих влияние на кормность водоемов.

#### Взаимоотношения копепод со сходным характером питания

О пищевых взаимоотношениях пресноводных веслоногих ракообразных известно немного. Большинство работ объясняет возможность совместного обитания близких видов копепод прежде всего разницей размеров тела сосуществующих веслоногих ракообразных, что обуславливает различие характера их питания (размер потребляемых частиц). Это было показано Фрайером (Fryer, 1954) на примере 2 видов — *Diaptomus laticeps* и *D. gracilis*. По данным Хатчинсона (Hutchinson, 1951), Кола (Cole, 1961), Теша и Армitedжа (Tash, Armitage, 1967), у близких видов рода *Diaptomus* разница размеров тела заметно увеличивается, если веслоногие обитают в одном и том же водоеме. Хаммер и Сев-

чия (Hammer, Sawchyn, 1968) полагают, что при размерных отличиях копепод не меньше 0.5 мм пищевая конкуренция сосуществующих видов рода *Diaptomus* сглаживается. Между тем Риглер и Лэнгфорд (Rigler, Langford, 1967) на примере 2 видов диаптомид из канадских озер (*D. minutus*, *D. oregonensis*) показали, что различия в размерах этих сосуществующих видов не увеличиваются, а уменьшаются, что не подтверждает гипотезы об адаптивном значении этого признака у сосуществующих видов как фактора, снижающего пищевую конкуренцию.

Возможность совместного обитания близких видов тесным образом связана с особенностями их экологии (приуроченность к определенным биотопам, сезонам года, отношение к температуре и т. д.). Исследования Сандеркук (Sandercock, 1967), выполненные на оз. Клерк (Канада), в котором обитают 3 вида диаптомид (*Diaptomus minutus*, *D. oregonensis* и *D. sanguineus*), показали, что факторами, обуславливающими их сосуществование, могут быть и различия в размерах этих животных, и их вертикальное распределение, и сезонное разобщение (табл. 39). Приводимые данные свидетельствуют о том, что для каждой пары сосуществующих видов существенное значение имеют 2 из 3 факторов в разных сочетаниях.

Т а б л и ц а 39

Факторы, обуславливающие возможность сосуществования  
3 видов диаптомид в оз. Клерк (Канада)  
(по: Sandercock, 1967)

Вид рачка	Факторы		
	размерная разница	сезонная разобщенность	вертикальное распределение
<i>Diaptomus minutus</i> и <i>D. oregonensis</i>	+	+	—
<i>D. oregonensis</i> и <i>D. sanguineus</i>	—	+	+
<i>D. sanguineus</i> и <i>D. minutus</i>	+	—	+

К сожалению, в приводимых выше работах, за исключением данных Фрайера (Fryer, 1954), либо совсем отсутствуют сведения о характере пищи исследованных видов, либо об их питании судят по косвенным показателям, например по среднему числу яиц, продуцируемых самкой за определенный период (Tash, Armitage, 1967). Между тем именно характер питания (состав пищи, размер потребляемых объектов и т. п.) может объяснить сосуществование близких видов.

Рассмотрим некоторые факторы, определяющие возможность совместного обитания близких видов копепод.

*Различие в преобладающей пище  
и в размерах потребляемых объектов*

Примером подобного варианта могут служить данные Фрайера (Frayer, 1954), выполненные на одном из озер в Англии. В зимнем планктоне этого водоема обитают 2 морфологически близких вида диаптомид — *Diaptomus laticeps* и *D. gracilis*. Встречаются они вместе, в одних и тех же биотопах примерно в равном количестве. Анализ содержимого их кишечника, произведенный в разные месяцы, показал, что *D. laticeps* питается почти исключительно диатомовыми водорослями (*Melosira*), а *D. gracilis* использует в пищу лишь мельчайшие сферические клетки зеленых водорослей. Это позволило автору прийти к справедливому выводу об отсутствии пищевой конкуренции у взрослых особей диаптомид.

Другой пример касается видов, относящихся к разным родам, но обитающих также в сходных экологических условиях. Это *Heteroscore appendiculata* и *Eurytemora velox*. В Рыбинском водохранилище они часто встречаются вместе и численность их бывает значительной. Уже сам по себе факт совместного существования 2 зоофагов может свидетельствовать о различии характера их питания. Это подтвердилось опытами по совместному содержанию этих видов в аквариумах со смешанным кормом, состоящим из протококковых водорослей, нескольких видов коловраток и мелких ветвистых ракообразных. В таких условиях (наблюдения велись в течение 3 суток) не было замечено ухудшения состояния подопытных животных, о чем свидетельствовали их активность и высокая степень наполнения кишечника. Не было зарегистрировано и случаев нападения более крупных гетерокоп на *Eurytemora*. Возможность сосуществования этих зоофагов объясняется различием размеров потребляемых ими объектов. *Eurytemora velox* питается мелкими животными — простейшими, коловратками и не способна захватывать объекты, размер которых больше 200 мкм. *Heteroscore appendiculata*, напротив, отдает предпочтение более крупным организмам — планктонным ракообразным. Это подтверждается результатами вскрытий и экспериментами по определению эффективности использования корма разного размера указанными веслоногими (табл. 40).

Т а б л и ц а 40

Эффективность использования веслоногими ракообразными кормовых объектов разного размера

Размер кормовых животных, мкм	<i>Eurytemora velox</i>			<i>Heteroscore appendiculata</i>		
	Число повторностей	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , ‰	Число повторностей	$C_a$ , мкг С в сутки на 1 экз.	$\frac{C_a}{W}$ , ‰
70—100	4	2.6+0.3	4.0	9	2.3 0.2	9.2
200—300	3	0.1+0.00	1.5	2	8.5 0.5	4.0

Т а б л и ц а 41

Численность циклопид (экз./м³) в зарослях разного типа  
прибрежья Рыбинского водохранилища в 1962 г.

Вид рачка	Осока	Хвощ	Тростник	Рдест	Гречиха
<i>Macrocyclops albidus</i> . . . . .	300	0	0	0	0
<i>Acanthocyclops viridis</i> . . . . .	600	200	0	25	0
<i>Microcyclops bicolor</i> . . . . .	1600	800	0	0	20
<i>M. varicans</i> . . . . .	3400	1000	0	0	30

К массовым видам копепод прибрежья Рыбинского водохранилища также относятся 2 крупных хватателя-зоофага — *Acanthocyclops viridis* и *Macrocyclops albidus* (Монаков, 1968б). Рассмотрим их в качестве третьего примера сосуществования видов. Оба вида

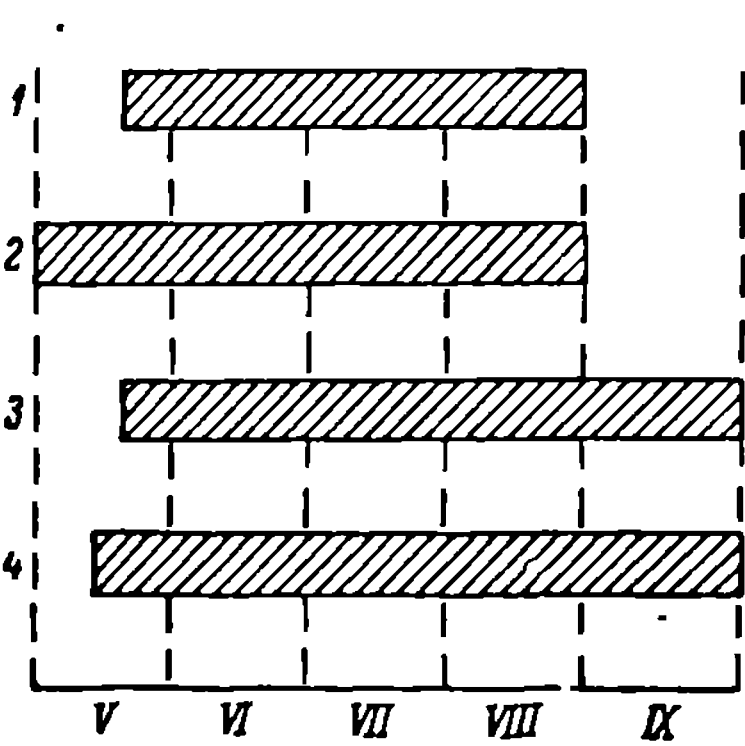


Рис. 40. Сезонная встречаемость циклопид в прибрежье Рыбинского водохранилища в 1962 г.

1 — *Microcyclops bicolor*, 2 — *M. varicans*,  
3 — *Macrocyclops albidus*, 4 — *Acanthocyclops viridis*.

циклопов постоянно встречаются в одних и тех же местах (табл. 41) в течение вегетационного сезона (рис. 40). Численность их в отдельные периоды бывает весьма значительной (Монаков, Мордухай-Болтовской, 1959; Монаков, 1968б). Оба циклопа используют в пищу водных беспозвоночных. Однако при общем сходстве состава их пищи соотношение ее отдельных компонентов различно (табл. 4). Так, значение планктонных ракообразных в питании *A. viridis* невелико, а процент кишечников *M. albidus*, содержащих остатки этих животных, достигал 80 (табл. 4). Подобное различие в питании сосуществующих *A. viridis* и *M. albidus* было зарегистрировано также Фрайером (Fryer, 1957a) на материалах из озер Англии.

Последние примеры касались взаимоотношений веслоногих, относящихся к разным родам. Между тем в Рыбинском водохранилище (Монаков, 1963б) и в оз. Неро (Монаков, Экзерцев, 1970) часто в одних и тех же биотопах обитают близкие виды одного рода — *Macrocyclops albidus*, *M. fuscus* и *M. distinctus*, у которых различие в характере питания выражено еще более четко. В питании первых 2 видов (зоофагов-хватателей) преобладают ракообразные, однако *M. fuscus* почти совершенно не использует личинок хировомид и олигохет, занимающих значительное место

в рационе *M. albidus* (табл. 4). *M. distinctus* — собиратель-полифаг, его пищу составляют детрит и трупы животных (Монаков, 1963б).

### Экологическая разобщенность

Мы рассмотрели примеры, когда механизм питания и состав пищи сосуществующих веслоногих ракообразных либо совершенно различен (*Macrocyclops fuscus* и *M. distinctus*), либо это различие проявляется лишь в преобладающем корме (*Acanthocyclops viridis* и *Macrocyclops albidus*). Вместе с тем в водоемах часто обитают виды копепод, у которых пищевой спектр очень сходен. Возникает вопрос, какие факторы в данном случае сглаживают или исключают пищевую конкуренцию. Рассмотрим несколько случаев совместного обитания копепод.

По данным Берзиньша (Bërsins, 1958), в небольшом шведском озере с хорошо выраженной температурной стратификацией обитают одновременно 2 вида веслоногих ракообразных — *Cyclops strenuus* и *Mesocyclops oithonoides*.

Несмотря на существенное различие размеров их тела, и тот и другой вид использует в пищу простейших, коловраток и мелких планктонных ракообразных. В озере циклопы четко разобщены по вертикали (рис. 41). *M. oithonoides* населяет исключительно эпилимнион, где температура колеблется в пределах 17—20°, и совершенно отсутствует в гиполимнионе с температурой 8—9°, где концентрируется холодолюбивый *Cyclops strenuus* (Bërsins, 1958).

В открытых частях Рыбинского водохранилища доминируют 2 вида циклопид — *Mesocyclops leuckarti* и *Cyclops kolensis*, характер питания которых практически одинаков. Однако первый в планктоне держится лишь в летние месяцы (Монаков, 1958б, 1958в, 1959б, 1972а, 1972б; Луфферова, Монаков, 1966), а с наступлением осеннего похолодания опускается на дно водоема, где зимует в пелогене в активном состоянии на IV и V копеподитных стадиях (Монаков, 1959в).<sup>15</sup> *C. kolensis*, напротив, в летний период держится в пелогене, а в толще воды встречается лишь в зимние и ранневесенние месяцы (Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963;

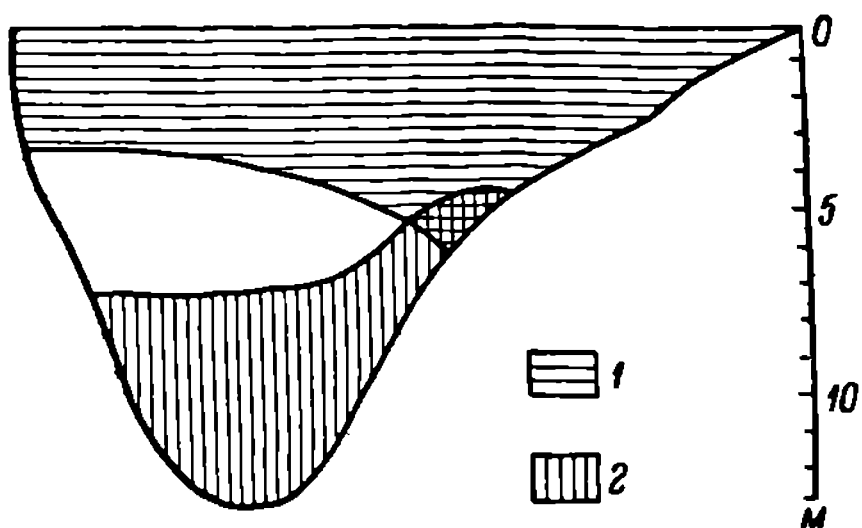


Рис. 41. Вертикальное распределение циклопов в озере (по: Bërsins, 1958).

1 — *Mesocyclops oithonoides*, 2 — *Cyclops strenuus*.

<sup>15</sup> На эту особенность экологии *M. leuckarti* обратили внимание также Е. В. Боруцкий (1950), С. Н. Уломский (1953, 1957), Франер и Смайт Фрай (Smyly, 1954).

Луфорова, Монаков, 1966; Монаков, Семенова, 1966). На рис. 42 приведены данные численности (средняя за 3 года по материалам

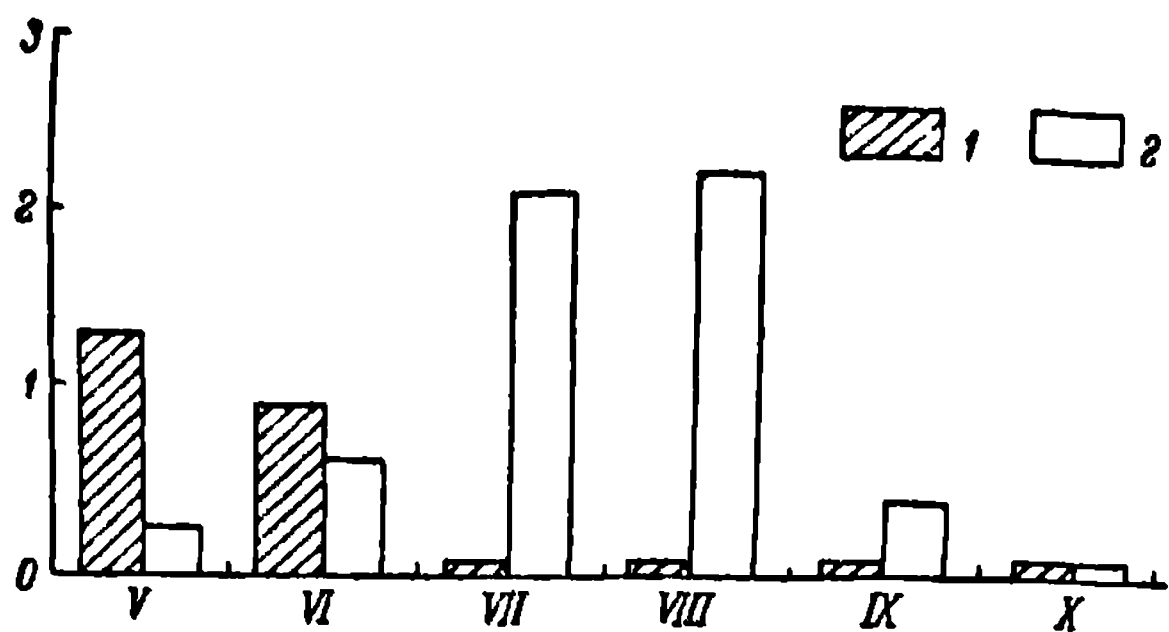


Рис. 42. Численность (тыс. экз./м³) циклопов (средняя по трем станциям из трех лет наблюдений).  
1 — *Cyclops kolensis*, 2 — *Mesocyclops leuckarti* в планктоне Рыбинского водохранилища.

6 станций) *M. leuckarti* и *C. kolensis* в планктоне открытых частей Рыбинского водохранилища, свидетельствующие о сезонной разобщенности указанных видов.

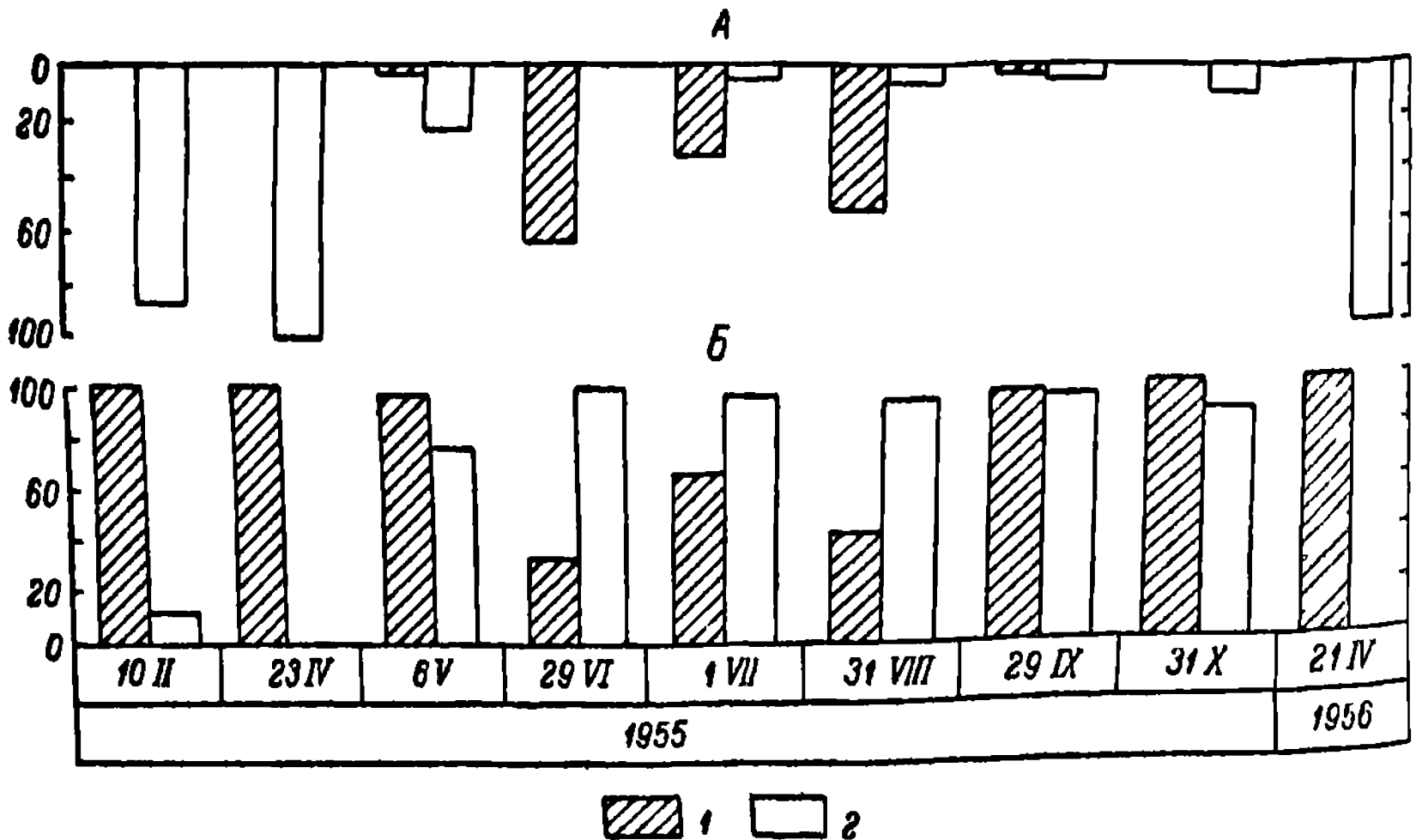


Рис. 43. Численность (процент от общей численности) (по: Уломский, 1960).  
1 — *Mesocyclops leuckarti*, 2 — *Cyclops sternii* и в толще воды (А) и на пелогеле (Б).

В качестве аналогичного примера возможного сосуществования видов со сходным характером питания могут служить данные С. И. Уломского (1960), который в течение длительного времени проводил наблюдения над численностью 2 видов циклопов в толще воды и в илах Верх-Исетского пруда на Урале (рис. 43). Оказа-

лось, что в ранневесенние месяцы в планктоне встречается лишь *Cyclops strenuus*. В этот же период *Mesocyclops leuckartii* держится в пелогене. По мере прогрева водоема холодолюбивый *C. strenuus* опускается на дно и держится там до ледостава, а его место в летнем планктоне занимает перезимовавший *M. leuckartii*.<sup>10</sup> При совместном существовании *M. leuckartii* и *C. strenuus* в пелогене в осенние месяцы (рис. 43) пищевые взаимоотношения циклопов не усложняются, поскольку в этот период в их жизненном цикле наступает диапауза, во время которой рост и питание IV и V коподитных стадий копепоид прекращается. По нашим наблюдениям, в Рыбинском водохранилище у *M. leuckartii* это происходит обычно в сентябре—октябре и длится всю зиму до первого весеннего прогрева водоема, когда веслоногие поднимаются в толщу воды, завершают метаморфоз и приступают к размножению (Мопаков, 1959в). Период «покоя» у *C. strenuus* в зависимости от типа водоема наступает чаще всего в начале мая и может длиться от 2.5 месяцев до одного года (Elgmork, 1959). Таким образом, периоды активного размножения и питания этих видов в толще воды не совпадают, что позволяет говорить об отсутствии пищевой конкуренции.

### Изобилие пищи

В прибрежье Рыбинского водохранилища в отдельные годы в массе встречаются 2 близких вида рода *Microcyclops* *M. bicolor* и *M. varicans* (Мопаков, 1968б). Эти мелкие циклопы, населяющие участки водоема с зарослями макрофитов, по способу питания относятся к собирателям полифагам. Оба вида питаются детритом, перифитом, простейшими, мелкими колониальными водорослями, трупам беспозвоночных и водорослями. В течение всего вегетационного сезона они постоянно встречаются вместе (рис. 40) и заселяют заросли одного и того же типа (табл. 41). Совместное обитание *M. bicolor* и *M. varicans*, питающихся одним и тем же кормом, оказывается возможным, поскольку они не ощущают недостатка в пище. Широкая степень полифагии циклопов и изобилие корма приводят к тому, что пища не может быть фактором, регулирующим численность веслоногих рода *Microcyclops*.

Это в равной степени относится и к другим собирателям полифагам, в частности к видам рода *Eucyclops*. По нашим наблюдениям (Мопаков, 1968б, 1972а), в прибрежье Рыбинского водохранилища совместно встречаются 3 вида — *E. serrulatus*, *E. macruioides* и *E. macrurus*, первый из которых численно преобладает. Сопоставление данных Т. В. Щорбины (1970) и сообщения Т. И. Добрыниной по питанию *E. serrulatus* с собственными наблюде-

<sup>10</sup> По данным И. И. Николаева (1968, 1971), в большинстве озер и водохранилищ умеренной зоны весной и осенью наблюдаются подобные встречные миграции веслоногих из толщи воды в пелоген и из пелогена в толщу воды.

ниями над *E. macruioides* не выявило различий в составе пищи указанных видов. Аналогичное явление отмсчает и Фрайер (Fryer, 1957a), проанализировавший содержимое кишечника *E. serrulatus* и *E. macruioides* из водоемов Англии (табл. 42). По его мнению, обилие корма приводит к затушевыванию различий питания близких видов копепод и исключает возможность пищевой конкуренции.

Т а б л и ц а 42

Питание циклопов рода *Eucyclops*  
по матерпалам вскрытий 200 особей  
(по: Fryer, 1957a)

Вид пищи	Число кишечника, содержащих пищу, %	
	<i>E. serrula- tus</i>	<i>E. macru- roides</i>
Нитчатые зеленые водоросли	49.0	47.0
Нитчатые синезеленые водоросли	6.6	3.6
Колониальные водоросли . . .	17.9	25.9
О (ноклеточные водоросли . .	32.1	28.6
Диатомовые . . . . .	67.0	66.0
Прочие водоросли . . . . .	13.2	27.7
Животные остатки . . . . .	16.0	8.0
Неопределяемая масса . . . .	2.8	8.0

В качестве третьего примера можно указать на 2 фильтраторов — *Eudiaptomus graciloides* и *E. gracilis*, которые, по данным В. М. Рылова (1930a), совместно встречаются вообще редко и обычно замещают друг друга в разных водоемах (Гиляров, 1970). Однако в планктоне Рыбинского водохранилища они постоянно присутствуют вместе и общий характер сезонной динамики их численности и распределения сходен (Маловицкая, 1961a, 1961b). Не выявлено существенных различий и в питании этих видов, использующих в пищу детрит, протококковые и диатомовые водоросли (Маловицкая, 1962). Очевидно, в Рыбинском водохранилище диаптомиды не ощущают недостатка в корме, поскольку их конкурентами в этом водоеме следует считать лишь некоторых коловраток, для других же планктонных фильтраторов-ветвистоусых (*Bosmina coregoni* и *Daphnia longispina*) основным источником пищи служит бактериопланктон (Монаков, 1972b; Мордухай-Болтовской, 1963, 1965). Приведенный пример также свидетельствует о том, что при избытке корма совместное существование близких видов со сходным характером питания оказывается возможным. В этом случае абиотические условия среды (температура, химизм, кислород) могут играть более существенную роль в регуляции численности веслоногих ракообразных, чем пища. Действительно, численность *Eudiaptomus graciloides* в Рыбинском водохранилище выше, чем *E. gracilis*, который более



чувствителен к повышенному содержанию в воде гуминовых веществ и менее устойчив к низкому содержанию кислорода (Маловицкая, 1961в).

#### Взаимоотношения между хищными веслоногими и их жертвами

Мы рассмотрели пищевые взаимоотношения копепод, складывающиеся на основе общности характера их питания. Такой тип пищевых взаимоотношений между веслоногими ракообразными преобладает в Рыбинском водохранилище. Однако существует другой тип, при котором один вид копепод служит объектом питания другого веслоногого рачка, т. е. имеют место взаимоотношения хищника и жертвы. При этом резких изменений в соотношении потребителя и потребляемого обычно не происходит (рис. 44). Этот пример касается взаимоотношений между *Mesocyclops leuckarti* и *Eudiaptomus gracilis* Рыбинского водохранилища. По нашим наблюдениям, в питании *M. leuckarti* значительное место занимают науплиальные и первые копеподитные стадии диаптомид. В данном случае стабильность соотношения хищника и жертвы может быть объяснена полифагией циклопов, помимо диаптомид, использующих в пищу коловраток и простейших (Монаков, Сорокин, 1971б).

В некоторых случаях при узкой специализации питания, когда в рационе хищника доминирует один вид пищи, могут создаваться напряженные трофические взаимоотношения. Так, в оз. Байкал массовая форма пелагического планктона *Cyclops kolensis*, начиная с третьей копеподитной стадии, питается главным образом молодью другого веслоногого рачка *Epischura baicalensis* (Мазепова, 1963). В результате в годы с высокой численностью циклопов наблюдается резкое снижение численности эпишуры (Кожов, 1947).

В оз. Марион (Канада) одна треть науплиальных стадий диаптомид, поступающих в популяцию в течение лета, уничтожается копеподитными стадиями и взрослыми особями *Cyclops bicuspidatus thomasi* (McQueen, 1969).

#### Каннибализм

Этот тип пищевых взаимоотношений, когда хищник и жертва — один и тот же вид животного, довольно широко распространен в природе, в особенности у водных личинок некоторых насеко-

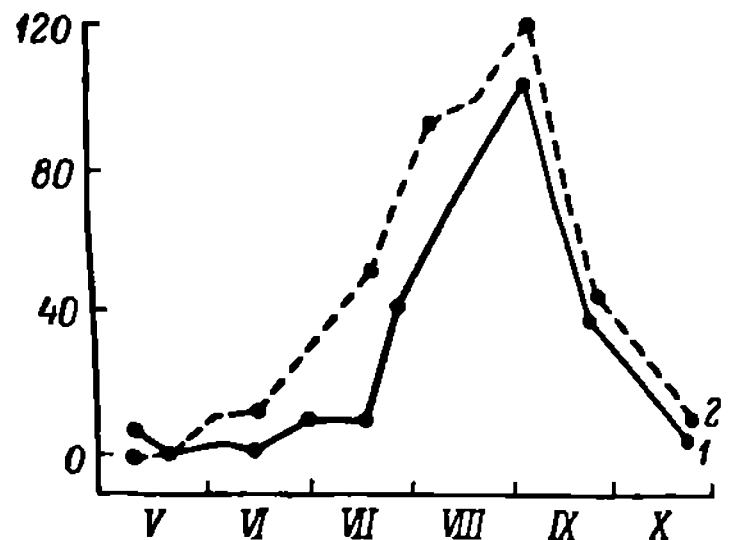


Рис. 44. Сезонная динамика биомассы (мг/м³).

1 — *Mesocyclops leuckarti*, 2 — *Eudiaptomus gracilis* в планктоне Рыбинского водохранилища в 1963 г.

мых (Боруцкий, 1939; Мончадский, 1959; Мончадский, Березина, 1959). Встречается он и у веслоногих ракообразных. В некоторых озерах Канады, например, до 31% науплиальных стадий *Cyclops bicuspidatus thomasi* выедается копеподами IV и V стадий и взрослыми особями этого вида (McQueen, 1969). Детальное исследование возрастной структуры популяций 4 видов копепод (*Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops strenuus*, *C. bohater*), выполненное Эйнзле (Einsle, 1969) на одном небольшом озере в ФРГ, показало, что элиминация этих популяций на стадии науплиуса может достигать 95% главным образом за счет хищничества *Cyclops strenuus* и *Mesocyclops leuckarti*.

В Рыбинском водохранилище каннибализм веслоногих, по-видимому, следует рассматривать как случайное явление, поскольку хвататели-зоофаги (*Cyclops vicinus* и *Mesocyclops leuckarti*) в природе, по нашим данным, не ощущают недостатка в корме. Минимальные концентрации инфузорного планктона, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность копепод, как правило, ниже наблюдающихся в водоеме (рис. 36, 37). Явление каннибализма мы также редко наблюдали и в экспериментах даже при очень высокой концентрации одновозрастных особей циклопид (Монаков, 1959а, 1959б).

#### Взаимоотношения копепод с другими кормовыми объектами рыб и беспозвоночных

Пищевые взаимоотношения веслоногих ракообразных Рыбинского водохранилища с другими беспозвоночными специально не изучались. Однако накопленные данные по биологии массовых видов веслоногих ракообразных свидетельствуют о наличии связи в распределении и сезонной динамике консументов и их объектов питания. Так, по нашим наблюдениям, широко распространенный в придонных слоях воды *Acanthocyclops viridis* встречается почти на всех биотопах, за исключением плотных торфов и торфянистых илов. Однако его численность, низкая в центральном плёсе водохранилища, увеличивается к предустьевым участкам водоема, где на отдельных станциях колеблется от 100 до 1000 экз./м<sup>2</sup> (Монаков, 1958г). Аналогичная картина (бедность центрального плеса и богатство предустьевых участков водохранилища) наблюдается и в распределении олигохет (Поддубная, 1958). Последние, как мы уже отмечали, в питании *Acanthocyclops viridis* занимают значительное место. Учитывая высокую степень полифагии этого циклопа, трудно предположить, что он может оказывать заметное влияние на численность олигохет, которые, по наблюдениям Т. Л. Поддубной (1959), обладают способностью аутотомировать хвостовой отдел, что несомненно имеет приспособительное значение в жизни тубифицид, как средство сохранения жизни.

В Рыбинском водохранилище намечается четкая связь сезонной динамики численности планктонных инфузорий и их основных потребителей циклопид-хвватателей (Сорокин, 1971а). Обычно нарастание численности циклопов следует за максимумами численности инфузорий (рис. 45). Рассчитанные нами минимальные концентрации этого вида корма, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность циклопид (*Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti* и *M. oithonoides*), лежат значительно ниже наблюдающихся в водоеме (рис. 35—37). Это дает основание полагать, что указанные виды копепод вряд ли играют существенную роль в регуляции численности простейших в водоеме.

Как мы уже отмечали (табл. 24), фитопланктон с достаточной эффективностью утилизируется лишь веслоногими-фильтраторами. В Рыбинском водохранилище его основными потребителями следует считать *Eudiaptomus graciloides* и *E. gracilis* (Маловицкая, 1962). В питании массовых видов ветвистоусых-фильтраторов фитопланктон играет подчиненную роль (Мордухай-Болтовской, 1963, 1965; Монаков, 1972б). В результате в пищевых взаимоотношениях между планктонными диаптомидами и ветвистоусыми не возникает конкуренции: у одних (*E. graciloides* и *E. gracilis*) в питании преобладает водорослевый корм, у других (*Daphnia longispina* и *Bosmina coregoni*) — микрофлора и детрит.

В некоторых внутренних водоемах могут складываться напряженные пищевые взаимоотношения уже на первом гетеротрофном уровне в результате выедания фитопланктона веслоногими-фильтраторами. По мнению О. М. Кожовой (1957), это явление в оз. Байкал может иметь существенное значение лишь в периоды относительной бедности водоема планктонными водорослями. Расчеты, выполненные К. К. Вотинцевым и Э. Л. Афанасьевой (1968), показали, что в течение года в среднем около 23% первичной продукции фитопланктона оз. Байкал потребляется популяцией веслоногого рачка *Epischura baicalensis*. Недавно получены данные, свидетельствующие о том, что выедание фитопланктона популяциями веслоногих ракообразных может принимать еще больший размах. Так, Харгрейв и Гин (Hargrave, Geen, 1970), получив в эксперименте данные по элементам энергетического баланса 4 видов копепод и использовав их применительно к природной популяции фитопланктона одного из озер Канады, показали, что летом почти вся суточная первичная продукция

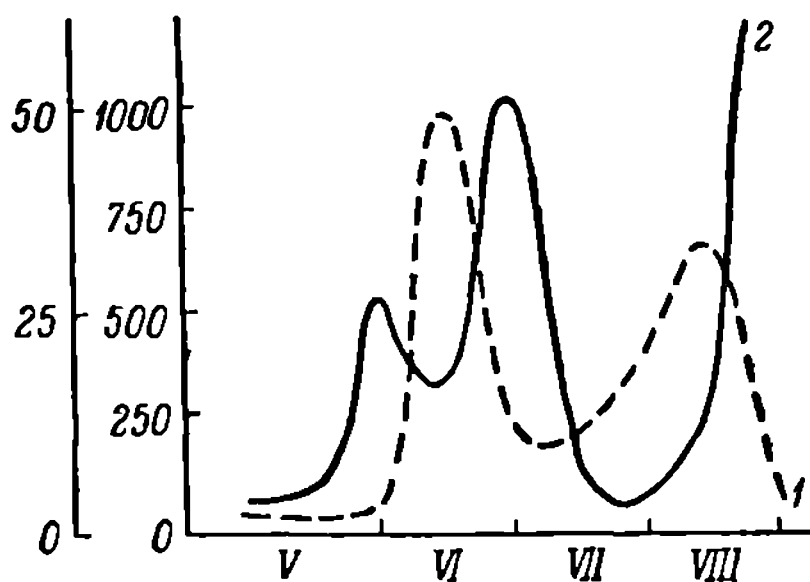


Рис. 45. Сезонная динамика численности инфузорий (1) и циклопид (2) в планктоне Рыбинского водохранилища в 1967 г. Абсцисса — месяцы.

По оси ординат: слева — число циклопов, экз./л, справа — число инфузорий, экз./мл.

фотосинтеза фитопланктона в слое его максимума потребляется веслоногими ракообразными.

Выедание фитопланктона веслоногими ракообразными — явление в природе нередкое, наблюдается оно и в морях (Беклемишев, 1955), однако в Рыбинском водохранилище, по-видимому, вряд ли может иметь существенное значение.

### Взаимоотношения копепод с рыбами

Хищные веслоногие ракообразные играют в водоемах двоякую роль. С одной стороны, питаясь теми же кормовыми объектами, что и рыбы, копеподы могут вступать с ними в конкурентные отношения, а в отдельных случаях выступать даже в качестве прямых врагов рыб, поедая их икру и нападая на личинок. С этой точки зрения присутствие в небольших прудовых хозяйствах крупных активных хватателей (*Acanthocyclops*, *Macroscyclops*) следует рассматривать как нежелательное. С другой стороны, веслоногие ракообразные постоянно присутствуют в рационе многих промысловых рыб и их молоди, и в этом аспекте их роль положительна.

### Конкуренция из-за пищи

Можно привести несколько примеров, свидетельствующих о воздействии хищных беспозвоночных, в том числе и копепод, на кормовую базу рыб. Так, в прудовых осетровых хозяйствах хищные личинки хирономид *Procladius* уничтожают почти такое же количество мирных личинок хирономид, как и мальки осетра (Белявская, Константинов, 1956). В Рыбинском водохранилище эти же личинки, находящиеся на площади в 1 м<sup>2</sup>, в летний период способны истребить во много раз больше личинок *Tendipes plumosus*, чем обитающие на этой площади лещи (Мордухай-Болтовской, 1963).

Выедание кормовых объектов рыб хищными личинками стрекоз, жуков, а также клопами и клещами было показано О. И. Кудринской (1950) и Н. А. Березиной (1955). По данным М. М. Кожова (1947), в годы с высокой численностью веслоногого рачка *Cyclops kolensis* основная кормовая база омуля — *Erischura* — становится беднее. Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1963), основываясь на данных по питанию, численности и распределению в прибрежье Рыбинского водохранилища крупных веслоногих-хватателей и молоди рыб, подсчитал, что один циклоп *Acanthocyclops viridis* на площади в 1 м<sup>2</sup> в летний период потребляет в 3 раза больше беспозвоночных, чем молодь всех рыб, обитающая на такой же площади.

Приведенные расчеты весьма условны и дают лишь общее представление о потенциальной роли хищных беспозвоночных.

В действительности в Рыбинском водохранилище их влияние как факторов, лимитирующих численность кормовых объектов, не столь ощутимо.

### Прямое воздействие

Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что в ряде случаев веслоногие-хвататели используют в пищу икру рыб и нападают на их молодь (Spandl, 1926; Дзюбан, 1939; Fryer, 1953; Билый, 1956; Davis, 1959). Наблюдения, выполненные В. И. Владимировым (1960) на нерестилищах сельди на Днепре, показали, что копеподы — *Cyclops vicinus*, *Acanthocyclops vernalis*, *Mesocyclops crassus* — поедают только что выметанные рыбой икринки, оболочки которых еще не успели разбухнуть. По его данным, в некоторых пробах до 12% икринок от их общего числа оказывались поврежденными циклопами. Еще в большей степени подвержены нападению веслоногих ракообразных личинки сельди в первые дни после вылупления. В отдельных уловах процент поврежденных циклопами личинок от их общего числа достигал 40 (Владимиров, 1960). Автор предполагает, что в условиях зарегулированного стока рек хищничество цикло-



Рис. 46. Нападение циклопов на личинок снетка (по: Lillelund, 1967).

пид — один из факторов, регулирующих численность молодых поколений сельди. Аналогичной точки зрения придерживается и С. П. Алексеева (1956).

Впоследствии были выполнены эксперименты, подтвердившие роль веслоногих-хватателей как потенциальных врагов молоди рыб. По данным Фабиана (Fabian, 1960), при совместном содержании в аквариумах циклопов (*Acanthocyclops vernalis*, *A. bicuspidatus* и *Mesocyclops leuckarti*) с личинками некоторых рыб смертность последних через 1—2 дня после выклева составила 25—50%, тогда как в контроле она не превышала 5%.

Ближние цифры смертности (18—51%) были получены Лиллелундом (Lillelund, 1967) в экспериментах по совместному содержанию в аквариумах личинок снетка и *Cyclops abyssorum*. В его опытах были зарегистрированы случаи нападения на личинок рыб и других видов циклопов *Cyclops vicinus*, *C. strenuus* и *C. kolensis* (рис. 46).

На естественных нерестилищах плотвы и леща Рыбинского водохранилища была выполнена серия исследований, выясняю-

щую степень выедания икры этих рыб хищниками (Ильина, 1966). Оказалось, что в первую половину периода инкубации (первая пятидневка) икра в большей степени используется хищниками. По данным наблюдений на 3 станциях процент ее отхода за счет выедания в среднем составил около 75%. За последующую пятидневку он снизился до 21%. По данным автора, только небольшая часть икры уничтожается рыбами, основная же ее масса используется хищными беспозвоночными — клещами (*Limnesia maculata* и *L. undulata*) и крупными циклопами родов *Acanthocyclops* и *Macroscyclops*. В качестве доказательства автор приводит данные контрольных опытов, в которых выедание икры было значительным, хотя доступ рыб к икре был закрыт с помощью мельничного газа. Кроме того, рыбы заглатывают икринки целиком, а в опытах в большом количестве оставалась икра с поврежденными оболочками. Наконец, на станциях, где наблюдался наибольший отход икры, численность хищных циклопов была выше (Ильина, 1966).

### Роль копепод в питании рыб

Веслоногие ракообразные, главным образом виды *Cyclops strenuus*, *C. kolensis*, *Acanthocyclops viridis*, *Mesocyclops leuckarti*, входят в рацион почти всех промысловых рыб волжских водохранилищ. У личинок карповых рыб весовая доля копепод (в процентах от общего веса потребленной пищи) в среднем по годам невелика (от 2.5 до 15%), однако в отдельные периоды эта величина может достигать у личинок плотвы 16%, язя — 18, синца — 40, густеры — 52, леща — 87% (Панов, 1966а, 1966б; Панова, 1966).

У сеголетков судака и леща Рыбинского водохранилища в осенние месяцы процент веслоногих от веса пищевого комка составляет соответственно 20 и 95 (Романова, 1958; Житенева, 1959).

Используют копепод в пищу и взрослые синец, снеток, чехонь, лещ, густера (Житенева, 1958, 1960; Болдина, 1960; Иванова, 1961; Половкова, 1968; Иванова и др., 1969). В отдельные годы весной и осенью одну треть от потребленной ершом пищи составляют веслоногие ракообразные (*Cyclops strenuus*, *Acanthocyclops viridis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eucyclops serrulatus*) (Подаруева, 1960).

По данным И. К. Болдиной (1961), основным объектом питания стерляди на отдельных участках Горьковского водохранилища служат личинки ручейников и *Acanthocyclops viridis*. Доля этого циклопа в питании стерляди Куйбышевского водохранилища в различные сезоны года достигает 95% от общего веса пищи (Болдина, 1966).

Таким образом, существенная роль веслоногих ракообразных в питании рыб волжских водохранилищ не вызывает сомнения.

## ОБЩАЯ СХЕМА ПИЩЕВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ КОПЕПОД И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИХ ПО ТРОФИЧЕСКИМ УРОВНЯМ

На основании данных о преобладающей пище веслоногих ракообразных планктона открытых частей и побережья Рыбинского водохранилища можно наметить основную схему их пищевых взаимоотношений (рис. 47, 48). В диаграммы включены лишь массовые виды копепод, численность которых в водоеме бывает значительной.

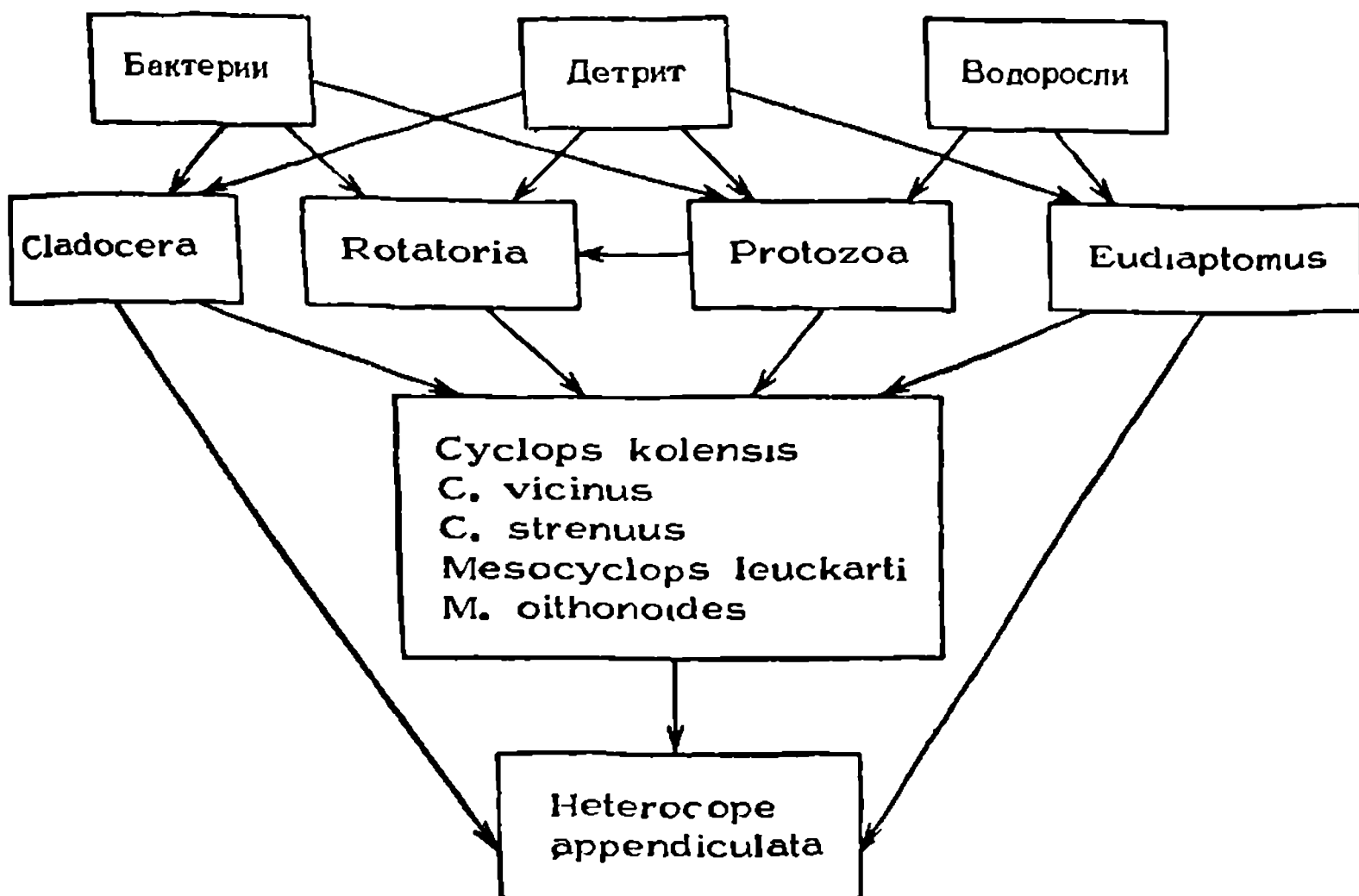


Рис. 47. Схема основных трофических связей копепод в планктоне открытого плёса Рыбинского водохранилища.

В открытых частях Рыбинского водохранилища планктонные водоросли используются лишь видами рода *Eudiaptomus*, основная же масса хватателей-циклопид питается животными второго трофического уровня. В литорали фитопланктон и фитобентос входят в рацион почти всех веслоногих-собирателей. Хвататели *Macrocyclops* и *Acanthocyclops* питаются преимущественно относительно крупными животными второго трофического уровня.

Поскольку состав пищи веслоногих ракообразных, характеризующихся высокой степенью полифагии, во многом определяется составом населения водоема, приводимые схемы (рис. 47, 48) отражают лишь трофические взаимоотношения копепод Рыбинского водохранилища. Можно полагать, что в других водоемах подобного типа общий характер пищевых связей будет сходным. Однако при распределении веслоногих ракообразных по трофическим уровням необходимо учитывать возрастные изменения их питания и особенности состава населения водоема. Так,

в оз. Дальнем (Камчатка) *Cyclops scutifer* — факультативный хищник (Крохин, 1969); его науплиальные и копепоditные стадии питаются преимущественно планктонными водорослями (*Stephanodiscus*), а во взрослом состоянии циклопы потребляют простейших и коловраток (Павельева, Сорокин, 1971). Этот же вид в Курильском озере (Камчатка) на всех стадиях развития

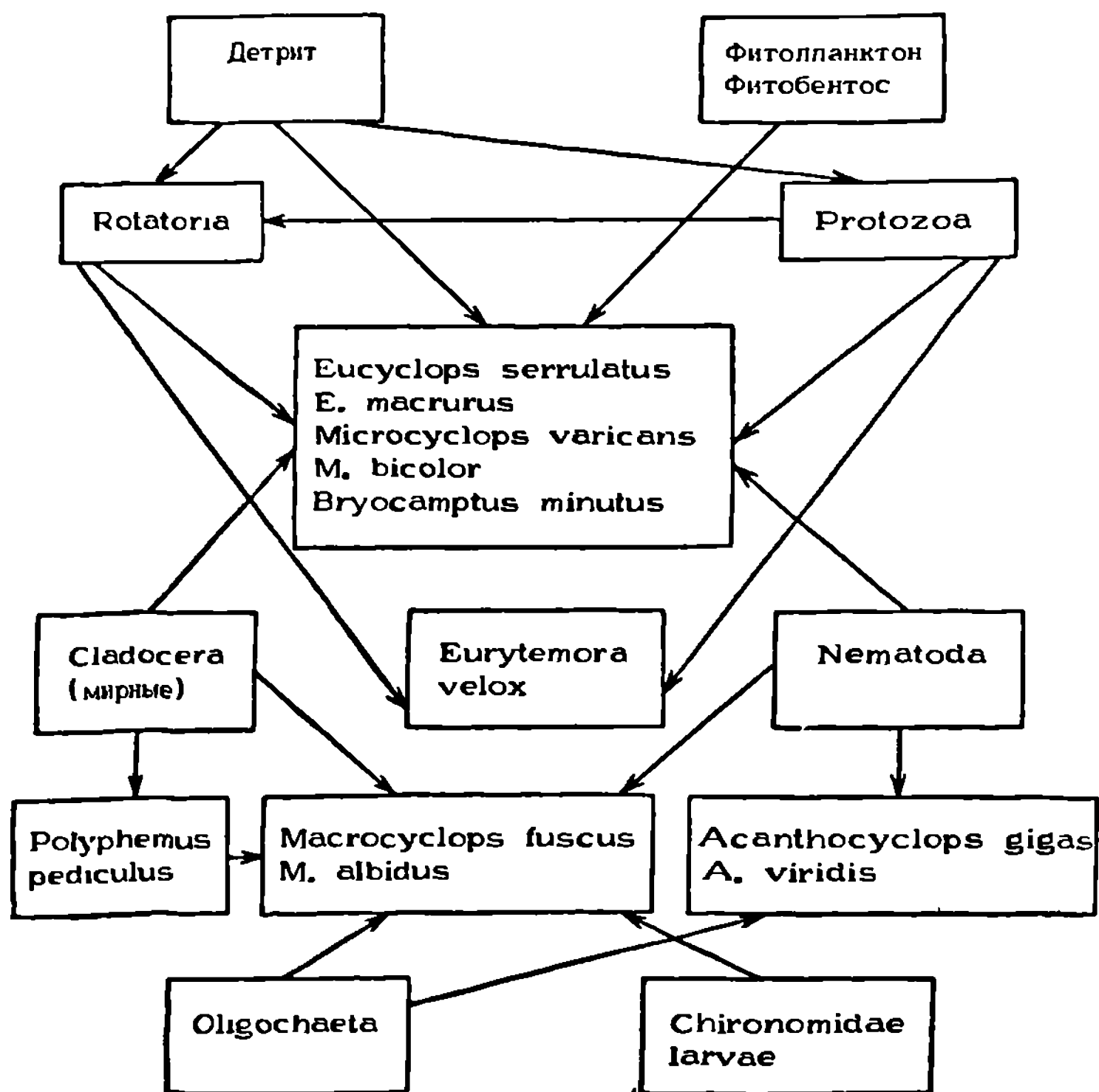


Рис. 48. Схема основных трофических связей копепод в прибрежье Рыбинского водохранилища.

использует в качестве пищи фитопланктон (Носова, 1972), а в водоемах севера европейской части СССР, хищничает (Вардапетян, 1972). В 2 последних случаях специфика питания *C. scutifer* объясняется различием состава гидробионтов в водоемах.

Особенно заметно меняется характер питания копепод в небольших временных водоемах. *Heteroscore saliens*, например, при отсутствии животной пищи может расти и размножаться и исключительно на корме растительного происхождения, а с появлением планктонных ракообразных переключается на питание



ими (Монаков, 1968а). *Hemidiaptomus amblyodon*, по нашим наблюдениям, во взрослом состоянии способен использовать в пищу микрофлору и фитопланктон, и в связи с этим может быть отнесен к животным второго трофического уровня. С появлением растительноядных кладоцер, питающихся водорослями, *Hemidiaptomus* начинает потреблять этих ветвистоусых, а впоследствии переходит на питание хищными рачками *Polyphemus*, становясь таким образом хищником первого и второго порядков на третьем трофическом уровне. Подобные возможные изменения характера питания веслоногих ракообразных, связанные либо с их возрастом, либо со специфическими особенностями водоема, необходимо учитывать при распределении копепод по трофическим уровням.

Т а б л и ц а   43  
Трофические уровни веслоногих ракообразных

Трофический уровень	Виды рачка	Источник питания
II	<i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>E. graciloides</i> <i>E. coeruleus</i> <i>Acanthodiaptomus denticornis</i> <i>Neutrodiaptomus angustilobus</i>	Фитопланктон, бактериопланктон, детрит
<div><div>↑</div><div>↓</div></div>	<div><div><i>Epischura baicalensis</i> <i>Eudiaptomus zachariasii</i> <i>Eurytemora velox</i> <i>Eucyclops serrulatus</i> <i>E. macrurus</i> <i>E. macruroides</i> <i>Microcyclops varicans</i> <i>M. bicolor</i></div></div>	Фитопланктон, фитобентос, детрит, <i>Protozoa</i> , <i>Rotatoria</i>
III	<i>Heterocope appendiculata</i> <i>Macrocyclops fuscus</i> <i>M. albidus</i> <i>Cyclops strenuus</i> <i>C. kolensis</i> <i>C. vicinus</i> <i>C. insignis</i> <i>Acanthocyclops viridis</i> <i>A. gigas</i> <i>A. vernalis</i> <i>A. bicuspidatus</i> <i>Mesocyclops leuckarti</i> <i>M. oithonoides</i> <i>M. crassus</i>	<i>Protozoa</i> , <i>Rotatoria</i> , <i>Cladocera</i> , <i>Copepoda</i> , <i>Oligochaeta</i>

Нами сделана попытка сгруппировать копепод, использующих одинаковый источник питания (табл. 43). Подобная схема в общих чертах, по-видимому, характерна для большинства водохранилищ равнинного типа в умеренной зоне.

# РОЛЬ ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ В ПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В Рыбинском водохранилище обитают 34 вида веслоногих ракообразных, однако лишь 10 из них можно считать массовыми. В планктоне открытых частей водоема доминируют *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops kolensis*, *C. strenuus*, *C. vicinus*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*. В прибрежной зоне водохранилища преобладают *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclops albidus*, *Acanthocyclops viridis*, *Microcyclops bicolor* (Монаков, 1972а).

В планктоне открытых частей водоема численность веслоногих ракообразных в течение вегетационного сезона довольно постоянна и в среднем за 15 лет наблюдений составляет 22% (табл. 44). Еще более ощутима роль копепод в общей биомассе планктона — около 30% (табл. 44).

Т а б л и ц а 44

Численность (тыс. экз./м³) и биомасса (г/м³) зоопланктона  
Рыбинского водохранилища  
(средняя с мая по октябрь по наблюдениям на 6 стандартных станциях)

Год	Зоопланктон		Copepoda			
	биомасса	численность	биомасса		численность	
			г/м³	% от общей	тыс. экз./м³	% от общей
1956	0.34	92	0.09	26.4	19	20.7
1957	0.38	62	0.11	29.0	15	24.2
1958	0.45	139	0.10	22.2	15	10.8
1959	0.43	98	0.09	20.9	17	17.3
1960	0.68	146	0.15	22.1	24	16.4
1961	0.39	112	0.12	30.8	27	24.1
1962	0.40	87	0.13	32.5	20	23.0
1963	0.67	93	0.21	31.3	25	26.9
1964	0.71	129	0.20	28.2	21	16.3
1965	0.41	65	0.14	34.2	20	30.8
1966	0.12	39	0.04	33.3	8	20.5
1967	0.27	51	0.11	40.8	9	17.7
1968	0.24	26	0.10	41.7	9	34.6
1969	0.55	67	0.17	30.9	17	25.4
1970	0.56	70	0.12	21.4	16	22.9

В некоторых участках прибрежной зоны водохранилища, по нашим наблюдениям, биомасса веслоногих в отдельные годы достигает 0.4 г/м³ (Монаков, 1968б). По данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского и др. (1958), в летние месяцы биомасса только крупных циклопов *Macrocyclops albidus* на отдельных станциях может достигать 0.97 г/м³, что составляет около 30% от общей биомассы планктона в этот период. Таким образом, доля веслоногих ракообразных в общей биомассе планктона открытого плёса и прибрежья Рыбинского водохранилища достаточно велика.

Как справедливо отмечает Г. Г. Винберг (1969), получение общей характеристики потока энергии на всех трофических уровнях можно считать одной из основных задач исследования структуры водных экосистем. Подобные расчеты по материалам многолетних наблюдений в Рыбинском водохранилище были выполнены в Борке (Сорокин, 1972). Мы воспользовались ими, чтобы в общих чертах оценить роль хищных веслоногих в процессах трансформации органического вещества.

Т а б л и ц а    45  
Поток энергии на двух трофических уровнях зоопланктона  
открытых частей Рыбинского водохранилища

Трофи- ческий уро- вень	Группа животных	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>P/B</i>	<i>K</i> <sub>2</sub>	<i>T</i>	<i>A</i>	<i>R</i>
II	Простейшие . . . . .	0.38	34	90	0.55	27.9	62.0	104.0
	Коловратки . . . . .	0.41	22.8	56	0.55	18.7	41.5	69.0
	Кладоцеры (мирные)	0.58	14.4	25	0.55	11.8	26.2	43.7
	Каланиды (мирные)	0.14	1.6	11	0.55	1.3	2.9	4.8
	Сумма . . . . .	1.51	72.8	—	—	59.7	—	221.5
III	Кладоцеры (хищные)	0.14	2.9	21	0.53	2.6	5.5	6.9
	Циклопиды (хищные)	0.31	2.7	9	0.53	2.4	5.1	6.4
	Сумма . . . . .	0.45	5.6	—	—	5.0	—	13.3

В приводимой табл. 45 представлена схема потока энергии на 2 трофических уровнях. Все данные средние (из 12-летних наблюдений) относятся к вегетационному периоду жизни водоема (с мая по октябрь). Для каждого компонента 2 трофических уровней приведены средняя биомасса (*B*), продукция (*P*), траты на энергетический обмен  $T = \frac{1 - K_2}{K_2} \cdot P$ , ассимиляция пищи ( $A = P + T$ ) и рацион ( $R = A \cdot \frac{1}{U}$ ) при усвояемости растительной пищи 0.6 и животной — 0.8. Все величины выражены в ккал./м<sup>2</sup>. Кроме того, приведены коэффициенты  $K_2 = P/A$  и  $P/B$ , представляющие собой среднюю скорость прироста.

Несмотря на то что при расчете приводимых цифр (табл. 45) допускались некоторые упрощения, все же сопоставление величин продукции зоопланктона 2 трофических уровней дает возможность оценить роль хищных циклопид в круговороте органического вещества. Очевидно, что продукция всего зоопланктонного сообщества (*P*) будет равна продукции мирного зоопланктона (*P<sub>м</sub>*) минус рацион хищного планктона (*R<sub>х</sub>*) плюс продукция хищного планктона (*P<sub>х</sub>*), т. е.  $P = 72.8 - 13.3 + 5.6 = 64.7$  ккал., что составляет 89% от продукции второго трофического уровня.

Обращают на себя внимание очень низкие рационы хищных видов при сравнительно высокой продукции мирного зоопланк-

тона. При соответствующих расчетах оказывается, что веслоногие-хвостати (главным образом *Mesocyclops leuckarti* и *Cyclops vicinus*) в целом используют лишь 8.8% продукции мирного зоопланктона, хищные клadoцеры — 9.5%, что в сумме составляет 18% продукции планктона второго трофического уровня.

Слабая степень использования хищным планктоном мирного зоопланктона, в значительной мере объясняющаяся низкой продукцией хищников, подтверждает наше предположение, что в Рыбинском водохранилище пищевые взаимоотношения планктонных животных второго и третьего трофических уровней не напряжены.

Между тем в других водоемах роль хищников в реализации продукции мирного планктона может быть более ощутимой. Об этом свидетельствуют данные Г. Г. Винберга (1969) по эвтрофному оз. Дривяты.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение качественной и количественной сторон питания веслоногих ракообразных позволило установить ряд закономерностей, характерных как для отряда *Copepoda* в целом, так и для отдельных видов или их групп.

Строение и вооружение конечностей синцефалона пресноводных *Copepoda* в процессе эволюции претерпевают существенные изменения. Последние проявляются либо в упрощении вооружения конечности (до почти полной редукции ее отдельных частей), либо в резкой смене функций.

Существенные изменения в строении ротового аппарата копепод наблюдаются и в процессе онтогенеза. Метаморфоз в собственном смысле этого слова происходит скачкообразно при переходе личинки из последней науплиальной в первую копеподитную стадию. Этот переход сопровождается изменением строения и вооружения элементов ротового аппарата, сменой их функций и появлением новых пар конечностей, общий характер строения которых сохраняется в дальнейшем и у половозрелых особей.

У свободноживущих копепод можно выделить 3 основных типа строения и вооружения конечностей синцефалона, в общем соответствующих каждому из 3 подотрядов. Для каланид в целом характерен ротовой аппарат фильтрационного типа, для циклопид — хватательного, гарпактицид — собирательного. Вместе с тем имеется ряд переходных форм. Перечисленным типам строения ротовых аппаратов соответствуют и определенные типы питания, по которым всех веслоногих следует разделить на 3 группы — фильтраторов, хватателей и собирателей.

В группу фильтраторов нами объединяются веслоногие, ротовой аппарат которых способен либо отфильтровывать пищевые частицы, либо осуществлять их подгон к ротовому отверстию с последующим захватом. Это многие диаптомиды родов *Diaptomus*, *Eudiaptomus*, *Acanthodiaptomus*, *Neutrodiaptomus*, а также теморида — *Epischura baicalensis*, *Eurytemora velox*.

К группе хватателей относятся веслоногие, не способные отфильтровывать пищевые частицы и создавать токи воды, приносящие корм животным. Это большинство планктонных и литоральных циклопов родов *Macroscyclops*, *Cyclops*, *Acanthoscyclops*, *Mesocyclops*, активно нападающих на добычу.

В группу собирателей входят веслоногие, ротовой аппарат которых функционирует аналогичным образом, однако виды, входящие в эту группу, специфичны своей экологией. Это преимущественно мелкие фитофильные и литоральные циклопиды и придонные гарпактициды, собирающие пищу с поверхности подводных субстратов (*Microscyclops*, *Euscyclops*, *Parascyclops*).

Помимо перечисленных 3 групп, существуют виды со смешанным типом питания, способные отфильтровывать взвешенные пищевые частицы, но у которых преобладает активный захват подвижных объектов.

Сопоставление особенностей строения ротового аппарата копепод со способами их питания подтверждает наличие морфофункциональной связи. Однако подобная связь может быть выражена нечетко, а в отдельных случаях полностью отсутствовать. Можно считать, что веслоногие, обладающие ротовым аппаратом хватательного типа, не способны к фильтрационному питанию. В то же время многие копеподы с ротовыми конечностями фильтрующего типа могут активно охотиться и схватывать крупные подвижные объекты. Это необходимо учитывать, классифицируя копепод по способам питания на основе лишь одних морфологических признаков. Лучшие результаты при этом дает сочетание знаний морфологии с непосредственными наблюдениями над механизмом питания животных.

Анализ содержимого кишечника веслоногих, эксперименты по выяснению трофической роли различного корма в жизни копепод и наблюдения над их пищевым поведением позволили выявить состав пищи и предпочитаемые виды корма. Пищевой спектр фильтраторов включает в себя фитопланктон, микрофлору, детрит и мелких беспозвоночных (простейших, коловраток). Их пищевое предпочтение ограничено обычно возможностями ротового аппарата.

Предпочитаемые размеры пищевых частиц, используемых фильтраторами, лежат в пределах 4—20 мкм, хотя есть виды, способные отфильтровывать и частицы меньшего размера (отдельные бактериальные клетки) и использовать в пищу объекты размером до 200 мкм.

Пищевой спектр веслоногих-хватателей и -собирателей чрезвычайно широк. В природе кормом им служат детрит, альгофлора, простейшие, коловратки, ракообразные, личинки хирономид, олигохеты и даже личинки рыб. Преобладание того или иного вида корма в питании веслоногих тесно связано с составом населения водоема (прежде всего используется пища, находящаяся в изобилии). Немаловажную роль играет и доступность объектов —

их размеры, подвижность, прочность покровов тела. Обычно веслоногие отдают предпочтение животным с нежными покровами тела, характеризующимися меньшей подвижностью. Размеры потребляемых объектов колеблются в широких пределах — от нескольких десятков до нескольких тысяч микрон.

Сопоставление относительных среднесуточных рационов веслоногих различных групп, полученных разными методами, показало, что при температуре  $15-20^{\circ}$  и концентрации корма, близкой к естественной (4—8 мг/л сырого веса), их величины колеблются в небольших пределах и в среднем для копепод с различным типом питания составляют около 50% от веса тела. Интенсивность питания веслоногих тесно связана с температурой, концентрацией корма и зависит от возраста и веса консументов.

С повышением температуры суточный рацион копепод с различным типом питания обычно растет, достигает максимальных значений при температуре  $20-22^{\circ}$ , а затем при более высокой температуре снижается.

Менее четкая связь имеет место между интенсивностью питания и концентрацией корма, у веслоногих с различным типом питания она проявляется по-разному.

У фильтраторов (в том числе и у кладоцер), процесс питания которых в известной мере автоматичен и тесно связан с движением и дыханием рачков, может наступать так называемое избыточное питание. При обилии корма животные уменьшают затраты энергии на его добывание, в связи с этим скорость фильтрации может падать. С дальнейшим повышением концентрации корма снижение скорости фильтрации идет более медленным темпом, рацион же продолжает расти, а усвояемость — падать. Подобное явление избыточного питания (увеличение рациона при падении усвояемости), по-видимому, в природе встречается крайне редко.

В отличие от фильтраторов у хватателей и собирателей процесс питания не автоматичен, а осуществляется с выбором. Увеличение суточного рациона по мере роста концентрации корма идет у этих веслоногих до определенного предела, обеспечивающего их нормальную жизнедеятельность, поскольку избыточное потребление пищи биологически не оправдано. Уже при сырой биомассе корма 6—8 мг/л у циклопид обычно намечается некоторая тенденция стабилизации рациона. В то же время при его относительной стабильности, в условиях избытка корма в эксперименте, у хватателей могут расти потенциальные охотничьи способности, однако съедается только часть убитых ими животных.

Накопленные материалы по эффективности использования корма при его относительно стабильной концентрации и температуре  $15-20^{\circ}$  показали, что фитопланктон с достаточной полнотой утилизируется лишь группой веслоногих фильтраторов-фитофагов. Значительно слабее водоросли используются собира-

телями-полифагами и практически не усваиваются хватателями, для которых альгофлора может рассматриваться лишь как дополнительный источник питания.

Несмотря на то что лабораторные эксперименты по питанию копепод дисперсно распределенными бактериями дали низкие величины эффективности питания, в действительности значение микрофлоры в природе как непосредственного источника пищи многих веслоногих-фильтраторов должно быть значительно выше, поскольку в водоеме до 30% бактериопланктона входит в состав агрегатов размером свыше 4 мкм, которые эффективно используются копеподами.

Органический детрит различного происхождения может рассматриваться как важный компонент питания веслоногих-собираателей и -хватателей. Эффективность его утилизации копеподами этих групп довольно высока. В настоящее время еще недостаточно данных о использовании детрита веслоногими-фильтраторами, но по аналогии с другими группами животных можно полагать, что его значение в питании пресноводных каланид должно быть весьма существенным.

Животный корм (простейшие, коловратки, черви, ракообразные и т. п.), как правило, содержит хорошо усваиваемый белок, и поэтому его значение в питании копепод особенно велико.

Эффективность питания копепод тесным образом связана с концентрацией пищи. Общий характер ее ассимиляции веслоногими с различным типом питания в широком диапазоне концентраций корма (от 0.1 до 100 мг/л сырого веса) довольно сходен. Один из показателей эффективности питания — индекс усвоения — по мере роста концентрации кормовых объектов повышается до определенного предела, а затем либо стабилизируется, либо колеблется в незначительных пределах. У фильтраторов это происходит при концентрациях, обычно наблюдающихся в природе (от 2 до 15 мг/л сырого веса). Минимальные концентрации кормовых объектов, обеспечивающие нормальную жизнедеятельность веслоногих, как правило, ниже и у разных видов колеблются в широких пределах.

Другой показатель эффективности питания — усвояемость — при биомассе корма выше оптимальной у веслоногих-фильтраторов обычно снижается, а у копепод-хватателей, как правило, остается относительно постоянным при различной концентрации корма.

Таким образом, оптимальные условия, при которых основная масса веслоногих ракообразных летнего планктона водоемов умеренных широт использует пищу с большей эффективностью, создаются при температуре 18—20° и сырой биомассе корма 2—15 мг/л. Дальнейшее повышение температуры и увеличение концентрации корма не сопровождаются ростом эффективности его ассимиляции.



Сопоставление результатов по изучению питания копепод с другими данными по их биологии и экологии позволило выявить основные пищевые взаимоотношения гидробионтов Рыбинского водохранилища. В этом водоеме преобладают взаимоотношения, складывающиеся на основе общности характера питания веслоногих. При этом следует выделить 3 группы факторов, которые определяют возможность сосуществования близких видов и исключают их пищевую конкуренцию. Прежде всего, это различие в размерах и в соотношении доминирующих объектов в рационе копепод. Например, близкие роды и виды веслоногих обитают в одних и тех же экологических условиях в одно и то же время и используют пищу примерно одного состава; однако в их рационе доминируют объекты разного вида и размера. Кроме того, экологическая разобщенность, когда виды со сходным спектром питания разобщены либо во времени, либо в пространстве. Наковец — изобилие пищи, что дает возможность близким видам со сходным характером питания обитать в одних и тех же экологических условиях в одно и то же время.

Взаимоотношения веслоногих ракообразных с их кормовыми объектами в Рыбинском водохранилище также не являются напряженными, что объясняется высокой полифагией копепод и изобилием пищи.

Воздействие, оказываемое хищными веслоногими на ихтиофауну, может проявляться двояко. Во-первых, косвенно, как возможных пищевых конкурентов рыб. Однако подобная роль копепод, рассчитанная на основе данных об их численности в водоеме и пищевых потребностях, как правило, бывает сильно завышена и не отражает действительной картины. Во-вторых, крупные циклопиды-хвататели в отдельные сезоны года могут выступать в качестве потребителей икры и выклюнувшихся личинок рыб. В связи с этим их присутствие в небольших нерестовых хозяйствах следует рассматривать как нежелательное. Однако в Рыбинском водохранилище их неблагоприятное воздействие на ихтиофауну ограничено крайне непродолжительным временем и явно перекрывается положительной ролью веслоногих в качестве важного компонента питания многих промысловых рыб.

Несмотря на то что *Copepoda* составляют значительную долю в общей численности и биомассе планктона, их роль в продукционных процессах Рыбинского водохранилища сравнительно невелика. Расчеты, выполненные для 2 трофических уровней, показали, что массовые виды планктонных копепод-хватателей используют летом около 9% продукции мирного зоопланктона, а вместе с хищными ветвистоусыми (*Leptodora*, *Bythotrephes*) — не более 18% продукции планктона второго трофического уровня.

Слабая степень использования хищным планктоном мирного, объясняющаяся низкой продукцией хищников, подтверждает наше предположение, что в Рыбинском водохранилище пищевые

взаимоотношения животных второго и третьего трофических уровней не носят напряженного характера. В других водоемах роль хищников в реализации продукции мирного планктона может быть более ощутимой (Винберг, 1969).

Мы рассмотрели основные особенности питания и пищевых взаимоотношений пресноводных копепод. Естественно, целый ряд вопросов по трофологии этой группы животных остается еще не выясненным в полной мере. В качестве перспектив дальнейших исследований в этом направлении можно наметить изучение особенностей питания видов, обитающих в разных экологических условиях, влияния разного вида корма на элементы жизненного цикла копепод (продолжительность развития, темп роста, плодовитость). Недостаточно изучены и возрастные изменения характера питания веслоногих ракообразных.

При окончательном редактировании рукописи большую помощь советами и критическими замечаниями оказали Т. С. Петица, Г. Г. Винберг и А. А. Стрелков, которым автор приносит глубокую благодарность.

## Л И Т Е Р А Т У Р А

- Аксенова Е. И., Богучарскова Г. И., Зозулина М. И. 1969. Роль фито- и бактериопланктона в питании доминирующих ветвистоусых ракообразных Нижнего Дона. Гидробиол. ж., 5, 5: 41—48.
- Алексеева С. П. 1956. Условия и результаты размножения сельди и рыбца в зарегулированном стоке Дона. Аппотация к работам Всесоюзн. и.-и. ин-та рыбного хозяйства и океаногр., выполненным в 1955 г., М.: 61—63.
- Амелина А. Г. 1927. Личинки пресноводных *Cyclopidae* (Copepoda). Тр. Косинской биол. ст., вып. 5: 31—39.
- Арашкевич Е. Г. 1969. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана. Океанол., 9, 5: 857—872.
- Арашкевич Е. Г. 1970. Трофическая характеристика копепод разных глубин бореальных и тропических районов Тихого океана. Автореф. канд. дисс. М. (Ин-т океанол. АН СССР): 1—23.
- Арашкевич Е. Г., Тимонин А. Г. 1970. Питание копепод тропической части Тихого океана. ДАН СССР, 191, 4: 935—938.
- Беклемишев К. В. 1954а. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях. Зоол. ж., 33, 6: 1210—1230.
- Беклемишев К. В. 1954б. Обнаружение кремневых образований в кожных покровах низших ракообразных. ДАН СССР, 97, 3: 543—545.
- Беклемишев К. В. 1955. О влиянии выедания копеподами диатомей на ход численности последних на примере дальневосточных морей. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 13: 77—82.
- Беклемишев К. В. 1959. К анатомии жевательного аппарата копепод. II. Жующий край мандибул у некоторых *Calanidae* и *Eucalanidae*. Тр. Ин-та океанол., 30: 148—155.
- Беклемишев К. В. (Beklemischev C. W.) 1961. Superfluous feeding of marine herbivorous Zooplankton. Rapp. et procès-verbaux reunions, № 153: 108—113.
- Белявская Л. И., Копстантинов А. С. 1956. Питание личинок *Procladius choreus* Meig. (*Chironomidae*, *Diptera*) и ущерб, наносимый ими кормовой базе рыб. Вопр. ихтиол., вып. 7: 193—203.
- Беляцкая Ю. С. 1959. Бактериопланктон оз. Нарочь и его значение в питании зоопланктона. Автореф. канд. дисс. Минск. БГУ: 1—16.
- Березина И. А. 1955. Питание водных клопов и их личинок как вредителей и конкурентов молоди рыб. Тр. Моск. техн. ин-та рыбной промышл. и хоз. ва, 7: 142—149.
- Билыи Н. Д. 1956. Биология и разведение леща. Изд. АН УССР, Киев: 1—148.

- Бирштейн Я. А. 1968. Подтип жабродышащие (*Branchiata*). Жизнь животных, т. 2. «Просвещение», М. : 377—529.
- Богатова И. Б. 1951. Количественные данные о питании *Cyclops strenuus* Fischer и *Cyclops viridis* Jurine. Тр. Саратовск. отд. Касп. филиала ВНИРО, 1 : 163—176.
- Богатова И. Б. 1965. Питание дафний и диаптомусов в прудах. Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та прудового рыбн. хоз-ва, 13 : 165—178.
- Богатова И. Б. 1966. Экспериментальное исследование питания *Daphnia longispina* O. F. Müller и *Daphnia pulex* (De Geer). Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та прудового рыбн. хоз-ва, 14 : 83—94.
- Болдина И. К. 1960. Питание густеры волжских водохранилищ. Тр. Ин-та биол. внутр. вод. АН СССР, вып. 3 (6) : 158—169.
- Болдина И. К. 1961. О питании стерляди в Горьковском водохранилище. Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7) : 273—280.
- Болдина И. К. 1966. Некоторые особенности биологии стерляди в Куйбышевском водохранилище. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13) : 119—130.
- Борущкий Е. В. 1925. Личинки пресноводных *Harpacticoida* (Copepoda). Тр. Косинской биол. ст., вып. 3 : 49—63.
- Борущкий Е. В. 1931. Пресноводные и солоноватоводные *Harpacticoida* СССР. Определ. пресных вод СССР. Л. : 1—246.
- Борущкий Е. В. 1939. Динамика общей биомассы профундали Белого озера. Тр. Лимнол. ст. в Косине, вып. 22 : 196—218.
- Борущкий Е. В. 1950. Сезонное вертикальное распределение планктонных Copepoda в толще водной массы Белого озера в Косине по отдельным стадиям развития. Зоол. ж., 24, 2 : 120—127.
- Борущкий Е. В. 1959. О кормовой базе рыб. Тр. Ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцова, вып. 13 : 51—61.
- Бродский К. А. 1938. К биологии и систематике веслоногого рачка (*Calanus cristatus* Kr.). Вестн. ДВ филиала АН СССР, № 29 (2) : 147—171.
- Бродский К. А. 1950. Веслоногие рачки *Calanoida* дальневосточных морей и Полярного бассейна. Определ. по фауне СССР, изд-во ЗИН АН СССР, № 35. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—443.
- Буторина Л. Г. 1965. Наблюдения над поведением *Polyphemus pediculus* (L.) и функцией его конечностей в процессе питания. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 8 (11) : 44—53.
- Буторина Л. Г., Сорокин Ю. И. 1970. Некоторые особенности питания *Polyphemus pediculus* (L.). Биол. внутр. вод. Информ. бюлл., № 7 : 41—45.
- Вардапетян С. М. 1972. Трофические связи хищных ракообразных в озерном зоопланктоне. Экол., № 3 : 38—44.
- Винберг Г. Г. 1950. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. Ж. общей биол., 11, 5 : 367—380.
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Научные тр. БГУ, Минск : 1—253.
- Винберг Г. Г. 1964. Путь количественного изучения потребления и усвоения пищи водными животными. Ж. общей биол., 25, 4 : 254—266.
- Винберг Г. Г. 1969. Поток энергии в экосистеме эвтрофного озера. ДАН СССР, 186, 1 : 198—201.
- Владимиров В. И. 1960. О роли хищных беспозвоночных в динамике численности проходных рыб. Вопр. ихтиол., вып. 16 : 56—66.
- Вотинцев К. К., Афанасьева Э. Л. 1968. Об использовании первичной продукции Байкала организмами первого гетеротрофного уровня. ДАН СССР, 178, 2 : 455—457.
- Вышкварцева Н. В. 1972а. Функциональная морфология ротовых конечностей и филогенетические отношения видов *Calanus*. Автореф. канд. дисс. ЗИН АН СССР, Л. : 1—24.

- Вышкварцева Н. В. 1972б. Строение мандибулы рачков рода *Calanus* s. l. в связи с широтной зональностью. В сб.: Исслед. фауны морей, 12 (20) : 161—171.
- Вышкварцева Н. В. 1972в. О филогенетических взаимоотношениях в пределах рода *Calanus* s. l. на основании морфофункциональных особенностей ротового аппарата. ДАН СССР, 202, 6 : 1454—1456.
- Вышкварцева Н. В., Гутельмахер Б. Л. 1971. К вопросу об улавливающей способности фильтрационного аппарата некоторых *Calanidae*. Гидробиол. ж., 7, 3 : 66—72.
- Гаевская Н. С. 1946. О методах выращивания живого корма для рыб. Тр. Московск. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва им. Микояна, вып. 3 : 3—17.
- Гаевская Н. С. 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи. Памяти акад. С. А. Зернова, Изд. АН СССР, М.—Л. : 27—47.
- Гаевская Н. С. 1949. О пищевой элективности у животных-фильтраторов. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 1 : 159—174.
- Гаевская Н. С. 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. I. Питание брюхоногого моллюска *Rissoa splendida* Eichw. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 8 : 269—290.
- Гаевская Н. С. 1955. Основные задачи изучения кормовой базы и питания рыб в аспекте главнейших проблем биологических основ рыбного хозяйства. Тр. Совещ. по методике изуч. кормовой базы и питания рыб. Изд. Ихтиол. комиссии АН СССР : 6—21.
- Галковская Г. А. 1963. Об использовании пищи на рост и об условиях максимального выхода продукции коловратки *Brachionus calyciflorus* Pallas. Зоол. ж., 42, 4 : 506—512.
- Гарбер Б. И. 1951. Наблюдения за развитием и размножением *Calanipeda aquae-dulcis* Kritsch. (*Copepoda*, *Calanoida*). Тр. Карадагск. бпол. ст. АН УССР, вып. 11 : 3 : 55.
- Гейрих А. К. 1958. О питании морских копепод в тропической области. ДАН СССР, 119, 5 : 1028—1031.
- Гептнер М. В. 1968. Описание и функциональная морфология *Megarontius pleurospinosus* sp. n. из Тихого океана и положение рода *Megarontius* в системе семейств. гр. *Siphonostoma* (*Copepoda*, *Cyclopoida*). Зоол. ж., 47, 11 : 1628—1638.
- Гильров А. М. 1970. Структурные особенности пресноводных планктонных сообществ. Автореф. канд. дисс. М. : 1—23.
- Гунько А. Ф., Алдакимова А. Я. 1963. Материалы о питании *Calanipeda aquae-dulcis* в Азовском море. Тр. Азовск. н.-и. ин-та рыбного хоз-ва, вып. 6 : 3—7.
- Гутельмахер Б. Л. 1973. Питание фильтраторов зоопланктона озера Верхне-Суздальского. Лимнология Северо-Запада СССР. Матер. XVII научной конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. Таллин : 159—162.
- Дзюбан Н. А. 1937. О питании некоторых *Cyclopidae*. ДАН СССР, 17, 6 : 315—318.
- Дзюбан Н. А. 1939. Новые данные о питании некоторых *Copepoda*. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 2 : 163—172.
- Дукина В. В. 1956. Видовые различия личинок циклопов. Зоол. ж., 35, 5 : 680—690.
- Есипова М. А. 1969а. Рост и размножение *Daphnia magna* (Straus) и *D. longispina* (O. F. Müller) при питании детритом. Гидробиол. ж., 5, 5 : 30—36.
- Есипова М. А. 1969б. Рост и размножение *Moina rectirostris* (Leydig) и *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller) при питании детритом. Сб. по прудовому рыбоводству, М. : 79—89.

- Е с и п о в а М. А. 1970. Рост и развитие *Daphnia pulex* (de Geer) при питании детритом. В сб.: Биол. процессы в морских и континент. водоемах. АН МолдССР, Кишинев : 129.
- Е с и п о в а М. А. 1971. К вопросу о роли детрита в питании *Cladocera*. Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та прудового рыбн. хоз-ва, 18 : 69—75.
- Ж и т е н е в а Т. С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3 : 259—272.
- Ж и т е н е в а Т. С. 1959. Питание молоди леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4) : 259—268.
- Ж и т е н е в а Т. С. 1960. Питание леща в Горьковском водохранилище. Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6) : 170—175.
- И в а н о в а М. Б. 1965. Влияние температуры и активной реакции среды на дыхание и скорость фильтрации *Daphnia pulex*. Гидробиол. ж., 1, 5 : 15-19.
- И в а н о в а М. Б. (И в а н о в а М. В.). 1969. The influence of active water reaction on the filtration rate of *Cladocera*. Polskie arch. Hydrobiol., 16, 1 : 115—124.
- И в а н о в а М. Б. 1970а. Влияние концентрации пищи на скорость фильтрации у *Cladocera*. Ж. общей биол., 31, 6 : 721—731.
- И в а н о в а М. Б. (И в а н о в а М. В.). 1970б. Relations between the food concentration, filtration rate and effectiveness of oxygen utilization by *Cladocera*. Polskie arch. Hydrobiol., 17 (30), 1 (2) : 161—168.
- И в а н о в а М. Б., К л е к о в с к и й Р. А. 1969. Влияние активной реакции воды на дыхание и скорость фильтрации у *Simoscephalus vetulus* при кратковременных опытах. В сб.: Матер. 14-й конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. Рига, «Зинанте» : 73—77.
- И в а н о в а М. Н. 1961. О питании чехони Рыбинского водохранилища. Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 10 : 38—41.
- И в а н о в а М. Н., П е р м и т и н И. Е., П о л о в к о в а С. Н. 1969. Структурные особенности и численность популяции снетка *Osmerus eperlanus eperlanus* Рыбинского водохранилища. Вопр. ихтиол., 9, 3 (56) : 415—422.
- И в л е в В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., 47, 4 : 267—277.
- И в л е в В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. Пищепромиздат., М. : 1—252.
- И в л е в а И. В. 1964. Элементы энергетического баланса актиний. Тр. Севастопольск. биостанции, вып. 15 : 410—428.
- И л ь и н а Л. К. 1966. Выедание икры фитофильных рыб хищниками на естественных нерестилищах Рыбинского водохранилища. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13) : 46—50.
- К л е к о в с к и й Р., Ш у ш к и н а Э. А. 1966. Энергетический баланс *Macrocyclus albidus* (Jur.) в период его развития. В сб.: Экол. водных организмов. «Наука», М. : 125—136.
- К л е к о в с к и й Р., Ш у ш к и н а Э. А. 1968. Питание, рост и обмен *Macrocyclus albidus* (Jur.) за время его метаморфоза при разных концентрациях корма. Ж. общей биол., 29, 2 : 199—208.
- К о ж о в М. М. 1947. Животный мир озера Байкал. ОГИЗ, Иркутск : 1—303.
- К о ж о в а О. М. 1953. Питание *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) на оз. Байкал. ДАН СССР, 90, 2 : 299—301.
- К о ж о в а О. М. 1956. К биологии *Epischura baicalensis*. Изв. Биолого-географ. н.-и. ин-та при Иркутск. ун-те, 16, 1—4 : 92—120.
- К о ж о в а О. М. 1957. Взаимоотношения растительного и животного планктона в малом море на Байкале. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 8 : 278—287.
- К о н с т а н т и н о в А. С. 1972. Общая гидробиология. М., «Высшая школа» : 1—472.
- К р о х и н Е. М. 1969. Энергетические потоки в экосистеме пелагиали оз. Дальнего. ДАН СССР, 189, 5 : 1118—1124.

- Крючкова Н. М. 1967. Использование пищи на рост *Moina rectirostris* Leydig. Зоол. ж., 46, 7 : 1030—1036.
- Крючкова Н. М. 1969. Некоторые закономерности питания и роста ветвистоусого рака *Eurycerus lamellatus*. Научн. докл. высшей школы. Биол. науки, № 9 : 35—38.
- Крючкова Н. М. 1971. Эффективность использования пищи зоопланктоном. В сб.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Изд. БГУ, Минск : 114—133.
- Крючкова Н. М., Остапеня А. П., Павлютин А. П., Рубинова Л. А. 1971. Энергетический баланс *Eurycerus lamellatus* (O. F. Müller). В сб.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Изд. БГУ, Минск : 104—114.
- Куделина Е. Н., Журавлева С. К. 1963. Питание копепод и личинок баянуса в Азовском море. Тр. Азовск. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва, вып. 6 : 71—83.
- Кудринская О. И. 1950. О питании некоторых гидракарин. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 11 : 137—149.
- Куперман Б. И., Монаков А. В. 1972а. Первые промежуточные хозяева ленточных червей рода *Triaenophorus* (*Pseudophyllidae*). Паразитол., 6, 3 : 274—282.
- Куперман Б. И., Монаков А. В. 1972б. Веслоногие ракообразные — первые промежуточные хозяева ленточных червей рода *Triaenophorus* Рыбинского водохранилища. Биол. внутр. вод, Информ. бюлл., № 14 : 6—9.
- Кутикова Л. А. 1967. Использование стробоскопического эффекта при изучении работы ресничного аппарата коловраток. Биол. внутр. вод., информ. бюлл., № 1 : 53—57.
- Леванидов В. Я. 1949. Значение аллохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.). Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 1 : 100—117.
- Луфферова Л. А., Монаков А. В. 1966. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956—1963 гг. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15) : 40—55.
- Луфферова Л. А., Сорокин Ю. И. 1971. К биологии *Dolerocypris fasciata* (*Ostracoda*). Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 21 (24) : 196—202.
- Люцарев С. В. 1969. Автоматизированный прибор для определения углерода органических веществ в природных водах. Гидрохим. матер., 49 : 207—214.
- Мазепова Г. Ф. 1960. Морфология стадий метаморфоза *C. kolensis* из оз. Байкал. Изв. Сибирск. отд. АН СССР, № 6 : 103—115.
- Мазепова Г. Ф. 1963. Биология *Cyclops kolensis* Lill. в озере Байкал. Тр. Байкальск. лимнол. ст., 21, 2 : 49—134.
- Маловицкая Л. М. 1961а. Сезонная динамика *Eudiaptomus gracilis* Sars. и *E. graciloides* (Lill.) (*Copepoda*, *Calanoida*) в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 10 : 35—37.
- Маловицкая Л. М. 1961б. Распределение диаптомид (*Copepoda*, *Calanoida*) в Рыбинском водохранилище. Зоол. ж., 40, 3 : 457—461.
- Маловицкая Л. М. 1961в. Летальные значения активной реакции среды (рН) и концентрации кислорода для *Eudiaptomus gracilis* Sars и *E. graciloides* (Lill.) (*Copepoda*, *Calanoida*). Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 11 : 13—16.
- Маловицкая Л. М. 1962. Биология диаптомид *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Ростов-на-Дону (ЗИН) : 3—17.
- Маловицкая Л. М., Сорокин Ю. И. 1961а. Экспериментальное исследование питания *Diaptomus* (*Crustacea*, *Copepoda*) с помощью  $C^{14}$ . Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7) : 262—272.



- М а л о в и ц к а я Л. М., С о р о к и н Ю. И. 1961б. К вопросу о питании некоторых видов диаптомид (*Coepoda*, *Calanoida*) бактериями. ДАН СССР, 136, 4 : 948—950.
- М а р к е в и ч А. П. 1956. Паразитические веслоногие рыб СССР. Изд. АН УССР, Киев : 1—259.
- М е ш к о в а Т. А. 1953. Зоопланктон озера Севан (биология и продуктивность). Тр. Севанск. гидробиол. ст., 13, Ереван : 5—170.
- М о н а к о в А. В. 1958а. Некоторые данные по биологии развития и размножения *Acanthocyclops viridis* (Jur.). ДАН СССР, 119, 3 : 613—616.
- М о н а к о в А. В. 1958б. Жизненный цикл *Mesocyclops leuckarti* Claus (*Coepoda*, *Cyclopoida*). ДАН СССР, 120, 2 : 419—421.
- М о н а к о в А. В. 1958в. Зоопланктон Волжского устьевоего участка Рыбинского водохранилища за период 1947—1954 гг. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3 : 214—225.
- М о н а к о в А. В. 1958г. К вопросу о распределении *Acanthocyclops viridis* в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 1 : 36—39.
- М о н а к о в А. В. 1959а. Хищное питание *Acanthocyclops viridis* (Jur.) (*Coepoda*, *Cyclopoida*). Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5) : 117—127.
- М о н а к о в А. В. 1959б. Основные черты биологии циклопов *Mesocyclops leuckarti* (Jur.) и *Acanthocyclops viridis* Claus (*Coepoda*, *Cyclopoida*). Автореф. канд. дисс. М. : 1—15.
- М о н а к о в А. В. 1959в. О зимовке *Mesocyclops leuckarti* Claus в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 5 : 18—20.
- М о н а к о в А. В. 1962. Длительность метаморфоза *Macroscyclops albidus* (Jurine). Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 12 : 33—35.
- М о н а к о в А. В. 1963а. Питание циклопов рода *Macroscyclops* Claus. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9) : 115—122.
- М о н а к о в А. В. 1963б. О нахождении *Macroscyclops distinctus* в Рыбинском водохранилище. В сб.: Матер. по биол. и гидрол. волжских водохр., М.—Л. : 13—16.
- М о н а к о в А. В. 1965. Влияние температуры на соотношение полов в потомстве *Macroscyclops albidus* (Jur.) (*Coepoda*, *Cyclopoida*). Зоол. ж., 44, 4 : 606—608.
- М о н а к о в А. В. 1967. Роль конечностей *Calanoida* (*Crustacea*, *Coepoda*) в передвижении и в захвате пищи. Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 1 : 31—34.
- М о н а к о в А. В. 1968а. Некоторые данные по биологии *Heteroscore saliens*, Lill. (*Coepoda*, *Calanoida*). Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 17 (20) : 27—32.
- М о н а к о в А. В. 1968б. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 17 (20) : 33—40.
- М о н а к о в А. В. 1971. Экспериментальные данные по питанию *Acanthodiaptomus denticornis* (Wierzejski, 1887) (*Coepoda*, *Calanoida*). Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № : 41—43.
- М о н а к о в А. В. 1972а. *Coepoda*. В сб. : Рыбинское водохранилище и его жизнь. «Наука», Л. : 327—328.
- М о н а к о в А. В. 1972б. Зоопланктон. В сб.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. «Наука», Л. : 176—193.
- М о н а к о в А. В. (М о п а к о в А. В.). 1972в. Review of studies on feeding of Aquatic invertebrates conducted at the Institute of Biology of Inland Waters Acad. Sci. USSR. J. Fisch. Res. Board Canada, 29, 4 : 363—383.
- М о н а к о в А. В. 1973. О питании свободноживущих пресноводных веслоногих ракообразных (*Coepoda*, *Crustacea*). В сб.: Трофология водных животных (итоги и задачи). «Наука», М. : 171—182.



- Монаков А. В. 1974. Основные результаты исследований ИБВВ АН СССР по питанию водных беспозвоночных. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 25 (28) : 3—36.
- Монаков А. В., Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1959. К методике изучения придонной микрофауны. Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 4 : 55—59.
- Монаков А. В., Носова И. А., Сорокин Ю. И. 1972. О питании *Cyclops scutiger*. Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 13 : 27—31.
- Монаков А. В., Павельева Е. В. 1971. Первые данные о питании *Bryocamptus minutus* (Claus) (Copepoda, Harpacticoida). Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 9 : 35—38.
- Монаков А. В., Пугачева Т. И. 1971. Предварительные данные о питании *Cyclops vicinus* (Copepoda, Cyclopoida). Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 10 : 40—42.
- Монаков А. В., Семенова Л. М. 1966. Горизонтальное распределение зоопланктона по данным синхронных съемок. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15) : 56—67.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. 1959а. К вопросу об усвоении циклопами протококковых водорослей. Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 3 : 24—27.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. 1959б. Опыты изучения хищного питания циклопов с помощью изотопной методики. ДАН СССР, 125, 1 : 201—204.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. 1960а. Экспериментальное изучение питания дафний с помощью  $C^{14}$ . ДАН СССР, 135, 6 : 1516—1518.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. 1960б. Применение изотопной методики к изучению питания циклопов и их науплиальных стадий бактериальным кормом. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6 : 917—922.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7) : 251—261.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. 1971а. Питание и пищевое поведение некоторых пресноводных *Calanoida*. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 21 (24) : 180—195.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. 1971б. Роль инфузорий в питании циклопид Рыбинского водохранилища. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 22 (25) : 37—42.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. (Monaков A. V., Sorokin Y. I.). 1972. Some results on investigations on nutrition of water animals. Product. probl. Freshwater, Warszawa—Krakov. Proc. IBP-Unesco Symposium Product. Probl. Freshwaters Poland, 1970 : 765—773.
- Монаков А. В., Экзерцев В. А. 1970. Сообщества прибрежных и водных растений оз. Неро и их фауна. В сб. : Озера Ярославск. обл. и перспективы их хозяйств. использования. Ярославль : 304—318.
- Мончадский А. С. 1959. Внутривидовые отношения у хищных личинок подсемейства *Chaoborinae* (Diptera). Энтомол. обозр., 38, 3 : 505—516.
- Мончадский А. С., Берзина А. Н. 1959. Внутривидовые отношения у хищных личинок комаров подсемейства *Chaoborinae* (Diptera). Сообщ. 2. О возможности изменений остроты внутривидовых отношений в процессе развития личинок. Зоол. ж., 38, 10 : 1554—1558.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1962. Биология хищных клadoцер *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes*. Автореф. канд. дисс. М. : 1—19.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963. Основные трофические связи в волжских водохранилищах. Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8) : 36—45.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1965. Итоги работы по изучению зоопланктона, зообентоса и биологии водных беспозвоночных. Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 9 (12) : 48—77.

- Мордухай Болтовской Ф. Д., Мордухай-Болтовская Э. Д., Яновская Г. Я. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3 : 142—194.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Моцаков А. В. 1963. Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище и осенний период. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9) : 78—90.
- Николаев И. И. 1968. Гетеротонные циклы популяций и их значение в экологии сообществ фауны и флоры внутренних водоемов. Гидробиол. ж., 4, 6 : 69—76.
- Николаев И. И. 1971. Основные черты годового лимнологического цикла оз. Красного. В сб.: Озера Карольского перешейка. «Наука», Л.; 481—504.
- Никольский Г. В. 1953. О биологическом обосновании контингента вылова и путях управления численностью стада рыб. В сб.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд. АН СССР, М. : 306—318.
- Носова И. А. 1968. Вертикальное распределение зоопланктона Курильского озера. Изв. ТИНРО, 64 : 151—167.
- Носова И. А. 1972. Биология, динамика численности и продукция *Cyclops scutifer* Sars в Курильском озере. Автореф. канд. дисс. М. ВНИРО : 3—25.
- Остапеня А. П. 1965. Полнота окисления органического вещества водных беспозвоночных методом бихроматного окисления. ДАН АН БССР, 9, 4 : 273—276.
- Остапеня А. П., Павлютин А. П. 1968. Пищевая ценность детрита и его усвояемость некоторыми водными организмами. В сб.: Лимнология, 3, ч. 2. Рига, «Зинанте» : 89—93.
- Остапеня А. П., Павлютин А. П., Бабичкин В. А., Иркина Г. А. 1968. Трансформация энергии пищи некоторыми видами планктонных ракообразных (*Cladocera*). Ж. общей биол., 29, 3 : 334—342.
- Остапеня А. П., Сергеев А. И. 1963. Калорийность сухого вещества кормовых водных беспозвоночных. Вопросы ихтиологии, 3, 1 : 177—183.
- Павельева Е. Б., Сорокин Ю. И. 1971. Изучение питания зоопланктона озера Дальнего на Камчатке. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 22 (25) : 56—63.
- Павлова Е. В. 1959. О питании *Penilia avirostris*. Тр. Севастопольск. биост., 11 : 54—62.
- Павлова Е. В. 1964. Пищевые потребности и их удовлетворение у черноморской кладоцеры *Penilia avirostris*. Тр. Севастопольск. биол. ст., 15 : 446—459.
- Павлова Е. В. 1967. Потребление пищи и превращение энергии популяциями кладоцер в Черном море. В сб.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. «Наукова Думка», Киев : 66—85.
- Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. 1970. Бактериальное питание планктонного рачка *Penilia avirostris* Дона из Черного моря. В сб.: Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов. «Научная мысль», Киев : 182—198.
- Павлютин А. П. 1970. К методам определения усвоения пищи у водных животных. Зоол. ж., 49, 2 : 288—293.
- Павлютин А. П., Остапеня А. П. 1974. Удельные скорости накопления углерода озерным планктоном при питании живой и мертвой пищей. Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 28.
- Панов Д. А. 1966а. Наблюдения над питанием личинок леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13) : 51—75.
- Панов Д. А. 1966б. Питание личинок плотвы, густеры, язя и окуня в Рыбинском водохранилище. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13) : 76—99.
- Панов Д. А., Сорокин Ю. И. 1970. Экспериментальные исследования избирания пищи молодью белого и пестрого толстолобика. Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 5 : 27—30.

- Паиова Г. Л. 1966. О питании личинок синца в Рыбинском водохранилище. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 10 (13) : 100—107.
- Перуева Е. Г. 1972. Экспериментальная оценка количественных характеристик питания копепод рода *Calanus*. Автореф. канд. дисс. М. ВНИРО : 3 27.
- Перуева Е. Г., Виленики Б. Я. 1970. Питание *Calanus glacialis* (Jashnov) при разпой концентрации водорослей. ДАН СССР, 194, 4 : 943—945.
- Петипа Т. С. 1958. О суточном ритме в питании веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. ДАН СССР, 120, 4 : 896—899.
- Петипа Т. С. 1959. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. Тр. Севастопольск. биол. ст., 11 : 72—100.
- Петипа Т. С. 1964. Суточный ритм в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. Тр. Севастопольск. биол. ст., 15 : 69—93.
- Петипа Т. С. 1966а. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* Giesbr. В сб.: Физиол. морских животных. «Наука», М. : 82—91.
- Петипа Т. С. 1966б. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. В сб.: Физиол. морских животных. «Наука», М. : 60—80.
- Петипа Т. С. 1967а. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* (Claus). В сб.: Биол. и распр. планктона южных морей. «Наука», М. : 109—124.
- Петипа Т. С. 1967б. Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря. В сб.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев : 44—65.
- Петипа Т. С. 1968. Питание планктонных ракообразных в Черном море. В сб. : Биол. исслед. Черного моря и его промысл. ресурсов. «Наука», М. : 67—71.
- Петипа Т. С. 1970. Роль концентрации пищи как фактора среды в питании планктонных организмов в морских и континентальных водоемах. В сб.: Биол. процессы в морских и континентальных водоемах, АН Молд. ССР, Кишинев : 291—292.
- Петипа Т. С., Сорокин Ю. И., Ланская Л. А. 1970. Исследования по питанию *Acartia clausi* Giesbr. с помощью радиоуглеродного метода. В сб.: Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов. «Научная мысль», Киев : 166—182.
- Петипа Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. 1972. Питание и энергетический баланс тропических копепод при кормлении смешанной пищей. В сб.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. «Наукова думка» : 172—175.
- Печень-Финенко Г. А. 1964. Продукция ветвистоусых ракообразных озерного зоопланктона. Автореф. канд. дисс. Минск [БГУ] : 3—25.
- Печень-Финенко Г. А. 1971. Эффективность усвоения пищи планктонными ракообразными. Экол., № 3 : 64—72.
- Печень Г. А., Кузнецова А. П. 1966. Потребление и использование пищи *Daphnia pulex* (De Geer). ДАН БССР, 10, 5 : 344—347.
- Подаруева З. С. 1960. О питании ерша в верхневолжских водохранилищах и в Белом озере. Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6) : 182—194.
- Поддубная Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3 : 195—213.
- Поддубная Т. Л. 1959. Об аутономии и регенерации у тубифицид. Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, № 5 : 15—16.
- Половкова С. П. 1968. Питание снетка и сивца на различных биотопах Рыбинского водохранилища. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 16 (19) : 147—165.

- Рябова С. Г. 1957. К вопросу о роли фитопланктона в питании зоопланктона и рыб Мингечаурского водохранилища. ДАН АзербССР, 13, 5 : 549—554.
- Ривьер И. К. 1968. О питании и вертикальных суточных перемещениях илловийских полифемид. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 17 (20) : 70—75.
- Родина А. Г. 1940. Бактерии и дрожжевые грибки как пища *Cladocera* (*Daphnia magna*). ДАН СССР, 29, 3 : 249—253.
- Родина А. Г. 1948а. Водоросли как пища *Cladocera*. ДАН СССР, 59, 2 : 345—347.
- Родина А. Г. 1948б. Роль бактерий и дрожжевых грибов в питании *Cladocera* (*Daphnia magna*). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 7, 3 : 385—600.
- Родина А. Г. 1949а. Роль бактерий в питании личинок хирономид. ДАН СССР, 67, 3 : 232—239.
- Родина А. Г. 1949б. Бактерии как пища пресноводных моллюсков. Микробиол., 17, 3 : 232—239.
- Родина А. Г. 1957. Возможность использования метода меченых атомов для решения вопроса о выборности пищи у водных животных. Зоол. ж., 30, 8 : 337—343.
- Родина А. Г. 1958. Микроорганизмы и повышение рыбопродуктивности прудов. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—172.
- Родина А. Г. 1965. Кормовое значение и строение детрита. В сб.: Вопр. гидробиол. (Тез. докл. на I съезде Всесоюзн. гидробиол. об-ва, вып. 1), «Наука», М. : 366—367.
- Родина А. Г., Тропиц А. С. 1954. Применение меченых атомов в изучении питания водных животных. ДАН СССР, 98, 2 : 297—300.
- Романова Г. П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. от. «Борок» АН СССР, вып. 3 : 273—303.
- Рылов В. М. 1930а. Пресноводные *Calanoida* СССР. Опред. организмов пресных вод СССР, вып. 1. Л. : 1—288.
- Рылов В. М. 1930б. Некоторые наблюдения над захватом сестоны у *Diatoma coarctatus* Fisch. Тр. Лопингр. об-ва естествоиспыт., 60, 2 : 149—170.
- Рылов В. М. 1948. *Cyclopoida* пресных вод. Фауна СССР, нов. сер., № 35, Ракообразные, 3, 3 : 1—319.
- Савольев Г. И. 1965. Строение челюстного аппарата и его связь с питанием у *Calanoida*. В сб.: Вопр. гидробиол. (Тез. докл. на I съезде Всесоюзн. гидробиол. об-ва, вып. 1). «Наука», М. : 375—376.
- Савольев Г. И. 1968. Сравнительная характеристика челюстного аппарата некоторых *Corepoda* в связи с разными способами питания. Сб. аспирантских работ. Естествен. науки, бпол., Изд. Казанск. ун-та : 60—63.
- Сажина Л. И. 1971. Морфологические изменения ротовых конечностей черноморских *Corepoda* в процессе онтогенеза. В сб.: Бпол. моря. «Научная думка», вып. 24 : 78—106.
- Семенова Л. М. 1974. О питании *Bosmina coregoni*. Гидробиол. ж., 10, 3 : 39—46.
- Семенов Г. А. 1970. Эффективность использования различных видов пищи *Sida crystallina* (O. F. Muller). Вестн. БГУ, сер. 2, № 3 : 46—49.
- Сергеев В. Н. 1960а. Механизм питания *Ophryoxus gracilis* I. O. Sars (*Macrothricidae*, *Cladocera*). Гидробиол. ж., 6, 2 : 80—87.
- Сергеев В. Н. (Sergeev V. N.). 1970б. Feeding mechanism feeding behaviour and functional morphology of *Ophryoxus gracilis* G. O. Sars (*Macrothricidae*, *Cladocera*). Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol., 55, 2 : 245—272.
- Сергеев В. Н. 1971. Поведение и механизм питания *Lathonura rectirostris* (*Cladocera*, *Macrothricidae*). Зоол. ж., 50, 7 : 1002—1010.
- Сергеев В. Н. 1972. Способы питания некоторых макротрицид (*Cladocera*, *Macrothricidae*). Информ. бюлл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, № 16 : 29—34.

- Смирнов Н. Н. 1971. *Cladocera* фауны мира. Фауна СССР, нов. сер. № 101, Ракообразные, 1, 2. «Наука», Л.: 1—531.
- Сорокин Ю. И. 1960. Самопоглощение излучения  $C^{14}$  в препаратах беспозвоночных. Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (б): 103—105.
- Сорокин Ю. И. 1962. Определение поправочных коэффициентов на самопоглощение излучения  $C^{14}$  при определении продукции фотосинтеза и хемосинтеза в водоемах. Микробиол., 31, 1: 121—128.
- Сорокин Ю. И. 1966. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 12 (15): 75—119.
- Сорокин Ю. И. (S o r o k i n Y. I.) 1968. The use  $C^{14}$  in the study of nutrition of aquatic animals. Internat. Verain. theor. und angew. Limnol. Mitt. № 16. Komit. Limnol. meth., № 14: 1—41.
- Сорокин Ю. И. 1971а. Сравнительная оценка продуктивности планктона мелководий Волжского плёса Рыбинского водохранилища. Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, вып. 21 (24): 5—16.
- Сорокин Ю. И. (S o r o k i n Y. I.) 1971б. On the Role of Bacteria in the Productivity of Tropical Oceanic Waters. Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol., 56, 1: 1—48.
- Сорокин Ю. И. 1972. Биологическая продуктивность. В сб.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. «Наука», Л.: 267—296.
- Сорокин Ю. И., Монаков А. В., Мордухай-Болтовская Э. Д., Цихон-Луканина Е. А., Родова Р. А. 1965. Опыт применения радиоуглеродного метода для изучения трофической роли синезеленых водорослей (Закономерности массового развития в водоемах). В сб.: Экол. и физиол. синезеленых водорослей, «Наука», М.—Л.: 235—240.
- Сорокин Ю. И., Петипа Т. С., Павлова Е. В. 1970. Количественное исследование пищевой роли морского бактериопланктона. Океанол., 10, 2: 332—340.
- Сущеня Л. М. 1958а. Количественные данные о фильтрационном питании планктонных рачков. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, № 1: 16—20.
- Сущеня Л. М. 1958б. Зависимость скорости фильтрации у планктонных ракообразных от концентрации пищевых частиц. В сб.: Гидробиол. исслед. на рыбоводных прудах СССР, Изд. БГУ, Минск: 241—260.
- Сущеня Л. М. 1959. Исследование пищевой избирательности у планктонных ракообразных. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, № 4: 21—25.
- Сущеня Л. М. 1961. Пищевые потребности планктонных ракообразных, рассчитанные по интенсивности дыхания. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, № 4: 48—52.
- Сущеня Л. М. 1962. Количественные данные о питании и балансе энергии *Artemia salina* L. ДАН СССР, 143, 5: 1205—1207.
- Сущеня Л. М. 1963. Эколого-физиологические особенности фильтрационного типа питания планктонных ракообразных. Тр. Севастопольск. биол. ст., 16: 256—276.
- Сущеня Л. М. 1964. Количественные закономерности фильтрационного типа питания *Artemia salina*. Тр. Севастопольск. биол. ст., 15: 414—445.
- Сущеня Л. М. 1968. Детрит и его роль в продукционном процессе в водоемах. Гидробиол. ж., 4, 2: 77—85.
- Сущеня Л. М. 1969. Количественные закономерности метаболизма и трансформации вещества и энергии ракообразных. Автореф. докт. дисс. Севастополь. [Инст. океанол. АН СССР]. 1—42.
- Сущеня Л. М. 1972. Интенсивность дыхания ракообразных. «Научная мысль», Киев: 1—196.
- Сущеня Л. М., Кларо Р. 1966. Количественные закономерности питания в их связь с балансом энергии у промышленного краба *M. piper*

- mercenaria* (Say). В сб.: Исслед. Центрально-Американских морей. «Наукова думка», вып. 1 : 217—230.
- Сущеня Л. М., Хмелева Н. Н. 1967. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных. ДАН СССР, 176, 6 : 1428—1431.
- Уломский С. Н. 1953. Новое в экологии некоторых видов веслоногих ракообразных (*Copepoda*) *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857). ДАН СССР, 90, 2 : 295—297.
- Уломский С. Н. 1957. Мезобентос пелогена Уральских озер. Изв. Всесоюз. н.-н. ин-та озерного рыбн. хоз-ва, 39 : 133—145.
- Уломский С. Н. 1960. О сезонных изменениях численности и биомассы организмов в водоемах Урала. Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 10 : 136—157.
- Цихон-Луканина Е. А. 1958. Питание некоторых пресноводных *Gastropoda*. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 9 : 121—145.
- Цихон-Луканина Е. А., Солдатова И. Н., Николаева Г. Г. 1968. Об усвояемости пищи донными ракообразными Азовского моря и методах ее определения. Океанол., 8, 3 : 487—493.
- Чаянова Л. А. 1950. Размножение и развитие пелагических *Copepoda* Черного моря. Тр. Карадагск. биол. ст., вып. 10 : 78—105.
- Черепанов В. В. 1967. О суточном ритме питания байкальского рачка *Epischura baicalensis* Sars. Гидробиол. ж., 3, 2 : 74—75.
- Чинднова Ю. Г. 1959. Питание некоторых групп глубоководного макропланктона в северо-западной части Тихого океана. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 30 : 166—189.
- Шорыгин А. А. 1939. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых *Gobiidae* Каспийского моря. Зоол. ж., 18, 1 : 27—53.
- Шушкина Э. А., Монаков А. В. 1969. Применение радиоуглеродного метода для разделения планктонных животных по трофическим уровням. ДАН СССР, 184, 4 : 955—958.
- Шушкина Э. А., Печень Г. А. 1964. Рационы питания и усвоения пищи хищными циклопами и *Daphnia longispina*, определенные радиоуглеродным методом. В сб.: Биол. основы рыбного хоз-ва на внутр. водоемах Прибалтики. Минск : 312—322.
- Щербakov А. П. 1967. Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. «Наука», М. : 1—379.
- Щербина Т. В. 1970. Новые данные по питанию *Eucyclops* (s. str.) *sergulatus* (Fisch.). Гидробиол. ж., 6, 5 : 45—49.
- Эрман Л. А. 1962. О количественной стороне питания и пищевой избирательности у планктонной коловратки *Brachionus calyciflorus* Pall. Зоол. ж., 41, 1 : 34—48.
- Яновская Г. Я. 1956. Питание веслоногих ракообразных и их личинок в Черном море. Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, 7 : 163—172.
- Яшнов В. А. 1969. Практикум по гидробиологии. «Высшая школа», М. : 1—428.
- Adams L. A., Steele J. H. 1966. Shipboard experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Some Contemp. Studies marine Sci. London : 9—35.
- Anderson R. S. 1970. Predator-prey relationships and predation rates for crustacean zooplankters from some lakes in western Canada. Canad. J. Zool., 48 : 1229—1240.
- Anraku M. 1963. Feeding habits of planktonic copepods (Review). Inform. Bull. Planktonology Japan, 9 : 10—35.
- Anraku M., Omori M. 1963. Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouth-parts of marine copepods. Limnol. Oceanogr., 8, 9 : 116—126.
- Auvray I., Dussart B. 1967. Rôle de quelques facteurs du milieu sur le développement post-embryonnaire des Cyclopides (*Crustacea* Co-



- pepodes*). II. Cas *Cyclops* et influences des facteurs extérieurs. Bull. Soc. zool. France, 92, 1 : 11—22.
- Bainbridge V. 1958. Some observations on *Evadne nordmanni* Lovén. J. marine Biol. Assoc. U. K., 37, 2 : 349—370.
- Berner A. 1962. Feeding and respirations in the Copepod *Temora longicornis* (Müller). J. marine Biol. Assoc. U. K., 42 : 625—640.
- Bärsins B. 1958. Ein planktologisches Querprofil. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, per. 39 : 5—22.
- Bourne N. F. 1959. The determination of carbon transfer from *Chlorella vulgaris* Beyerink to *Daphnia magna* Straus, using radioactive carbon ( $C^{14}$ ) as a tracer. Ph. D. Thesis Univ. Toronto.
- Burns C. W. 1966. The feeding behavior of *Daphnia* under natural conditions. Ph. D. Thesis Univ. Toronto.
- Burns C. W. 1968. Direct observations of mechanisms regulating feeding behavior of *Daphnia* in lakewater. Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol., 53, 1 : 83—100.
- Burns C. W., Rigler F. H. 1967. Comparison of filtering rates of *Daphnia rosea* in lake water and in suspensions of yeast. Limnol. Oceanogr., 12, 3 : 492—502.
- Cannon H. G. 1928. On the feeding mechanisms of the Copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. Brit. J. Exptl. Biol., № 6 : 131—144.
- Claus C. 1858. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden. Arch. Naturgesch., 24 (1) : 1—76.
- Coker R. 1933. Influence of temperature on size of freshwater Copepods. Internat. Rev. gesamt. Hydrob. Hydrograph., 29 : 406—436.
- Cole G. A. 1961. Some calanoid copepods from Arizona with notes on congeneric occurrences of *Diaptomus* species. Limnol. Oceanogr., 6 : 432—442.
- Comita G. W. 1964. The energy budget of *Diaptomus siciloides* Lilljeborg. Verh. Internat. verein. theoret. und angew. Limnol., 15 : 646—653.
- Comita G. W. 1972. The seasonal zooplankton cycles production and transformations of energy in Severson Lake, Minnesota. Arch. Hydrobiol., 70, 1 : 14—66.
- Conover R. J. 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. Bull. Bingham oceanogr., Coll. 15 : 156—233.
- Conover R. J. 1960. The feeding behavior and respirations of some marine planctonic *Crustacea*. Biol. Bull., 119, 3 : 399—415.
- Conover R. J. 1964. Food relations and nutrition of zooplankton. Proc. Sympos. experim. marine Ecology : 81—91.
- Conover R. J. 1966. Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. Limnol. Oceanogr., 11, 3 : 346—354.
- Corner E. D. S. 1961. On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. Preliminary observations on the Feeding of the marine copepod, *Calanus helgolandicus*. J. marine Biol. Assoc. U. K., 41 : 5—16.
- Corner E. D. S., Cowey C., Marshall S. M. 1967. On the nutrition and metabolism of zooplankton. V. Feeding efficiency of *Calanus finmarchicus*. J. marine Biol. Assoc. U. K., № 47 : 259—270.
- Coughlan J. 1969. The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. Marine Biol., 2, 4 : 356—358.
- Cushing D. H. 1958. The effect of grazing in reducing the primary production: a review. Rappt. Proces-Verbaux Reunions, Conseil Perm. Internat. Expl. Mer. 144 : 149—154.
- Cushing D. H. 1959. On the nature of production in the sea. Fish. Invest., London, Ser. 2 : 1—22.
- Davis C. C. 1959. Damage to fish fry by Cyclopoid copepods. Ohio J. Science, 59, 2 : 101—102.
- Dietrich W. 1915. Die Metamorphose der freilebenden Copepoden. 1. Die Nauplien und das erste Copepoditstadium. Z. wiss. Zool., 113 : 252—324.

- Dussart B. 1967. Les copepodes des eaux Continentales. 1. Calanoides et Harpacticoides, Paris : 1—500.
- Edmonson W. T., Winberg G. G. 1971. A manual methods for assessment of secondary productivity in freshwaters. IBP Handbook № 17 : 1 358.
- Einsle U. 1969. Populations dynamische und synökologische Studien am Crustaceen—Plankton zweier Kleinseen. Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschland, 28, 1 : 53—73.
- Elbourn C. A. 1966. Some observations on the food of *Cyclops strenuus strenuus* (Fischer). Ann. and Mag. Natur. History, 9, 100—102; 227—231.
- Elgmork K. 1959. Seasonal occurrence of *Cyclops strenuus* in relation to environment in small bodies in Southern Norway. Folia limnol. scand., 11 : 1—196.
- Elgmork K., Langeland A. L. 1970. The number of nauplia instars in *Cyclopoid* (Copepoda). Crustaceana, 18, 3 : 177—282.
- Ewers L. A. 1930. The Larval Development of freshwater *Copepoda*. Franz. Theodore Stone Laboratory. Contribution, № 3, Ohio State University : 1—43.
- Fabian M. 1960. Mortality of freshwater and tropical fish fry by Cyclopoid Copepods. Ohio J. Sci., 60, 5 : 268—270.
- Fischer Z. 1966. Food selection and energy transformation in larvae of *Lestes sponsa* (Odonata) in astatis waters. Verhandl. Internat. Ver. theoret. angew. Limnol., 16, 1 : 600—603.
- Fox D. L., Sverdrup H. U., Cunningham J. P. 1937. The rate of water propulsion by the California mussel. Biol. Bull. marine biol. Lab. Woods Hole, 72 : 417—438.
- Fryer G. 1953. Notes on certain British freshwater Crustaceans. Naturalist, London : 101—109.
- Fryer G. 1954. Contribution to our knowlege of the Biology and systematics of the freshwater *Copepoda*. Sweiz. Z. Hydrolog., 16, 1 : 64—77.
- Fryer G. 1957a. The food of some freshwater cyclopoid Copepods and its ecological significance. J. Animal. Ecol., 26, 2 : 263—286.
- Fryer G. 1957b. The feeding mechanism of some freshwater Cyclopoid. Proc. Zool. Soc. London, 129 : 1—25.
- Fryer G. 1968. Evolution and adaptive radiation in the *Chydoridae* (Crustacea: Cladocera), a study in comparative functional morphology and ecology. Philos. Trans. Roy. Soc. London, 254, 795; : 221—385.
- Fryer G., Smyly W. J. P. 1954. Some remarks on the resting stages of some freshwater Cyclopoid and Harpacticoid Copepods. Ann. and Mag. Natur. History, ser. 12, 7, 73 : 65—72.
- Fuller J. L. 1937. Feeding rate of *Calanus finmarchicus* in relation to environmental conditions. Biol. Bull., 72 : 233—246.
- Fuller J. L., Clarke G. L. 1936. Further experimental on the feeding of *Calanus finmarchicus*. Biol. Bull., 70 : 308—320.
- Gauld D. T. 1951. The grazing rate of planctonic copepods. J. Marine. Biol. Assoc. U. K., 29 : 695—706.
- Gauld D. T. 1959. Swimming and feeding in Crustacean larvae: the nauplius larvae. Proc. zool. Soc. London, 132, 1 : 31—50.
- Gauld D. T. 1964. Feeding in planctonic copepods grazing in Terrestrial and marine Environments (Blackwells Scientific Publications) Adlard and son Ltd, Derking, England : 239—245.
- Gauld D. T. 1966. The swimming and feeding of planktonic copepods. Some Contemp. Studies Marine Sci., London : 313—334.
- Giesbrecht W. 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepod des Golfes von Neapol und angrenzenden Meeresabschnitte. In Fauna u. Flora Golfes Neapel, 19, Berlin : 1—831.
- Głwicz Z. M. 1968. The use of anaesthetizing substance in studies on the food habits of zooplankton Communities. Ekol. polska, A, 16, 13 : 279—295.
- Głwicz Z. M. 1969a Wykorzystanie produkcji pierwotnej przez konsu-



- mentow planktonowych w zaleznosci od dlugosci lancucha pokarmowego. Ecol. polska, 15, 1 : 63—70.
- Gliwicz Z. M. 1969b. Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. Ecol. Polska, A, 17, 36 : 663—708.
- Gliwicz Z. M. 1969c. The share of algal bacteria and trypton in the food of the pelagic zooplankton of lakes with various trophic characteristics. Bull. Acad. polon. sci., Ser. sci. biol., 17, 3 : 159—165.
- Gliwicz Z. M. 1970. Calculation of food ration of zooplankton community as an example of using laboratory data for field conditions. Polsk. Arch. Hydrobiol., 17 (30). 1/2 : 169—175.
- Gonzalez A. S. 1968. Desarrollo larvario de *Diaptomus proximus* Kiefer (Copepoda, Calanoida). Hydrobiol., 32, 3—4: 528—544.
- Grygierek E. 1971. Some data on the role of food in the biology of *Eudiaptomus zacharias* Poppe. Ecol. polska, 19, 24 : 277—292.
- Gurney R. 1931. British freshwater Copepoda. 1. Calanoida. Monogr. Ray. Soc. London: 1—238.
- Hammer U. Th., Sawchyn W. W. 1968. Seasonal succession and congeneric associations of *Diaptomus* sp. (Copepoda) in some Saskatchewan ponds. Limnol. Oceanogr., 13, 3 : 476—484.
- Hardy A. C., Bainbridge R. 1954. Experimental observation on the vertical migration of plankton animals. J. marine Biol. Ass. U. K., 33, 2 : 409—448.
- Hargrave B. T., Geen G. H. 1970. Effects of copepod grazing on two natural phytoplankton populations. J. Fish. Res. Board Canada, 27, 8 : 1395—1403.
- Harvey H. W. 1937. Note on selective feeding by *Calanus*. J. marine Biol. Ass. U. K., 22 : 97—100.
- Hintz H. W. 1951. The role of certain arthropods in reducing mosquito populations of permanent ponds in Ohio. J. Science, 51 : 277—279.
- Humphries D. A., Driver P. M. 1967. Erratic display as a device against predators. J. Science, 156, 3783 : 1767—1768.
- Hutchinson G. E. 1951. Copepodology for the orhithologist. Ecol., 32, 3 : 571—577.
- Jørgensen C. B. 1943. On the water transport through the gills of bivalves. Acta physiol. scand., 5 : 297—304.
- Jørgensen C. B. 1966. Biology of suspension feeding. Internat. Ser. Monogr. in Pure and Appl. Biol. Zool. Div., 27 : 1—357.
- Katona S. K. 1971. The developmental stages of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) raised in laboratory cultures, including a comparison with the larvae on *Eurytemora americana* Williams, 1906 and *Eurytemora herdmani* Thompson and Scott, 1897. Crustaceana, 21, 1 : 5—20.
- Kibby H. V. 1971. Energetics and population dynamics of *Diaptomus gracilis*. Ecol. Monogr., 41, 4 : 311—327.
- Klugh A. B. 1927. The ecology, food relations and culture of freshwater *Entomostraca*. Trans. Roy. Canad. Inst., 16 : 15—98.
- Krishnaswamy S., Raymoni J. E. G., Woodhouse M. A., Griffin R. A. 1967. Studies on the fine structure of Copepoda. Observations of the fine structure of buttons on the setae of the maxilla and maxilliped of *Centraugaptilus horridus*. Deep-Sea Res., 14, 3 : 331—335.
- Lillelund K. 1967. Experimental Untersuchungen über den Einfluss carnivorer Cyclopiden auf die Sterblichkeit der Fischbrut. Z. Fisch., 15, 1/2 : 29—43.
- Lilly M. 1953. The mode of life and the structure and functioning of the reproductive ducts of *Bithynia tentaculata* (L.). Proc. Malacol. Soc. London, 30 : 87—110.
- Lindberg K. 1949. Crustacés copépodes comme ennemis naturels de Larves d'Anophèles. Imprime periodique Bull., Soc. Pathologie exotique, Extrait du tome 42, 5—6 : 178—179.

- Lowndes A. G. 1935. The swimming and feeding of certain Calanoid Copepods. Proc. Zool. Soc. London, pt. III : 687—715.
- Lucas C. E. 1936. On certain inter-relations between phytoplankton and zooplankton under experimental conditions. J. Conseil internat explorat. mer., 11 : 342—362.
- Manfredi P. 1925. Etude sur le developpement larvaire de quelques espèces du genre Cyclops (2<sup>me</sup> note). Ann. Biol. Lacustre, 14 : 111—129.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1955. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. J. marine Biol. Assoc. U. K., 34 : 495—529.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1956. On the biology of *Calanus finmarchicus*. Feeding and digestion in the young stages. J. marine Biol. Assoc. U. K., 35, 3 : 587—603.
- Mazza J. 1966. Evolution de l'appareil buccal au cours du developpement post-larvaire des *Aetideidae* et des *Euchaetidae* (copepodes pelagiques) sur le sex-ratio des adultes. Vie et milieu, A, 17, 2 : 1027—1044.
- McGregor D. L., Wetzel R. G. 1968. Selfabsorption of C<sup>14</sup> radiation in freshwater *Ostracoda*. Ecol., 49, 2; 352—355.
- McMahon J. W. 1962. The feeding behaviour and feeding rate of *Daphnia magna* in different concentrations of foods. Ph. D. Thesis Univ. Toronto.
- McMahon J. W. 1965. Some physical factors influencing the feeding behaviour of *Daphnia magna* Straus. Canad. Zool. 43, 4 : 603—611.
- McMahon J. W., Rigler F. H. 1963. Mechanism regulating the Feeding rate of *Daphnia magna*. Canad. Zool., 41 : 321—332.
- McQueen D. J. 1969. Reduction of zooplankton standing stocks by predaceous *Cyclops bicuspidatus thomasi* in Marion Lake, British Columbia. J. Fish. Res. Board Canada, 26, 6 : 1605—1618.
- McQueen D. J. 1970. Grazing rates and food selection in *Diaptomus oregonensis* (Copepoda) from Marion Lake, British, Columbia. J. Fish. Res. Board Canada, 27, 1 : 13—20.
- Metzler S. 1957. Über die Beeinflussbarkeit des Geschlechtsverhältnissen von *Cyclops viridis* Jurine durch Aussenfaktoren. Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool., 67, 1 : 81—110.
- Mullin M. M. 1963. Some factors affecting the feeding of marine copepod of the genus *Calanus*. Limnol. Oceanogr., 8, 2 : 239—250.
- Mullin M. M., Brooks E. R. 1965. Assimilation of organic carbon nitrogen and phosphorus by the plankton Copepod *Calanus helgolandicus*. Res. marine Food Chain. Progr. Rep., Univ. Californ. Inst. Marine Research.
- Murphy H. E. 1923. The life cycle of *Oithona nana* reared experimentally. Publ. Zool., Univ. Californ., 22, 13 : 449—454.
- Naumann E. 1918. Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. Ein Beiträge zur Kenntniss des Stoffhaushalt in Süßwasser. Acta Univ. Lundensis, 14 : 1—48.
- Naumann E. 1923. Spezielle Untersuchungen Über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. II. Über den Nahrungserwerb und natürliche Nahrung der Copepoden und die Rotiferen des Limnoplanktons. Lunds. Univ. Arsskr., № 7 : 1—17.
- Nauwerck A. 1959. Zur bestimmung des Filtrierate limnischer Planktontiere. Arch. Hydrobiol., Syopl., 25, 1 : 83—101.
- Nauwerck A. 1962. Nicht-algische Ernährung bei *Eudiaptomus gracilis* (Sars). Arch. Hydrobiol., Suppl., 25, 4, 4 : 393—400.
- Nauwerck A. 1963. Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. Symb. Botan. Upsala, 17 : 1—163.
- Oberg M. 1906. Die Metamorphose der plancton copepoden der Kieler Bucht. Kieler Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, Neue Folge, 9 : 37—103.

- paffenhöfer G. A. 1971. Grazing and ingestion rates of nauplii Copepods and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. Marine Biol., 11, 3 : 286—298.
- parker C. H. 1902. The reactions of copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth migrations. Bull. U. S. Fish. Comm. for 1901, 21 : 103—123.
- parker R. A. 1960. Competition between *Simocephalus vetulus* and *Cyclops viridis*. Limnol. Oceanogr., 5 : 180—189.
- parker R. A. 1961. Competition between *Eucyclops agilis* and *Daphnia pulex*. Limnol. Oceanogr., 6 : 299—301.
- pine R. 1934. Metamorphosis of *Cyclops viridis*. Trans. Amer. Micr. Soc. Menasha, 53 : 286—292.
- Quayle D. B. 1948. Biology of *Venerupis pullastra*. Ph. D. Thesis Univ. Glasgow.
- Raymont E., Gross F. 1942. On the feeding and breeding of *Calanus finmarchicus*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh., Section B., 61, 3 : 267—287.
- Reeve M. R. 1963a. The filter feeding of *Artemia*, I. In pure cultures of plant cells. J. Exptl. Biol., 40 : 195—205.
- Reeve M. R. 1963b. The filter-feeding of *Artemia*. II. In suspensions of various particles. J. Exptl. Biol., 40 : 207—214.
- Richman S. 1958. The transformation of energy by *Daphnia pulex*. Ecological monographs., 28, 3 : 273—291.
- Richman S. 1966. The effect of phytoplankton concentration on the feeding rate of *Diaptomus oregonensis*. Verh. internat. Verein. theor. angew. Limnol., 16, 1 : 392—398.
- Richman S. 1967. Assimilation of *Chlamydomonas reinhardtii* by *Diaptomus siciloides*. Methods assessment secondary production freshwaters. Prag.
- Richman S., Rogers J. 1969. The feeding of *Calanus helgolandicus* on synchronously growing populations of the marine diatom *Ditylum brightwellii*. Limnol. Oceanogr., 14, 5 : 701—709.
- Rigler F. H. 1961. The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus. Canad. J. Zool., 39 : 857—868.
- Rigler F. H. 1967. Quantitative methods for Studying the feeding of planktonic Crustacea. Toronto Dept. Zool. Univ. Toronto.
- Rigler F. H., Langford R. R. 1967. Congeneric occurrences of species of *Diaptomus* in southern Ontario lakes. Canad. J. Zool., 45, 1 : 81—90.
- Rosenthal H. 1972. Über die Geschwindigkeit der Springsbewegungen bei *Cyclops strenuus* (Copepoda). Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol., 57, 1 : 157—167.
- Ruttner F. 1962. Grundriss der Limnologie. Hydrobiologie des Süßwassers. 3-te Neubearb. erw. Auflage. Berlin : 1—332.
- Ryther J. 1954. Inhibitory effects of phytoplankton upon the feeding of *Daphnia magna* with reference to growth, reproduction and survival. Ecology, 35, 4 : 522—533.
- Sandercok G. A. 1967. A study of selected mechanisms for the coexistence of *Diaptomus* spp. in Clarke Lake, Ontario. Limnol. Oceanogr., 12, 1 : 97—112.
- Saunders G. W. 1969. Some aspects of feeding in Zooplankton. Eutrophication: Causes, Consequences, Correctives. Proc. of Simp. Washington: 556—573.
- Schindler D. W. 1968. Feeding assimilation and respiration rates of *Daphnia magna* under various environmental conditions and their relation to production estimates. J. Anim. Ecol., 37, 2 : 369—385.
- Schindler J. E. 1971. Food quality and zooplankton nutrition. J. Animal Ecol., 40, 3 : 589—595.
- Schindler J. E., Comita G. W. 1966. The feeding rate of *Diaptomus leptopus*. Proc. N. D. Acad. Scie., 20.

- Singh P. J. 1972. Studien on the food and feeding of the freshwater Calanoid *Rhinedaptomus indicus* Kiefer. II. Diurnal variations in feeding propensities. *Hydrobiol.*, 39, 2 : 209—215.
- Smyly W. J. P. 1970. Observations on rate of development, longevity and fecundity of *Acanthocyclops viridis* (Jurine) (Copepoda, Cyclopoida) in relation to type of prey. *Crustaceana*, 18, 1 : 21—30.
- Snodgrass R. E. 1950. Comparative studies of the jaws of mandibulata arthropods. *Smithson. Misc. Coll.*, 116 : 1—85.
- Southern R., Gardiner A. 1926. The seasonal distribution of the Crustacea of the plankton in Lough Derg and the River Shannon. *Sci. Invest. Dept. Fisher. Ireland, Dublin*, 1 : 1—170.
- Spandl H. 1926. Copepoda, Ruderfusskrebse. In: *Biologie der Tiere Deutschlands*, Lief. 19, Teil. 15 : 1—82.
- Storch O. 1928. Der Nahrungserwerb zweier Copepoden nauplien (*Diaptomus gracilis* und *Cyclops strenuus*). Eine organologische Studie. *Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool.*, 45 : 385—436.
- Storch O. 1929. Die Schwimmbewegung der Copepoden, auf Grund von Mikro—Zeitlupenaufnahmen analysiert. *Verhandl. deutsch. zool. Ges.*, 33 : 118—129.
- Storch O., Pfisterer O. 1925. Der Fangapparat von *Diaptomus*. *Z. vergl. Physiol.*, Abt. C, 3, 3 : 330—376.
- Strickler J. R. 1970. Über das Schwimmverhalten von Cyclopiden bei Verminderung der Bestrahlungstärke. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 32 : 150—180.
- Tash J. C., Armitage K. B. 1967. Ecology of zooplankton of the Cape Thompson area Alaska. *Ecol.* 48 : 129—139.
- Theede H. 1963. Experimentelle Untersuchungen über die Filtrationsleistung der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. *Kieler Meeresforsch.*, 19 : 20—41.
- Tomikawa T. 1971. Экологическое изучение пресноводной копеподы *Sinodiaptomus volkanovi* Kiefer. II. Метаморфоз, рост, сезонное и географическое распространение. *Japan. J. Limnol.*, 32, 2 : 32—39 (на японском яз.).
- Ussing H. H. 1938. The biology of some important plankton animals in the fjords of East Greenland. *Medd. Greenland*, 100 : 1—108.
- Vilela M. H. 1972. The developmental stages of the marine calanoid copepod *Acartia grani* Sars bred in the laboratory. *Notas e estud. Inst. biol. maritima*, № 40, 1—20.
- Ward F. D., Wond B., Robinson I. J. C. 1970. A liquid scintillation procedure for determining the effect of size on selfabsorption of  $C^{14}$  in *Daphnia pulex*. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 4 : 648—652.
- Weglenska T. 1971. The influence of various concentrations of natural food on the development, fecundity and production of planctonic crustacean filtrators. *Ecol. polska*, 19, 30 : 427—473.
- Williensen J. 1952. Quantities of water pumped by mussels and cockles. *Archs. neerl. Zool.*, 10: 153—160.
- Wutrich M. 1948. Etude du developpement de nauplii de *Diaptomus gracilis* G. O. Sars et *Diaptomus laciniatus* Lill. *Revue suisse zool.* Geneve, 55 : 427—445.
- Zieglmayer E. 1925. Metamorphose und Wachstum der Cyclopiden. *Z. wissenschaftl. Zool.*, 126 : 493—570.

# О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
<b>В в е д е н и е</b> . . . . .	3
<b>Г л а в а I. Методы изучения питания</b> . . . . .	4
Методы изучения качественной стороны питания . . . . .	4
Изучение состава пищи . . . . .	4
Изучение способов питания и пищевого поведения . . . . .	5
Изучение пищевого предпочтения . . . . .	8
Методы изучения количественной стороны питания . . . . .	10
Изучение интенсивности питания . . . . .	11
Скорость фильтрации и скорость питания . . . . .	11
Счетный метод . . . . .	11
Радиоуглеродный метод Сорокина . . . . .	12
Метод Маршалла и Орра . . . . .	16
Метод Науверка . . . . .	17
Графический метод . . . . .	17
Величина суточного потребления (суточный рацион) . . . . .	18
Прямой метод . . . . .	18
Счетные методы . . . . .	19
Радиоуглеродный метод Сорокина . . . . .	19
Методы изучения питания в естественных условиях . . . . .	26
Расчетный метод . . . . .	27
Изучение эффективности питания . . . . .	29
Усвоение и усвояемость . . . . .	29
Визуальный метод . . . . .	29
Прямой метод . . . . .	30
Метод «отношений» . . . . .	30
Расчетный метод . . . . .	30
Радиоуглеродный метод Сорокина . . . . .	30
Сопоставимость и достоверность получаемых результатов . . . . .	33
<b>Г л а в а II. Строение и онтогенез конечностей синцефалона</b> . . . . .	38
Особенности строения ротового аппарата копепод . . . . .	38
Вторые задние антенны (AII) . . . . .	38
	165

Мандибулы (md) . . . . .	40
Первые максиллы, или максиллулы (mxI) . . . . .	42
Вторые максиллы (mxII) . . . . .	42
Максиллипеды (mxp) . . . . .	44
Морфологические изменения ротового аппарата в процессе онтогенеза . . . . .	46
Онтогенез ротового аппарата <i>Calanoida</i> . . . . .	46
Онтогенез ротового аппарата <i>Cyclopoida</i> . . . . .	49
Онтогенез ротового аппарата <i>Harpacticoida</i> . . . . .	52
<b>Г л а в а III. Типы питания и состав пищи . . . . .</b>	<b>53</b>
Способы добывания (захвата) пищи и пищевое поведение . . . . .	53
Фильтраторы . . . . .	53
Хвататели . . . . .	58
Собиратели . . . . .	61
Состав пищи и пищевое предпочтение . . . . .	64
Фильтраторы . . . . .	64
Хвататели . . . . .	66
Собиратели . . . . .	71
Особенности питания личиночных стадий . . . . .	75
Фильтраторы . . . . .	75
Хвататели . . . . .	77
Собиратели . . . . .	79
<b>Г л а в а IV. Количественная характеристика питания . . . . .</b>	<b>81</b>
Интенсивность питания . . . . .	81
Скорость фильтрации и величина суточного потребления корма при стабильных условиях эксперимента . . . . .	81
Фильтраторы . . . . .	81
Хвататели и собиратели . . . . .	82
Факторы интенсивности питания . . . . .	85
Трофическая ценность различных видов пищи и эффективность питания . . . . .	90
Значение водорослей, бактерий, детрита и водных беспозвоночных в питании веслоногих ракообразных . . . . .	90
Фильтраторы . . . . .	90
Хвататели . . . . .	95
Собиратели . . . . .	100
Факторы эффективности питания . . . . .	105
Фильтраторы . . . . .	111
Хвататели . . . . .	113
Собиратели . . . . .	118
<b>Г л а в а V. Пищевые взаимоотношения и роль копепод в продукционных процессах водоема . . . . .</b>	<b>121</b>
Особенности пищевых взаимоотношений веслоногих ракообразных и распределение их по трофическим уровням . . . . .	121
Взаимоотношения копепод со сходным характером питания . . . . .	121
Различие в преобладающей пище и в размерах потребляемых объектов . . . . .	123
Экологическая разобщенность . . . . .	125
Изобилие пищи . . . . .	127
Взаимоотношения между хищными веслоногими и их жертвами . . . . .	129
Каннибализм . . . . .	129

Взаимоотношения копепод с другими кормовыми объектами рыб и беспозвоночных . . . . .	130
Взаимоотношения копепод с рыбами . . . . .	132
Конкуренция из-за пищи . . . . .	132
Прямое воздействие . . . . .	133
Роль копепод в питании рыб . . . . .	134
Общая схема пищевых взаимоотношений копепод и распределение их по трофическим уровням . . . . .	135
Роль веслоногих ракообразных в продукционных процессах Рыбинского водохранилища . . . . .	138
З а к л ю ч е н и е . . . . .	141
Л и т е р а т у р а . . . . .	147

CONTENTS

	Page
Introduction . . . . .	3
Chapter I. Methods of feeding studies . . . . .	4
Methods for studying qualitative aspects of feeding . . . . .	4
Investigation of food components . . . . .	4
Studies of ways of feeding and food behavior . . . . .	5
Studying of food preference . . . . .	8
Methods for studying quantitative aspects of feeding . . . . .	10
Measuring of intensity of feeding . . . . .	11
Filtering and feeding rates . . . . .	11
Count methods . . . . .	11
<sup>14</sup> C method by Sorokhin . . . . .	12
Method by Marshall and Orr <del>z</del> . . . . .	16
Method by Nauwerck . . . . .	17
Graphic method . . . . .	17
Daily food consumption . . . . .	18
Direct method . . . . .	18
Calculations methods . . . . .	19
<sup>14</sup> C method by Sorokhin . . . . .	19
<i>studying</i> <del>Methods for studying</del> feeding under natural conditions . . . . .	26
Calculation method . . . . .	27
Measurement of effectiveness of feeding . . . . .	29
Assimilation and assimilability . . . . .	29
Visual method . . . . .	29
Direct method . . . . .	30
Method of the ratios . . . . .	30
Calculation method . . . . .	30
<sup>14</sup> C method by Sorokhin . . . . .	30
Reliability of results . . . . .	33
Chapter II. Structure and ontogenesis of the mouth apparatus . . . . .	38
Structure of the mouth apparatus Copepoda . . . . .	38
Second antennae (AII) . . . . .	38



Mandible (md) . . . . .	40
First maxillae, maxillulae (mx I) . . . . .	42
Second maxillae (mx II) . . . . .	42
Maxillipeds (mxp) . . . . .	44
Morphological changes of the mouth apparatus in the ontogenesis . . . . .	46
Ontogenesis of the mouth apparatus of <i>Calanoida</i> . . . . .	46
Ontogenesis of the mouth apparatus of <i>Cyclopoida</i> . . . . .	49
Ontogenesis of the mouth apparatus of <i>Harpacticoida</i> . . . . .	52
 C h a p t e r III. Feeding ways and composition of food . . . . .	53
Feeding habits and food behavior . . . . .	53
Filter feeders . . . . .	53
Raptorial feeders . . . . .	58
Scraping feeders . . . . .	61
Composition of food and food preference . . . . .	64
Filter feeders . . . . .	64
Raptorial feeders . . . . .	66
Scraping feeders . . . . .	71
Feeding of the young stages of Copepoda . . . . .	75
Filter feeders . . . . .	75
Raptorial feeders . . . . .	77
Scraping feeders . . . . .	79
 C h a p t e r IV. Quantitive aspects of feeding . . . . .	81
Intensity of feeding . . . . .	81
Filtering rate and daily food consumption under stable conditions of experiments . . . . .	81
Filter feeders . . . . .	81
Raptorial and scraping feeders . . . . .	82
Factors of intensty of feeding . . . . .	85
Trophic value of different kind of food and effectiveness of feeding . . . . .	90
Significance of the algae, bacteria, detritus and invertebrates in the nutrution of the Copepods . . . . .	90
Filter feeders . . . . .	90
Raptorial feeders . . . . .	95
Scraping feeders . . . . .	100
Factors of the effectiveness . . . . .	105
Filter feeders . . . . .	111
Raptorial feeders . . . . .	113
Scraping feeders . . . . .	118
 C h a p t e r V. Trophic interrelations and the role of the Copepods in production process . . . . .	121
Peculiarities of trophic interrelations of the Copepods and their distributions along trophic levels . . . . .	121
Interrelations of the Copepods with similar character of feeding . . . . .	121
The differences in an prevalent food and demensions of used objects . . . . .	123
Ecological dissosiation . . . . .	125
Abundance of food . . . . .	127
	169

Interrelations between predacious Copepoda and their preys . . .	129
Cannibalism . . . . .	129
Interrelations of the Copepods with other food objects of fishes and invertebrates . . . . .	130
Interrelation of the Copepods with fishes . . . . .	132
Competition for food . . . . .	132
Direct influence . . . . .	133
The role of Copepods in feeding of fishes . . . . .	134
General scheme of the trophic relations of the Copepods and their distribution through trophic levels . . . . .	135
The role of the Copepods in production processes in the Rybinsk reservoir	138
Conclusion . . . . .	141
Bibliography . . . . .	147

**Андрей Васильевич Монаков**

**ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ  
ПРЕСНОВОДНЫХ КОПЕПОД**

*Утверждено к печати  
Институтом биологии внутренних вод  
Академии наук СССР*

**Редактор издательства Л. М. Маковская  
Художник Я. В. Таубвурцель  
Технический редактор Н. А. Мяготина  
Корректоры Э. В. Коваленко, Н. В. Лихарева  
и Л. В. Наместникова**

**Сдано в набор 20 IV 1976 г. Подписано к печати 13/VIII 1976 г.  
Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага № 2. Печ. л. 10<sup>3/4</sup>=10,75 усл. печ. л.  
Уч.-изд. л. 11.49. Изд. № 5812. Тип. зак. № 1157. М-15041.  
Тираж 1200. Цена 1 р. 15 к.**

**Ленинградское отделение издательства «Наука»  
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1**

---

**1-я тип. издательства «Наука»,  
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д.12**

**ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»**

***В магазинах конторы «Академкнига»  
имеются в наличии книги:***

**Алиев А. А. Оперативные методы исследований сельскохозяйственных животных. 1974. 1 руб. 99 коп.**

**Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. 1975. 2 руб. 12 коп.**

**Касавина Б. С., Торбенко В. П. Минеральные ресурсы организма. 1975. 70 коп.**

**Поликар А. Молекулярная цитология мембран животной клетки и ее микроокружение. 1975. 81 коп.**

**Сальман М. М., Гурвич Р. Н. Новое в рентгенологии. 1974. 79 коп.**

**Физиология сенсорных систем. Ч. 3-я. Ильинский О. Б. Физиология механорецепторов. 1975. 2 руб. 85 коп.**

**Чазов Е. И., Печенков В. А. Эпифиз: место и роль в системе нейроэндокринной регуляции. 1974. 37 коп.**

***Заказы просим присылать по адресу:***

**197110, Ленинград, П-110, Петрозаводская ул., 7,  
магазин «Книга — почтой»  
Северо-Западной конторы «Академкнига»**