

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ



СВЕРДЛОВСК

ЭНЕРГЕТИКА РОСТА
И РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

УДК 591.53 : 591.134.6

Энергетика роста и развития животных: [Сб. статей]. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Представлены результаты исследований энергетических особенностей роста и развития животных. Обсуждаются энергетический обмен в связи с дифференциацией размеров тела животных и биоэнергетика красных полевок. Рассматриваются особенности энергетики роста и развития воробьиных птиц, регуляция энергетического обмена в процессе роста амфибий, биоэнергетика наземных моллюсков и энергетика питания насекомых.

Сборник предназначен для зоологов и экологов, интересующихся энергетической оценкой процессов роста и развития животных.

Ответственные редакторы

доктор биологических наук **Н. Н. Данилов**,
кандидат биологических наук **С. Н. Постников**

Э $\frac{21001-1309-220(83)}{055(02)7}$ 24—1985 © УНЦ АН СССР, 1985

Д. В. ЗЕЙФЕРТ

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЭНЕРГЕТИКИ
НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Биоэнергетика наземных моллюсков, которые являются компонентами большинства биогеоценозов суши, по сравнению с другими группами животных наименее изучена. Особенно необходимы данные по количественной оценке их деятельности в разных ландшафтно-зональных условиях. Имеющиеся количественные данные [29, 30, 35, 37, 38, 51—54, 68] получены разными методами и их сопоставление затруднено.

Цель настоящего исследования — расчет потоков энергии через популяции широко распространенного массового вида умеренной зоны *Bradybaena fruticum* (Müll.) в разных частях его ареала на основе определения калорийности моллюсков, их кормов и экскрементов. Анализировались существующие методы определения потока энергии. При оценке влияния температуры среды на продуктивность популяции в лабораторных условиях определяли биоэнергетические показатели тропической улитки *Achatina fulica* Bowdich, для которой такое содержание наиболее адекватно природным условиям. Этот вид в настоящее время распространен практически по всей тропической зоне. Максимальный уровень биомассы *A. fulica* может превышать 300 г/м² (рассчитано нами исходя из данных по популяционной структуре и численности [31]).

Материал и методика

Для определения калорийности ряда кормов и экскрементов улиток их сжигали в калориметрической бомбе в двух-трех повторностях из каждого варианта опыта. Образцы высушены до воздушно-сухого веса при температуре 65 °С. Уровень пищевой активности определяли по методике Б. Р. Стригановой [12]; условия содержания описаны в работе [5]. Для определения потока энергии использовали данные по динамике плотности и популяционной структуре *Br. fruticum*, собранные в 1979—1980 гг. в Талицком районе Свердловской области, близ пос. Бельский. Улиток изучали на гигрофитно-разнотравно-вейниковом лугу,

Таблица 1

**Сравнительные данные по величине потока энергии
через популяции *Bradybaena fruticum***

Популяция, год	Среднего- довая по- пуляцион- ная плот- ность, экз/м ²	Средний ln		Колич. потреблен- ной пищи, мг сух. веса/сут	Величина потока энергии, кДж/м ² / год
		высоты раковины	диаметра раковины		
Поляна, 1979 г.	1,60	2,0070	2,2731	9,24	11,0
Поляна, 1980 г.	15,96	1,2857	1,5732	12,13	14,4
Прибрежный, 1979 г. . . .	5,23	2,3494	2,6103	79,13	94,1
Прибрежный, 1980 г. . . .	10,96	1,8281	2,1025	38,42	45,7
Сарапул (взрослые особи)	—	—	—	43,52	58,6

Таблица 2

**Соотношение улиток разных возрастных групп в биотопах
Поляна и Прибрежный, %**

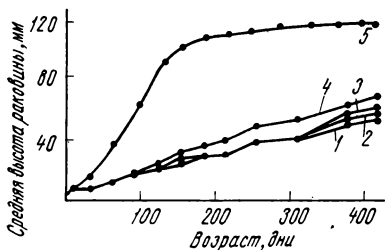
Возрастная группа	Поляна				Прибрежный			
	1977	1978	1979	1980	1977	1978	1979	1980
juv. 1	32,2	40,7	16,4	77,5	23,4	11,3	3,3	23,6
juv. 2	20,1	33,2	22,4	13,6	28,8	33,2	13,1	45,0
juv. 3	38,6	9,6	22,4	6,0	27,8	34,1	27,0	13,8
sad., ad.	9,1	16,5	38,8	2,9	20,0	21,4	56,6	17,6

Примечание: juv. 1 — особи с диаметром раковины до 6 мм; juv. 2 — диаметр раковины 6—10 мм; juv. 3 — диаметр раковины 10—14 мм; sad., ad. — диаметр раковины 14 мм и более.

Таблица 3

Калорийность различных кормов (кДж/г сух. веса)

Вид корма	Калорический эквивалент	n	Источник
Листья			
<i>Holcus lanatus</i>	18,24±0,033	4	[45]
<i>Dactylis glomerata</i>	19,67±0,544	6	[45]
салата	18,94±0,201	—	[19]
	15,30±0,255	—	[11]
капусты	19,06±0,385	—	[11]
<i>Urtica dioica</i>	17,17±0,140	2	Наши данные
<i>Leontodon hispidus</i>	16,5±0,1	4	
Морковь	17,1±0,1	4	[68]
	15,91±0,331	9	[45]
Листовой опад липы	18,03±0,078	3	[53]
Почвенные водоросли	16,00±2,97	—	[54]



Темп роста *Achatina fulica* при разных условиях содержания:

1-4 — в лабораторных условиях, 5 — в естественных условиях [32].

окруженном ельником-зеленомошником (условно назовем «Поляна») и в нитрофильном антропогенном сообществе в разреженном березняке с фрагментами первичного елового леса (условно «Прибрежный»).

Расчет проводился с учетом динамики размерно-возрастной структуры [2], так как количество потребленной пищи пропорционально натуральному логарифму размера улитки. Для определения «стандартной» особи рассчитывали средние логарифмы высоты и ширины раковины (табл. 1). Численность половозрелых особей (диаметром раковины 14 мм и более) вычисляли методом Джолли-Зебера [9]. По процентному соотношению этой группы в популяции (табл. 2) находили общую популяционную плотность. Предполагается, что средняя калорийность пищи сходна с калорийностью опада липы (табл. 3) и средний уровень ассимиляции пищи составляет 60% [5]. Полученные результаты сравнивались с потоком энергии через сарапульскую популяцию *Br. fruticum* [53].

Чтобы установить энергетический баланс в период с 15 по 25 марта 1979 г. в пяти банках содержали по пять особей *A. fulica* (см. рисунок), ежедневно собирая экскременты. Количество потребленной и ассимилированной пищи определяли по ранее рассчитанной зависимости между показателями и размерами улиток [5], а также по калорическим эквивалентам моллюсков, их экскрементов и потребленной пищи (см. табл. 3—5). При расчете количества потребленной пищи полагали, что оно на данном отрезке времени возрастает равномерно; поэтому среднее количество потребленной в сутки пищи равняется половине суточных рационов при начальном и конечном размерах раковины. Коэффициент ассимиляции моркови ($n=16$) составил в среднем 84% (87,1—77,0%). Ранее [34] было показано, что потребление улитками известняка не влияет на усвояемость пищи. Начальный и конечный сухой вес тканей (*DBW*) рассчитывался на основе зависимости между этим показателем и размерами улиток, которая описывается уравнением

$$\ln DBW = -2,503 + 2,266 \ln l + 0,1751 \ln L,$$

где l — высота раковины, мм; L — диаметр раковины, мм.

Результаты исследований и их обсуждение

Калорийность кормов и экскрементов наземных моллюсков приведена в табл. 3 и 4. Калорийный эквивалент одного вида

Калорийность экскрементов некоторых видов наземных моллюсков, потреблявших разные корма, кДж/г сух. веса

Вид	Корм	Калорийный эквивалент	n	Источник
<i>H. vulgaris</i>	Опад липы	20,07	1	[53]
<i>Br. fruticum</i>	То же	18,59±0,211	2	[53]
беспологая морфа	»	18,34±0,070		
полосатая морфа	»			
<i>E. vermiculata</i>	»	17,72±0,100	2	[53]
молодые	»	17,98±0,051	2	[53]
взрослые			2	[53]
<i>H. pomatia</i>	Салат	15,93±0,201	—	[19]
<i>D. reticulatum</i>	Салат	13,29±0,372	—	[11]
	Морковь	16,26±0,912	12	[45]
	Листья <i>Dactylis glomerata</i>	19,77±3,712	4	[45]
	Экскременты из природного биотопа	13,69±1,164	4	[45]
<i>A. julica</i>	Морковь и мел	5,61±0,84	3	Наши данные

пищи (салата или моркови) существенно различается по данным разных авторов. Наши данные по калорийности моркови совпадают с результатами Палланта [45]. У некоторых видов моллюсков калорийность экскрементов ниже, чем корма, в большинстве случаев калорийность экскрементов не изменяется. Отмечается значительная вариабельность калорийности экскрементов слизня *Deroceras reticulatum* (Müll.) не только при питании естественной пищей, но и при поедании листьев ежи сборной в лаборатории.

Калорийность наземных моллюсков (табл. 5) варьирует от 18,77 до 21,90 кДж/г сухого веса. Средняя калорийность совпадает с результатами, полученными на *Helix pomatia* L. [55]. В этой методической работе учитывалось состояние материала и срок хранения образцов. Всего авторами выполнено более ста жиганий; обычно число повторностей не превышает пяти. Таким образом, средняя калорийность наземных моллюсков равна 20,78 кДж/г сухого веса. Усредненные данные, приводимые другими авторами [35, 47], несколько занижены. Различия в калорийности насекомых, например, определяются разным содержанием жиров [10]. Однако у *Seraea nemoralis* (L.) содержание жиров остается стабильным в любое время года [28].

При определении уровня пищевой активности в лабораторных условиях необходимо учитывать влияние различных фак-

**Калорийность некоторых видов наземных моллюсков,
кДж/г сухого веса**

Вид	Калорический эквивалент	Источник
<i>Arion ater</i>	20,49	[30]
<i>A. rufus</i>	20,57±0,19	[56]
<i>A. subfuscus</i>	19,52±0,153	} [18]
<i>A. circumscriptus</i>	19,41±0,145	
<i>A. intermedius</i>	19,52±0,42	} [65]
<i>A. hortensis</i>	19,12±0,394	
<i>Boettgerilla vermiformis</i>	20,19 (n=11)	[18]
<i>Limax tenellus</i>	20,48	[18]
<i>L. maximus</i>	20,23±0,31	[65]
<i>Lehmania marginatus</i>	21,90 (n=8)	[18]
<i>Deroceras laeve</i>	19,82	[18]
<i>D. reticulatum</i>	18,77	[18]
	19,25	[18]
<i>D. reticulatum</i> , яйца	21,18±0,975 (n=8)	[45]
<i>Succinea putris</i>	19,05±1,042 (n=6)	[45]
<i>Sphincterochila zonata</i>	19,87 (n=1)	Наши данные
<i>Bradybaena fruticum</i>	21,02±3,47	[54]
<i>Theba pisana</i>	19,40±0,10 (n=2)	Наши данные
<i>Cepaea nemoralis</i>	20,49	[34]
ad.	21,39±0,188	} [51]
	21,11±0,087	
juv.	20,10±0,445	
ad.	20,30±0,308	} [68]
слизь	21,2±0,2 (n=4)	
яйца	15,9±0,2 (n=4)	
<i>Helix pomatia</i>	6,97	[51]
	20,78±0,59	[55]
Суммарный эвивалент		
для слизней	20,08	[35]
для моллюсков	19,25	[47]

торов, снижающих потребление корма [53]. Отметим, что степень воздействия таких факторов видоспецифична. Расчет потока энергии через популяции наземных моллюсков по уровню газообмена [40, 41, 51] слишком приближенный, так как уровень интенсивности дыхания определяется целым рядом факторов [26], а точно смоделировать все природные условия в лаборатории практически невозможно. Величины потока энергии, рассчитанные по уровню интенсивности дыхания и данным прямого определения величины пищевого рациона в лаборатории, различаются в три с лишним раза [30]. Более корректно определение потока энергии по степени элиминации изотопа ⁶⁵Zn [68], однако эта методика достаточно сложна. Поэтому

самый надежный и простой метод — сравнение количества выделенных экскрементов в естественных условиях и в лаборатории [29, 48, 53] с учетом периодичности дефекации в естественных условиях,

Количество выделенных экскрементов у *Br. fruticum* может быть выражено через размеры или вес улиток [53]:

$$FU = 0,0036 \cdot \omega^{0,82},$$

где FU — количество выделенных экскрементов (мг воздушно-сухого веса); ω — живой вес улитки (мг). Такие зависимости для ракообразных и инфузорий описываются уравнениями с аналогичными степенными показателями;

$$r = 0,0746 \cdot \omega^{0,80} \quad [13],$$

где r — суточный рацион (г сырого веса пищи), ω — сырой вес животного (г);

$$C = 0,027 \cdot \omega^{0,80} \quad [14],$$

где C — рацион (мг сырого веса/ч) при 20 °С, ω — сырой вес (мг).

Поток энергии в популяции «Поляна» варьирует от 11,0 до 14,6 кДж/м²/год, а в популяции «Прибрежный» — от 45,7 до 94,1 кДж/м²/год; аналогичные результаты получены для сарапульской популяции *Br. fruticum* (см. табл. 1). Основную часть пищевого рациона *Br. fruticum* в талицких популяциях составляет опад травянистых растений. Поэтому значение улиток в поддержании круговорота веществ при одинаковом потоке энергии более существенно.

Для анализа роста *A. fulica* в естественных условиях использовали данные из работы [32] (см. рисунок) по росту этих улиток с 30 апреля по 28 мая 1956 г., т. е. сравнивали биоэнергетические показатели у особей одинаковых размеров. Рассчитанный нами по аналогичной методике коэффициент K_2 равен 18,5 %. Количество органического вещества в раковине в данном случае во внимание не принималось, так как оно не превышало 1,5 % [34].

Как видно из табл. 6, результаты определения ассимилированной энергии по калорийности экскрементов и по зависимости между размером раковины и количеством потребленной пищи практически совпадают. Ранее этот расчет проводился для особей, содержавшихся индивидуально. Таким образом, у особей *A. fulica*, использованных для экспериментов, эффект группы не влияет на уровень пищевой активности. Средний коэффициент K_2 (количество ассимилированной пищи, использованное на рост) равен $5,66 \pm 0,836$.

Литературные данные по продуктивности брюхоногих моллюсков приведены в табл. 7: K_1 (количество потребленной пищи,

Таблица 6

Биоэнергетические показатели *Achatina fulica*, кДж

A_1	A_2	FU	K_1	K_2	ΔP
34,43	34,36	6,545	5,20	6,19	2,126
42,51	42,43	8,082	3,09	3,68	1,563
41,06	36,42	7,805	7,21	8,58	3,126
42,72	42,63	8,121	3,90	4,64	1,980
30,08	30,02	5,517	4,38	5,21	1,563

Примечание: A_1 — ассимилированная энергия, определенная прямым калориметрированием; A_2 — ассимилированная энергия, определенная по зависимости между размером раковины и количеством ассимилированной пищи; ΔP — энергетический эквивалент прироста биомассы; FU — калорический эквивалент выделенных экскрементов.

Таблица 7

Биоэнергетические показатели некоторых брюхоногих моллюсков

Вид	Жизненная форма	K_1	K_2	Источник
<i>Deroceras reticulatum</i> . . .	Слизень	44,9	58,3	[45]
<i>Arion rufus</i>	То же	20,0	27,0	[56]
<i>Theba pisana</i>	Наземная улитка	19,0	25,0	[34]
<i>Melix aspersa</i>	То же	15,6	20,7	} [22]
juv.*	»	10,0	13,9	
ad.	»	29,6—49,5	37,7—57,3	[39]
<i>H. pomatia</i>	»	3,5	12,4	[17]
<i>H. lucorum</i> **	»	10,2	—	[58]
<i>Haliotis rufescens</i>	Морская улитка	22,7	—	[58]
<i>H. fulgens</i>	То же	13,0	—	[58]
<i>H. discus</i>	»			

* Возраст 16 недель.

** Показатели рассчитаны для популяции.

Таблица 8

Зависимость между размерами особи, некоторыми погодными и поведенческими факторами и суточным количеством выделенных экскрементов у наземного моллюска *Eobania vermiculata* (матрица коэффициентов парной корреляции)

Показатели	l	L	\bar{t}	$t_{\max}-t_{\min}$	Осадки	h	FU
l	—	0,459	0,120	-0,234	0,206	-0,247	0,680*
L		—	0,267	-0,318	0,341	-0,244	0,432
\bar{t}			—	-0,470	0,860*	-0,051	0,639*
$t_{\max}-t_{\min}$				—	0,854*	-0,501	-0,284
Осадки					—	0,259	0,540
h						—	-0,377
FU							—

Примечание: l — высота раковины, мм; L — ширина раковины, мм; \bar{t} — среднесуточная температура воздуха, °C; $t_{\max}-t_{\min}$ — суточная амплитуда температур, °C; h — высота заполнения на растениях, м; FU — количество экскрементов, мг воздушно-сухого веса (данные представлены в логарифмическом масштабе). Звездочками отмечены коэффициенты корреляции, достоверные при 95 %-ном уровне значимости.

использованное на рост) варьирует от 10,2 до 44,9 %, а K_2 — соответственно от 25 до 58,3 %. Различия этих показателей в работах [45] и [56], на наш взгляд, объясняются не разной биоэнергетикой исследуемых видов, а разными методиками исследования. Так, Стерн [56] приводит усредненные за длительный период времени (52 недели) данные: максимальный K_2 составляет 53 %. Опыты Палланта [45] были кратковременными. Аналогично объясняются чрезмерно высокие K_2 у улиток (см. табл. 7). Отметим, что прирост биомассы не стабильный процесс. Например, при наблюдении за ростом *H. pomatia* [25] отмечено, что улитка способна за четыре часа вырасти до таких размеров, которые в среднем достигаются за две недели. Вероятно, время экспериментов, проводимых Паллантом, совпало с периодом наиболее интенсивного роста, поэтому средний коэффициент K_2 брюхоногих моллюсков не превышает 30 %. В свете этих данных предположение, что уровень пищевой активности *A. fulica* выше в природных условиях, чем в лаборатории, не подтверждается. Следовательно, у *A. fulica* в оптимальных условиях существования количество потребленной пищи не зависит от температуры. Содержание сухого вещества у молоди этого вида является константным показателем и равно 34,2 % от живого веса, сухой вес тканей соответственно равен 9,2 %.

Известно, что ведущим фактором пищевой активности пойкилотермных животных является температура. Б. Р. Стриганова [12] отмечала у форм почвенных животных, которые обитают в районах с резкими суточными колебаниями температуры, тенденцию к стабилизации уровня потребления и усвояемости пищи в определенных пределах. Прямая зависимость активности питания от количества тепла наблюдается на небольших отрезках температуры и лучше выражена у стенотермных форм, обитающих в выравненных условиях. К животным, обитающим в зоне с резкими суточными колебаниями температуры, относятся все крупные моллюски умеренной зоны, а также ряд крупных тропических видов. Поэтому стабильность уровня пищевой активности наблюдается как у тропических видов (*A. fulica*), так и обитающих в умеренной зоне *Br. fruticum* и *D. reticulatum* [45, 53, 57]. В более ксерофильных местообитаниях выявлено влияние температуры на уровень пищевой активности. Такая закономерность отмечена нами для *Eobania vermiculata* (Müll.) (табл. 8), а в литературе для *C. nemoralis* [50, 68] и относительно стенотермного подстилочного вида *Discus rotundatus* (Müll.) [36]. Таким образом, данный тип адаптации, когда физиологические процессы в организме моллюсков синхронизируют с изменением факторов внешней среды, характерен для видов, обитающих в ксерофильных местообитаниях. Возможности экологической адаптации в этих условиях ограничены; реакция таких видов на неблагоприятные условия — впадение в спячку [20, 42].

Иной тип адаптации отмечен у видов, приспособившихся к существованию в условиях с широким диапазоном суточных температур (со стабильной увлажненностью). По мере проникновения в районы с менее оптимальным климатом у улиток увеличивается продолжительность ювенильной стадии [1, 59, 61, 67]. По нашему мнению, эта задержка в росте происходит не за счет снижения количества потребленной пищи, а в результате изменения соотношения процессов продукции и обмена. Таким образом, в популяциях, обитающих в экстремальных для вида условиях, наблюдается тенденция к уменьшению коэффициента K_2 под влиянием и низкой, и высокой температуры [57], хотя принято [15] считать коэффициент K_2 мало зависящим от факторов внешней среды. Однако удельная продукция беспозвоночных животных (продукция в единицу времени на единицу биомассы), а следовательно, и K_2 зависят от продолжительности жизни [3, 4]. Общая продолжительность жизни улиток при снижении темпа роста увеличивается [44]. Аналогичная закономерность, выявленная на гидробионтах [4], в полной мере отмечается и у наземных моллюсков на видовом уровне. С этим положением не совпадает вывод Геллера [27], который считает, что популяции улитки *Theba pisana* с двух-летним жизненным циклом обитают в более оптимальных климатических условиях, чем популяции с однолетним жизненным циклом. Однако эти различия являются следствием разной степени увлажнения или каких-либо локальных факторов, а не следствием климатических различий.

Температура — основной, но далеко не единственный фактор, влияющий на продуктивность популяции. Еще Н. И. Калабухов [8] отметил, что любая адаптация направлена на поддержание оптимального энергетического баланса. Энергетический баланс особи описывается соотношением $A=R+P$, где A — количество ассимилированной энергии, R — траты на обмен, P — продукция. Поэтому любое увеличение трат на обмен снижает продукцию особей как за счет снижения интенсивности роста, так и путем уменьшения плодовитости. Таким фактором может быть возрастание двигательной активности моллюсков, когда увеличиваются энергозатраты на перемещение и (или) утилизацию кальция [60]. Оценить энергетическую стоимость передвижения можно на примере бананового слизня *Ariolimax columbianus* (Gould). При перемещении на 1 м расходуется 904 Дж/кг массы [24], т. е. одна особь весом 20 г расходует 18,1 Дж. Такой слизень съедает, по данным [52], 220 мг пищи за сутки. Это примерно 2381 Дж усвоенной энергии. Следовательно, на перемещение на 1 м расходуется 0,76 % энергии, ассимилированной за сутки. Повышение двигательной активности влияет на энергетический баланс моллюсков, и возможно, что между интенсивностью прироста биомассы и интенсивностью перемещения существует обратная зависимость.

Обсуждению влияния кальция и рН на жизнедеятельность моллюсков посвящено большое количество работ [16, 46], но степень их прямого воздействия на состав и численность разных видов интерпретировалась неоднозначно. Помимо того, что кальций является субстратом для построения раковины, на известковых почвах имеются надежные укрытия для мелких особей и благоприятный микроклимат. Известно, что улитки получают кальций из пищи, непосредственно грызя известняк, или из почв разных типов [23]. Более эффективно они утилизируют карбонат кальция, чем фосфат [64]; при утилизации цитрата и оксалата кальция у моллюсков достоверно различается плодовитость [66]. При избытке или недостатке кальция наблюдаются различия в темпе роста, однако вес раковин одного размера не различается [23]. С другой стороны, вес одноразмерных раковин у улиток этого же вида, обитающих в обычных условиях и на песчаных почвах, различается в восемь раз [7]. В период подготовки к зимовке у улиток увеличивается потребление CaCO_3 [21]. По-видимому, этот факт объясняет причину прекращения роста *Br. fruticum* в августе [6] при стабильной величине пищевого рациона.

Очевидно, что наибольшее значение имеет не наличие в биотопе кальция, а его доступность. В таком случае рН почвы можно рассматривать как фактор, влияющий на доступность кальция, но для конкретных видов и в определенных условиях [62, 63]. В условиях экологического оптимума конкретного вида при максимальном коэффициенте K_2 энергозатраты на усвоение кальция при его избытке минимальны. Когда доступность кальция снижается, энергозатраты на его усвоение возрастают за счет снижения темпа роста [23] или плодовитости [33, 44]. Выявлена зависимость между количеством кальция в пище и толщиной стенки раковины [43, 44]. Однако в природе толщина стенки раковины коррелирует с наличием осадков [49], т. е. в данной популяции возрастает возможность перемещений, и дефицит кальция снижается.

Увеличение энергозатрат на усвоение кальция может продолжаться до тех пор, пока не будут затронуты жизненно важные функции организма. Поэтому в экстремальных условиях снижение доступности кальция является лимитирующим фактором. Это в равной мере касается всех улиток, но следует учитывать, что потребность в кальции у наземных моллюсков существенно различается.

Факторы, определяющие снижение K_2 в природных популяциях наземных моллюсков, помимо температуры, имеют значение только в оптимальных климатических условиях, где моллюски способны существовать в более широком спектре местобитаний, чем у границы видового ареала.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрейкевич Е. В. Биология размножения виноградной улитки в Литве.— Труды АН Лит. ССР, 1969, сер. В, т. 48, вып. 1, с. 111—117.
2. Голиков А. Н. Метод определения продукционных свойств популяции по размерной структуре и численности.— Докл. АН СССР, 1970, т. 193, № 3, с. 730—733.
3. Зайка В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова думка, 1972. 147 с.
4. Зайка В. Е. Соотношение продукции и метаболизма популяции.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев: Наукова думка, 1974, с. 100—111.
5. Зейферт Д. В. Роль наземных моллюсков в лесных биогеоценозах: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. 222 с.
6. Зейферт Д. В., Хохуткин И. М. Темп роста наземных моллюсков в Зауралье.— Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980, с. 11—12.
7. Иванов А. В. Класс брюхоногих моллюсков (Gastropoda).— В кн.: Руководство по зоологии. Т. II. М., 1940, с. 323—455.
8. Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса как основа процесса адаптации.— Ж. общ. биол., 1946, т. 7, № 6, с. 417—433.
9. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
10. Ольшванг В. Н. Калорийность некоторых насекомых.— В кн.: Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980, с. 29—36.
11. Пахорукова Л. В. Количественное исследование питания полевого (*Deroceras agrestis*) и сетчатого (*D. reticulatum*) слизней.— Зоол. ж., 1976, т. 55, вып. 1, с. 29—33.
12. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
13. Сушняк Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 1975. 208 с.
14. Хлебович Т. В. Количественные показатели питания инфузорий.— В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 100—106.
15. Хмелева Н. Н. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных (*Idotea baltica* Basteri). Киев: Наукова думка, 1973. 183 с.
16. Шилейко А. А. Наземные моллюски надсемейства *Helicoidea*.— В кн.: Фауна СССР. Моллюски. Т. 3, вып. 6. Нов. сер., № 117. Л., 1978. 384 с.
17. Apostolache-Stoicescu Z. Productivitatea secundară a unei populații de *Helix lucorum* (Gasteropoda, Helicidae).— In: Probleme de ecologie terestra. Bucuresti, 1978, p. 97—101.
18. Bless R. Organische Substanz und Energiegehalt von Pflanzen, Schnecken und Kafern aus Waldstandorten des Naturparks Kottenforst— Ville bei Bonn.— *Pedobiologia*, 1978, v. 18, N 1, p. 39—47.
19. Bogucki Z., Helczyk-Kazicka B. Efficiency of food assimilation in the Roman snail (*Helix pomatia* L.).— *Bull. Soc. amis sci. et lett. Poznan*, 1977 (1978), ser. D, v. 17, p. 157—167.
20. Boss K. J. Oblomovism in the mollusca.— *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 1974, v. 93, N 4, p. 460—481.
21. Charrier M., Daguzan J. Etude de la consommation alimentaire et de la production de l'escargot «petit gris» *Helix aspersa* Müller (gasteropode pulmoné terrestre) élève sous abri.— *Haliotis*, 1980, v. 10, N 1, p. 41—44.
22. Charrier M., Daguzan J. Consommation alimentaire, production et bilan énergétique chez *Helix aspersa* Müller (Gasteropodé pulmoné terrestre).— *Ann. Nutr. Alim.*, 1980, v. 34, N 1, p. 147—166.
23. Crowell H. H. Laboratory study of calcium requirements of the

- brown garden snail, *Helix aspersa* Müller.—Proc. Malacol. Soc. London, 1973, v. 40, N 6, p. 491—503.
24. Denny M. Locomotion: Cost of Gastropod Crawling.—Science, 1980, v. 208, N 4449, p. 1288—1290.
25. Dziabaszeński B. Z biologii simaka winniczka (*Helix pomatia* L.) ze szczególnym uwzględnieniem rozrodu.—Pr. Komis. biol. PTPN, 1975, v. 39, 48 S.
26. Ghiretti F., Ghiretti-Magaldi A. Respiration.—In: Pulmonates, v. 1. London: Acad. Press, 1975, p. 33—52.
27. Heller J. Natural history of *Theba pisana* in Israel (Pulmonata: Helicidae).—J. Zool. Lond., 1982, v. 196, N 2, p. 475—487.
28. Horst D. J. van der, Zandee D. I. Invariability of the composition of fatty acids and other lipids in the pulmonate land snail *Cepaea nemoralis* (L.) during an annual cycle.—J. Comp. Physiol., 1973, v. 85, N 4, p. 314—326.
29. Jennings T. J., Barkham J. P. Quantitative study of feeding in woodland by the slug *Arion ater*.—Oikos, 1976, v. 27, N 1, p. 168—173.
30. Jensen T. F. A tentative energy budget for a summer population of *Arion ater* L. (Gastropoda: Pulmonata).—Natura jut., 1975, v. 18, p. 10—20.
31. Kekauoha W. Life history and population studies of *Achatina fulica*.—Nautilus, 1966, v. 80, N 1/2, p. 3—10, 39—46.
32. Kondo Y. Growth rates in *Achatina fulica* Bowdich.—Nautilus, 1964, v. 7, N 1, p. 6—15.
33. Künkel Z. Zur biologie von *Eulota fruticum* (Müll.).—Zool. Jahrb. Abt. All. Zool. Physiol. der Tiere, 1928, Bd 45, S. 317—342.
34. Lazaridou-Dimitriadou M., Daguzan J. Consommation alimentaire, production et bilan énergétique chez *Euparypha pisana* (Müller) (Gastéropode Pulmoné).—Ann. Nutr. Alim., 1978, v. 32, p. 1317—1350.
35. Lutman J. The role of slugs in an *Agrostis*—*Festuca* grassland.—In: Prod. Ecol. Brit. Moors and Mont. Grassl. Berlin, 1978, p. 332—347.
36. Mason C. F. Food, feeding rates and assimilation in woodland snails.—Oecologia, 1970, v. 4, N 4, p. 358—373.
37. Mason C. F. Snail population, beech litter production and the role of snails in litter decomposition.—Oecologia, 1970, v. 5, N 3, p. 215—239.
38. Mason C. F. Respiration rates and population metabolism of woodland snails.—Oecologia. 1971. v. 7. N 1. p. 80—94.
39. Moisa-Grossu D. Influenta temperaturii asupra eficientei utilizării energiei hranei la melcul de livada (*Helix pomatia* L.).—Studii si cercetari biol., ser. Zool., 1969, v. 21, N 4, p. 321—326.
40. Newell P. F. Mollusca.—In: Methods for estimating production and energy flow.—I.B.R. Symposium on methods of study in soil ecology. Paris: UNESCO, 1967, p. 285—291.
41. Newell P. F. Molluscs.—In: Methods of study in quantitative soil ecology/: population, production and energy flow.—IBR Handbook, N 18. Oxford—Edinburgh, 1971, p. 128—149.
42. Nopp H. Physiologische Aspekte des Trockenschlafs des Landschnecken.—Sitz. Oster. Akad. wissen., math.-naturwiss. Kl., 1974, abt. 1, v. 182, N 1/5, S. 1—75.
43. Oldham C. Further observations on the influence of lime on the shells of snails.—Proc. Malacol. Soc. London, 1934, v. 21, N 2, p. 131—138.
44. Oosterhoff L. M. Variation in growth rate as an ecological factor in the landsnail *Cepaea nemoralis* (L.).—Neth. J. Zool., 1977, v. 27, N 1, p. 1—132.
45. Pallant D. Assimilation in the grey field slug, *Agriolimax reticulatus* (Müller).—Proc. Malacol. Soc. London, 1974, v. 41, N 2, p. 99—107.
46. Peake J. E. Distribution and ecology of the Stylommatophora.—In: Pulmonates, v. 2A. London—N.Y.: Acad. Press, 1978, p. 429—526.
47. Petrusiewicz K., MacFadyen A. Productivity of terrestrial animals. Principles and methods.—IBR Handbook, 1970, N 13, p. 5—54.

48. Phillipson J. A contribution to the feeding biology of *Mitopus morio* (F.) (Phalangida).—J. Anim. Ecol., 1960, v. 29, N 1, p. 35—43.
49. Pollard E. Aspects ecology of *Helix pomatia* (L.).—J. Anim. Ecol., 1975, v. 44, N 1, p. 305—329.
50. Richardson A. M. M. Food, feeding rates and assimilation in the land snail *Cepaea nemoralis* L.—Oecologia, 1975, v. 19, N 1, p. 79—90.
51. Richardson A. M. M. Energy flux in a natural population of the land snail *Cepaea nemoralis* L.—Oecologia, 1975, v. 19, N 2, p. 141—164.
52. Richter K. O. Aspects of nutrient cycling by *Ariolimax columbianus* (Mollusca: Arionidae) in Pacific Northwest coniferous forests.—Pedobiologia, 1979, v. 19, N 1, p. 60—74.
53. Seiferl D. V., Shutov S. V. Consumption of leaf litter by land molluscs.—Pedobiologia, 1981, v. 21, N 3, p. 159—165.
54. Shachak M., Steinberger Y. An algae-desert snail food chain: energy flow and soil turnover.—Oecologia, 1980, v. 46, N 3, p. 402—411.
55. Sisula H., Virtanen E. Effects of storage on the energy and ash content of biological material.—Ann. zool. Fennici, 1977, v. 14, N 2, p. 119—123.
56. Stern G. Bilan énergétique de la limace *Arion rufus* (Mollusque pulmoné) en période de croissance.—C. R. Acad. Sci. Paris, 1969, ser. D, v. 269, N 11, p. 1015—1018.
57. Stern G. Effect de la température sur la production et la consommation chez *Ariolimax reticulatus* (Müll.) el période de croissance. Bull. ecol., 1975, v. 6, N 4, p. 501—509.
58. Tenore R. R. Food chain dynamics of abalone in a polyculture system.—Aquaculture, 1976, v. 8, N 1, p. 23—27.
59. Terhivuo J. Growth, reproduction and hibernation of *Arianta arbustorum* (L.) (Gastropoda, Helicidae) in southern Finland.—Ann. zool. Fennici, 1978, v. 15, N 1, p. 8—16.
60. Timmermans L. P. M. Studies on shell formation in Molluscs.—Neth. J. Zool., 1969, v. 19, N 4, p. 417—523.
61. Uminski T. Life cycles in some Vitrinidae (Mollusca, Gastropoda) from Poland.—Ann. Zool. PAN, 1975, v. 33, N 2, p. 17—33.
62. Valovirta I. Land molluscs in relation to acidity on hiperite hills in Central Finland.—Ann. zool. Fennici, 1968, v. 5, N 3, p. 245—253.
63. Voelker J. Der chemische einfluss von kalzium-karbonat auf Wachstum, Entwicklung und Gehäusebau von *Achatina fulica* Bowd. (Pulmonata).—Mitt. aus Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut, 1959, Bd 57, S. 37—78.
64. Wagge L. E. Quantitative studies of calcium metabolism in *Helix aspersa*.—J. exp. Zool., 1952, v. 120, p. 311—342.
65. Wallwork J. A. Calorimetric studies on soil invertebrates and their ecological significance.—In: Progress in soil zoology. Praha, 1975, p. 231—240.
66. Wäreborn I. Reproduction of two species of land snails in relation to calcium salts in foerna layer.—Malacologia, 1979, v. 18, N 1/2, p. 177—180.
67. Wäreborn I. Environments and molluscs in a non-calcareous forest in southern Sweden. Lund, 1982. 84 p.
68. Williamson P. Use of ⁶⁵Zn to determine the field metabolism of the snail *Cepaea nemoralis* L.—Ecology, 1975, v. 56, N 5, p. 1185—1192.