

УДК 595.383.1

## ПИТАНИЕ КРИЛЯ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЕГО ПОВЕДЕНИЯ

В. Я. Павлов

Характер пищевых связей легче всего установить в условиях небольшого набора пищевых объектов и их потребителей. Поэтому особый интерес представляют высокие широты, где, с одной стороны, наблюдается чрезвычайная бедность видового состава фауны, с другой — развитие некоторых форм приобретает массовый характер.

Эти условия в некоторой степени определили наш подход к изучению питания *Euphausia superba* Danae, одного из самых массовых видов животных антарктических вод. Мы старались понять, каким образом способ питания согласуется с поведением и определяет образ жизни популяции криля в зависимости от наличия пищи, распределения ее в биотопе, присутствия конкурентов и врагов.

Литературных данных по этому вопросу очень мало. Наиболее полно изучен лишь качественный состав пищи криля.

В монографии Марра (Marr, 1962) приведены два списка форм, найденных в желудках криля. Эти данные свидетельствуют о том, что криль питается в основном фитопланктоном. Наиболее подробный анализ состава пищи криля имеется в работе Беркли (Barkley, 1940), изучавшего содержимое желудков криля, взятого из желудков китов, добытых в различных районах Антарктики. По Беркли, качественный состав пищи мелкого (1—4 мм) и крупного (4—6 мм) криля, а также качественный состав пищи рачков, взятых из различных районов, за редким исключением, сходен. Пища их состояла в основном из мелких гладких форм фитопланктона, размер которых не превышал 40 мкм. Важнейшими пищевыми организмами, по Беркли, являлись *Fragilariopsis antarctica* и затем *Coscinodiscus*, *Kleine Coscinodiscen*, *Actinocyclus*, *Distephanus*, *Fragilaria curta*, *Fragilariopsis* sp., *Asteromphalus*, *Biddulphia*, т. е. такие формы, размеры которых не препятствуют попаданию их в ловчую корзинку криля, образованную эндоподитами ее торакальных ног.

Харт (по Марру, 1962) приводит подобный список форм, составляющих пищу криля. Однако он выразил сомнение в том, что основной пищей являются только мелкие формы, обычно обнаруживающиеся в его желудках. Харт предположил, что крупные шипастые формы фитопланктона также используются крилем в пищу, но в желудке обнаруживаются труднее, так как, вероятно, сильно измельчаются жевательным аппара-

том криля. Кроме того, кремневый панцирь крупных форм фитопланктона более тонок. Вследствие этих причин идентифицировать такие формы чрезвычайно трудно.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проводили в трех районах: в море Уэдделла к югу от Южных Оркнейских островов с 28 января по 3 февраля; в южной и юго-восточной части моря Скотия с 5 по 22 февраля и севернее о. Южная Георгия с 28 февраля по 11 марта. Объем собранного и обработанного материала показан в таблице. Всего проанализировано 74 пробы криля, взятых из уловов разноглубинного трала и из нескольких уловов, взятых малой конусной сетью в поверхностных слоях (диаметром сети 50 см).

Таблица

Район	Количество проб	Просмотрено рачков	Вскрыто желудков
I	12	600	50
II	40	2000	200
III	22	1100	200
Всего...	74	3700	450

Из каждой пробы отбирали 50 живых неповрежденных рачков, которых просматривали под биноклем. Регистрировали степень наполнения ловчих корзин, желудка и кишечника. Степень наполнения ловчих корзин определяли главным образом по их окраске. Отдельных особей откладывали для подробного просмотра содержимого корзин, желудка и кишечника под микроскопом для выяснения качественного состава пищи криля. Препаровка желудка и кишечника криля не представляет особого труда. Под биноклем вскрывали карапакс и пинцетом или ножницами вычленили желудок обычно вместе с кишечником, после чего его переносили на предметное стекло в каплю воды, затем вскрывали содержимое кишечника и просматривали под микроскопом. Для просмотра содержимого корзинок рачка прикалывали к картону спиной вниз, торакоподы раздвигали иголками и корзинку промывали водой с помощью пипетки.

При изучении содержимого желудков особое внимание было уделено выяснению значения зоопланктона как объекта питания. Из-за большой трудоемкости работы и недостатка времени в полевых условиях содержимое желудков обычно просматривали у 5—6 рачков на каждой станции.

Для выяснения суточного ритма питания криля послужили в основном материалы по изменению степени наполнения кишечника. С этой целью кишечник условно разбивали на 8 отрезков, соответствовавших шести сегментам абдомена и свободной от печени части карапакса, которая по длине равнялась приблизительно двум сегментам абдомена, т. е. общая длина кишечника была принята условно равной 8 сегментам длины тела — 6 сегментов абдомена плюс 2 условных сегмента головогруды (рис. 1). У каждого рачка подсчитывали количество сегментов, на протяжении которых кишечник был свободен от фекальной массы, после чего вычисляли среднее количество свободных отрезков кишечника для всей пробы. Такая же методика применялась при исследовании суточного ритма в питании рачков, находящихся в опыте. Для эксперимента

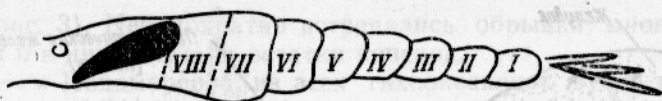


Рис. 1. Оценка интенсивности питания крыля по заполнению кишечника

отбирали 10 рачков, которых помещали в литровые банки. Через каждые 2 часа рачков просматривали под биноклем в чашке Петри. После просмотра меняли воду и давали корм. Наблюдение проводили в течение двух суток.

### ИЗМЕНЕНИЯ, НАБЛЮДАЕМЫЕ В ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЕ КРИЛЯ В ПРОЦЕССЕ ПОТРЕБЛЕНИЯ И УСВОЕНИЯ ПИЩИ

Известно, что *E. superba* является фильтратором. Фильтрующим аппаратом служит корзинка, образованная густо оперенными торакоподами. Вода под действием плеспод гонится по направлению к голове, попадая в корзинку через щель. Из корзинки пища быстрой вибрацией торакопод подается к ротовому отверстию, измельчается мандибулами и заглатывается (Bagley, 1940).

По нашим наблюдениям уже в корзинке происходит частичное измельчение крупных водорослей, таких, как *Rhizosolenia* и *Chaetoceros*. Степень измельчения клеток зависит от количества их, попадающих в корзинку. В районах цветения в корзинках трудно обнаружить крупные клетки целыми. В районах же с малым количеством фитопланктона мы находили целыми большинство клеток; при этом количество целых, малоповрежденных клеток увеличивалось и в желудках. В желудках были обнаружены неповрежденными даже такие крупные водоросли, как *Coccolithus*.

При обламывании клеток часть хлоропластов теряется, застревает и накапливается на щетинках торакопод, отчего корзинки активно питающихся особей приобретают зеленый цвет. Особенно много хлоропластов скапливается вблизи рта. Иногда их бывает так много, что стекающая с корзинок вода имеет зеленый цвет. Просмотр содержимого корзинок показал, что зеленая окраска содержимого зависит главным образом от большой концентрации хлоропластов. При этом количество целых клеток обычно невелико.

Проглоченная пища попадает через пищевод в первый отдел желудка, где происходит дальнейшее ее размельчение и сортировка. При сокращении желудка от пищевого комка отделяется жидкая часть пищи и попадает через систему фильтров во второй отдел желудка и затем в печень (рис. 2). Так как жидкая часть пищи содержит большое количество хлоропластов, печень приобретает зеленую окраску, интенсивность которой связана с количеством пищи и процессом ее усвоения. По изменению окраски печени оказалось возможным судить, питается ли рачок и какая пища преобладает. При отсутствии в районе лова фитопланктона печень рачков была светло-желтого цвета или прозрачная. В пробе, взятой в районе о. Южная Георгия, было замечено несколько рачков с печенью необычного цвета — темного с фиолетовым оттенком. Оказалось, что желудки этих рачков были буквально набиты остатками линных шкур. Печень остальных рачков из этой пробы была бесцветна, а желудки — пусты.

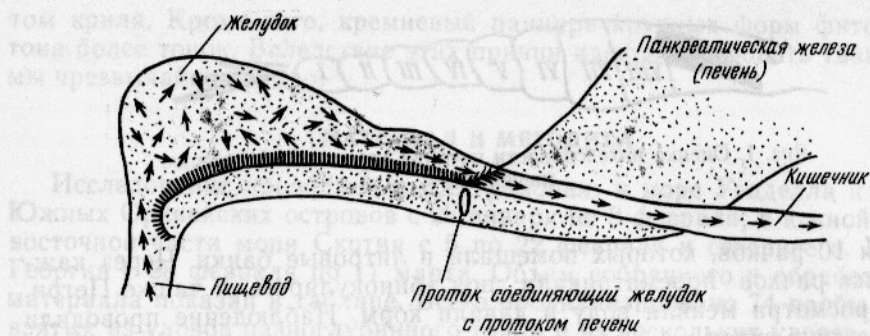


Рис. 2. Схема пищеварительного аппарата *Euphausia superba*:

1 — неусваиваемая часть пищи; 2 — усваиваемая часть пищи; 3 — система фильтров. I, II — первый, второй отделы желудка

Наблюдая за изменением окраски желудка и печени в течение суток, можно заметить две фазы, соответствующие процессам поглощения и усвоения пищи. Безусловно, оба процесса протекают одновременно, но поглощение происходит гораздо быстрее, что и определяет особенности суточного ритма питания. В тех случаях, когда корма достаточно, желудок никогда не бывает пустым, только изменение цвета желудка указывает на ритм процессов питания. Начало изменения окраски содержимого желудка от темно-бурой к светло-зеленой показывает начало поглощения пищи. Ярко-зеленый цвет соответствует наиболее интенсивному питанию.

При малом количестве фитопланктона поступление новой пищи происходит медленнее, чем удаление остатков старой, и начало поглощения пищи может быть констатировано по освобождению желудка от попавшей туда ранее, неусвоенной части пищи. Количество вновь поступившей в желудок пищи при этом бывает очень мало, а ее концентрация очень низкой; содержимое желудка в этом случае светло окрашено, его трудно заметить и создается впечатление, что желудок становится пустым.

Подобным образом о ритме питания рачков можно судить по степени заполнения кишечника темными остатками старой и светлыми остатками новой, свежей пищи, что будет подробно описано ниже.

Обломки створок диатомей, минеральные частицы и другой несъедобный материал поступают из первого отдела желудка в кишечник, где происходит формирование фекального комка.

Качественный состав пищи изучен нами в настоящее время неполно.

Некоторые наблюдения позволяют сделать вывод об отсутствии избирательности в питании криля. Просмотр содержимого желудков криля, взятого из районов цветения, показал, что все желудки были наполнены исключительно фитопланктоном. При этом основную часть содержимого желудков составляли те виды водорослей, которые были массовыми в планктоне на этих станциях. В районе о. Южная Георгия, где цветение отсутствовало, на одной из станций после сильного шторма желудки и кишечника у всех рачков, просмотренных нами (более 100 шт.), были наполнены минеральными частицами. В период массовой линьки криля в желудках многих рачков были найдены остатки шкурки рачков этого

же вида (рис. 3). Неоднократно встречались обрывки многоклеточных водорослей и в двух случаях остатки копепод.

По данным Пономаревой, из всех тихоокеанских эуфаузиид только *Thysanoessa raschii* и *Th. inermis* питаются почти исключительно фитопланктоном. Для остальных видов питание фитопланктоном явление временное. При отсутствии достаточного количества фитопланктона эуфаузииды переходят на питание зоопланктоном. То же самое извест-



Рис. 3. Содержимое желудка *E. superba* в период линьки (микрофотографии)

но и для эуфаузиид Индийского океана (Пономарева, Наумов, Зернова, 1962). По существу большинство эуфаузиид можно считать эврифагами. В равной степени это относится и к *E. superba*.

Между тем, как уже говорилось выше, в районах цветения желудка криля были наполнены исключительно фитопланктоном. Не было ни одного случая попадания представителей зоопланктона. Печень таких рачков была ярко-зеленого цвета.

При отсутствии достаточного количества фитопланктона желудка криля оказывались пустыми, за исключением нескольких случаев, перечисленных выше.

Так, на станции 142 фитопланктон в сетных пробах отсутствовал. Желудки рачков, пойманных на этой станции, были пустые, печень бесцветной.

Очень интересный материал был получен в результате глубинных тралений. Желудки рачков, пойманных на глубине 300 м, были большей частью пусты и печень была бесцветной. Лишь у некоторых рачков можно было обнаружить остатки водорослей. Печень их имела бледно-зеленый цвет. То же мы наблюдали и у рачков, пойманных на глубине 180 м. Основная масса планктона в этом районе находилась на глубине 50 м и была представлена главным образом фитопланктоном, количество зоопланктона было невелико. В слое воды глубже 50 м биомасса планктона выражалась сотыми и тысячными долями  $мл/м^3$  и была представлена в основном зоопланктоном. Понятно, что такое малое количество планктона не может обеспечить потребность криля в пище.

Все сказанное выше позволяет прийти к выводу, что, поскольку зоопланктон имеет ничтожное значение в питании криля, его существование в большей степени зависит от развития фитопланктона, чем других видов эуфауниид.

Следствием такой тесной связи криля с фитопланктоном и являются, по-видимому, особенности суточного ритма его питания, которые следует

подробно рассмотреть. Первое наблюдение за суточным ритмом питания проведено в море Уэдделла к югу от Южных Оркнейских островов (I район) (рис. 4 и 5). В этом районе наблюдалась средняя величина биомассы фитопланктона, около  $1 \text{ мл/м}^3$  в слое 25—0 м. Лишь на некоторых станциях биомасса достигала значительных величин. Все рассмотренные рачки активно питались. Не было найдено ни одного рачка с пустым желудком. Однако окраска желудков и характер наполнения кишечника изменялись в течение суток. Наиболее темный цвет имели желудки рачков, пойманных в 19 и 6 часов. В это же время наблюдалась самая высокая степень наполнения кишечника. Фекальный комок заполнял кишечник на длину 6—7 сегментов и имел темно-зеленую или чаще темно-бурую окраску (см. рис. 4). Свободная от фекальной массы часть кишечника была бесцветна.

В 20 часов у большинства рачков длина кишечника, заполненного старой фекальной массой, уменьшалась на один сегмент. В это время начинали попадаться рачки, у которых свободная от старой фекальной массы часть кишечника имела зеленоватую окраску, так как в пи-

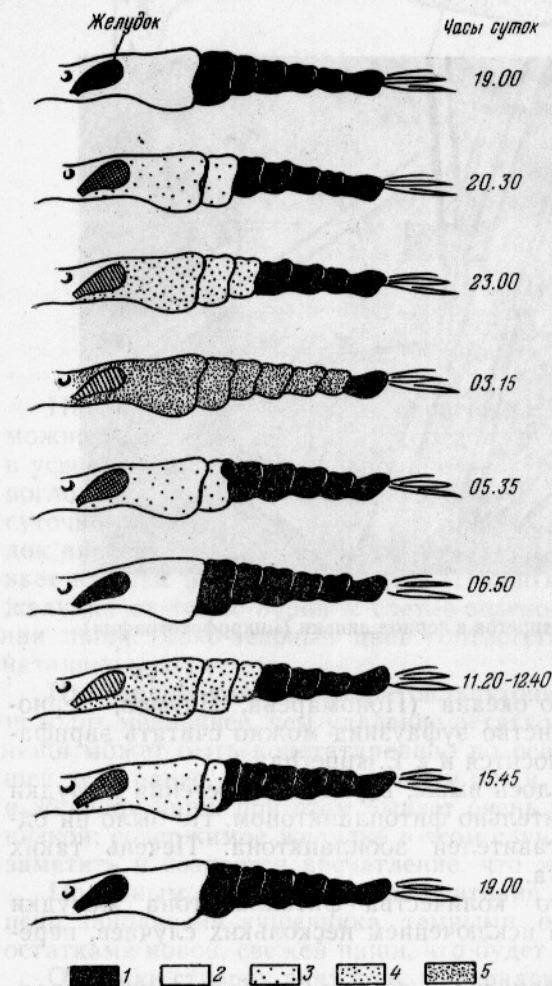


Рис. 4. Суточные изменения в пищеварительном аппарате *E. superba*. Интенсивность штриховки желудка соответствует изменению окраски желудка от темно-бурой (в 19 часов) до ярко-зеленой (в 3 часа):

1 — кишечник заполнен фекальной массой темно-бурого цвета; 2 — кишечник бесцветный; 3, 4, 5 — окраска кишечника изменяется от зеленоватой (3) до густо-зеленой (5)

щеварительную систему начала поступать свежая пища. Очевидно, с этого момента криль начал питаться, но рачки с такой окраской были еще единичны.

Интересно, что в это время скопления криля, регистрируемые эхолотом, начали подниматься к поверхности и рассеиваться.

В 23 часа желудка у большинства рачков заметно позеленели; кишечника же оказались заполненными фекальной массой лишь наполовину своей длины. Увеличилось количество рачков, у которых свободная от старых фекалий часть кишечника имела зеленый цвет, что свидетельствовало об увеличившейся доле остатков свежей пищи в кишечниках. В это время, судя по записям на эхолотной ленте, скопления криля либо отсутствовали, либо были сильно разрежены. Криль активно питался.

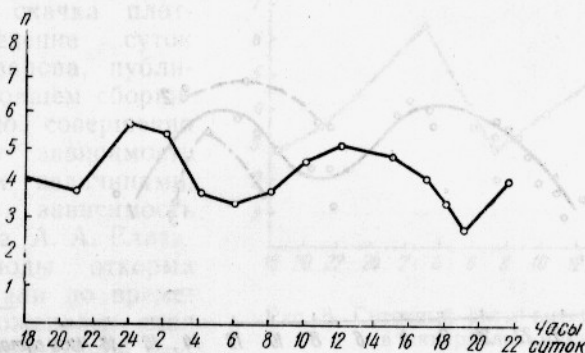


Рис. 5. Суточный ритм питания *E. superba* к югу от Южных Оркнейских островов (район I): (количество сегментов, на протяжении которых кишечника свободен от фекальной массы)

К 3 часам утра содержимое желудка было полностью заменено новой пищей. Желудки имели ярко-зеленый цвет. Кишечники полностью освободились от старой фекальной массы и также имели зеленую окраску. Очевидно, к 3 часам утра интенсивность питания достигла максимума и начала снижаться. Приблизительно в это время или несколько раньше на эхолотной ленте было замечено появление небольших скоплений, которые начали перемещаться в более глубокие слои воды. Криль заканчивал питаться.

В 6—7 часов утра желудка рачков приобрели темно-зеленую окраску, кишечника почти целиком заполнились темной фекальной массой. В последующие часы весь цикл повторился, причем максимальное количество свежей пищи наблюдалось в 12—13 часов дня (см. рис. 4 и 5). Изменение окраски печени в течение суток было незначительным.

В районе к северо-востоку от Южных Оркнейских островов исследования проводились с 5 по 22 февраля (II район). Район этот оказался неоднородным по распределению фитопланктона, и уловы криля колебались от нескольких килограммов до 2,5 т за траление.

При построении кривой ритма питания были использованы наблюдения, проведенные в течение всего периода работ в этом районе. Вследствие растянутости времени работ и протяженности района наблюдений кривая оказалась менее четкой (рис. 6).

В этом районе мы наблюдали видимые с борта судна скопления криля. Интересно, что скопления эти были отмечены в те часы, когда в кишечниках криля было минимальное количество свежей пищи.

Особенно интересны наблюдения, проведенные в районе о. Южная Георгия (III район). Здесь было отмечено крайне малое количество фитопланктона. Вместе с тем именно здесь наблюдались особенно большие скопления и были максимальные уловы криля.

Кривая ритма питания для этого района сильно отличается от полученных ранее. Корма было недостаточно и суточный ритм удалось проследить также по наполнению желудков<sup>1</sup>. На рис. 7 показано изменение наполнения желудков и кишечника и изменение количества рачков с пустыми желудками в течение суток. Все три кривые согласуются

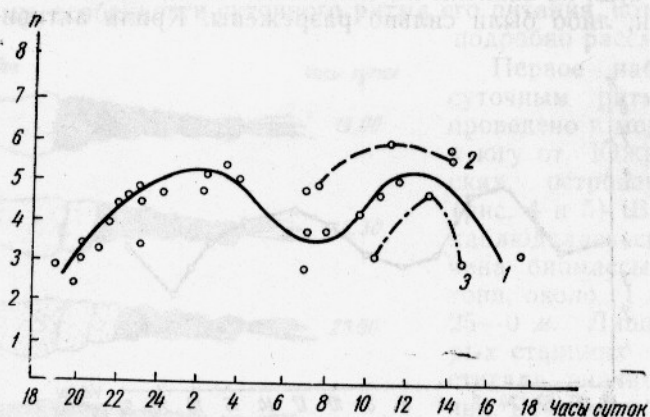


Рис. 6. Суточный ритм питания *E. superba* к северо-востоку от Южных Оркнейских островов (район II): (количество сегментов, на протяжении которых кишечник свободен от фекальной массы); 1 — осредненные данные за 3—19 февраля; 2 — по наблюдениям за 11 февраля; 3 — по наблюдениям за 14 февраля

и дополняют друг друга. По мере наполнения желудков уменьшается свободная от старой фекальной массы часть кишечника.

Для проверки правильности выбранной методики и уточнения представлений о суточном ритме питания криля были проведены наблюдения за крилем в аквариумах. По данным, полученным в результате

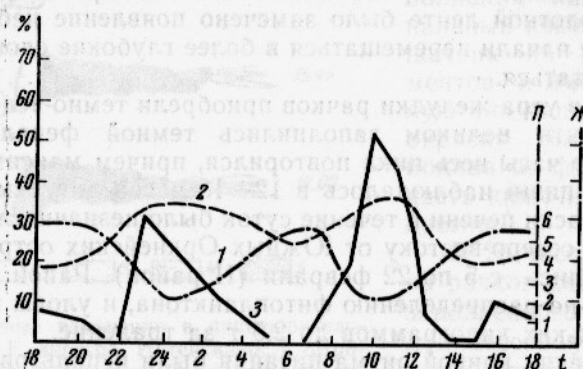


Рис. 7. Суточный ритм питания *E. superba* в районе о. Южная Георгия (район III):

1 — наполнение желудков в баллах; 2 — количество сегментов, на протяжении которых кишечник свободен от фекальной массы; 3 — количество пустых желудков (в %) от общего количества просмотренных экземпляров

<sup>1</sup> Наполнение желудка каждого отдельного рачка выражали в баллах по следующей схеме: 0 — желудок пустой, 1 — заполнен меньше чем на 50%, 2 — заполнен на 50%, 3 — заполнен больше чем на 50%, 4 — желудок полный. Для каждой пробы вычисляли также среднее наполнение желудков в баллах.



опыта, построена кривая ритма питания (рис. 8). Полученные данные так же, как и рассмотренные ранее кривые (см. рис. 5, 6, 7), показывают наличие двух максимумов в питании рачков в ночные и дневные часы. Однако дневной максимум оказался более растянут во времени, чем ночной, по-видимому, под влиянием изменений условий питания.

Сравнение кривых суточного ритма питания криля с изменением глубины расположения слоя скачка плотности в течение суток (статья Елизарова, публикуется в настоящем сборнике) показало совершенно определенную зависимость между этими величинами. Впервые эта зависимость была отмечена А. А. Елизаровым. Периоды откорма криля совпадали по времени с расположением слоя скачка на минимальной глубине. Развитие фитопланктона происходит, в основном, в верхнем слое воды над слоем скачка плотности (Семина, 1955). Вертикальное распределение фитопланктона в районе наших исследований соответствует этой схеме (статья Канаевой, публикуется в настоящем сборнике). При подъеме к поверхности вод большей плотности происходит концентрация фитопланктона и создаются наиболее благоприятные условия для откорма. В эти часы и происходит откорм криля.

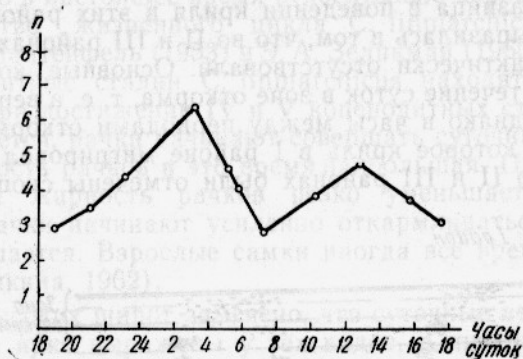


Рис. 8. Суточный ритм питания *E. superba* в аквариальном опыте

Рассмотренные материалы показывают, что, несмотря на то что суточный ритм питания криля в течение всего периода исследований оставался один и тот же, т. е. откорм криля происходил два раза в сутки, примерно в одни и те же часы, для каждого отдельного района эти кривые имеют свои особенности.

Вершины кривой для I района оказались очень четкими, и высота ночного пика почти в два раза превысила высоту дневного. Изменения, происходившие в пищеварительной системе криля, показали, что основной откорм в этом районе происходил в ночные часы. Активно питающегося рачка, как уже говорилось выше, легко узнать по ярко-зеленой окраске желудка и кишечника, а также ловчей корзинки, в которой накапливается большое количество хлоропластов. Обычно половина длины кишечника рачка заполнена свежей пищей (при этом старая фекальная масса просматривается в кишечнике на протяжении четырех сегментов). В период ночного максимума такие активно питавшиеся рачки составляли 90 и даже 100% всех просмотренных экземпляров. В это время криль держался в верхнем слое воды примерно до глубины 25 м. Этот слой мы условно называем зоной откорма криля.

В ранние утренние часы (около 2—3 часов) питание криля прекращалось, и он опускался в более глубокий слой до 50—60 м.

Во время второго, дневного, пика активно питавшиеся рачки составляли лишь около 50% всех просмотренных экземпляров. Эхлотные записи показывают, что только часть скоплений криля в это время поднималась в поверхностный слой для откорма, значительно большее количество скоплений оставалось на глубине и только в 19—20 часов, когда начинался ночной период откорма, они поднимались к поверхности.

Высоты ночного и дневного пиков кривых для II и III районов мало отличаются друг от друга. Количество активно питающихся рачков ночью и днем было примерно одинаковым и составляло 90—100% от общего количества просмотренных экземпляров. Следовательно, откорм криля происходил одинаково интенсивно в ночные и дневные часы. Разница в поведении криля в этих районах по сравнению с I районом выразилась в том, что во II и III районах вертикальные миграции криля фактически отсутствовали. Основные концентрации криля держались в течение суток в зоне откорма, т. е. в верхнем слое воды толщиной 25 м. Однако в часы между периодами откорма, соответствующими времени, в которое криль в I районе мигрировал в более глубокие слои воды, во II и III районах были отмечены скопления криля. Их можно было

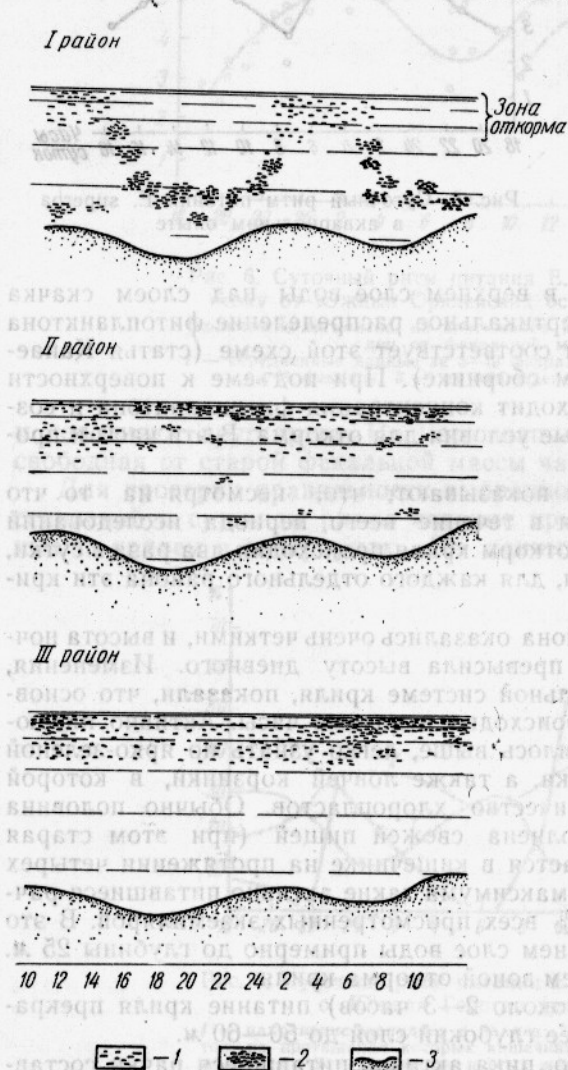


Рис. 9. Суточный ритм питания и образования скоплений *E. superba* по районам (I, II, III):

1 — рассеянный, питающийся криль; 2 — скопления криля; 3 — кривая суточного ритма питания

наблюдать с борта судна у поверхности моря и в более глубоких слоях — по эхолотным записям. Наевшись, криль собирался в скопления, в которых и проводил время до начала следующей кормежки (рис. 9).

Так как количество фитопланктона в первом и втором районах выражается одними и теми же единицами, то, очевидно, причиной такого различия в поведении криля явилось разное физиологическое состояние рачков. В первом районе популяция состояла в основном из молодых неполовозрелых рачков. Во втором районе мы имели дело с рачками более старшего возраста. Естественно, что потребное количество пищи для тех и других различно.

Возрастные изменения энергетического обмена хорошо иллюстрируются изменением жирности молодых и взрослых организмов. Жирность молодежи криля из первого района оказалась значительно выше, чем у рачков старшего возраста из второго района<sup>1</sup>. Таким образом, несмотря на увеличение интенсивности откорма, жирность рачков во втором районе оказалась ни-

<sup>1</sup> Определение жирности криля было проведено М. И. Крючковой (статья публикуется в настоящем сборнике).

же, что можно объяснить тем, что органическое вещество рачков старшего возраста расходуется не только на рост и движение, но и на формирование половых продуктов.

Интересно провести сравнение жизненного цикла криля и *Calanus finmarchicus*, биология которого в настоящее время относительно хорошо изучена. На большое сходство жизненного цикла *C. finmarchicus* и эуфаузиид указывают Б. П. Мантейфель (1953) и Э. А. Зеликман (1960). Ювенальные и первые копеподитные стадии *C. finmarchicus* находятся в зоне откорма непрерывно. При достижении IV и V копеподитных стадий, когда темп роста замедляется, рачки начинают совершать суточные вертикальные миграции, жирность рачков в это время наибольшая. При достижении половой зрелости жирность рачков резко уменьшается в связи с развитием гонад. Рачки начинают усиленно откармливаться, и амплитуда миграций уменьшается. Взрослые самки иногда все время находятся у поверхности (Сушкина, 1962).

Для эуфаузиид северных высоких широт замечено, что суточные вертикальные миграции наиболее ярко выражены у тех видов, в питании которых фитопланктон имеет меньшее значение. Это отмечает Зеликман (1960) в отношении эуфаузиид Баренцева моря и Пономарева (1963) для тихоокеанских эуфаузиид. По мнению Пономаревой, у *Thysanoessa gaschii* и *Th. inermis*, в пище которых преобладает фитопланктон, суточные вертикальные миграции выражены менее четко, чем у остальных видов. Вместе с тем в северных широтах образование поверхностных скоплений у тех видов эуфаузиид, в пище которых зоопланктон имеет существенное значение, явление более редкое. Обычно, насытившись у поверхности, они с рассветом уходят в более глубокие слои воды.

Нерест криля происходит на значительной глубине, одновременно с развитием личинок начинается их подъем к поверхности, т. е. «развитие с подъемом» (Магг, 1962). Биологический смысл этого явления станет понятен, если принять во внимание, что основные концентрации взрослого криля в период развития икринок и личиночных стадий сосредоточены главным образом в поверхностном слое. Таким образом, икринки и личиночные стадии оказываются разобщенными в пространстве со взрослыми особями и тем самым предохраняются от выедания взрослым крилем, что непременно имело бы место при прохождении развития в поверхностном слое. По-видимому, глубоководный нерест криля следует рассматривать как приспособление к сохранению численности популяции в условиях необходимости наиболее полного использования кормовой базы в поверхностном слое воды. У других эуфаузиид разобщение ювенальных стадий и взрослых рачков обеспечивается механизмом вертикальных миграций, при которых отнерестившиеся особи уходят на глубину.

Отмеченное Фокстоном (Foxton, 1956) снижение биомассы копепод на границе ареала *E. superba* также, по-видимому, объясняется выеданием копепод крилем и в первую очередь выеданием молоди и яиц копепод, что особенно сильно сказывается на численности последних. Как известно, нерест копепод происходит в поверхностном слое, здесь же происходит выклев и развитие науплиальных и первых копеподитных стадий копепод.

К сожалению, мы не имеем собственных данных о выедании яиц и молоди копепод крилем. Наши наблюдения проводились во второй половине лета и в начале осени. В это время в планктоне преобладают рачки старших копеподитных стадий.

Взрослые копеподы в содержимом желудков криля отмечены нами дважды. В одном случае был найден абдомен калянуса третьей стадии развития, во втором — мандибула, также, вероятно, принадлежащая калянусу, но более старшего возраста. Редкость таких находок объясняется количественным преобладанием криля над копеподами.

Беркли (1940), занимавшийся изучением строения пищеварительного аппарата и состава пищи криля, указал в списке форм, найденных в желудках криля, яйца и молодь копепод.

#### **К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ ОБРАЗОВАНИЯ И ЗНАЧЕНИИ СКОПЛЕНИЙ, ОБРАЗУЕМЫХ КРИЛЕМ**

Как уже говорилось выше, видимые у поверхности скопления криля были обнаружены в утренние и вечерние часы суток, т. е. в промежутках между периодами интенсивного откорма криля.

Говоря о скоплении, необходимо уточнить это определение. Обычно под скоплением подразумевают большие концентрации криля, обнаруживаемые при помощи различных орудий лова и эхолота на глубине или видимые поверхностные пятна. В этом определении отсутствует представление о структуре скоплений, определяющей качественную сторону этого явления. Наблюдения, проведенные в настоящей экспедиции за поведением криля, показали, что популяции криля свойственны два состояния: первое, когда скопление имеет характер стай больших или меньших размеров, где все особи связаны согласованностью поведения, и второе, когда криль, питаясь, рассредотачивается. В таком случае согласованность в поведении криля отсутствует. Очевидно, при достаточном количестве корма большого рассредотачивания может и не происходить, произойдет лишь нарушение структуры. Говоря о скоплении, мы имеем в виду первое состояние, в котором проявляется стайное поведение.

Современная экология достаточно убедительно объясняет причины образования скоплений, способность образования которых во многих случаях может рассматриваться как адаптация, позволяющая виду успешно осваивать среду. Адаптация такого рода может затрагивать самые различные стороны жизнедеятельности организма: воспроизводство, питание, защиту от врагов и т. д. Нельзя ли с этих позиций подойти хотя бы предварительно к объяснению причин возникновения скоплений криля? Материала в нашем распоряжении немного, однако он все же позволяет высказать некоторые предположения.

Сравнивая характер и распределение пятен криля с распределением фитопланктона, можно заметить, что в районах с большой биомассой фитопланктона пятна имеют небольшие размеры и размещение их носит характер, напоминающий распределение стад номадных животных на кормовом поле. Районы цветения являются своего рода кормовыми полями криля. Здесь наиболее четко прослеживается ритм питания и тесно связанный с ним ритм образования скоплений. Ни деятельность ветра, ни гидрологические факторы не могут вызвать образования скоплений такого рода. Очевидно, скопление есть адаптация к биотическим факторам среды, проявляющаяся через инстинкт стайности.

В питании криля имеются две фазы: накопления и усвоения пищи. Первая фаза соответствует рассредоточенному состоянию популяции, вторая — стайному. Возможности питания криля в стае ограничены, и, для того чтобы наестся, он должен рассредотачиваться. Естественно, в местах откорма, каковыми для него служат поля фитопланктона, образование больших скоплений невыгодно для популяции. В объеме

воды, занятом скоплением, при большом количестве находящихся в нем особей, даже при малой интенсивности их питания, выедание пищевых объектов будет практически полным. Массе рачков, которые находились в центре скопления, когда интенсивность питания увеличится и скопление начнет распадаться, придется преодолеть обесцененное в пищевом отношении пространство прежде, чем рачок доберется до его границы, где пища еще не выедана. Это скажется прежде всего на эффективности использования кормового поля и на том, что рачки в популяции будут питаться неравномерно. Небольшие же, равномерно распределенные по площади скопления позволят популяции более эффективно использовать кормовую базу. Такое распределение должно способствовать процветанию вида, особенно в высоких широтах, где период вегетации очень короток и пищевые объекты должны использоваться с максимальным эффектом.

При отсутствии фитопланктона образования скоплений может и не произойти. Так, 18 февраля в районе станции 142, где фитопланктон в сетных пробах отсутствовал, видимых скоплений криля не обнаружено. Однако рассредоточенный криль регистрировался эхолотом в течение суток на глубине 10—20 м. Вертикальные перемещения его отмечены не были. Такая же картина наблюдалась и 19 февраля. Очевидно, в связи с отсутствием достаточного количества корма криль не успевал наедаться и образования скоплений не происходило. Только 20 февраля, когда корабль снова попал в зону интенсивного развития фитопланктона, появились заметные скопления криля.

Чем больше фитопланктона, тем быстрее рачки наедаются и тем раньше происходит образование скоплений. Это было замечено еще в районе Южных Оркнейских островов. 11 февраля в сетку диаметром 50 см, облавливающую поверхность на полном ходу судна (причем сеть двигалась скачками, погружаясь в воду на 15—20 см), за 5 минут лова было поймано не менее сотни рачков. Лов происходил в 2 часа ночи, и скопления визуально отмечены не были. Желудки и кишечники рачков были наполнены пищей. Корзинки и печень имели ярко-зеленый цвет. Лов, повторенный через 25 минут, дал такой же результат, после чего криль в сетку не попадался. Совершенно очевидно, что сеть выловила рачков из скопления, образовавшегося гораздо раньше, чем обычно. Обыкновенно образование скоплений происходит в промежутке между 4 и 6 часами утра. По-видимому, образование скоплений на два часа раньше, чем обычно, связано с большим количеством фитопланктона на этой станции.

В тех случаях, когда скопления наблюдались во второй половине дня, образование их в районах цветения происходило на час-два раньше, чем в районах, где цветения не наблюдалось.

Наиболее четко зависимость времени образования скоплений от количества фитопланктона прослеживается в районе о. Южная Георгия, где фитопланктона было очень мало.

По данным К. В. Шуста, видимые скопления появлялись здесь в 6—7, а иногда и в 8 часов утра и быстро рассеивались. Скопления же во второй половине дня были отмечены только дважды. Таким образом, количество фитопланктона является важнейшим фактором, определяющим возможность образования скоплений, размер скоплений и время их образования и рассеивания.

С другой стороны, в районе о. Южная Георгия были случаи обнаружения громадных скоплений криля, далеко превосходящих по размерам скопления, встреченные у Южных Оркнейских островов, в то время как количество фитопланктона было крайне мало. При этом необходи-

мо заметить, что существование этих скоплений было более кратковременным, чем в других районах, и наблюдались они главным образом только в первой половине дня. Характер этих скоплений, их структура были иными.

В районе Южных Оркнейских островов мы наблюдали отдельные стаи больших или меньших размеров с четко очерченными границами и не связанные друг с другом. Движения рачков внутри стаи происходили согласованно. Все эти стаи составляли одно общее скопление криля в данном районе.

У о. Южная Георгия скопления не имели четких границ и в пределах скоплений наблюдалась различная концентрация рачков. По наблюдениям аквалангистов, согласованность в движениях рачков наблюдалась лишь в местах, где концентрация их была наибольшая. Очевидно, в этом районе произошло объединение отдельных стай в скопление громадных размеров, в котором первоначальные стаи утратили свою роль и значение.

Функции различных скоплений, описанных выше, по-видимому, также различны. Причина этого лежит в различном физиологическом состоянии рачков. Скопления первого типа, напоминающие стаи (как в районе Южных Оркнейских островов), необходимы крилю для успешного откорма в период развития фитопланктона, для повышения энергетического уровня популяции.

В условиях практически полного отсутствия корма в осенне-зимний период большое значение приобретает сохранение этого энергетического уровня. Известно, что одной из функций зимовальных скоплений, образуемых многими животными, является снижение интенсивности обмена веществ отдельных организмов в скоплении. Вполне возможно, что у о. Южная Георгия, где работы проводились осенью, произошла перестройка структуры популяции криля и мы наблюдали скопления второго типа, так сказать предзимовальные скопления криля.

В литературе (Магг, 1962) имеются сведения о том, что в более ранний период в районе о. Южная Георгия были обнаружены скопления криля того же типа, что и обнаруженные нами в районе Южных Оркнейских островов.

Несомненно также и защитное значение скоплений, мы имеем в виду такие скопления, которые по размерам и поведению могут быть определены как стаи. При наблюдении с борта судна можно заметить, что в момент опасности отдельные рачки проявляют очень тонкую согласованность в движениях (рис. 10). В аквариуме, где криль плавает не ориентируясь на поведение соседей, его можно легко выловить чашкой Петри или рукой; на это он реагирует небольшим скачком, чаще же спокойно отплывает. Совершенно очевидно, что таким образом проявляется реакция криля не на опасность, а на помеху. По наблюдениям аквалангистов, криль в стае при приближении к нему человека сначала сбивается в плотную массу, после чего рассеивается. К такому способу дезориентации хищника прибегают некоторые птицы и рыбы. Сначала происходит четкое оконтуривание стаи в результате ее концентрации, после чего — исчезновение в результате рассеивания. Возможно, именно такой реакцией криля объясняется часто наблюдаемое выскакивание особей. Замечено, что чем плотнее скопление криля, тем лучше реакция его на опасность. В этом отношении интересны наблюдения Шуста в районе о. Южная Георгия. Откармливавшиеся на пятне птицы держались в той части скопления, где криль был наиболее разрежен.

Изучение вертикальных миграций криля Марром и другими исследователями проводилось при помощи лова сетями с входным отверсти-

ем 100 см. Наибольшая концентрация криля в поверхностном слое была отмечена в ночное время. «Кажущееся уменьшение» биомассы криля днем Марр объясняет тенденцией криля к образованию стай и активным уходом его от орудий лова.

По-видимому, наиболее доступен криль для сетей такого диаметра именно в момент питания, когда он находится в рассредоточенном состоянии. Образование стай снижает эффективность лова криля сетями небольшого диаметра, так как, во-первых, всегда имеется возможность прохождения сети мимо скопления и, во-вторых, как уже говорилось выше, сеть, подойдя к скоплению, может не обловить его вследствие активного ухода скопления от сети.

С другой стороны, криль, даже находясь в скоплении, не в состоянии избежать такого крупного орудия лова, как трал. И именно в часы, когда криль находился в скоплениях, т. е. в светлое время суток, утром и вечером, в нашей экспедиции были получены наибольшие уловы криля разноглубинным тралом.

На основании сказанного можно прийти к выводу, что образование стай, скоплений в жизненном цикле криля имеет защитно-приспособительное значение.

## ВЫВОДЫ

1. Изучение питания криля *Euphausia superba* убеждает, что основным объектом его пищи является фитопланктон. Анализ содержимого желудков свидетельствует об отсутствии избирательной способности.

2. В питании криля наблюдается четко выраженный суточный ритм с двумя максимумами интенсивности — дневным и ночным.

3. Суточный ритм питания определяет время образования скоплений.

4. Время образования и размер скоплений связаны с количеством фитопланктона. Наблюдая за интенсивностью поглощения фитопланктона и его переваривания, можно предвидеть время образования скоплений.

5. Закономерность образования скоплений в определенные часы суток, когда криль имеет минимум интенсивности питания, указывает на биотический характер образования скоплений.

6. Стайное поведение и образование скоплений *E. superba* имеет защитно-приспособительное значение и вытекает из образа жизни криля в поверхностном слое воды.

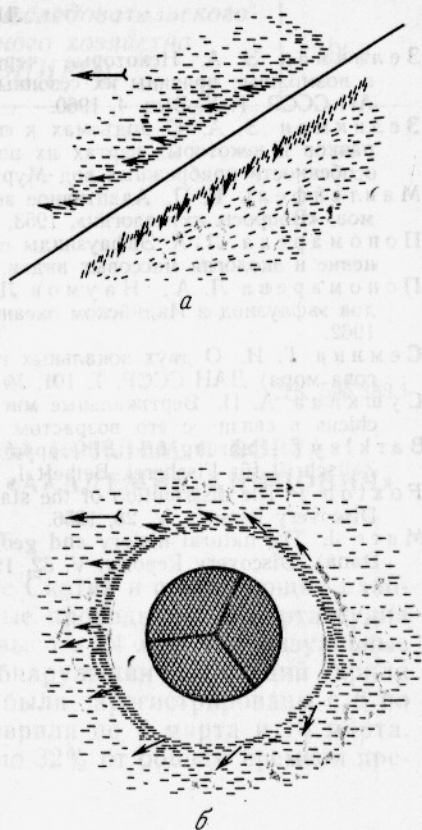


Рис. 10. Реакция криля, находящегося в скоплении, на опасность. Стрелками показано основное направление движения отдельных рачков и скопления:

а — прохождение ваера через скопление;  
б — опускание планктонной сети в скопление

## ЛИТЕРАТУРА

- Зеликман Э. А. Некоторые черты поведения баренцевоморских Euphausiacea и возможные причины их сезонных миграций. Труды Океанографической комиссии АН СССР. Т. X. Вып. 4, 1960.
- Зеликман Э. А. О подъемах к поверхности моря баренцевоморских эвфаузиевых рачков и некоторых чертах их поведения. Сб. Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. Мурманск, 1961.
- Мантейфель Б. П. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов. «Вопросы ихтиологии», 1953, № 13.
- Пономарева Л. А. Эвфаузииды северной половины Тихого океана, их распространение и экология массовых видов. Изд. АН СССР, 1963.
- Пономарева Л. А., Наумов Л. Г., Зернова В. В. Питание некоторых видов эвфаузиид в Индийском океане. Труды института океанологии АН СССР. Т. 58, 1962.
- Семина Г. М. О двух зональных группировках фитопланктона (на примере Берингова моря) ДАН СССР. Т. 101, № 2, 1955.
- Сушкина А. П. Вертикальные миграции и суточный ритм питания Calanus finmarchicus в связи с его возрастом и жирностью. Труды ВНИРО. Т., 46, 1962.
- Barkley E. Nahrung und Filterapparat des Walkrebseens *Euphausia superba* Dana. Zeitschrift für Fischerei. Beiheft I, 1940.
- Foxton P. The distribution of the standing crop of Zooplankton in the Southern ocean. Discovery Reports. V. 28, 1956.
- Marr J. The natural history and geography of the antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). Discovery Reports. V. 32, 1962.