

УДК 595.341.1

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ

*Calanus helgolandicus* и *C. glacialis*

В ЭКСПЕРИМЕНТЕ

Е.Г.Перуева

Пищевое поведение животных, как и все формы поведения, определяется стимулами окружающей среды — видами пищевых организмов, с которыми животное встречается, и реакцией на раздражители, что определяет экологический стереотип питания вида. Пищевое поведение находится под контролем внутреннего состояния животного, которое корректирует кинетику питания.

Рекубратский [5, 6] на основании полевых наблюдений и экспериментальных данных разделяет пищевое поведение рыб на два этапа: поиск мест концентраций и поиск и добычу корма в местах его концентраций.

Такое разделение, по-видимому, применимо и к организмам макропланктона. По наблюдениям Павлова [1], эвфаузииды образуют скопления для интенсификации поиска концентраций фитопланктона и рассредоточиваются в местах откорма. Подобных сведений о поведении калануса в море нет, но можно предположить, что эксперимент по питанию рачков воспроизводит элементы их поведения (поиск и поедание корма) в местах концентраций.

Некоторые закономерности пищевого поведения калануса в эксперименте были установлены раньше [2, 3]. Реакция на пищевые объекты у голодных и насытившихся рачков не менялась. Но при насыщении животных и обилии корма усиливалась избирательность питания. Количественной оценкой избирательности кормо-

вых объектов в наших опытах служило соотношение съеденных и захваченных рачком клеток.

В настоящей статье рассмотрены особенности пищевого поведения рачков при концентрации водорослей, характерной для периода цветения. Способность рачков откусывать от захваченных клеток только небольшую часть анализируется количественно в широком диапазоне концентраций. Обычно клетки *Coscinodiscus* хорошо потребляются рачками на V и VI стадиях развития. Створки этой диатомеи достаточно хрупки и легко разгрызаются мандибулами рачков. В эксперименте Петипа [4] с самками *S.helgolandicus* высокий индекс избирания получила *Coscinodiscus*.

Голодные рачки, помещенные в насыщенный водорослями объем, обычно точно схватывают водоросли и препровождают их в рот, в чем можно убедиться, наблюдая за процессом питания. По мере насыщения результативность схватывания водорослей у рачков снижается, но удары максиллипод достаточно сильны, чтобы разрушить диатомею типа *Coscinodiscus*. Несъеденные фрагменты и поврежденные ткани водорослей составляют массу разрушенных рачками клеток. Такого рода деструкцию водорослей описывает Кушинг [11, 12].

Используя косвенный метод оценки пищевой активности копепод, основанный на определении объема воды, осветляемого за сутки копеподой в море, Кушинг получил значения суточных рационов рачков, составляющие 350-390% веса их тела. Причиной, вызывающей такое большое отклонение от результатов, полученных в экспериментах другими авторами [10, 13], Кушинг считает уничтожение рачками гораздо большего количества водорослей, чем они могут съесть. Полевой же метод определения осветленных объемов учитывает все выведенные рачками из популяции водорослей клетки, так как в естественных условиях поврежденные клетки, очевидно, не сохраняются. Наоборот, в опыте, по мнению Кушинга, количество уничтоженных рачками клеток (съеденных и несъеденных) оценивается неполно. На наш взгляд, это возможно потому, что в условиях опыта поврежденные клетки какое-то время сохраняются в виде фрагментов, а при существующих методах определения концентраций трудно

учесть часть клеток, поврежденную рачками. Низкие величины усвояемости в море (30-40%) по сравнению с ее значением в эксперименте (80%) Кушинг также объясняет многократным преувеличением потребления при учете в рационе всех выведенных из популяции водорослей.

Количество уничтоженных животным объектов корма Тен [9] называет экологическим рационом.

Материалом послужили наблюдения за питанием яйценосных самок *C. helgolandicus* из Черного моря [2] и У копепоидитной стадии *C. glacialis* из Белого моря водорослью *Coscinodiscus* sp. Эксперименты с *C. glacialis* были поставлены дважды: в 1968 г. [3] и в 1969 г. Второй эксперимент был значительно дольше: он продолжался 3-4 недели, за которые выловленные на IV копепоидитной стадии рачки благополучно перешли в У копепоидитную стадию. По данным Сушкиной [7, 8] У копепоидитная стадия *C. glacialis* из Белого моря делится на две фазы: на рост и жиронакопление после линьки и на диапаузы. Поскольку наши опыты проводились сразу после линьки, мы имели дело с первой фазой. Количество съеденных за время опыта клеток подсчитывали, как и прежде, суммируя данные и выводя среднюю по псевторностям. При определении экологических рационов подсчитывали все выведенные рачками из популяции водорослей клетки. Значения экологических и реальных рационов яйценосных самок *C. helgolandicus* и У стадии *C. glacialis* приведены в табл. I.

Таблица I

| Концентрация<br>корма, кл./мл | Рацион, кл./3час. |          | Избыток, % |       |
|-------------------------------|-------------------|----------|------------|-------|
|                               | экологический     | реальный |            |       |
| <i>C. helgolandicus</i>       |                   |          |            |       |
| 11,12                         | 4                 | 39,00    | 34,25      | 14,00 |
| 5,56                          | 7                 | 37,30    | 32,12      | 14,00 |
| 2,78                          | 5                 | 43,75    | 36,65      | 19,10 |
| <i>C. glacialis</i>           |                   |          |            |       |
| 0,92                          | 3                 | 20,50    | 20,50      | -     |
| 2,78                          | 4                 | 45,62    | 45,62      | -     |
| 5,56                          | 3                 | 50,67    | 49,73      | 1,88  |
| 11,12                         | 4                 | 64,15    | 61,82      | 3,75  |
| 16,67                         | 3                 | 76,99    | 68,95      | 11,65 |
| 22,24                         | 3                 | 87,01    | 77,65      | 12,00 |
| 27,78                         | 3                 | 63,00    | 58,00      | 8,62  |

Статистически достоверное различие между экологическим и реальным рационом у *C. helgolandicus* получены при концентрации II,12 и 2,78 кл./мл. Небольшое отличие экологических рационов каллануса от реальных, не всегда устанавливаемое статистическими методами, свидетельствует о незначительной деструкции водорослей рачками в эксперименте. Известно, что фитофаги в отличие от хищников при длительном содержании в лаборатории не меняют реакции на пищевые объекты [15]. Это дает основание предположить, что пищевое поведение копепод в эксперименте мало отличается от их поведения в естественных условиях и что деструкция водорослей рачками в лабораторных условиях вряд ли является следствием избыточности питания, как склонен считать Кушинг. Возможно, эта особенность поведения каллануса объясняется повышением избирательности питания при избытке корма. Вероятно, существует механизм оценки качества захваченной пищи по морфо-анатомическим или каким-нибудь другим параметрам. Показателем избирательности в таком случае может быть отношение клеток, съеденных неполностью, к клеткам, съеденным целиком. Количество уничтоженных клеток водорослей на различных этапах эксперимента неодинаково. При низких концентрациях корма рачки съедали все клетки полностью, с повышением концентрации количество клеток, съедаемых рачком неполностью, увеличивалось (рис. I).

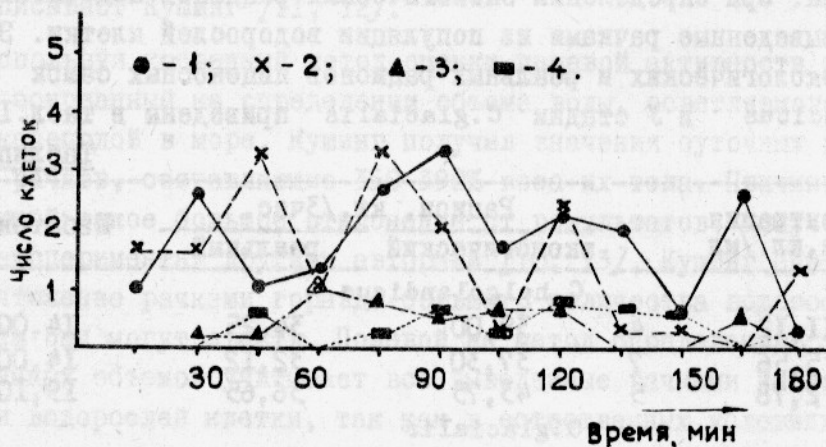


Рис. I. Изменение количества неполностью съеденных *Calanus glacialis* клеток водорослей в зависимости от их концентрации (в кл./мл):  
 I - 22,24; 2 - 16,67; 3 - 11,12; 4 - 5,56

Целиком поедают клетки и голодные рачки (рис.2). Кроме того, соотношение полностью и неполностью съеденных клеток заметно меняется только в пределах некоторых концентраций: 2,78-5,56; 11,12-16,67 (рис.3).

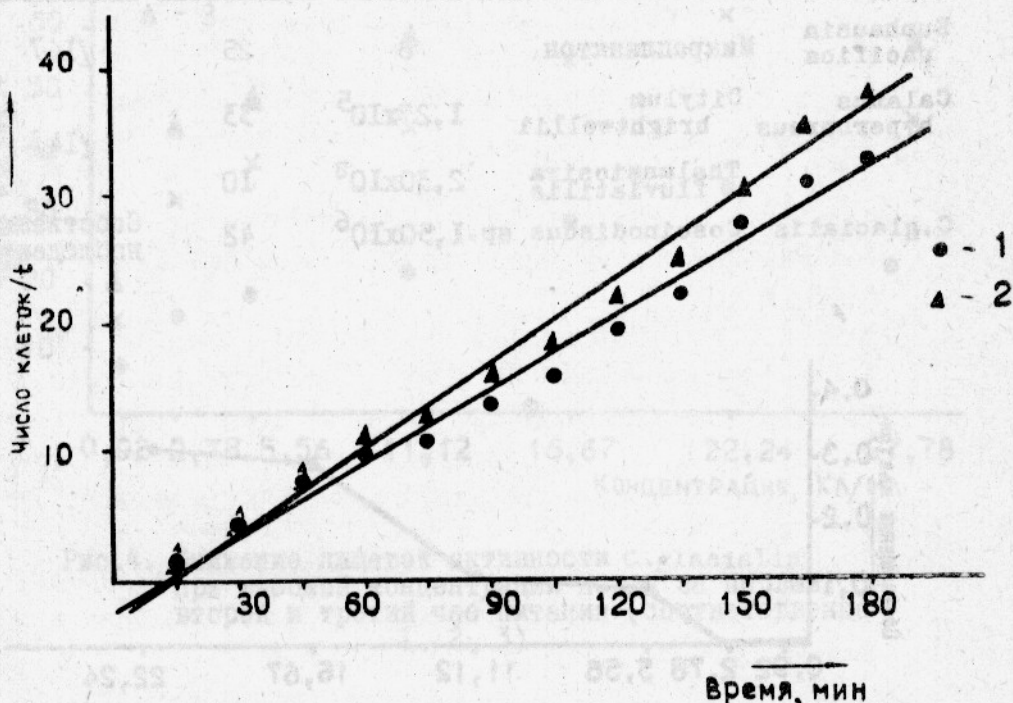


Рис.2. Изменение во времени реального (I) и экологического (2) рационов *Calanus helgolandicus* при концентрации корма 5,56 кл./мл

Ступенчатый характер оценочной функции рецепторов был отмечен и при рассмотрении вопросов, связанных с эффективностью добывания пищи [5].

При концентрации водорослей 22,24 кл./мл были получены меньшие значения рационов, чем при концентрации 16,67 кл./мл. Вероятно, это связано со снижением пищевой активности животных при высокой концентрации корма (рис.4). В табл.2 приведены виды водорослей и значения их концентраций, при которых скорость потребления корма подопытными животными снижалась.

Существенно, на наш взгляд, то, что пороговая концентрация корма, несмотря на различные размеры водорослей — одного порядка. Эта концентрация близка к максимальным концентрациям, встречающимся в море.

Таблица 2

| Вид животного              | Водоросль                        |                    | Концентрация, г/м | Источник данных        |
|----------------------------|----------------------------------|--------------------|-------------------|------------------------|
|                            | в и д                            | размер,            |                   |                        |
| <i>Euphausia pacifica</i>  | Микропланктон                    | 8                  | 25                | [16]                   |
| <i>Calanus hyperboreus</i> | <i>Ditylum brightwellii</i>      | $1,27 \times 10^5$ | 33                | [14]                   |
|                            | <i>Thalassiosira fluviatilis</i> | $2,30 \times 10^8$ | 10                |                        |
| <i>C. glacialis</i>        | <i>Coscinodiscus</i> sp.         | $1,50 \times 10^6$ | 42                | Собственные наблюдения |

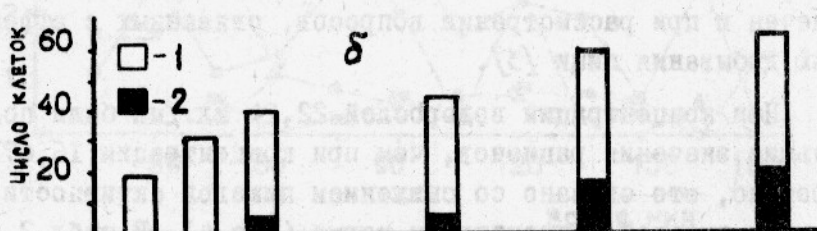
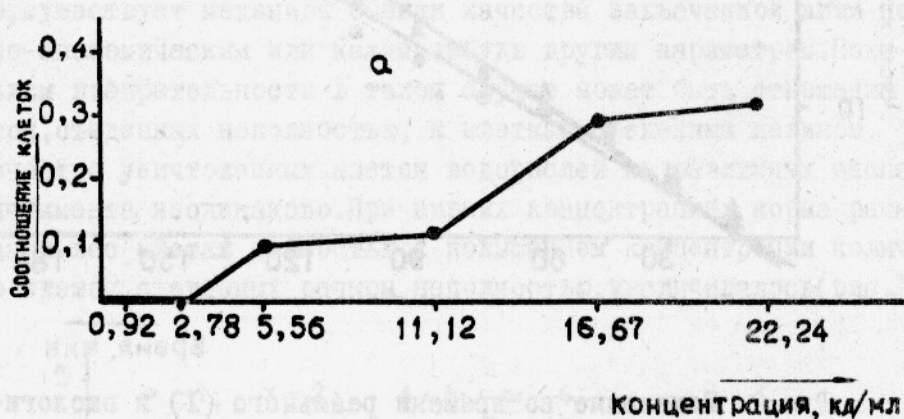


Рис. 3. Повышение относительной (а) и абсолютной (б) избирательности питания *C. glacialis* по мере увеличения концентрации водорослей (1, 2 - соответственно количество полностью и неполностью съеденных клеток)

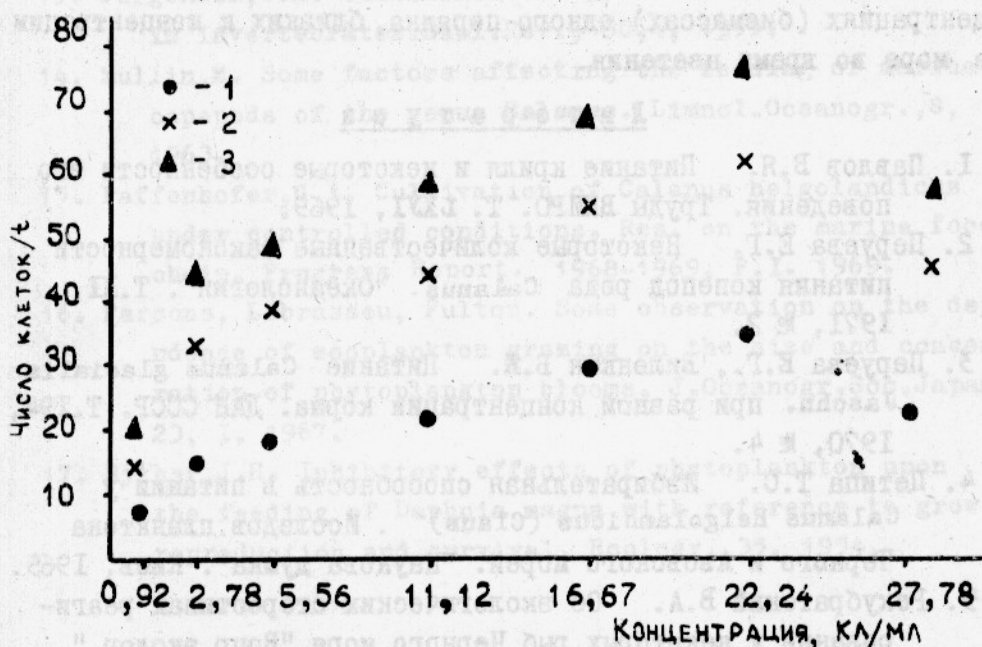


Рис.4. Снижение пищевой активности *C. glacialis* при высокой концентрации корма за первый, второй и третий час питания (соответственно 1, 2, 3)

Впервые снижение пищевой активности у пресноводных ракообразных (*Daphnia*), питающихся хлореллой, было описано Райзером [17]. Автор объяснил полученный феномен присутствием в клетках хлореллы ингибиторов питания. У морских копепод снижение пищевой активности найдено Муллином [14] и Парсонсом [16]. Причиной этого явления авторы считают токсичность продуктов метаболизма водорослей при их значительных концентрациях. По мнению Муллина, одинаковый характер изменения пищевой активности в разных культурах водорослей вызывается одинаковым механизмом воздействия токсинов. Присутствие токсинов Муллин предполагает у *Ditylum brightwellii*, *Gonyaulax polyedra*, *Asterionella japonica*, *Thalassiosira fluviatilis*.

Если связывать угнетение питания с токсинами, то мелкие водоросли, имеющие большую удельную поверхность, должны оказывать угнетающее действие при меньших концентрациях, чем крупные. Однако в наших экспериментах, несмотря на различие

в размерах водорослей, угнетение питания происходило при концентрациях (биомассах) одного порядка, близких к концентрации в море во время цветения.

### Л и т е р а т у р а

1. Павлов В.Я. Питание криля и некоторые особенности его поведения. Труды ВНИРО. Т. LXVI, 1969.
2. Перуева Е.Г. Некоторые количественные закономерности питания копепод рода *Calanus*. "Океанология". Т. XI, 1971, № 2.
3. Перуева Е.Г., Виленкин Б.Я. Питание *Calanus glacialis* Jaschn. при разной концентрации корма. ДАН СССР. Т. 194, 1970, № 4.
4. Петипа Т.С. Избирательная способность в питании у *Calanus helgolandicus* (Claus) . Исследов. планктона Черного и Азовского морей. "Наукова думка". Киев, 1965.
5. Рекубратский В.А. Об экологических стереотипах реагирования у некоторых рыб Черного моря. "Вопр. эколог.". Т. 5, Киев, 1962.
6. Рекубратский В.А. Экологические стереотипы пицедобывательного и защитного поведения рыб. Сб. "Поведение и ре-цепции рыб". М., изд-во "Наука", 1967.
7. Сушкина А.П. Скорость расходования жира при различной температуре и жизненный цикл у *Calanus finmarchicus* (Gunn.) и *C. glacialis* Jaschn. "Зоолог. журн." Т. 41. Вып. 7, 1962.
8. Сушкина А.П. Вертикальные миграции, суточный ритм питания *Calanus finmarchicus* (Gunn) в связи с его возрастом и жирностью. Труды ВНИРО. Т. XLVI , 1962.
9. Тен В.С. О трофическом взаимодействии примитивных пар хищник-жертва у водных организмов. Сб. "Структура и динамика водных сообществ и популяций". Киев, 1967.
10. Anraku, M. Some technical problems encountered in quantitative studies of grazing and predation by marine planktonic copepods. J. Oceanogr. Soc. Japan, 20. 1964.
11. Cushing, D.H. An estimate of grazing by *Calanus* from field observations. Rapp. Proc.-Ver. des Reu., 153, 1961.



13. Jorgensen, C.B. Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates. *Biol.Rev.*, 30,4, 1955.
14. Mullin, M. Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. *Limnol.Oceanogr.*, 8, 1963.
15. Paffenhofer, G.A. Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. Res. on the marine food chain. Progress Report. 1968-1969, P.I. 1969.
16. Parsons, Lebrasseu, Fulton. Some observation on the dependence of zooplankton grazing on the size and concentration of phytoplankton blooms. *J.Oceanogr.Soc.Japan*, 23, I, 1967.
17. Ryther, J.H. Inhibitory effects of phytoplankton upon the feeding of *Daphnia magna* with reference to growth, reproduction and survival. *Ecology*, 35, 1954.

Some peculiarities in the food habits of *Calanus helgolandicus* and *C.glacialis* under experimental conditions.

E.G.Perueva

#### S u m m a r y

The visual observations of the food habits of copepods have shown that their feeding activities decline as soon as they are satiated or when the food items occur in excess, and at the same time the food selectivity increases.