

УДК 595.383.1

**О ХАРАКТЕРЕ СВЯЗИ МЕЖДУ ПИТАНИЕМ
И НЕКОТОРЫМИ ОСОБЕННОСТЯМИ ПОВЕДЕНИЯ
EURHAUSIA SUPERBA DANA****В. Я. Павлов
ВНИРО**

Несмотря на большое количество работ, посвященных *E. superba*, некоторые стороны ее биологии изучены довольно слабо.

Особый интерес представляет микрораспределение *E. superba* и его изменения во времени. Именно в этой части наиболее ощутима неполнота сведений по питанию, так как многие особенности распределения *E. superba* связаны с распределением и количеством ее кормовых объектов.

Настоящая работа имеет целью выяснить характер связи питания *E. superba* с суточными вертикальными миграциями и образованием скоплений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа была выполнена в первом антарктическом рейсе научно-поискового судна «Академик Книпович» в феврале—марте 1965 г. и являлась частью комплексных исследований биологии *E. superba*, проводившихся в этом рейсе. Материал собран в основном в трех районах: в море Уэдделла, к югу от Южных Оркнейских островов, в южной и юго-восточной частях моря Скотия и к северу от о-ва Южная Георгия (рис. 1).

Рачков для анализа брали из уловов пелагического разноглубинного трала. Из каждой пробы отбирали 50 живых неповрежденных экземпляров и просматривали под биноклем. Непосредственно через покровы тела, которые у живых рачков очень прозрачны, регистрировали наполнение пищеварительного тракта, цвет и состояние содержимого. Всего таким образом обработано 3 850 экземпляров. Эти наблюдения позволили дать сравнительную оценку активности питания рачков.

Как показали наблюдения за функционированием пищеварительного аппарата, процесс насыщения рачков при питании фитопланктоном складывается из четырех последовательных этапов:

с началом питания пищеварительный тракт освобождается от непереваренных остатков, накопленных в предыдущую фазу питания. На этом этапе наполнение пищеварительного тракта постепенно уменьшается;

следующий этап характеризуется минимальной степенью наполнения желудка и кишечника, что объясняется совокупным действием двух процессов: непрерывной отгонкой протоплазматического содержи-

мого раздробленных клеток диатомей в гепатопанкреас и одновременным выведением несъедобной части (обломки клеток) из пищеварительного тракта (рис. 2);

после заполнения полостей гепатопанкреаса и просветов многочисленных дивертикул начинается накопление пищи в желудке. На этом этапе степень наполнения желудка и кишечника постепенно увеличивается. Рачки перестают питаться при максимально заполненных желудке и кишечнике. Желудки таких рачков растянуты настолько, что при сокращениях их объем почти не меняется;

на последнем этапе происходит обработка и переваривание депонированной пищи. Он характеризуется постепенным уменьшением объема желудка до нормального и максимальной степенью наполнения кишечника.

Из этой схемы следует, что наиболее активному питанию соответствует минимальное наполнение пищеварительного тракта, которое объясняется не отсутствием пищи, а очень большой активностью пищеварительного аппарата.

Полагая, что изменение активности пищеварительного аппарата происходит параллельно с изменением активности питания, под которой мы понимаем совокупность поведенческих актов, направленных на захват, обработку и поглощение пищи, за показатель активности питания принимаем степень освобождения пищеварительного тракта.

Степень наполнения желудка соответствует степени наполнения кишечника, а наблюдение удобнее вести за кишечником, поэтому основным материалом для вычисления показателя активности питания послужили данные по наполнению кишечника. Кишечник был условно разделен на восемь частей, что соответствовало шести сегментам абдомена и свободной от печени части карапакса, соответствующей приблизительно двум сегментам абдомена. У каждого рачка подсчитывали количество сегментов, в которых кишечник был свободен от фекальной массы, и этой величиной, которую в дальнейшем будем называть показателем активности питания P , оценивалась активность питания отдельного рачка. У активно питающихся рачков $P > 4$, у непитающихся $P < 3$.

У каждого рачка (50 экземпляров или более на каждой станции) определяли показатель активности питания P , после чего вычисляли

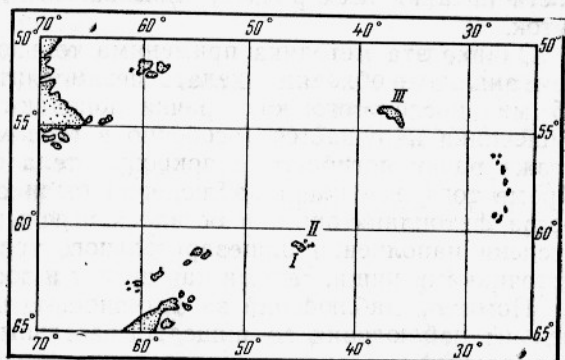


Рис. 1. Район работ. I, II, III — номера районов.

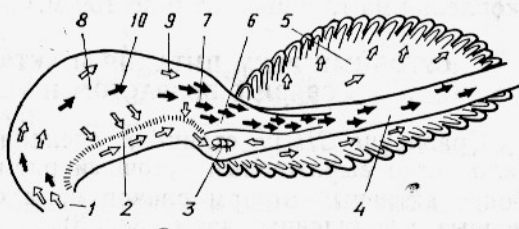


Рис. 2. Схема разделения пищи при питании *E. superba* фитопланктоном:

1 — пищевод; 2 — система фильтров; 3 — проток гепатопанкреаса; 4 — задняя кишка; 5 — гепатопанкреас; 6 — средняя кишка; 7 — пилорус; 8 — кардиальный отдел желудка; стрелками показано направление движения в пищеварительном тракте протоплазматического содержимого (9) и панцирей клеток диатомей (10).

среднее арифметическое из показателей *СП* для каждой станции. Эта же величина была ранее использована при построении графиков суточного ритма питания *E. superba* (Павлов, 1969). Кроме того, вычисляли среднесуточный показатель активности питания *ССП*, за который была принята средняя арифметическая из показателей активности питания всех рачков, пойманных в данном месте в течение суток.

Однако эта методика применима только к живому материалу, причем анализ необходимо делать незамедлительно, так как через 10—15 мин после того, как рачки попадают в лабораторию, моторика кишечника нарушается (особенно в теплом помещении), а несколько позже рачки погибают, и покровы тела становятся непрозрачными. Кроме того, все наши наблюдения были сделаны при откорме *E. superba* фитопланктоном, и осталось неясным, какова схема изменения степени наполнения пищеварительного тракта при питании другими источниками пищи, такими как детрит и зоопланктон.

Помимо наблюдений за активностью питания рачков в рейсе проведены наблюдения за пищедобывательным поведением рачков в аквариальных условиях и за поведением их скоплений как визуально (с борта судна), так и при помощи эхолота «Кальмар». Наблюдения вели в диапазоне глубин 0—200 и 0—300 м. Дальность посылок брали наименьшую — 0,1—0,5 м/с. На ленте самописца хорошо просматривались скопления на глубинах от 5 до 150 м.

СУТОЧНЫЙ РИТМ ПИТАНИЯ И АКТИВНОСТЬ ПИТАНИЯ РАЧКОВ В СВЯЗИ С ВОЗРАСТОМ И УСЛОВИЯМИ ОТКОРМА

Сравнение *СП* на станциях, сделанных в разное время суток, показало четко выраженный суточный ритм питания (Павлов, 1969). Наиболее активный откорм рачков происходит 2 раза в сутки — в полуденные и полуденные часы (рис. 3).

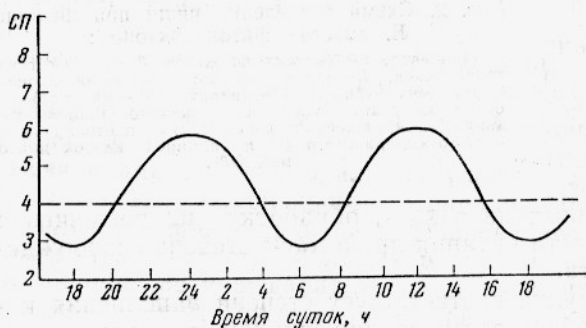


Рис. 3. Схема суточного ритма питания *E. superba*.

При помощи *П* оказалось возможным дать сравнительную оценку активности питания молодых и взрослых рачков. В I районе, по данным В. В. Шевцова и Р. Р. Макарова (1969), популяция рачков на 91% состояла из неполовозрелых особей размером от 27 до 42 мм (М-36). Оценив среднесуточную активность питания рачков в пробах из этого района, можно было судить о пищевой активности молодых неполовозрелых рачков. *ССП* для этого района оказался равным 3,5 (табл. 1). Как видно из табл. 1, среднесуточная активность питания молоди очень низка (*ССП* < 4).

Популяция рачков из II района представлена рачками более старшего возраста. Половозрелые особи (размер от 42 до 60 мм, М-54) со-

ставляли 85% всей популяции в первый период (5—10/II) и 60% во второй период работ в этом районе (Макаров, Шевцов, 1969). В соответствии с этим *ССП* вычислялся нами лишь для первого периода, когда в популяции преобладали рачки старших возрастов. Для вычисления *ССП* было выбрано такое же количество станций, как в первом районе, выполненных приблизительно (± 1 ч) в то же время 6—7/II (в III районе удалось подобрать аналогичную серию из всех тралений, выполненных 1—4/III).

Для II района *ССП* равен 4,4 (см. табл. 1). Среднесуточная активность питания рачков во II районе оказалась достоверно выше, чем в I районе ($P < 0,01$). Эти различия показывают, что половозрелые рачки, многочисленные во II районе, питаются более активно. В некоторой степени это подтверждается и данными, полученными во время наблюдения за суточным ритмом питания в аквариальных условиях. Под наблюдением находилось четыре самки, три самца и один молодой неполовозрелый рачок. *ССП* у самок равнялся соответственно 4,4; 4,6; 4,8; 4,0; у самцов 3,3; 2,9; 2,9 и у молодого рачка — 2,0.

Как видно, показатели активности питания самок близки к показателю *ССП*, вычисленному для рачков из II района и равному 4,4 (см. табл. 1). *ССП* самцов сравнимы с *ССП* для молодежи из I района. Активность питания единственного молодого рачка оказалась очень низкой. Разумеется, данные, полученные во время наблюдений в аквариуме, являются лишь ориентировочными из-за небольшого количества материала. Однако, если судить по тому, что во время наблюдений за рачками в I районе различия в активности питания молодежи и взрослых были отмечены даже визуально (при наблюдениях за содержимым их желудков и кишечника), то опытные данные могут лишней раз подтвердить справедливость заключения относительно более активного питания взрослых рачков.

Из табл. 1 видно, что повышение среднесуточной активности питания рачков во II районе произошло в основном за счет увеличения интенсивности откорма во время дневного максимума активности питания с 3 до 4,5 ($P < 0,01$). Различий в ночном максимуме активности питания не обнаружено.

Условия откорма в обоих районах были приблизительно одинаковыми. На всех станциях, где проведены наблюдения, отмечено цветение. Следовательно, различия в активности питания молодежи и взрослых рачков нельзя отнести за счет разницы в обеспеченности пищей. Очевидно, в обоих случаях корма было достаточно.

Иная картина наблюдалась в III районе. Цветения не было обнаружено ни на одной из станций. Количество фитопланктона не превышало 0,1 мл/м³ (Канаева, 1969). Среднесуточный показатель активности питания рачков, вычисленный для этого района, оказался наиболее

Таблица 1
Активность питания *СП E. superba*
по районам

Время суток ¹ , ч	Районы		
	I (2—3/II)	II (6—7/II)	III (1—4/III)
19	2,8	2,3	3,8
20	3,1	4,0	3,8
23	4,3	4,6	6,6
02	6,4	5,7	6,5
05	3,8	4,0	5,0
Средняя	4,10 ± 0,06	4,0 ± 0,06	5,2
06	2,6	4,3	4,8
12	4,5	4,8	7,7
14	3,3	5,6	5,1
15	3,1	5,6	4,5
17	2,4	3,0	4,5
18	2,7	3,7	3,8
Средняя	3,00 ± 0,07	4,5	4,3
<i>ССП</i>	3,5 ± 0,05	4,4 ± 0,05	5,0

¹ Указано время середины траления.

высоким: $СП$ равен 5,0 (см. табл. 1). Как и во II районе, рачки питались одинаково активно и в полночь, и в полдень.

Популяция в этом районе была представлена в основном рачками того же возраста, что и в I районе, т. е. молодью, поэтому увеличение активности питания рачков в этом районе объясняется, по-видимому, очень малым количеством пищи. Наконец, на нескольких станциях, сделанных к северо-востоку от Оркнейских островов, оказалось такое малое количество фитопланктона, что рачки не могли насытиться. Желудки и кишечника имели минимальное наполнение. Суточный ритм питания проследить не удалось — особи активно питались круглые сутки.

ЗОНА ОТКОРМА

Установление вертикальных границ зоны откорма популяции имеет большое значение для выяснения особенностей микрораспределения и поведения популяции в целом.

Исходя из того, что основная пища *E. superba* в период наших исследований состояла из фитопланктона, можно сразу сказать, что рачки откармливались в верхнем 50-метровом слое, так как именно здесь были обнаружены основные концентрации фитопланктона и *E. superba*. За все время работ на горизонте 0—20 м было выловлено 24,7 т криля, на горизонте до глубины 40 м 15,1 т, а глубже — всего 8 т. Максимальные уловы на этих горизонтах равнялись соответственно 5,0; 3,0 и 1,5 т/ч (Гройсман и др., 1969). Сопоставляя эти данные с данными эхолотирования, можно заключить, что основные концентрации *E. superba* располагались обычно до глубины 50—60 м. На некоторых станциях были зарегистрированы скопления и на большей глубине.

Для того чтобы узнать, в какой части этого основного слоя концентраций *E. superba* происходит откорм, проанализировали 24 улова на станциях, сделанных в часы наибольшей активности питания рачков — в полночь и в полдень. Результаты анализа представлены в табл. 2.

Как оказалось, наиболее активное питание происходит в верхнем 15-метровом слое: $СП=5,5$ (см. табл. 2). Рачки в слое на глубине 15—40 м питаются менее активно: $СП=4,5$ (см. табл. 2). Учитывая, что при подъеме трала рачки могут быть захвачены и в верхнем горизонте, данный показатель, возможно, даже несколько завышен. Это справедливо и для станций, сделанных на глубине более 40 м. Рачки, пойманные в слое на глубине 40—50 м, практически не питаются; $СП=3,0$ (см. табл. 2). Кроме того, были обследованы особи, добытые с глубин 180 и 300 м. Желудки и кишечника этих рачков были абсолютно пусты, гепатопанкреас — бесцветен. Это говорит о том, что они не питались по крайней мере больше двух суток.

При выделении зоны откорма из-за малого числа станций не учитывались возрастные различия рачков и количество корма на станциях. Очевидно, этим обусловлены большие колебания показателя активности питания в слоях на глубине 0—15 и 15—40 м. Можно, однако, видеть, что, если в слое на глубине 0—15 м на всех станциях $СП>4$, то в слое на глубине 15—40 м на двух станциях $СП<4$ и на одной $СП=4$. Во всем слое на глубине 15—40 м $СП<6$.

Большой показатель активности питания был зарегистрирован на 99 и 100-й станциях (см. табл. 2). На глубинах 37 и 35 м $СП$ был равен соответственно 5,7 и 5,5. Траление на этих станциях велось по записям эхолота, но улова практически не было. На первой из станций было добыто всего несколько килограммов, на второй — около 100 кг

Активность питания *СП* *E. superba* в различных слоях воды

Номер станции	Время траления	Средняя глубина траления, м	<i>СП</i>
<i>Слой 0—15 м</i>			
79	01 ч 30 мин—02 ч 35 мин	13	6,4
105	10 ч 40 мин—12 ч 30 мин	5	4,8
106	13 ч 30 мин—14 ч 55 мин	5	5,6
107	21 ч 45 мин—22 ч 45 мин	5	4,6
110	23 ч 00 мин—23 ч 55 мин	7	4,5
111	01 ч 30 мин—02 ч 20 мин	7	5,0
115	11 ч 00 мин—12 ч 00 мин	5	4,5
117а	01 ч 40 мин—02 ч 03 мин	5	4,5
123	23 ч 30 мин—00 ч 20 мин	5	7,7
128	22 ч 30 мин—23 ч 30 мин	11	6,9
129	01 ч 00 мин—02 ч 00 мин	15	6,5
132	23 ч 20 мин—00 ч 15 мин	15	5,7
	Средняя для всего слоя		5,5±0,05
<i>Слой 15—40 м</i>			
82	11 ч 20 мин—12 ч 40 мин	34	4,5
83	13 ч 20 мин—13 ч 55 мин	23	3,3
99	12 ч 00 мин—12 ч 40 мин	37	5,7
100	13 ч 30 мин—14 ч 30 мин	35	5,5
107	01 ч 05 мин—02 ч 10 мин	20	5,4
112	00 ч 00 мин—01 ч 05 мин	20	4,0
113	01 ч 40 мин—02 ч 40 мин	30	3,5
	Средняя для всего слоя		4,5±0,06
<i>Слой 40—60 м</i>			
94	22 ч 20 мин—23 ч 35 мин	50	2,7
95	00 ч 20 мин—01 ч 10 мин	40	3,2
117	21 ч 08 мин—22 ч 45 мин	50	3,1
122а	23 ч 00 мин—24 ч 00 мин	45	2,9
122б	01 ч 00 мин—02 ч 35 мин	55	3,2
	Средняя для всего слоя		3,00±0,07

рачков. И в том и в другом случае все рачки были, по-видимому, захвачены гораздо выше — при подъеме трала.

Только на одной станции удалось исследовать активность питания рачков одновременно на разных горизонтах. Станция была сделана в 2 ч ночи. Одновременно с тралением на глубине 25—35 м были пойманы рачки у поверхности сетью Джеди. У рачков, пойманных на поверхности, *СП*=4,6, а у рачков, пойманных на глубине, *СП*=3,5.

Это дает основание считать, что нижняя граница зоны откорма проходит где-то на глубине от 15 до 40 м. Возможно, естественной границей зоны откорма является слой скачка температуры, который, по данным А. А. Елизарова (1969), в часы интенсивного откорма залегает в среднем на глубине 25 м. Наибольшие концентрации фитопланктона были обнаружены именно в этом слое (Канаева, 1969).

В связи с этим зоной откорма *E. superba* можно считать слой на глубине 0—25 м.

СВЯЗ СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ *E. SUPERBA* С ПИТАНИЕМ

Основные концентрации молодежи и взрослой *E. superba* находятся круглосуточно в верхнем 50-метровом слое (Magg, 1962). Особенно большие концентрации, по данным ловов сетью, наблюдаются в верх-

нем 5-метровом слое ночью. Днем рачки рассеиваются по вертикали, опускаясь иногда до глубины 100 м, но чаще они держатся на глубине 40—80 м.

Дж. Марр не обнаружил четкого ритма вертикальных миграций и считает, что уменьшение количества *E. superba* в поверхностном слое днем может объясняться ускользанием рачков от сетей. Диапазон вертикальных миграций кривля не превышает, по Дж. Марру, 50 м.

В нашем рейсе все основные уловы *E. superba* как днем, так и ночью

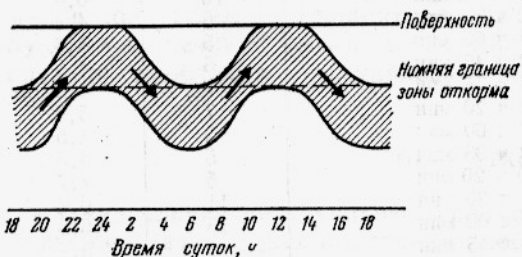


Рис. 4. Схема вертикальных перемещений скоплений *E. superba* в зону откорма. Стрелками показано направление миграций.

были взяты на глубине до 60 м, что подтверждает выводы Дж. Марра о поверхностном существовании популяции *E. superba*. По данным В. В. Шевцова и Р. Р. Макарова (1969), основанным на изучении эхограмм, вертикальные миграции *E. superba* охватывают диапазон глубин от 0 до 70 м.

По данным, полученным при помощи эхолота, подъем скоплений *E. superba* может

происходить не только ночью, но и в полдень.

Основываясь на данных Дж. Марра и материалах, полученных эхолотированием, можно предложить общую схему суточных вертикальных миграций *E. superba* (рис. 4), которая не дает представлений о количестве *E. superba* в скоплениях, а показывает лишь характер перемещений скоплений, если они есть. В каждом конкретном случае действительное вертикальное распределение может сильно отличаться от представленного в схеме. Однако здесь важна закономерность в перемещении скоплений, периодичность которого равна 12 ч.

Попытаемся выяснить, чем обусловлено отличие полученной для *E. superba* схемы вертикальных перемещений от общеизвестной схемы вертикальных миграций планктонных организмов и какова причина выхода рачков на поверхность.

Установлено, что верхний 25-метровый слой является зоной откорма *E. superba*. При наблюдениях за суточным ритмом питания рачков мы одновременно следили за поведением скоплений, регистрируемых эхолотом, снимая показания сразу же после поимки рачков для анализа их питания. В качестве примера приведем наблюдение, сделанное 2—3 февраля в I районе.

Записи, характерные для скоплений *E. superba*, появились после полудня, но были очень редки. Рачки находились на глубине от 20 до 70 м. Так продолжалось до 20 ч. Начиная с 20 ч, скопления регистрировались на глубине 10—40 м. В это время был отмечен характерный рисунок записей. Регистрируемое скопление начинало записываться на глубине 10—40 м, и через 5—10 мин запись переходила на десятиметровую отметку. Скопления перемещались в зону откорма. В это время было отмечено появление в желудках рачков свежей пищи. Рачки начинали питаться. После 20 ч регистрируемые скопления наблюдались на глубине менее 40 м, записи в это время шли нечеткие, с размытыми краями. По кромке эхоленты скопления писались в виде сплошной размытой полосы, на фоне которой иногда регистрировались более плотные скопления. Такой характер записи сохранялся до 3 ч утра. Начиная с 21 ч, активность питания все время увеличивалась до 2 ч ночи. С 3 ч активность питания упала, и скопления переместились из зоны

откорма в более глубокие слои. Желудки и кишечники были наполнены свежей пищей. Рачки заканчивали откорм. Характер записей изменился: они стали более четкими. Скопления записывались в виде полос с наклоном. Некоторые скопления наблюдались на глубине 50—70 м. К 6 ч утра большая часть скоплений находилась на глубине 30—50 м. Отдельные скопления были зарегистрированы на глубине более 100 м.

Во время второго полуденного пика питания только часть скоплений поднималась в зону откорма до глубины 10—20 м. Значительное количество скоплений оставалось на глубине 40—60 м. Активность питания на этих станциях в полдень была гораздо ниже, чем в полночь. Создается впечатление, что рачки из этого района в период полуденного максимума активности питания лишь докармливаются.

Мало вероятно, что обнаруженный у *E. superba* ритм питания постоянен на протяжении всей жизни рачков. Небольшая активность питания в полдень у рачков из этого района, где преобладала молодежь, возможно, свидетельствует о том, что более молодые особи питаются вообще только в ночное время. В таком случае дневной подъем скоплений не должен быть выражен. И действительно, по Ф. Фрэйзеру (Fraser, 1936), рачки на стадиях калиптопис и младших фурцилий совершают миграции с амплитудой до 750 м. Правда, Дж. Марр поставил под сомнение выводы Ф. Фрэйзера. Однако, если выводы Ф. Фрэйзера верны, то при такой амплитуде вертикальных миграций трудно предположить наличие полуденного подъема. Изменение суточной ритмики питания должно происходить, по-видимому, параллельно изменению пищевых потребностей рачков.

По данным В. В. Шевцова и Р. Р. Макарова, слой, в котором происходят вертикальные перемещения скоплений, в I районе лежит на глубине 15—120, во II на глубине 10—80 и в III — на глубине 0—70 м. Авторы выделяют два слоя: верхний и нижний; мы даем верхнюю границу первого и нижнюю границу второго слоя. Если учесть, что основные концентрации рачков сосредоточены в верхнем слое и что глубина именно этого слоя в большей степени подвержена суточным колебаниям, то диапазон, в котором происходят вертикальные перемещения скоплений, в действительности еще меньше, а различия по районам более заметны.

В табл. 3 показаны среднесуточная активность питания *E. superba* по районам и диапазон вертикальных перемещений рачков в дни, когда проводилось наблюдение за активностью питания.

Таблица 3
Характеристика питания и поведения *E. superba* в трех исследованных районах

Показатели	Районы		
	I	II	III
Цветение	Есть	Есть	Нет
Возрастной состав, %			
молодь	90	20	90
взрослые	10	80	10
ССП	3,5	4,4	5,0
Диапазон миграций, м	60	40	20
Продолжительность существования пятен, ч	—	5,7	4,0

Хотя количественная оценка интенсивности вертикальных перемещений не может быть дана, ясно, что во II и III районах интенсивность их меньше и что интенсивность вертикальных миграций уменьшается с увеличением активности питания.

В III районе диапазон вертикальных миграций настолько мал, что рачки круглосуточно находятся в зоне откорма.

По данным А. А. Елизарова (1969), средняя амплитуда глубины залегания слоя скачка с февраля по март постепенно уменьшается с 55 до 35 м. Следовательно, в I районе глубина залегания слоя скачка больше, чем во II и III. Возможно, снижение интенсивности миграции во II и III районах частично связано с более высоким положением слоя скачка в этих районах, но лишь частично, так как амплитуда вертикальных миграций снижается от I района к III на 40 м, а амплитуда колебаний слоя скачка — на 20 м.

Совпадение суточных ритмов питания рачков и подхода их скоплений к поверхности, а также уменьшение интенсивности вертикальных перемещений на станциях, где активность питания велика, вряд ли случайно. По нашему мнению, рачки поднимаются именно для откорма. Доказательством тому служит и нечеткость ритмов вертикальных перемещений *E. superba*, которую отметил еще Дж. Марр (1962).

По-видимому, время откорма тесно связано с количеством пищи. Чем больше фитопланктона, тем быстрее рачки наедаются и тем раньше покидают зону откорма. Малое количество пищи или большие потребности в ней одинаково приводят к увеличению продолжительности пребывания рачков в зоне откорма, и интенсивность вертикальных перемещений уменьшается. В этом отношении показательны станции, сделанные 19 февраля, когда в сетных пробах фитопланктон не был обнаружен. Корма было мало, и рачки круглосуточно находились вблизи поверхности (0—15 м). Это же справедливо для большинства станций III района.

СУТОЧНЫЙ РИТМ В ОБРАЗОВАНИИ СКОПЛЕНИЙ — «ПЯТЕН» — И ЕГО СВЯЗЬ С РИТМОМ ПИТАНИЯ

Дж. Марр неоднократно подчеркивал целостность и неделимость пятен. Однако наблюдения, проведенные нашей экспедицией, показали, что эта неделимость относительна. Вероятно, всем участникам экспедиции приходилось наблюдать слияние двух или нескольких пятен в одно. Ю. Ю. Марти так описывает это явление. «Рано утром еще до восхода солнца, можно было заметить вблизи поверхности небольшие ройки — стайки крыля, диаметр которых часто не превышал даже полуметра. Количество таких стаяк быстро увеличивалось, они соединялись вместе, образовывали хорошо заметные полосы — ленты» (Марти, 1969, с. 324).

По наблюдениям К. В. Шуста, утром пятна были, как правило, небольших размеров — от 0,5 до 10 м в диаметре. К 9—10 ч их диаметры увеличивались до 10×15—30×100 м (Шуст, 1969). Однако, если слияние пятен *E. superba* можно было наблюдать довольно часто, то распадение их удалось наблюдать, по-видимому, только К. В. Шусту в районе о-ва Южная Георгия: «...у большого «пятна» постепенно изменялись очертания, оно тускнело и к 11—12 ч исчезало. Отдельные небольшие «пятна» оставались значительно дольше» (Шуст, 1969, с. 227). Эти отдельные небольшие пятна появились, очевидно, в результате дробления большого пятна.

До какой степени происходит дробление днем, установить невозможно. Ночью при наблюдении с палубы за освещенной поверхностью воды можно видеть отдельных рачков, плавающих у борта. Иногда наблюдаются довольно значительные их концентрации. По данным Ю. А. Михайловского (1969), изучавшего реакцию рачков на свет, на

одном квадратном метре может находиться от 2—3 до 40—50 экземпляров, что в несколько раз меньше плотности рачков в пятнах. По наблюдениям аквалангистов, плотность рачков в пятне — от 50 до 80 экземпляров на 1 дм³ (Рагулин, 1969). По данным Дж. Марра, рачки в пятне могут находиться на расстоянии $\frac{2}{3}$ дюйма друг от друга. На станции, где была отмечена плотность 40—50 экземпляров в 1 м³, вечером наблюдали пятна. Очевидно, этот рассеянный криль представлял собой рассредоточенные пятна. О большом количестве рассеяного криля в поверхностных слоях свидетельствует резкое увеличение числа попаданий отдельных рачков в сети Джеди в ночных уловах. Нам удавалось при помощи небольшого сачка нецельно вылавливать с поверхности отдельных рачков ночью. Б. Иванов (1969) неоднократно наблюдал рассеянного криля благодаря его свечению. Большую уловистость сетей разного диаметра в ночное время отмечает Дж. Марр (1962).

Совершенно очевидно, что наблюдаемые днем пятна ночью могут полностью рассредоточиваться. Попытаемся понять, какова причина распада пятен. Как правило, пятна, наблюдавшиеся в нашем рейсе, появлялись с утра и исчезали к полудню, снова возникая во второй половине дня. Однако иногда пятна на поверхности были видны с рассвета до темноты. По данным К. В. Шуста, пятна у Южных Оркнейских островов встречались как в утренние, так и вечерние часы. На одной из станций к востоку от Южных Оркнейских островов пятна отмечались круглые сутки. Аналогичные данные о появлении пятен у поверхности приводят Осава и др. (Osawa et al., 1968) по материалам наблюдений в декабре — январе. Они сообщают, что 75,3% встреченных пятен наблюдались при освещенности от 1000 до 10 000 лк, что соответствовало времени суток с 3 до 8 и с 16 до 20 ч 30 мин. Между 10 и 14 ч пятен не наблюдалось. Эти авторы считают, что ночью пятна не позволяет обнаружить темнота. К. В. Шуст также обратил внимание на то, что появление пятен у поверхности связано с освещенностью. По его данным, в 13 случаях пятна были обнаружены при полной облачности и только в четырех случаях при облачности 5—7 баллов. В ясную погоду пятна вообще не встречались. Об этом же, по словам Марра, сообщают и китобои. В нашем рейсе в ночное время пятна не наблюдались. Однако в одном из последующих рейсов пятна были обнаружены и в ночное время (Иванов, 1969). Пятна обнаруживаются по их свечению в полной темноте. Однако, если учесть, что ночью пятна рассредоточиваются, обнаружить их в полночь шансов столько же, сколько в полдень (если не меньше). Исходя из этого, по данным К. В. Шуста (1969), К. Осава и др. (1968), мы построили график встречаемости пятен в зависимости от времени суток. Если допущение о наличии пятен в полночь правильно, то появление скоплений у поверхности имеет определенный суточный ритм (рис. 5), который невозможно объяснить суточными изменениями освещенности.

Аквариальные наблюдения Ю. А. Михайловского (1969) и наблюдения Г. Д. Петушкова (1969) показали, что *E. superba* избегает яркого света. В таком случае можно было бы думать, что исчезновение пятен в полдень даже в пасмурную погоду и отсутствие их в поверхностных слоях в солнечные дни объясняется увеличением освещенности. Очевидно, общая тенденция ухода *E. superba* на глубину при увеличении освещенности существует, однако есть основание считать, что в полдень, как и в полночь, уменьшение количества пятен связано с их рассредоточением во время питания.

Обращает внимание сходство ритмов питания и образования пятен. В часы наиболее активного питания количество пятен резко умень-

шается. Механизм этого явления можно понять из способа добывания пищи рачками.

Во время фильтрации возникает дополнительный пищевой ток воды, направление которого обратно току воды, возбуждаемому плеоподами при плавании. Создаются две силы, действующие на тело рачка в разном направлении и приложенные к разным точкам. Результатом их совместного действия является разворот рачка в вертикальной плоскости, поэтому рачок во время фильтрации занимает наклонное

положение. Скорость плавания в таком положении значительно замедляется (Павлов, 1971).

Время фильтрации отдельных рачков различно, что связано с индивидуальными особенностями рачка и с различиями концентраций фитопланктона в месте фильтрации каждого рачка, поэтому скорости плавания рачков сильно различаются. В результате этого согласованность в движении рачков снижается и структура пятна нарушается. Пятно начинает распадаться. Очевидно, рачки, питающиеся наиболее активно, постепенно покидают пятно. Это подтверждается и наблюдениями аквалангистов, которые отмечают, что в центре пятен плотность рачков, как правило, больше, чем по краям, и что пятно не имеет формы правильной линзы, а часто представляет собой усеченный конус, направленный вершиной вниз. В нижней части конуса ориентация рачков относительно друг друга нарушена. В одном из двух наблюдений аквалангистов за пятнами *E. superba* была отмечена конусообразность, а в другом — нет, и именно в этом последнем случае реакция рачков на аквалангистов была наиболее сильной (Рагулин, 1969).

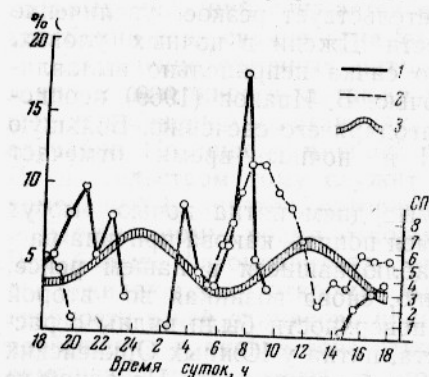


Рис. 5. Встречаемость пятен по времени суток (в %) и суточный ритм питания *E. superba*:

1 — по данным К. Осавы (Osawa et al., 1968); 2 — по данным К. В. Шуста (1969); 3 — кривая суточного ритма питания (наши данные).

По наблюдениям в аквариуме, одиночные рачки почти не реагируют на приближение к ним предмета и лишь в редких случаях делают бросок в сторону, т. е. очень инертны. Очевидно, в нижней части конуса пятен находятся особи, начавшие питаться и оставляющие скопление.

Однако в часы наиболее активного питания криля можно наблюдать иногда пятна. По-видимому, пятна распадаются полностью лишь в том случае, когда все находящиеся в нем рачки активно питаются. С увеличением активности питания все большая часть рачков покидает пятно. Совершенно очевидно, что степень накормленности отдельных особей в пятне может быть различной, поэтому одна часть рачков может начать питаться раньше и раньше вернуться в пятно, а другая — позже. Кроме того, некоторые рачки, возможно, будут питаться лишь в следующей суточной фазе. Именно такие рачки и составляют основу пятен, наблюдающихся круглосуточно.

По окончании питания рачки начинают концентрироваться, либо собираясь сначала в небольшие пятна, которые затем сливаются, либо сразу входя в находящееся поблизости большое пятно.

При отсутствии фитопланктона образования пятен может и не произойти. Так, 18 февраля в районе станции 142, где фитопланктон в сетных пробах отсутствовал, видимых пятен не обнаруживалось, хотя рассредоточенный криль регистрировался эхолотом в течение су-

ток на глубине 10—20 м. Вертикальные перемещения его отмечены не были. Такая же картина наблюдалась и 19 февраля. Очевидно, из-за отсутствия достаточного количества корма рачки не успевали наедаться и образования пятен не происходило. Уловы на этих станциях не превышали 300 кг. Только 20 февраля, когда корабль снова попал в зону развития фитопланктона, появились пятна.

Продолжительность существования пятен в районах цветения почти на 2 ч больше, чем в районах, где его нет (см. табл. 3).

Нельзя утверждать, что рачки, находящиеся в пятнах, совсем не питаются, можно лишь говорить о сильном снижении активности питания. Возможности питания в пятне сильно ограничены, так как в объеме воды, занятом пятном, даже при малой активности питания рачков выедание пищевых объектов будет практически полным. Очевидно, и при захвате пищи путем фильтрации в условиях большого количества корма может произойти лишь нарушение структуры — пятно расплывется, сохранив все же какое-то подобие целостности. Это может произойти при условии, что время каждого акта фильтрации будет значительно короче времени, которое рачок тратит на то, чтобы двигаться вместе со стаей.

Наши выводы о том, что рачки в пятнах либо совсем не питаются, либо активность их питания очень мала, подтвердились последними данными, полученными В. И. Латогурским (1972), который обследовал наполнение желудков у рачков из скоплений разной степени устойчивости. Рачки в устойчивых скоплениях имеют и максимальное наполнение желудков. Рачки из неустойчивых скоплений имеют меньший балл наполнения. В рассеянных скоплениях преобладают рачки с минимальным наполнением желудков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С практической точки зрения очень важно установление связи ритма питания с ритмом в образовании скоплений. При прогнозировании, поиске и облове скоплений необходимо учитывать условия откорма; с этим связана длительность существования пятен в течение суток и сама возможность образования пятен.

Наиболее рентабельным считается облов поверхностных пятен, поэтому дальнейшее исследование количественных сторон связи питания *E. superba* с вертикальными миграциями и образованием скоплений позволит повысить эффективность промысла этого рачка. Поиск *E. superba* промысловыми судами осуществляется в основном при помощи эхолота. Однако рассеянные скопления плохо регистрируются эхолотом. Поэтому при поиске промысловых скоплений необходимо учитывать возможность рассеянного состояния скоплений в зоне откорма, так как отсутствие записей еще не говорит об отсутствии скоплений, и судно может пройти мимо богатых концентраций этого рачка. Ритмику питания необходимо учитывать и при облове уже обнаруженных скоплений.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Гройсман М. Я., Карпенко Э. Л. и Степанов Г. Н. Опытный лов криля в море Скотия. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 275—282.
Елизаров А. А. О гидрологических условиях в море Скотия в феврале — марте. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 63—72.
Иванов Б. Г. О свечении антарктического криля (*Euphausia superba* Dana). — «Океанология», 1969, т. 9, вып. 3, с. 505—506.
Канаева И. П. О количественном распределении планктона в море Скотия и прилегающих районах. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 167—175.

- Лятогурский В. И. Об образовании поверхностных скоплений *Euphausia superba* Dana. — «Труды АтлантНИРО», 1972, т. 42, с. 126—132.
- Мартн Ю. Ю. Основные итоги океанологических и научно-промысловых исследований в море Скотия и сопредельных районах. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 317—328.
- Михайловский Ю. А. Наблюдение за крилем в зоне искусственного освещения. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 242—244.
- Некоторые биоокеанологические предпосылки поиска криля. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 245—247. Авт.: И. К. Авилов, А. А. Елизаров, И. П. Канаева, Г. Н. Лавров.
- Павлов В. Я. Питание криля и некоторые особенности его поведения. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 206—221.
- Павлов В. Я. К физиологии питания *Euphausia superba* Dana. — ДАН СССР, 1971, т. 196, № 6, с. 1477—1480.
- Петушков Г. Д. Поведение криля в световых и электрических полях. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 239—241.
- Рагулин А. Г. Подводные наблюдения за крилем. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 230—233.
- Шевцов В. В., Макаров Р. Р. К биологии антарктического криля. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 176—205.
- Шуст К. В. Визуальные наблюдения за крилем с борта судна «Академик Книпович». — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 222—229.
- Fraser F. C. On the development and distribution of the young stages of krill (*Euphausia superba*). Disc. Rep., vol. 14, 1936, pp. 1—192.
- Marr J. W. S. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). Disc. Rep. 32, 1962, pp. 1—444.
- Osawa K., Yamada T., Kira M., Shimizu T. Observations of patches of *Euphausia superba*. Rep. Third Annt. Exped., 1964—1965, of the T. S. Umitaca maru. (Series № 5), 1968.

On the nature of the relationship between the feeding habits and certain peculiarities of the behaviour in *Euphausia superba* Dana

V. Ya. Pavlov

SUMMARY

The feeding habits and diurnal cycle of vertical migrations of *E. superba* are investigated. They feed on phytoplankton in the upper 0—25 m layer. A distinctly pronounced diurnal cycle with two peaks is observed in feeding. *E. superba* move to the upper layer prior to the afternoon and mid-night. In the period of active feeding the swarms are dispersed due to alterations in the pattern of movement. Specimens which finished feeding gather in swarms again. The intensity of vertical migrations and their duration are associated with the availability of food.