

## СЕЛЕКТИВНОСТЬ ПИТАНИЯ КОПЕПОД РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП МИКРОВОДОРОСЛЯМИ

А. Н. Ханайченко, Л. О. Аганесова, В. С. Муханов, Е. Г. Сахонь, Т. В. Рауэн

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, РФ,  
a.khanaychenko@gmail.com

Экспериментальные исследования питания копепод *Calanipeda aquaedulcis*, *Arctodiaptomus salinus*, *Acartia tonsa* и *Oithona davisae* смесью из 5 видов микроводорослей сем. Dinophyceae, Prymnesiophyceae, Prasinophyceae, Cryptophyceae (ESD 4.7 – 9.5 мкм) выявили значимые видоспецифичные различия их селективности. Отличительной особенностью *O. davisae* являлась достоверная положительная избирательность по отношению к криптофитовым и отрицательная – по отношению к остальным микроводорослям.

**Ключевые слова:** копеподы, питание, микроводоросли, селективность

Копеподы являются основным звеном в пищевой цепи между фитопланктоном и рыбами и наиболее эффективным кормом, обеспечивающим правильное развитие личинок рыб, как в естественных условиях, так и в условиях аквакультуры.

В отделе аквакультуры и морской фармакологии ИМБИ проводят исследования с моновидовыми культурами 4 убикивтных видов копепод из разных экологических групп: Calanoida – *Calanipeda aquaedulcis* (Kritsch, 1873), *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885), *Acartia tonsa* (Dana, 1984); и Cyclopoida – *Oithona davisae* (Ferrari & Orsi, 1984). Первые два вида – важный компонент пищевых цепей разнообразных водоемов с солёностью от 0,1 до 40‰ [1]. *A. salinus* может населять и временные пересыхающие водоёмы благодаря наличию в жизненном цикле диапаузирующих яиц. Популяции этих видов могут конкурировать в водоёмах [2]. Последние два вида – вселенцы, распространившиеся в последние десятилетия в прибрежных черноморских водах; входят в состав летнего прибрежного планктонного комплекса [3, 4]. В отличие от *A. salinus*, *C. aquaedulcis* и *O. davisae*, откладывающих яйца в яйцевые мешки, *A. tonsa* выметывает яйца непосредственно в воду. *C. aquaedulcis* относят к типичным фильтраторам [5], *A. salinus* и *A. tonsa* присущи как фильтрационный, так и хищный тип питания [6, 7, 8], *O. davisae* считают засадным хищником [8].

Питание копепод в природных условиях складывается из многих компонентов. Воспроизводство копепод в искусственных условиях происходит исключительно при питании микроводорослями, хемотаксономические характеристики и фазы роста которых влияют на продукционные характеристики копепод [9, 10]. Однако проблема селективности питания копепод микроводорослями изучена слабо, опубликованные данные противоречивы: одни свидетельствуют о способности копепод селективно поглощать пищевые частицы, используя хеморецепцию [11], другие отвергают способность того же вида к избирательному питанию [12].

Сравнительное исследование селективности питания важно не только для оптимизации условий культивирования, но и для выявления особенностей функционирования популяций копепод разных экологических групп в природных условиях. Целью нашей работы было изучение особенностей питания копепод разных экологических групп многовидовой смесью жгутиковых фотосинтетических микроводорослей, имеющих сходную форму и размеры клеток, оптимальные для питания

всех тестируемых копепод, что позволит ответить, существует ли избирательность в их питании и каковы пищевые предпочтения каждого из исследованных видов копепод.

Для экспериментальной оценки селективности питания отбирали активных самок из моновидовых культур копепод, которые в течение недели до начала эксперимента были адаптированы к питанию смесью микроводорослей. Смесью состояла из пяти видов жгутиковых фотосинтезирующих микроводорослей (монокультуры в экспоненциальной фазе роста), овоидной формы, в размерном диапазоне ESD (эквивалентного сферического диаметра) 4.7 – 9.5 мкм, относящихся к широко распространенным в естественных условиях таксономическим группам – Dinophyceae: *Prorocentrum minimum* ((Pavillard) J. Schiller, 1933) (далее PRO, ESD 9.4 мкм), Prymnesiophyceae: *Isochrysis galbana* (Parke, 1949) (ISO, ESD 4.7 мкм), Prasinophyceae: *Tetraselmis suecica* ((Kylin) Butcher 1959) (TET, ESD 6.2 мкм), Cryptophyceae: *Rhodomonas salina* ((Wislouch) Hill & Wetherbee 1989) (RHO, ESD 8.0 мкм) и клона IBSS-Cr54 (Cr54, ESD 9.5 мкм), культивируемых на стандартной среде Уолна.

Концентрации микроводорослей в экспериментальных сосудах находились в диапазоне  $2 \times 10^4 - 6 \times 10^3$  кл мл<sup>-1</sup>; плотность копепод составляла от 0.25 (*A. salinus*) до 1.12 экз. мл<sup>-1</sup> (*O. davisae*). Опыты проводили по методу оценки изменения концентрации пищи в процессе выедания ее копеподами [13] в течение 24 ч при температуре 21±1°C. Каждый вариант сочетания вида копепод и 5 микроводорослей (в объеме среды 25 мл), а также контрольные сосуды, содержавшие такую же концентрацию и пропорцию клеток микроводорослей без копепод, имел 3 повторности.

Определение концентрации микроводорослей в среде, их атаксономические (пигментный состав) и аллометрические (ESD, мкм) характеристики определяли методом проточной цитометрии (Cytomics<sup>TM</sup> FC 500) [14]. Скорости фильтрации (осветления среды) и потребления пищи рассчитывали по разнице начальных и конечных концентраций клеток микроводорослей в экспериментальных и контрольных сосудах по формуле [15] согласно собственной модификации [14]. Селективность питания копепод в смеси микроводорослей оценивали, используя индекс селективности  $E_i^*$  [16]:

, где  $n$  – общее количество видов жертв,  $W_i$  – коэффициент селективности:

$$E_i^* = \frac{W_i - (1/n)}{W_i + (1/n)}, \text{ где } G_i - \text{количество жертв вида, потребленного животным (кл экз}^{-1} \text{сут}^{-1}), \text{ а } X_i - \text{концентрация жертв вида в среде.}$$

$$W_i = \frac{G_i / X_i}{\sum (G_i / X_i)}$$

Цифровые фотографии самок копепод получали при увеличении  $\times 40$  микроскопом Nikon Eclipse, измерения и статистическую обработку проводили с помощью стандартных программ Image J 1.42q и Excel.

Скорость фильтрации самок самого крупного из изученных видов, *A. salinus* (средняя длина просомы, PL=991 мкм), варьировала в пределах 3.2 – 6.3 мл экз<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup> для ISO, PRO и Cr54; скорость потребления клеток микроводорослей возрастала от 1.6 -  $1.7 \times 10^3$  (PRO и Cr54) до  $5.7 \times 10^4$  кл экз<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup> (ISO). Положительную избирательность *A. salinus* проявлял только по отношению к ISO и PRO (индексы селективности  $E_i^*$  0.30 - 0.32), отфильтровывал клетки Cr54 пропорционально их концентрации в среде ( $E_i^* 0.08$ ) и абсолютно избегал (-1) клетки TET и RHO.

У *C. aquaedulcis*, несмотря на меньшие размерно-весовые характеристики (PL=726 мкм), обнаружены более широкий диапазон и более высокие значения скорости фильтрации (3.3 – 10.8 мл экз<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>), и, соответственно, более высокие скорости потребления клеток от  $1.8 \times 10^4$  (TET) до  $6 \times 10^4$  (ISO) кл экз<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>. Для ISO, PRO и Cr54 получены невысокие положительные значения  $E_i^*$  (0.15 - 0.22), для TET – отрица-

тельные (-0.22), и абсолютное избегание (-1) определено для клеток RHO.

Предельные скорости фильтрации идентичной смеси микроводорослей копеподами *A. tonsa* (PL=726 мкм) значимо ниже, чем у сопоставимой по размерным характеристикам *C. aquaedulcis*, но сходны с *A. salinus*, 3.7 – 7.0 мл экз<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>. В отличие от первых двух видов копепод, самки *A. tonsa* питались всеми видами микроводорослей. Скорость потребления клеток TET была минимальной ( $4.5 \times 10^3$  кл экз<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>), ISO – максимальной ( $4.9 \times 10^4$ ). Незначительную селективность *A. tonsa* проявляла только по отношению к клеткам PRO и Cr54 ( $E_i^*$  0.16 – 0.17), и отфильтровывала ISO и RHO практически пропорционально концентрации их клеток в среде ( $E_i^*$  +0.08 и -0.07, соответственно). Несмотря на очевидную эврифагию, акарция проявляла высокую степень избегания по отношению к клеткам TET ( $E_i^*$  -0.7).

Скорость осветления среды самками мелкоразмерной *O. davisae* (PL=272 мкм) не превышала 1.1 мл экз<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>, они проявляли максимальную степень избегания ( $E_i^*$  -1) по отношению к клеткам ISO, TET и PRO, и избирательно отлавливали только криптофитовые микроводоросли ( $E_i^*$  + 0.36 + 0.48), скорость потребления клеток RHO составила  $1.3 \times 10^4$ , а Cr54 -  $0.83 \times 10^4$  кл экз<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>.

Показано, что генеративная продукция каланоид значительно снижается при питании самок зелёными микроводорослями, у которых практически отсутствуют высоконасыщенные жирные кислоты [9, 10]. Негативная селективность самками копепод зелёных микроводорослей *T. suecica* и позитивная избирательность ими *P. minimum*, *I. galbana* и Cr54 косвенно свидетельствует о том, что они могут селекционировать пищевые частицы по биохимическому составу. Избегание *R. salina*, по-видимому, связано с особенностью клеток, свойственной этому виду, терять способность к подвижности в стрессовых условиях (смена среды во время эксперимента).

Выявленные видоспецифичные особенности селективности питания копепод свидетельствуют о том, что в процессе «отбора» пищевых частиц играют роль не только их размерно-морфологические характеристики, но, вероятнее всего, и хеморецепторная оценка пищи, которая может отличаться у разных видов копепод. Так, в пищевом поведении типичного фитофага-фильтратора *C. aquaedulcis* не обнаружено значительной избирательности, но выявлена способность к потреблению избыточного количества пищи (которая, очевидно, не может быть эффективно ассимилирована), что, вероятно, даёт возможность эффективно осваивать вспышки «цветения» микроводорослей в природных условиях. Напротив, *A. salinus* со смешанным типом питания достаточно активно селекционирует клетки разных видов. Питание *A. tonsa* характеризует типичного эврифага в отсутствии предпочитаемой им животной пищи [8]. В отличие от каланоидной *A. tonsa*, хищная циклопоидная копепода *O. davisae* избирательно охотится за криптофитовыми микроводорослями. Эти существенные различия между двумя видами-вселенцами, сосуществующими в прибрежном теплолюбивом планктонном сообществе, позволяют предположить, что они не конкурируют между собой за пищевой ресурс микроводорослей из сем. Dynophyceae, Prasinophyceae и Prymnesiophyceae.

1. Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A. *Calanipeda aquaedulcis* and *Arctodiaptomus salinus* are exceptionally euryhaline osmoconformers: evidence from mortality, oxygen consumption, and mass density patterns // *Marine Ecology Progress Series*. 2012. 470. P. 15–29.
2. Micklin P., Aladin N., Plotnikov I. (Eds.). *The Aral Sea: The Devastation and Partial Rehabilitation of a Great Lake*. 2013. Vol. 10178. Springer Science & Business Media.
3. Gubanova A.D. Occurrence of *Acartia tonsa* Dana in the Black Sea. Was it introduced from the Metiterranean? // *Mediterranean Mar. Sci*. 2000. Vol.1. №1. P. 105-109.

4. Altukhov D., Gubanov A., Mukhanov V. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts. *Marine Ecology*. 2014. Vol. 35 №1. P. 28–34.
5. Brucet S., Compte J., Boix D. et al. Feeding of nauplii, copepodites and adults of *Calanipeda aquaedulcis* (Calanoida) in Mediterranean salt marshes. // *Marine Ecology Progress Series*. 2008. Vol. 355. P. 183-191.
6. Lapesa S., Snell T. W., Fields D. M., Serra M. Selective feeding of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) on co-occurring sibling rotifer species. *Freshwater Biology*. 2004. Vol. 49 №8. P.1053-1061.
7. Tolomeyev A.P. Phytoplankton diet of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) in Lake Shira (Khakasia). *Aquatic Ecology*. 2002. Vol. 36. P. 229–234.
8. Kiørboe T., Andersen A., Langlois V. J. et al. Mechanisms and feasibility of prey capture in ambush-feeding zooplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 106. №30. P 12394-12399.
9. Ханайченко А.Н. Влияние микроводорослевой диеты на характеристики воспроизводства копепод // *Экология моря*. 1999. Вып. 49. С. 56-61.
10. Аганесова Л.О. Репродуктивные характеристики самок копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при питании микроводорослями разных систематических групп // *Морской экологический журнал*. 2011. Отд. вып. №2. С. 7 -10.
11. Poulet S. A., Marsot, P. Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea) // *Science*. 1978. Vol. 200. №4348. P.1403-1405
12. Turner J. T., Tester P. A. Zooplankton feeding ecology: nonselective grazing by the copepods *Acartia tonsa* Dana, *Centropages velificatus* De Oliveira, and *Eucalanus pileatus* Giesbrecht in the plume of the Mississippi River. // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1989. Vol. 126. №1. P. 21-43.
13. Gifford D.J. Consumption of protozoa by copepods feeding on natural microplankton assemblages. In: Kemp PF, Sherr BF, Sherr EB, Cole JJ (eds) *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publisher, Boca Raton. 1993. P. 723–729.
14. Рауэн Т.В., Муханов В.С., Ханайченко А.Н. Продукционные показатели коловраток при питании микроводорослями разных таксономических групп // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 2. вып.3. С. 89 – 97.
15. Frost B. W. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the Marine planktonic copepod *Calanus pacificus* // *Limnol. Oceanogr.* 1972. Vol. 6. P. 805-815
16. Vanderploeg A.H., Scavia D. Two electivity indices for feeding with special reference to zooplankton grazing // *J Fish Res Board Can.* 1979. Vol. 36. P.362–365.

## SELECTIVE FEEDING OF COPEPOD SPECIES OF VARIOUS ECOLOGY ON MICROALGAE

A. N. Khanaychenko, L. O. Aganesova, V. S. Mukhanov, Y. G. Sachon, T. V. Rauen

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, RAS, Sevastopol, RF, a.khanaychenko@gmail.com

Experimental study of feeding of copepods *Calanipeda aquaedulcis*, *Arctodiaptomus salinus*; *Acartia tonsa* and *Oithona davisae* in a mixture of 5 microalgae species fam. Dinophyceae, Prymnesiophyceae, Prasinophyceae and Cryptophyceae (ESD 4.7 – 9.5 µm) revealed significant species-specific selectivity patterns. Cyclopoid *O. davisae* demonstrated positive selectivity for cryptophytes and negative one for the other microalgae.

*Key words:* copepods, feeding, microalgae, selectivity