

Е. В. ПАВЛОВА

О ПИЩЕВЫХ ПОТРЕБНОСТЯХ КЛАДОЦЕРЫ *PENILIA AVIROSTRIS DANA*

Penilia avirostris — довольно крупный (до 900 μ) ветвистоусый рачок, относящийся к группе тонких фильтраторов.

Рачок обладает пассивной избирательной способностью, то есть выбирает из воды пищевые частицы определенного размера в силу морфологического строения фильтрационного аппарата. Нами были поставлены опыты по кормлению самок *P. avirostris* взвесями различных некормовых частиц (асбест, стекло, кармин) и смесью некормовых с годными в пищу частицами (водоросли, бактерии). Опыты эти показали, что пенилия фильтрует любую из предложенных ей смесей, если частицы не крупнее 8 μ . Поэтому возможными компонентами пищи пенилии могут быть бактерии, мелкие жгутиковые водоросли и мелкий детрит, что и было доказано нами экспериментально. Взрослые самки и самцы в состоянии отфильтровывать более крупные частицы — водоросли 6—8 μ и такие же по размеру частички детрита. Молодь способна улавливать более мелкие водоросли — 3—2 μ в диаметре, бактерий и тонкий детрит (Павлова, 1959).

Для того, чтобы перейти к вопросу о количественном выражении потребляемой пенилией пищи, необходимо было выяснить количество фильтруемой за сутки воды одним животным и суточный ритм в питании. Чтобы выяснить, питается ли пенилия ночью, в Севастопольской бухте были проведены круглосуточные наблюдения. Пробы планктона брались через четыре часа и сразу фиксировались. Оказалось, что и днем и ночью в бухте встречаются животные с полными, туго набитыми кишечниками; в утренние и вечерние часы наряду с полными встречены животные с полупустыми и рыхлозаполненными кишечниками. Такая же закономерность наблюдалась и в случае суточного наблюдения за питанием пенилии в лаборатории. Самки *P. avirostris* помещались в стаканы с тремя типами пищи: взвесь окрашенных эритрозином бактерий, взвесь мелких жгутиковых водорослей и обычная морская вода из бухты. Через каждый час 2—3 экземпляра пенилий переносились на стекло с лункой и просматривались под микроскопом. Сосуды в ночное время были закрыты черными колпаками из фотобумаги; просмотр под микроскопом не занимал более двух—трех минут. В дневное и ночное время кишечники самок были заполнены целиком: ранним утром и с наступлением сумерек — наполовину. Из полученных данных суточных наблюдений в море и лаборатории следует, что интенсивность питания днем и ночью одинакова. В течение 3—4 утренних и вечерних часов она снижается примерно наполовину.

Для определения количества фильтруемой воды за сутки одним рачком были проделаны опыты с самками по принципу опытов Р. Сеньор-

Уайта (Senior-White, 1928). В определенный объем опытной воды помещалось определенное количество взвеси мелких жгутиковых размером 6—8 μ и определенное количество пенилий. Контролем служила вода с водорослями без животных. Через некоторое время количество водорослей в опытном и контрольном сосудах просчитывалось. Предполагалось, что за время опыта животные съедят некоторое количество водорослей, профильтровав соответствующий им объем воды. В среднем одна самка *P. avirostris* днем за час профильтровывает 4,2 мл воды. Были поставлены опыты по сравнению дневной и ночной фильтрации. Разницы в количестве профильтрованной воды днем и ночью не обнаружено, что подтверждает выводы наблюдений за суточным наполнением кишечника. Проведенные опыты дают возможность определить среднесуточное количество фильтруемой воды одним рачком, что составляет в среднем 100 мл (Павлова, 1959).

Для выяснения пищевых потребностей исследуемого рачка была определена интенсивность дыхания, исходя из поглощения рачком кислорода.

Опыты по дыханию проводились в аппарате Скадовского, который позволяет вести наблюдения в небольшом по объему сосуде и с небольшим количеством исследуемых животных, сохраняя постоянную температуру в течение опыта (Щербаков, 1935; Скадовский, 1937). Определение кислорода проводилось в пикнометрах емкостью 10 мл по микрометоду Винклера (Скадовский, 1937). Вода для опытов объемом 15 мл фильтровалась через фарфоровый фильтр G-4 и содержала только частицы бактериального размера. Животные до опыта, как правило, около суток содержались в лаборатории; перед самым опытом дважды пересаживались в профильтрованную воду и выдерживались там около 30 минут — время, необходимое для полного освобождения кишечника. В каждый опытный сосуд помещалось 15—20 экземпляров пенилий, определенного пола, размера, с приблизительно одинаковым количеством яиц и зародышей в выводковой камере у самок. Продолжительность опытов — от 3 до 6 часов. Минут за 10 до конца опыта в сосудах производилось перемешивание воды парафинированными кусочками железа с помощью электромагнита (Щербаков, 1935). На время опыта аппарат был закрыт черной бумагой.

Как указывалось многими авторами (Marschall and Orr, 1955; Скадовский, 1937; Винберг, 1950 и др.), сразу после вылова животные обладают повышенным поглощением кислорода. Такая закономерность наблюдалась и у *P. avirostris*. Величины потребленного кислорода сразу после вылова животных из моря оказались в 2—4 раза выше, чем дыхание у животных, сутки содержавшихся в лаборатории. Поэтому для определения дыхания брались только животные, не менее суток находящиеся в лаборатории. Опыты были поставлены днем и ночью, с самками, самцами и молодью *P. avirostris*. Оказалось, что одна самка 770—840 μ длиной с 6—8 зародышами поглощает в среднем из 40 опытов при 23°C 0,000054 мг O_2 за час. Индивидуальные колебания в дыхании были довольно значительны: от 0,000030 до 0,000079 мг O_2 за час при той же температуре. Взрослые самцы потребляют меньше кислорода, чем яйценосные самки — до 0,000028 мг O_2 за час/экз. при 23°C. Самки без яиц встречаются в планктоне, как правило, к концу жизни популяции — в конце сентября—октябре месяцах, и находятся, очевидно, в несколько угнетенном состоянии. Это, а главное, отсутствие яиц и зародышей, является причиной уменьшения их кислородных требований. В среднем, при 23°C они

поглощают 0,000025 мг O_2 за час на 1 экземпляр. Опыты с молодью были поставлены на выращенных в лаборатории животных: в опытах использовались самки, от 420 до 600 μ длиной. При 23°C молодь поглощает в среднем 0,00008 мг O_2 час/экз. Разница в поглощении кислорода днем и ночью у взрослых самок не наблюдалась, несмотря на то, что подвижность их ночью заметно уменьшается: животные как бы «висят» в воде. Е. Цейтен (Zeuthen, 1947), исследуя дыхание многих видов беспозвоночных, пришел к выводу, что уменьшение или замедление поступательного движения у мелких животных очень незначительно влияет на поглощение кислорода. Вероятно, эти небольшие изменения в дыхании не улавливаются методом Винклера.

Поглощение O_2 пенилиями зависит от окружающей температуры: с понижением температуры окружающей среды снижается интенсивность процессов обмена веществ и соответственно величина поглощенного кислорода. При повышении t° на 7 градусов дыхание самок *Penilia avirostris* увеличивается более, чем вдвое (от 0,0000248 при $t^\circ 16^\circ$ до 0,000054 при 23°). Изменение дыхания самок *Penilia avirostris* с изменением t° представлено в табл. 1.

Таблица 1

Зависимость дыхания самок *P. avirostris* от температуры

Т° С опыта	Среднее поглощение O_2 мг/экз./час	Среднее поглощение O_2 мг/экз./сутки	Среднее поглощение O_2 в мг на 1 г сырого веса/сутки
16	0,0000248	0,00059	16,8
19	0,0000387	0,00093	26,5
21	0,000046	0,00110	31,4
23—25	0,000054	0,00130	37,1

Полученные данные по дыханию самок, самцов и молоди *P. avirostris* можно рассматривать как величины, отражающие средний обмен в организме исследуемого рачка.

Для вычисления суточных пищевых потребностей по дыханию в основу был взят метод Яшнова (1937). Если предположить, что химический состав тела *Penilia avirostris*, в том числе и % воды такой же, как у *Daphnia pulex*, состав которой был определен Винбергом, Ивлевым, Платовой и Россолимо (Винберг и др., 1934)*), то 1 кг сырого вещества пенилий будет содержать 53,9 г белка, 6,1 г жира, 12,6 г углеводов, на окисление которых потребуется в общей сложности 126,9 г O_2 . Отсюда, зная поглощение O_2 одним экземпляром, можно вычислить теоретические пищевые потребности рачка, соответствующие количеству органического вещества, которое окислится за сутки поглощенным кислородом. Потребности были вычислены для августа месяца, когда в Севастопольской бухте наблюдается максимальное развитие популяции *P. avirostris* (t° воды — 23—25°C). (Табл. 2).

*) Данных по химическому составу морских Cladocera нет.

Таблица 2

Суточные пищевые потребности *P. avirostris* при $t^{\circ} 23-25^{\circ}C$

Группа животных	Вес в мг *)	Пищевые потребности	
		в мг сырого вещества	в % от веса тела
Самки с зародышами	0,0350	0,0100	28,6
Самцы	0,0123	0,0033	26,8
Молодь	0,0050	0,00245	49,0

В соответствии с дыханием, с изменением температуры окружающей среды изменяются и пищевые потребности пенилий (табл. 3).

Таблица 3

Зависимость суточных пищевых потребностей самок *P. avirostris* от температуры

t°	Дыхание за сутки на 1 экз. мг	Пищевые потребности в % от веса тела
16	0,00059	13,2
19	0,00093	20,9
21	0,00110	24,7
23—25	0,00130	28,6

Затем интересно было выяснить, насколько пенилии в природных условиях удовлетворяют вычисленные теоретически средние пищевые потребности. Это можно сделать, определив суточный рацион.

Вначале была сделана попытка определить суточный рацион пенилий в лабораторных условиях. В сосуд с водой объемом 200—400 мл помещались 10—15 экз. пенилий и определенное количество взвеси мелких жгутиковых водорослей. По прошествии 3—6 часов убыль водорослей в опыте за вычетом прироста в контроле констатировалась просчетом под микроскопом. Просчет водорослей и культивирование водорослевых монокультур были проведены сотрудником Севастопольской биологической станции Л. А. Ланской, за что считаю своим долгом выразить ей глубокую благодарность.

Предварительными опытами было установлено, что при концентрации водорослей свыше 400 клеток на 1 мл пенилии сильно замедляют фильтрацию, так как клетки водорослей засоряют фильтрационный аппарат животного. Поэтому в опытах использовались концентрации водорослей меньше 400 кл/мл (от 100 до 400 кл/мл). Вода для опытов фильтровалась через фарфоровый фильтр и содержала около 20000 бак-

*) Вес самок взят из работы Т. С. Петипа (1957). Вес самцов и молоди определялся вначале по объему их тела, форма которого приравнивалась двум геометрическим фигурам: усеченного эллиптического конуса и полуэллипсоида вращения, сложенных основаниями, и по удельному весу, который условно принимался за 1. Полученные величины веса оказались ниже величин, полученных непосредственным взвешиванием. Поэтому в полученные результаты были внесены соответствующие поправки.

териальных клеток на 1 мл. Температура опытов — в пределах от 23 до 25°C.

При вычислении суточного рациона предполагалось, что отфильтрованные пенилией клетки водорослей и бактерий поступят в кишечник и что все бактериальные клетки, содержащиеся в 1 мл, будут целиком отфильтрованы. Результаты опытов сведены в таблицу 4.

Таблица 4

Суточные рационы *P. avirostris* в условиях опыта

Группа животных	Потреблен. водорослей за сутки в клетках на 1 экз.	Суточный рацион 1 экземпляра			В % от веса тела
		в мг			
		Водоросли	Бактерии	Общий	
Самки	23416	$9,4 \cdot 10^{-4}$	$4,0 \cdot 10^{-4}$	$13,4 \cdot 10^{-4}$	3,8
Самцы	20000	$8,0 \cdot 10^{-4}$	$3,2 \cdot 10^{-4}$	$11,3 \cdot 10^{-4}$	9,1
Молодь	3639	$1,4 \cdot 10^{-4*})$	$2,0 \cdot 10^{-4}$	$3,4 \cdot 10^{-4}$	6,8

*) При условии, что молодь за сутки профильтровывает 50 мл воды.

Теоретически рассчитанные пищевые потребности в эксперименте пенилиями не удовлетворялись. По-видимому, водорослево-бактериальная пища в данных концентрациях не может целиком удовлетворять пищевые потребности пенилий. Надо предположить, что в природных условиях значительную долю их пищевого рациона составляет органический детрит, который отсутствует в наших опытах. и относительно большие концентрации бактерий (Naumann, 1918, 1921).

Рассчитанные пищевые потребности кажутся на первый взгляд несколько завышенными. Мы не считаем их окончательными. Подтверждение полученных данных требует дальнейших экспериментов.

В дальнейшем была сделана попытка выяснить косвенным путем возможный суточный рацион в условиях моря для самок пенилий в августе месяце в Севастопольской бухте. При этом предполагалось, что всю пищу, содержащуюся в 1 мл отфильтрованной рачком воды размером меньше 8 μ , самки полностью заглатывают.

По данным сотрудника СБС Н. Ф. Михайловой, в августе в 1 мл воды Севастопольской бухты содержится 108 клеток мелких жгутиковых водорослей размером от 2 до 7 микрон. Вес одной водорослевой клетки вычислялся по формуле объема эллипсоида вращения ($a = 5 \mu$, $b = c = 3,7 \mu$). Зная, что за сутки 1 самка фильтрует 100 мл воды, можно вычислить количество съеденных за сутки водорослей, что составляет 0,000432 мг.

Содержание бактерий в бухте для августа—сентября, по данным М. Н. Лебедевой (1953), составляет 84000 клеток в 1 мл, а объем бактериальной клетки — $0,2 \times 10^{-9} \mu^3$. Таким образом, за сутки одна самка съест 0,0017 мг бактериальной пищи.

По количеству в морской воде пылевого детрита мы не нашли никаких данных. Чтобы составить хоть приблизительное представление о ко-

личестве мелких органических частиц в воде бухты, были просчитаны мембранные ультрафильтры, через которые фильтровался определенный объем воды с целью подсчета бактерий. Такие фильтры были любезно предоставлены нам М. Н. Лебедевой. Все органические частицы на фильтрах были окрашены эритрозином. В среднем для августа—сентября месяцев на 1 мл приходится около 3000 детритных частиц с диаметром от 7 до 1 μ . Средний диаметр частиц — 3,5 μ ; объем частиц вычислялся по формуле объема шара. Из проведенных расчетов получается, что одна самка за сутки съедает 0,0060 мг детритной пищи.

Исходя из полученных данных, одна самка в августе месяце в условиях бухты съедает за сутки в общей сложности 0,0080 мг органического вещества, что составляет 23,0% от собственного веса и почти полностью удовлетворяет установленные нами пищевые потребности. Основным компонентом ее рациона является тонкий детрит, что подтверждает выказанное ранее предположение.

Но наряду с органическим детритом в воде бухты, вероятно, содержится значительное количество минеральных частиц. Непосредственных данных как по усвояемости фильтруемой пенилией пищи, так и по содержанию минеральных частиц в воде бухты нет. Поэтому трудно говорить о доле минерального детрита в рационе *Penilia avirostris*.

Приняв вычисленный для самок суточный рацион и зная численность пенилий в бухте в месяцы массового развития, можно вычислить примерное выедание водорослей и бактерий всей популяцией за сутки. Цифры численности за каждый месяц — средние из 4—5 проб, пробы всех годов брались нами в одной и той же точке Севастопольской бухты (таб. 5). Температура августа и сентября всех годов 23—25°C, в октябре 1955 г. в период развития пенилий температура равнялась 21°C.

Таблица 5

Выедание водорослей и бактерий из 1 м³ популяцией *P. avirostris*
в Севастопольской бухте

Г о д	1954		1955			1956
М е с я ц	VIII	IX	VIII	IX	X	VIII
<u>Численность экз.</u>						
Самки и самцы	330	300	30	10	21	100
Молодь	270	80	6	2	4	40
<u>Выедание в мг</u>						
Водоросли	0,14	0,13	0,013	0,004	0,008	0,043
Бактерии	0,79	0,58	0,06	0,02	0,08	0,21

Вышеприведенные расчеты могут быть приняты только как ориентировочные, но, исходя из вычисленного суточного рациона, можно сказать, что полное удовлетворение пищевых потребностей произойдет в том случае, когда животные при указанных концентрациях пищевых объектов фильтруют 100 мл воды в сутки и полностью их облавливают.

ЛИТЕРАТУРА

- Ринберг Г. Г., 1950. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. Журн. общ. биологии, т. XI, в. 5.
- Ринберг Г. Г., Ивлев В. С., Платова Т. П. и Россолимо Л. Л., 1934. Методика определения органического вещества и опыт калорической оценки кормовых запасов водоема. Тр. лимнолог. ст. в Косине, т. 18.
- Лебедева М. Н., 1953. Характеристика численности и биомассы микроорганизмов Черного моря. Кандидатская диссертация.
- Павлова Е. В., 1959. О питании *P. avirostris* Dana. Тр. СБС, т. XI.
- Петипа Т. С., 1957. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря. Тр. СБС, т. IX.
- Скадовский С. Н., 1937. Наблюдения над потреблением кислорода *Daphnia magna*. Уч. зап. МГУ, в. 9.
- Щербakov А. П., 1935. О поглощении кислорода некоторыми планктонными ракообразными. Тр. лимнолог. ст. в Косине, т. 19.
- Яшнов В. А., 1939. Планктическая продуктивность юго-западной части Баренцова моря. Тр. ВНИРО, т. IV.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1955. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). London.
- Naumann E., 1918, Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. I. Lund. Univ. Arsskrift. N. F. Adv 2, Bd. 14, N 31.
- Naumann E., 1921, Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des Tierischen Limnoplanktons. I. Lund. Univ. Arsskrift. N. F. Adv 2, Bd. 17, № 4.
- Senior-White, R., 1928. Algae and the food of anopheline larvae. Ind. Journ. of med. research. Bd. 15, N 4.
- Zeuthen, E., 1947. Body size and metabolic rate in the animal kingdom with special regard to the marine microfauna. Comp. rend. Lab. Carlsberg. S. Ch., 26, № 3.
-