

УДК 595.341.5 : 591.3

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ И РАЗВИТИЯ ДВУХ ДОННЫХ ВИДОВ НАРПАКТИСОИДА В КУЛЬТУРАХ БЕНТОСНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

А. М. РОЩИН, В. А. ЧЕПУРНОВ

Для питания взрослых особей *Tisbe furcata* и *Harpacticus littoralis* использовали клоновые культуры семи видов бентосных диатомовых водорослей. Самки *T. furcata* способны целиком поедать клетки длиной до 50 мкм. Питание более длинными клетками сопровождается разрушением их панцирей. Самки *H. littoralis* поедают целиком клетки длиной до 230 мкм. В культурах *Synedra tabulata* продолжительность жизненного цикла обоих видов гарпактикоид не зависела от размеров клеток водоросли, но в крупноклеточной культуре была низкой выживаемость науплиусов *H. littoralis*.

Пищевые отношения донных веслоногих ракообразных (Copepoda, Harpacticoida) и бентосных диатомовых водорослей мало изучены (Петти, 1981). Гарпактикоиды изучались в лабораторных условиях (Грига, 1960; Пастернак, 1976; Johnson, Olson, 1948; Barr, 1969; Inoue, Aoki, 1969; Parise, 1978; Kahan et al., 1982), однако направленных исследований их питания и развития в культурах бентосных диатомовых водорослей не проводилось. Между тем бентосные диатомовые хорошо культивируются (Рощин, 1982), что дает возможность изучать биологические особенности донных гарпактикоид в лабораторном эксперименте.

В настоящей работе ставилась задача выяснить возможность содержания двух массовых видов Harpacticoida в культурах бентосных диатомовых и изучить особенности их питания диатомовыми водорослями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследований брали с прибрежного каменистого мелководья в районе Карадага. Соскоб бурого оброста камней помещали в чашки Петри, заливали профильтрованной морской водой. Отсюда выделяли, отмывали и вводили в культуру клетки диатомовых водорослей семи видов: *Melosira moniliformis* var. *subglobosa*, *Cyclotella caspia*, *Synedra tabulata* var. *tabulata*, *Licmophora ehrenbergii*, *Navicula* spp., *Nitzschia vidovichii*, *N. tenuirostris*. Из таких же проб отсаживали веслоногих ракообразных отряда Harpacticoida—*Tisbe furcata* Baird, *Harpacticus littoralis* Sars.

Альгологически чистые культуры диатомовых водорослей выращивали в чашках Петри диаметром 9 см по описанной ранее методике (Рощин, 1982). Длину или диаметр клеток водорослей измеряли окуляр-микрометром при цене деления 1 мкм. Плотность культур определяли под микроскопом МБС-1 с помощью окулярной сеточки. В каждой чашке подсчитывали число клеток на 10 случайно выбранных участках дна площадью 1 мм² (в 16 квадратах сеточки со стороной 0,25 мм). Результаты измерений и подсчетов обрабатывали статистически. В тексте и таблице приводится средняя арифметическая и ее ошибка ($M \pm m$). Чтобы избежать загрязнения культур, рачков перед посадкой в подрос-

Выживаемость и длительность развития *Harpacticus littoralis* в мелкоклеточной и крупноклеточной культуре *Synedra tabulata* *

Показатели	Мелкоклеточная культура (48±0,5 мкм)				Крупноклеточная культура (183±0,9 мкм)			
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4
Плотность культур, клеток/мм ²	36±3,3	44±5,8	40±7,7	47±8,1	13±5,1	6±2,9	12±3,5	14±2,5
Число вылупившихся науплиусов	46	65	70	69	82	53	44	57
Число живых особей к моменту появления первой самки с яйцевым мешком	45	54	65	65	0	16	16	21
От вылупления до первой самки с яйцевым мешком, сутки	12	14,5	15	15	—	14	12	15

* № 1—4 — номера повторностей.

шие монокультуры водорослей отмывали в профильтрованной и трижды пастеризованной морской воде. Культуры с копеподами содержали при температуре 20±2°. Пересадку в свежие культуры производили через каждые 3—5 дней.

Чтобы выяснить возможность поедания взрослыми особями *T. furcata* и *H. littoralis* клеток различных видов диатомовых водорослей, для кормления рачков использовали культуры диатомей с палочковидными, веретеновидными, клиновидными, шаровидными и барабановидными клетками, существенно различающимися по своим размерам (Прошкина-Лавренко, 1963). Среди использованных видов были колониальные и одиночные, с подвижными и неподвижными клетками.

Качественный состав пищи гарпактикоид определяли, исследуя фекалии и содержимое кишечника под микроскопом. Препараты фотографировали под микроскопом МБИ-6 с камерой ФЭД-3, объективом ×9, окуляром ×15.

Для определения длительности стадий жизненного цикла ракообразных в культуры *Synedra tabulata* помещали по одной клетке с яйцевым мешком. После появления науплиусов самок удаляли, а за растущим потомством вели наблюдения, фиксируя длительность стадий. Такие опыты ставили в двух-четыре повторностях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первые же опыты по содержанию *T. furcata* и *H. littoralis* в культурах *Synedra tabulata* дали положительные результаты. Взрослые особи обоих видов интенсивно потребляли в пищу клетки водоросли, на что указывало хорошее наполнение кишечника и обилие фекалий, появлявшихся на дне чашек Петри. Содержимое кишечника имело желто-коричневую окраску. Как и фекалии, оно состояло из целых панцирей водоросли, обломков панцирей и неполностью переваренных клеток. Если в культуры подсаживали самок с яйцевыми мешками, то наблюдали вылупление науплиусов, их рост и линьку, переход на копепоидитные стадии развития, спаривание взрослых самцов и самок, появление у самок яйцевых мешков. У обоих видов стадии жизненного цикла проходили довольно быстро.

Клетки *Synedra tabulata* неподвижные, палочковидной формы, образуют непрочные кустиковидные колонии, а в плотной культуре располагаются на дне чашки беспорядочной россыпью. Для кормления гарпак-

тиконд использовали культуры с клетками длиной 33—46 мкм и 169—176 мкм. Взрослые особи *T. furcata* способны целиком поедать мелкие клетки, не разрушая ротовыми конечностями их панцирей. Фекалии состояли из неповрежденных пустых панцирей водоросли. При содержании рачков в культуре крупных клеток фекалии и содержимое кишечника выглядели бесструктурными, но в них часто встречались мелкие обломки панцирей *S. tabulata*. В чашках с ракообразными находили клетки с обломанными панцирями, чего никогда не наблюдалось в культурах без гарпактикоид. Особи *H. littoralis* способны целиком поедать клетки длиной не только 33—46 мкм, но и 169—176 мкм. При содержании рачков в мелкоклеточной культуре фекалии представляли собой плотные «упаковки» целых панцирей водоросли, а при питании крупноклеточной культурой в фекалиях, наряду с целыми панцирями, встречались крупные обломки длиной 102—152 мкм.

Клетки *Nitzschia vidovichii* одиночные, подвижные, палочковидные. В опытах использовали культуру с клетками длиной 115—120 мкм. Пищевой комок и фекалии *T. furcata* были бесструктурными, иногда содержали мелкие обломки панцирей водоросли. В культуре с рачками встречались клетки с обломанными концами. Фекалии *H. littoralis* состояли из пустых неповрежденных панцирей водоросли.

Клетки *Navicula* sp. также одиночные, подвижные, палочковидной формы. Копепоид помещали в культуры с клетками длиной 48—50 мкм. Особи обоих видов поедали клетки этой водоросли целиком. Фекалии состояли из пустых неповрежденных панцирей. Целиком поедались также веретеновидные подвижные клетки *Nitzschia tenuirostris* длиной 48—52 мкм. В быстро густеющих культурах этой водоросли отыскивать фекалии рачков было трудно, поэтому исследовали только содержимое кишечника. В пищевом комке гарпактикоид обоих видов находили как пустые целые панцири, так и еще не переваренные клетки водоросли.

Неподвижные клиновидные клетки *Licmophora ehrenbergii* после пересева в свежую среду образуют непрочные веерообразные колонии, а в дальнейшем появляются россыпи одиночных клеток. Особей *T. furcata* помещали в культуры с клетками длиной 31—40 мкм и 87—88 мкм. В первом случае фекалии содержали целые панцири клеток водоросли, а во втором они представляли собой бесструктурную массу, в которой встречались мелкие кусочки панцирей. Фекалии половозрелых самок *H. littoralis* состояли из целых панцирей при содержании их в культурах с клетками длиной 62—74 мкм и даже 120—122 мкм.

Шаровидные клетки *Melosira moniliformis* var. *subglobosa* соединены в нитевидные колонии. В опытах использовали культуры с клетками диаметром 15—16 мкм. Содержимое кишечника и фекалии рачков *T. furcata* представляли собой бесструктурную массу, в которой изредка встречались створки или обломки панцирей клеток водоросли. Фекалии рачков *H. littoralis* состояли из целых панцирей.

Таким образом, пищей для взрослых особей *T. furcata* и *H. littoralis* могут служить клетки бентосных диатомовых водорослей разнообразной формы и разных размеров, подвижные и неподвижные, одиночные и соединенные в колонии. Сравнительно мелкие клетки палочковидной, веретеновидной и клиновидной формы, длиной приблизительно до 50 мкм, поступают в пищеварительный тракт рачков обоих видов целыми. При содержании рачков *T. furcata* в более крупноклеточных культурах в кишечник поступают лишь разрушенные клетки, тогда как особи *H. littoralis* способны целиком потреблять клетки, длина которых больше 50 мкм в несколько раз. В пищеварительном тракте копепод этого вида, взятых из моря, постоянно находили целые панцири бентосных диатомовых *Navicula* spp., *Licmophora ehrenbergii*, *Synedra tabulata*, *Pleurosigma* spp. и др., причем встречались целые панцири *Pleurosigma elongatum* длиной до 230 мкм. Шарообразные клетки диаметром всего лишь

15—16 мкм, соединенные в нитчатые колонии, по-разному поступают в кишечник рачков обоих видов: разрушенными у особей *T. furcata* и целыми у особей *H. littoralis*. Отмеченные различия в питании диатомовыми водорослями могут указывать на различия в строении и функционировании ротового аппарата *T. furcata* и *H. littoralis*.

Различие другого рода было обнаружено при содержании рачков в культурах еще одной водоросли (*Navicula* sp.), клетки которой были длиной 26—28 мкм. Фекалии взрослых особей *H. littoralis* представляли собой, как обычно, «упаковки» пустых панцирей водоросли, тогда как в фекалиях рачков *T. furcata* не было ни целых панцирей, ни их обломков, но в переднем отделе пищеварительного тракта встречались целые клетки и неповрежденные пустые панцири. Нет сомнений, что панцири этой водоросли полностью растворяются в кишечнике особей *T. furcata*, чего не происходит у рачков *H. littoralis*. Очевидно, по этой же причине в бесструктурных фекалиях рачков *T. furcata*, содержащихся в крупноклеточных культурах других водорослей, мелкие обломки панцирей встречались значительно реже, чем следовало бы ожидать. Известно, что тонкостенные панцири некоторых видов диатомовых водорослей полностью растворяются в кислотах (Прошкина-Лавренко, 1963) и даже в морской воде (Жузе, 1974). Случай с мелкоклеточной *Navicula* sp. показывает, что способность пищеварительных секретов растворять панцири диатомовых водорослей выше у особей *T. furcata*, чем у *H. littoralis*.

Продолжительность периода развития *T. furcata* и *H. littoralis* от вылупления науплиусов до появления первой самки с яйцевым мешком определялась при содержании этих копепод в культурах *Synedra tabulata*. У этой водоросли длина клеток варьирует в очень широких пределах, от 16 до 250 мкм, что дает возможность выяснить, зависит ли длительность указанного периода развития рачков от размеров клеток водоросли. В опыте с *T. furcata* продолжительность науплиального периода и периода от вылупления науплиусов до первой самки с яйцевым мешком оказалась одинаковой в культурах с клетками длиной от 28 до 174 мкм (соответственно 3—4 и 9 суток).

Развитие рачков *T. furcata* в лабораторных условиях неоднократно изучалось отечественными и зарубежными исследователями при использовании различных видов корма. Это позволяет сравнить наши результаты с данными тех авторов, которые проводили эксперименты в температурных условиях, близких к нашим. В работе Джонсона и Олсона (Johnson, Olson, 1948) лучшим кормом для *T. furcata* признаны измельченные бурые водоросли. При температуре 17—21° на 14-е сутки от вылупления науплиусов наблюдались первые случаи спаривания, то есть рачки развивались значительно медленнее, чем у нас в культурах *S. tabulata*. Еще медленнее развитие происходило в опытах Грига (1960) с высушенными зелеными и красными водорослями в качестве корма. При температуре 21—24° только через 18 суток от вылупления науплиусов появлялись первые половозрелые особи.

Быстрее, чем у нас, рачки *T. furcata* развивались в экспериментах Пастернак (1976), но при более высокой, чем в наших опытах, температуре (25—26°). Уже через 6 суток после вылупления появлялись половозрелые особи, а период между двумя генерациями составлял 7 суток. Однако при температуре 22—24° половозрелость наступала через 9 суток, то есть несколько позднее, чем у нас при температуре 18—22°. Кормом в данном случае служили убитые рачки *Acartia clausi*, в которых развивались простейшие, и зеленые водоросли. Таким образом, проведенный анализ показывает, что содержание рачков *T. furcata* в культурах диатомовой водоросли *Synedra tabulata* обеспечивает им высокую скорость развития, не уступающую лучшим результатам, полученным при использовании других видов корма.

В пробных опытах с *H. littoralis*, в отличие от *T. furcata*, наблюдался очень широкий разброс значений скорости развития особей, вышедших из одного яйцевого мешка. В период появления половозрелых рачков в тех же самых чашках все еще можно было встретить живых науплиусов. Кроме того, выживаемость рачков явно зависела от размеров клеток *S. tabulata*. Чтобы получить четкий результат, были использованы только две культуры *S. tabulata* с сильно различающимися размерами клеток, а число повторностей увеличено до четырех (таблица).

В мелкоклеточной культуре выживаемость к моменту появления первой самки с яйцевым мешком составила 83—98% от числа вылупившихся науплиусов, тогда как в крупноклеточной культуре в трех повторностях выжило 30—37% особей, а в четвертой не выжило ни одной (таблица). Продолжительность периода от вылупления до первой самки с яйцевым мешком была практически одинакова. Ее колебания не зависят от размеров клеток водоросли и связаны скорее всего с отмеченной выше вариабельностью сроков индивидуального развития отдельных особей.

Развитие *H. littoralis* в лабораторных условиях изучал Кастел (Castel, 1976). В его экспериментах, проводившихся при температуре 15°, период между двумя генерациями продолжался не менее 23 суток. Из-за различий в температурном режиме данные Кастела несопоставимы с нашими данными, характеризующими *H. littoralis* как вид с относительно коротким жизненным циклом.

Массовая гибель особей *H. littoralis* в крупноклеточной культуре происходила на первой науплиальной стадии. Наиболее вероятная причина ее — приклеивание науплиусов к клеткам водоросли слизью, выделяемой слизевыми порами, расположенными на концах клеток. Мертвых науплиусов обычно находили склеенными с несколькими крупными клетками *S. tabulata*. Вероятно, приклеивание к клеткам, ограничивая подвижность науплиусов, затрудняет прохождение линьки. Проведение науплиусов изучавшихся нами видов различно. Науплиусы *T. furcata* резко передвигаются по дну чашки Петри и часто всплывают в толщу среды. Это, вероятно, позволяет им избегать приклеивания к крупным клеткам *S. tabulata*. Науплиусы *H. littoralis* как бы танцуют на месте, находясь обычно в контакте со скоплением клеток, и в толщу среды не поднимаются. Часто они передвигаются по клеткам, один конец которых прикреплен к дну, а второй свободен. При таком поведении приклеивание к клеткам очень вероятно.

Одинаковая продолжительность периодов развития *T. furcata* и *H. littoralis* в мелкоклеточных и крупноклеточных культурах *S. tabulata* говорит о том, что мелкие и крупные клетки в равной мере обеспечивают питание развивающихся особей, но крупные клетки выступают еще в роли отрицательного фактора среды их обитания на первой науплиальной стадии *H. littoralis*, вызывая гибель не менее трех из каждых пяти особей. Остается еще неясным механизм питания науплиусов и ранних копеоподитных стадий, особенно в крупноклеточных культурах. Перешедшие на внешнее питание науплиусы *H. littoralis* способны целиком поедать клетки *S. tabulata* длиной $28 \pm 0,3$ мкм. В их кишечнике найдены целые панцири таких клеток. Пищевой комок науплиусов *T. furcata* бесструктурен, но окрашен точно так же, как содержимое кишечника взрослых особей, находившихся в этой же культуре.

Все исследователи, изучавшие развитие *T. furcata* и *H. littoralis* в лабораторном эксперименте, содержали рачков в морской воде. В наших опытах копеподы находились в питательной среде, предназначенной для выращивания водорослей. Основой питательной среды является также морская вода, профильтрованная и подвергнутая трехкратной пастеризации, но в нее добавляются в определенных количествах нитраты, фосфаты, соли железа, марганца, кобальта, серноватистой кислоты и ЭДТА

(Рошин, 1982). Закономерен вопрос, не оказывают ли эти добавки отрицательного влияния на развитие рачков. Клетки *S. tabulata* удерживаются на дне чашек Петри достаточно прочно, чтобы перед посадкой гарпактикоид слить среду и заменить ее профильтрованной морской водой. Сравнительный опыт с *T. furcata*, поставленный в трех повторностях, показал, что компоненты питательной среды не влияют на длительность периода развития рачков этого вида.

Не приходится рассчитывать, чтобы культура любого вида диатомовых водорослей оказалась подходящей для содержания гарпактикоид. В этом нас убеждают неудачные попытки содержания рачков *T. furcata* в культуре *Cyclotella caspia*. Эта водоросль считается планктонной (Прошкина-Лавренко, 1955), но ее клетки часто встречаются в пробах с каменистого мелководья и являются очень навязчивым сорняком при введении в культуру *S. tabulata*. Клетки *C. caspia* барабановидные, очень мелкие, диаметром обычно 3—6 мкм. Ожидалось, что они могли бы легко поедаться науплиусами. Однако по мере нарастания культуры этой водоросли в среду выделяется столько слизи, что она становится вязкой, как крахмальный кисель. Движение рачков полностью парализуется, что обрекает их на гибель, хотя в пищеварительном тракте взрослых особей клетки *C. caspia* встречались.

С другой стороны, в бентосе Черного моря обитает свыше 300 видов диатомовых водорослей (Прошкина-Лавренко, 1963). Они разнообразны не только по форме и размерам клеток, но и по характеру роста в культуре (Рошин, 1984). Есть возможность подобрать такие виды, клетки которых были бы полноценным кормом для гарпактикоид и в то же время не оказывали никакого отрицательного влияния на их выживаемость и развитие.

ЛИТЕРАТУРА

- Грига Р. Е., 1960. Развитие некоторых Harpacticoida Черного моря.— Тр. Севастопольск. биол. ст. АН СССР, 13, 69—78.
- Жузе А. П., 1974. Роль диатомей в процессе осадкообразования в морях и континентальных водоемах.— В кн.: Диатомовые водоросли СССР. Л.: Наука, 80—100.
- Пастернак А. Ф., 1976. Некоторые данные о росте и размножении *Tisbe furcata* (Copepoda, Harpacticoida) в Черном море.— Зоол. ж., 55, 10, 1455—1462.
- Петина Т. С., 1981. Трофодинамика копепоид в морских планктонных сообществах. Киев: Наукова думка, 1—241.
- Прошкина-Лавренко А. И., 1955. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1—222.—1963. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1—243.
- Рошин А. М., 1982. Скорость размножения и уменьшения размеров клеток некоторых видов бентосных диатомовых водорослей.— Биол. науки, 9, 71—74.—1984. Некоторые особенности роста и всплывание клеток в культурах бентосных диатомовых водорослей.— Там же, 6, 49—56.
- Barr M. W., 1969. Culturing the marine harpacticoid copepod, *Tisbe furcata* (Baird, 1937).— Crustaceana, 16, 1, 95—97.
- Castel J., 1976. Development larvaire et biologie de *Harpacticus littoralis* Sars, 1910 (Copepoda, Harpacticoida) dans les etangs saumâtres de la region d'Arcachon.— Cah. biol. mar., 17, 2, 195—212.
- Inoue M., Aoki M., 1969. Reproduction of copepods *Tisbe furcata*, cultured with seawater-acclimatized chlorella as a basic diet.— Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 35, 9, 862—867.
- Johnson M. W., Olson J. B., 1948. The life history and biology of a marine harpacticoid copepod, *Tisbe furcata* (Baird).— Biol. Bul., 95, 320—332.
- Kahan D., Uhlig G., Schwenzer D., Horowitz L., 1982. A simple method for cultivating harpacticoid copepods and offered them to fish larvae.— Aquaculture, 26, 3—4, 303—310.
- Parise A., 1978. Population dynamics and food supply in a copepod of the genus *Tisbe*.— Boll. Zool., 45, 4, 375—381.

Карадагское отделение Института
биологии южных морей АН УССР
(пос. Курортное Крымской обл.)

Поступила в редакцию
24 августа 1984 г.

**SOME FEATURES OF FEEDING AND DEVELOPMENT
OF TWO BENTHIC HARPACTICOID SPECIES
IN BENTHIC DIATOM CULTURES**

A. M. ROSHCHIN, V. A. CHEPURNOV

*Karadag Division, Institute of Biology of South Seas,
Academy of Sciences of the Ukrainian SSR (Kurortnoye, Crimean District)*

Summary

Clonal cultures of seven benthic diatoms were used as food for mature individuals of *Tisbe furcata* and *Harpacticus littoralis*. Females of *T. furcata* are capable to swallow intact diatom cells up to 50 μm in length: when longer cells are swallowed, their frustules are destructed in the process of ingestion. Females of *H. littoralis* swallow intact cells up to 230 μm in length. Duration of the life cycle in both harpacticoid species is independent of diatom cell length in the culture of *Synedra tabulata*; however, few nauplii of *H. littoralis* survive in the large cell culture.