

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИССЛЕДОВАНИЯ П Л А Н К Т О Н А ЧЕРНОГО И АЗОВСКОГО М О Р Е Й

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

СЕРИЯ «БИОЛОГИЯ МОРЯ»

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

17436



НАУКОВА
ДУМКА

КИЕВ—1965

ИЗБИРАТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ В ПИТАНИИ У *CALANUS HELGOLANDICUS* (Claus)

Экспериментальные наблюдения за способом питания *Calanus finmarchicus* (Саппон, 1928, и др.) позволили отнести этого рачка к фильтраторам. Однако опыты показали, что полного автоматизма в процессе захвата пищи у *Calanus* не обнаружено (Marshall, Orr, 1955). Создавая фильтрационные токи вращательными движениями ротовых конечностей, рачки подгоняют к ротовой области мелкие пищевые объекты, но не захватывают и не заглатывают их непрерывно. Находясь в культуре пищевых организмов, рачки могут в течение нескольких дней плавать и производить фильтрационные токи, вообще не питаясь.

С другой стороны, в экспериментах Гарвея (Harvey, 1937) и Кушинга (Cushing, 1955) по питанию *Calanus* и *Pseudocalanus* диатомовыми водорослями было замечено, что рачки могут активно захватывать крупные формы, а некоторые водоросли даже избирать.

Маршалл и Опп (1955) обнаружили, что *Calanus*, по-видимому, избегает потреблять *Ceratium*, который в большом количестве встречается в планктоне и лишь изредка в кишечниках рачков.

Нахождение в фекальных массах остатков животных, по мнению Маршалл и Оппа, свидетельствует об активном ловле подвижных форм.

По нашим наблюдениям, кроме ловли мелких водорослей при помощи фильтрации *Calanus helgolandicus*, плавая у дна или в толще воды, загребаящими движениями I и II максилл в состоянии захватывать многие крупные объекты, разламывая их крепкими шипами I максилл и «зубами» мандибул. При этом рачки не производят никаких вращательных движений ротовыми конечностями и не создают фильтрационных токов. Способность рачка замечать пищевые объекты на некотором расстоянии и активно захватывать их подтверждается следующим фактом: если на кончике иглы поднести к *Calanus* крупного *Coscinodiscus*, то рачок начинает хватать его максиллами. При постепенном удалении иглы с водорослью *Calanus* мелкими скачками устремляется за пищевым объектом, продолжая совершать хватательные движения.

Для исследования избирательной способности в питании *C. helgolandicus* было проведено две серии наблюдений. В первой серии наблюдений предполагали выяснить, какую пищу может потреблять *Calanus* и каковы ее размеры. Во второй серии исследовали способность *Calanus* выбирать из смеси различных водорослей те или иные объекты.

Для решения первого вопроса проводили наблюдения за поведением и питанием рачков, самок или копеподитов V стадии развития, помещенных в небольшие сосуды (диам. 10—15 см) с монокультурами водорослей или животных. Рачкам были предложены следующие пищевые объекты:

Diatomea

Coscinodiscus granii Gough., диам. 0,075—0,150 мм
C. janischii A. S., диам. 0,175—0,340 мм

иями *Calanus helgolandicus* под 1 м² в отдельных слоях моря в течение суток

Таблица 1

Копеподиты III (880 экз.)				Копеподиты IV (845 экз.)			Копеподиты V (790 экз.)			Самки (320 экз.)				Самцы (50 экз.)		
Глубина, м																
10	10—25	25—50	50—75	10—25	25—50	50—75	10—25	25—50	50—75	0—10	10—25	25—50	50—75	10—25	25—50	50—75
61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
69	0,156	0,019	0,010	—	0,139	0,081	0,010	—	—	0,0034	—	—	—	—	—	—
	0,025	—	—	—	—	—	0,466	0,104	0,014	—	0,087	0,003	0,0083	—	—	—
							—	—	—	0,002	0,0018	0,0007	0,0013	—	—	—
	—	—	0,007	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
74	0,110	0,012	0,001	0,040	0,084	0,0025	—	0,029	0,0022	—	—	0,0009	—	—	0,002	0,0014
	0,094	—	0,0002	—	—	—	—	—	—	0,0009	—	0,0001	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	0,0014	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	1,006	—	—	1,489	—	—	0,913	1,737	—	—	2,987	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	3,232	—	—	—	0,123	—	—	—	—
	—	0,036	0,142	—	0,062	0,424	—	2,830	0,518	—	—	—	0,055	—	0,017	0,052
	—	—	—	—	0,008	0,010	—	0,007	0,172	0,0009	4,860	—	0,031	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,0006
	—	—	—	—	0,017	—	—	—	0,0084	—	1,013	—	0,0038	—	—	—
	—	—	—	48,816	1,055	0,461	275,641	19,690	2,810	1,130	148,948	1,194	0,538	79,680	0,804	0,040
	—	0,0026	0,002	—	0,0013	0,0009	—	0,214	0,010	—	—	—	—	—	—	—
	0,032	—	—	—	0,031	—	—	—	—	0,0023	—	—	—	—	—	—
15,544	0,241	—	—	5,560	0,008	0,018	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	0,0011	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,045	0,023	—	—	—

3, у Noctiluca—98%.

Потребление пищи (в мг сухого вещества)*, разными возрастными стадиями *Calanus helgolandicus*

Компоненты пищи	Науплиусы III—VI (18700 экз.)				Копеподиты I (1244 экз.)				Копеподиты II (1090 экз.)				Копеподиты III (880 экз.)			
	Глубина, м															
	0—10	10—25	25—50	50—75	0—10	10—25	25—50	50—75	0—10	10—25	25—50	50—75	0—10	10—25	25—50	50—75
<i>Prorocentrum micans</i>	—	0,076	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Exuviaella cordata</i> и <i>E. compressa</i>	0,882	2,329	—	—	0,009	0,021	—	—	0,00002	0,518	—	—	0,561	—	—	—
<i>Dinophysis acuta</i> и др.	1,873	4,051	6,269	2,133	—	0,220	0,043	0,058	—	0,231	0,335	0,0048	—	0,156	0,019	0,010
<i>Peridinium steinii</i> и др.	2,452	0,397	—	—	—	—	0,007	—	—	—	—	—	0,169	0,025	—	—
<i>Phalacroma rotundatum</i> и <i>Peridinium</i> sp.	—	0,340	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pyrophacus horologicum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Glenodinium</i> sp. и <i>Gymnodinium</i> sp.	0,303	4,165	0,047	0,041	—	0,012	0,005	0,015	—	—	0,553	0,0008	—	0,110	0,012	0,001
<i>Cyclotella caspia</i>	0,044	0,224	0,096	0,013	0,003	0,542	0,0004	—	0,0001	0,007	0,116	0,00001	0,574	0,094	—	0,000
<i>C. caspia</i> и <i>Coscinosira</i> sp.	—	—	—	0,021	—	—	0,003	0,001	—	—	—	0,0013	—	—	—	—
<i>Chaetoceros insignis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,202	—	—	—	—	—	—
<i>Ch. insignis</i> и <i>Nitzschia seriata</i>	—	—	0,352	—	—	—	—	—	—	—	0,925	—	—	—	—	—
<i>Nitzschia seriata</i>	—	—	—	1,556	—	—	0,155	0,158	—	—	—	0,008	—	—	0,036	0,142
<i>Coscinodiscus janischii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rhizosolenia calcar-avis</i> и <i>Rh. alata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Noctiluca miliaris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Distephanus speculum</i>	—	—	0,762	0,398	—	—	0,024	0,003	—	—	0,052	0,0003	—	—	0,0026	0,002
Неопределенные <i>Peridinea</i>	—	7,573	5,380	1,530	—	0,294	0,188	—	—	0,393	0,136	—	—	0,032	—	—
Неопределенные <i>Diatomea</i>	—	3,272	5,954	—	—	0,462	0,047	—	—	3,152	0,116	—	—	15,544	0,241	—
Животная пища	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,460	—	—	—	—	—
Неопределенные остатки	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,051	—	0,0008	—	—	0,0011	—

* Содержание воды, по данным Т. И. Пшениной, составляет в среднем у *Peridinea*—84,5%, у *Diatomea*—87,8%, у *Noctiluca*—98%.

Melosira moniliformis (O. Müll.), диам. 0,035 мм
Chaetoceros curvisetus Cl., диам. 0,020 мм
Chaetoceros socialis Laud., диам. 0,008 мм
Skeletonema costatum (Grev.) Cl., диам. 0,010 мм
Rhizosolenia calcar-avis M. Schultze, дл. 0,800 мм
Nitzschia seriata Cl., дл. 0,075 мм
Cerataulina bergonii Perag. выс. 0,082 мм
Navicula pennata A. S. var. *pontica* Mer., дл. 0,030 мм

Cystoflagellata

Noctiluca miliaris Sur., диам. 0,5—0,75 мм

Peridinea

Gymnodinium wulffii Schiller, дл. 0,011—0,013 мм
Prorocentrum micans Ehrenb., дл. 0,049 мм
Exuviaella cordata Ostfен., дл. 0,020 мм
Peridinium triquetrum (Ehrbg.), дл. 0,029 мм
Ceratium tripos (O. F. Müll.) (без рогов), диам. 0,082 мм

Животная пища

Nauplii Copepoda, дл. 0,100—0,200 мм
 Икра морского налима (диам. 0,85 мм)
 Личинки налима (дл. 2,6—3 мм)

Наблюдения показали, что *Calanus* потребляет большинство перечисленных пищевых форм различных размеров и в состоянии достаточно длительное время существовать, питаясь этими организмами. Подтвердились данные Маршалл и Орпа (1955) о редком нахождении *Ceratium* в кишечниках *Calanus*. *Ceratium tripos*, хотя и захватывался рачками, но только в единичных случаях потреблялся. Обычно *Ceratium* вследствие длинных изогнутых рогов, застревал между щетинками ротовых конечностей рачков. Кроме того, *Calanus*, по-видимому, с трудом разламывает кожистые целлюлозные оболочки *Ceratium* (Петипа, 1964а). «Зубы» его челюстей с кремневыми коронками, как известно, приспособлены к разгрызанию хрупких кремневых створок диатомей.

Слабо поедалась икра рыб, которая оказалась для *C. helgolandicus* слишком крупной и неудобной для захвата. Однако значительное количество икринок рачки разрушали при попытке схватить икринку. Малоподвижные личинки рыб потреблялись достаточно интенсивно. *Calanus* в толще воды отгрызал голову или хвост личинки. Оставшаяся часть падала на дно опытного сосуда и постепенно разрушалась. В кишечниках и фекальных комках рачков от икринок чаще всего сохраняются оболочки в виде прозрачных пленок, а от личинок — куски пигмента и тканей.

Nauplii Copepoda поедались очень слабо. В фекалиях от них сохраняются хитиновые шкурки.

По-видимому, подвижные животные захватываются *Calanus* более или менее случайно. Вскрытия кишечников *Calanus*, пойманных в море на различных глубинах, показали, что рачки сравнительно редко (табл. 1) потребляют животную пищу, состоящую главным образом из яиц и науплиусов Copepoda и мелких Tintinnidae. Вполне вероятно, что значительная часть этих животных попадает в кишечники *Calanus* вместе с *Noctiluca*, для которой они являются обычной пищей.

Все округлые мелкие и крупные Peridinea оказываются излюбленными пищевыми объектами *Calanus*, потребляя которых рачки живут долгое время: в проведенных опытах — до 1,5 месяцев. В фекальных комках от перидиней хорошо сохраняются оболочки и некоторая часть оранжевого содержимого клеток.

Noctiluca miliaris является одним из наиболее интенсивно потребляемых пищевых объектов. Фекалии *Calanus*, питающегося ночесветкой,

иногда формируются вокруг палочковидного органа. Если ночесветки, которыми питался *Calanus*, были голодными, то фекалии бледные, серовато-розовые. Если же потребленные ночесветки были с пищей, то фекалии принимают цвет этой пищи: оранжевый от перидиней, желто-зеленый от диатомей.

Все диатомей, за исключением *Navicula*, независимо от формы и размера клеток, интенсивно потреблялись *C. helgolandicus*. Это относится и к колониальным и к одиночным водорослям. В фекалиях рачков, питающихся диатомовой пищей, хорошо сохраняются куски или целые кремневые створки диатомей. Фекалии обычно окрашены в зеленый, желто-зеленый, бурый или даже коричневатокрасный цвет.

На рисунке представлены фекалии самок и копеподитов V стадии развития *Calanus*, питающихся некоторыми диатомеями, перидинеями и ночесветкой.

Во второй серии наблюдений выясняли наличие «предпочтительной» избирательной способности в питании у *Calanus*. Рачков помещали в небольшие сосуды со смесью одиночных и колониальных водорослей различных размеров и определенной концентрации (табл. 2). Одновременно ставился контроль для изучения темпа деления водорослей*. Через сутки в опытах и контрольных сосудах снова определяли концентрацию водорослей. Затем по разнице концентраций водорослей в опытных сосудах в начале и конце наблюдения с учетом их суточной продукции подсчитывали количество всех съеденных рачками организмов. При этом предполагалось, что выедание водорослей в течение суток равномерно и, следовательно, половина суточной продукции водорослей выедалась.

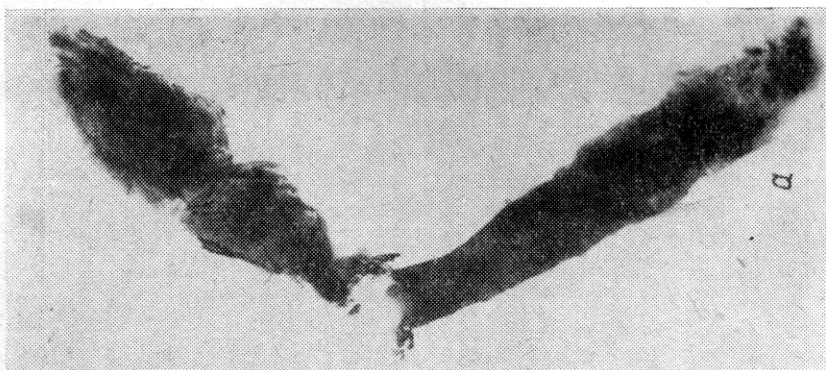
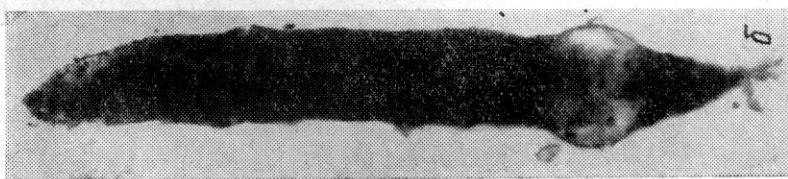
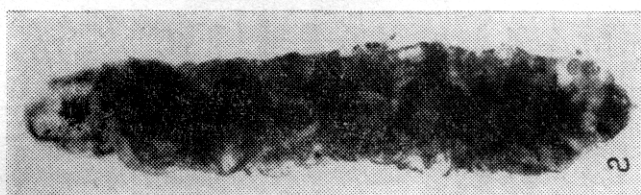
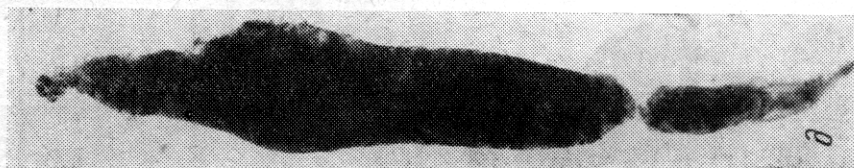
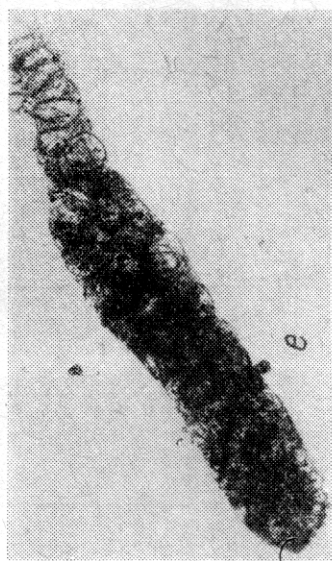
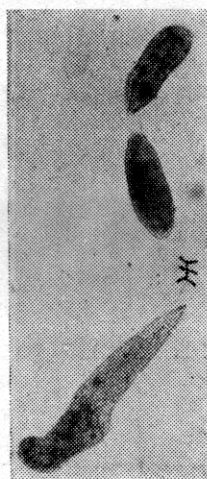
Таблица 2

Избирательная способность в питании у самок *Calanus helgolandicus* в эксперименте при 13—17°

Смесь одиночных и колониальных водорослей	Вес одной клетки (10 ⁻⁷ мг)	Начальная концентрация, кл/мл	Конечная концентрация, кл/мл	Средняя концентрация, кл/мл	Индекс элективности (Е)	
					по численности	по биомассе
I						
<i>Nitzschia seriata</i>	18,0	2508,0	5080,0	3794,0	-0,22	-0,61
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	30,0	1494,0	650,0	1072,0	0,39	-0,05
<i>Melosira moniliformis</i>	4400,0	12,3	0	6,1	0,65	0,29
<i>Prorocentrum micans</i>	130,0	264,0	170,0	217,0	-0,58	-0,48
<i>Coscinodiscus janischii</i>	41600,0	5,4	1,0	3,2	0,57	0,16
II						
<i>Nitzschia seriata</i>	18,0	5500,0	11000,0	8250,0	-1,00	-1,00
<i>Cerataulina bergonii</i>	120,0	60,0	0	30,0	0,992	0,60
<i>Coscinodiscus janischii</i>	41600,0	1,6	0,2	0,9	0,994	0,65

Вычисление индекса избирательной способности производили по формуле, предложенной В. С. Ивлевым (1955). Избирательная способность, или элективность, равна отношению разности между относительными значениями данного компонента в пище и в среде к сумме этих же величин. Увеличение индекса от 0 до +1 говорит об увеличении положительной избираемости, уменьшение индекса от 0 до -1 — об увеличении отрицательной избираемости, или избегаемости, данного объекта. При нулевом индексе организмы поедаются по мере встречаемости.

* Средний темп деления водорослей — 0,73 раза в сутки.



Фекалии самок и копеподитов V стадии развития *Calanus helgolandicus*, питающихся различными организмами:

а, б — *Coscinodiscus janischii* ($\times 100$); в, з — *Melosira moniliformis* ($\times 220$); д — *Chaetoceros socialis* ($\times 160$); е — *Prorocentrum micans* ($\times 100$); ж — *Noctiluca miliaris* ($\times 70$).

Таблица 3
Численность (тыс. экз./м³) и биомасса (в мг/м³ сырого вещества) фитопланктона по слоям в галистатической области
Черного моря в июне 1959 г.

Вид	Размер, мм	Слой, м									
		0-10		10-25		25-50		50-75		75-100	
		Числен- ность	Биомасса	Числен- ность	Биомасса	Числен- ность	Биомасса	Числен- ность	Биомасса	Числен- ность	Биомасса
Peridinea											
<i>Exuviaella cordata</i> . . .	Дл. 0,019	3225	4,193	1875	2,437	—	—	—	—	—	—
<i>Exuviaella compressa</i> . . .	Дл. 0,022	125	1,625	125	1,623	—	—	—	—	—	—
<i>Prorocentrum micans</i> . . .	Дл. 0,050	452	3,616	2	0,002	—	—	—	—	—	—
<i>Dinophysis acuta</i> и др. . .	Дл. 0,063	24	0,888	32	1,184	36	1,332	24	0,890	—	—
<i>Peridinium</i> sp.	Диам. 0,043	22	0,596	26	0,730	14	0,420	0,16	0,010	—	—
<i>Peridinium crassipes</i> . . .	Диам. 0,077	6	0,600	0,04	0,004	0,01	0,001	—	—	0,07	0,007
<i>Glenodinium</i> sp.	Диам. 0,027	—	—	600	1,650	606	1,662	6	0,018	—	—
<i>Pyrophacus horologicum</i> . .	Диам. 0,100	10	0,700	4	0,280	—	—	—	—	—	—
<i>Phalacroma rotundatum</i> . .	Дл. 0,045	—	—	4	0,060	—	—	—	—	—	—
<i>Peridinium steinii</i>	Диам. 0,032	125	1,000	125	1,000	—	—	—	—	—	—
<i>Ceratium furca</i>	Диам. 0,030 (без рогов)	135	4,725	130	4,550	11	0,385	7	0,245	1	0,035
<i>Ceratium tripos</i>	Диам. 0,082 (без рогов)	—	—	2	0,720	17	6,120	16	5,800	1	0,360
<i>Ceratium fusus</i>	Диам. 0,033 (без рогов)	—	—	0,12	0,008	6	0,390	6	0,390	0,05	0,003
Всего перидиней . . .		4124	17,943	2925,16	14,248	690	10,310	59,16	7,353	2,12	0,405

Diatomea		Диам. 0,011	514	2,878	40	0,296	5	0,098	—	—	—
<i>Cyclotella caspia</i>	Диам. 0,011	514	2,878	40	0,296	5	0,098	—	—	—	—
<i>Chaetoceros insignis</i>	Диам. 0,007	4600	2,599	3875	2,170	3750	2,100	0,63	0,0004	—	—
<i>Coscinodiscus</i> мелк. и <i>Coscinosira</i> sp.	Диам. 0,068	26	0,804	1	0,297	21	0,392	1	0,297	—	—
<i>Coscinodiscus janischii</i>	Диам. 0,250	—	—	10	23,000	11	25,300	2	4,600	1	2,300
<i>Nitzschia seriata</i>	Дл. 0,082	—	—	—	—	38	0,038	127	0,127	89	0,089
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	Выс. 0,025	—	—	—	—	0,25	0,001	0,08	0,0004	—	—
<i>Chaetoceros densus</i>	Выс. 0,023	—	—	—	—	—	—	—	—	0,08	0,001
<i>Cerataulina bergonii</i>	Выс. 0,081	—	—	—	—	—	—	1,57	0,108	—	—
<i>Rhizosolenia calcar-avis</i>	Дл. 0,785	14	4,620	6	1,980	0,13	0,042	3	0,990	3	0,990
<i>Rhizosolenia alata</i>	Дл. 0,830	12	0,240	2	0,040	13	0,260	17	0,340	4	0,080
Всего диатомей		5166	11,141	3934	27,783	3839,38	28,231	152,28	6,463	97,08	3,460
<i>Distephanus speculum</i>	Диам. 0,023	—	—	—	—	15	0,035	15	0,035	—	—
<i>Noctiluca miliaris</i>	Диам. 0,650	9,94	1093,800	38,32	4215,600	2,64	290,9	0,67	73,800	0,070	8,25
Итого		9299,94	1122,884	6897,48	4257,631	4547,03	329,476	227,11	87,651	99,27	12,115

Индексы элективности (Е) по численности и биомассе (табл. 2) показывают, что *Calanus* наиболее активно избирает самые крупные водоросли, независимо от того, колонии это или одиночные клетки, как например, *Melosira moniliformis* (Е биом. = +0,29), *Coscinodiscus janischii* (Е биом. = +0,16; +0,65), *Cerataulina bergonii* (Е биом. = +0,6). Наиболее избегает *Nitzschia seriata* (Е биом. = -0,61 и -1,0) — самую мелкую из всех использованных в опытах пищевых объектов; менее — *Prorocentrum micans* (Е биом. = -0,48). *Chaetoceros curvisetus* (Е биом. = -0,05) рачки практически поедали по мере встречаемости.

Подобный вывод следует и из непосредственных наблюдений за питанием рачков в указанных смесях водорослей. Например, в 1-й смеси рачки сначала потребляли цепочки *Melosira*, лежащие на дне сосуда, затем *Coscinodiscus* и другие водоросли, первые фекалии имели коричнево-красный цвет, свойственный *Melosira*.

Таким образом, эксперименты показали, что, несмотря на значительно большую (1000—8000 кл/мл) концентрацию мелких форм, *C. helgolandicus* в первую очередь потребляет самые крупные колониальные или одиночные организмы, концентрация которых не превышала 1—30 кл/мл.

Изучение состава пищи *Calanus*, пойманного в море на различных глубинах, подтверждает способность этого рачка поедать и крупные и мелкие формы. Колебания размеров потребленных в море объектов очень велики — от нескольких микронов до 1—3 мм. Основной пищей являются водоросли и изредка мелкие животные.

В то же время в природе, как и в эксперименте, у *Calanus* часто наблюдается хорошо выраженная избирательная способность, заключающаяся в предпочтении одних видов пищи и избегании других.

Во время подъема рачков в верхние слои при суточных миграциях в кишечниках *C. helgolandicus* происходит в общих чертах та же смена пищевых объектов, которая наблюдается в море в их распределении по вертикали (табл. 1, 3). Основной пищей служат водоросли и ночесветка, животные объекты попадают в кишечниках рачков редко. При активном питании рачки обычно потребляют, не выбирая, те водоросли, которые встречаются в массе и составляют свыше 30% общей численности фитопланктона или несколько процентов общей биомассы. Их концентрация — 2—3 млн. кл/м³, а биомасса — 2—4 мг/м³ (табл. 3). Чаще всего это мелкие формы *Chaetoceros insignis* Gr.-Lav., *Exuviaella cordata*; *Nitzschia seriata* или крупная массовая *Noctiluca miliaris*. Крупные водоросли — *Coscinodiscus janischii*, *Rhizosolenia calcar-avis* и другие, которые встречаются в планктоне в меньшем количестве — 10—20 тыс. экз/м³, но дают относительно высокую биомассу — 5—25 мг/м³ (см. табл. 3), также преобладают в пищевом рационе интенсивно питающихся рачков. При бедном планктоне рачки очень активно избирают самые крупные формы. Благодаря подобному питанию, т. е. потреблению многочисленных мелких или более редких, но крупных объектов, рачки по возможности быстрее и с наименьшей затратой энергии на лов пищи наполняют свои кишечники.

В табл. 4 показана избирательная способность в питании у *C. helgolandicus* в море, вычисленная по формуле Ивлева. Относительное значение отдельных видов водорослей в пище *Calanus* разного возраста из различных слоев определялось по их весу в общем количестве съеденной рачками каждой стадии пищи в том или ином слое за часы пребывания рачков в этих слоях в течение суток (табл. 1). Метод расчета количества пищи, потребленной рачками в различных слоях, как и данные по распределению возрастных стадий *Calanus* по глубинам в течение суток, представлены в других наших работах (Петипа, 1964). Из табл. 4 следует, что науплиусы и младшие копеподиты (I—III) во всех

Изменение индекса элективности ($\pm E$) у возрастных

Компоненты пищи	Науплиусы III—VI				Копеподиты I				Копеподиты II	
	0—10	10—25	25—50	50—75	0—10	10—25	25—50	50—75	0—10	10—25
<i>Prorocentrum micans</i>	—	0,98	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Exuviaella cordata</i> и <i>E. compressa</i>	0,56	0,83	—	—	0,89	0,18	—	—	0,46	0,84
<i>Dinophysis acuta</i> и др.	0,98	0,98	0,89	0,81	—	0,97	0,64	0,72	—	0,93
<i>Peridinium steinii</i> и др. <i>Peridinium</i>	0,96	0,74	—	—	—	—	0,42	—	—	—
<i>Phalacroma rotundatum</i> и <i>Peridinium</i> sp.	—	0,94	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pyrophacus horologicum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Glenodinium</i> sp. и <i>Gymnodinium</i> sp.	1,00	0,98	—0,80	0,78	—	0,55	—0,36	0,97	—	—
<i>Cyclotella caspia</i>	—0,25	0,92	0,67	—	0,91	1,0	—0,11	—	0,97	0,58
<i>C. caspia</i> и <i>Coscinosira</i> sp.	—	—	—	0,24	—	—	0,29	0,26	—	—
<i>Chaetoceros insignis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,87
<i>Ch. insignis</i> и <i>Nitzschia seriata</i>	—	—	—0,25	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nitzschia seriata</i>	—	—	—	0,89	—	—	0,99	0,95	—	—
<i>Coscinodiscus janischii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rhizosolenia calcar-avis</i> и <i>Rh. alata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Noctiluca miliaris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Distephanus speculum</i>	—	—	0,97	0,95	—	—	0,98	0,71	—	—

Таблица 4

Е) у возрастных стадий *Calanus helgolandicus* в море на различных глубинах

Копеподиты II					Копеподиты III				Копеподиты IV			Копеподиты V			Самки				Самцы		
Глубина, м																					
—75	0—10	10—25	25—50	50—75	0—10	20—25	25—50	50—75	10—25	25—50	50—75	10—25	25—50	50—75	0—10	10—25	25—50	50—75	10—25	25—50	50—75
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	0,46	0,84	—	—	0,81	—	—	—	—	—	—	—0,99	1,00	—	—0,93	—1,00	—	—	—	—	—
72	—	0,93	0,73	0,77	—	0,68	0,51	0,19	—	0,67	0,34	—0,09	—0,66	—0,82	—	—0,58	—0,82	—0,53	—	—	—0,47
—	—	—	—	—	0,86	—0,44	—	0,98	—	—	—	—	—	—	—0,82	—0,99	—0,85	0,67	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
97	—	—	0,81	0,97	—	0,51	0,26	0,74	—0,53	0,46	0,47	—	—	0,74	—	—	—0,95	—	—	—0,52	—
26	0,97	0,58	0,96	1,00	0,94	0,88	—	1,00	—	—	—	—	—	—	—0,94	—	—0,87	—	—	—	
—	—	—	—	0,79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—0,92	—	—	—	—	—	—	
—	—	0,87	—	—	—	—	—	—	0,71	—	—	0,24	—	—	0,95	0,56	—	—	0,32	—	
95	—	—	0,83	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,60	—	—	—	0,50	—	—	—	
—	—	—	—	0,94	—	—	0,97	0,96	—	0,93	0,93	—	0,97	0,80	—	—	—	0,67	—	0,85	0,94
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—0,96	—0,87	—	—1,00	—0,57	1,00	0,12	—	—0,51	—	—	
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,51	—	—	—	—0,91	—	0,45	—	—0,79	—	—	—0,78
71	—	—	0,94	0,83	—	—	0,87	0,73	—0,03	0,17	0,05	0,01	0,17	0,31	—0,14	0,01	0,24	0,32	0,01	0,29	0,01
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,88	0,22	—	—	—	—	—	—	—

слоях выбирают относительно крупных и средних перидиней — *Dinophysis*, *Prorocentrum*, *Glenodinium* или *Gymnodinium* и мелких диатомей — *Cyclotella*, а старшие копеподиты (IV—VI), питаясь ночью в верхних слоях, уничтожают главным образом крупных многочисленных *Noctiluca*, потребляя их по мере встречи, и выбирают мелких колониальных диатомей — *Chaetoceros insignis* или подобные ему формы, а также крупных *Coscinodiscus janischii* и *Rhizosolenia calcar-avis*. В нижних слоях избираются в основном относительно мелкие водоросли, перидиней и диатомей, развивающиеся здесь в наибольшем количестве.

Сопоставляя результаты наших наблюдений за движением водорослей в культурах (табл. 5) и индексы элективности в питании у *Calanus* (табл. 4), обнаружили, что определенной зависимости избирательной способности *Calanus* от степени подвижности водорослей не существует. Средняя максимальная скорость движения всех изученных водорослей колеблется незначительно и примерно в 16—30 раз ниже скорости движений *Calanus* при поиске и захвате пищи. По нашим измерениям, скорость поступательного скользящего движения и мелких скачков *Calanus* во время питания составляет 1,7—2,2 мм/сек.

Таким образом, результаты наблюдений по избирательной способности в питании *C. helgolandicus* в море хорошо совпадают с результатами подобных исследований в эксперименте. Выяснилось, что *Calanus* на младших возрастных стадиях более активно выбирает чаще всего округлые и относительно крупные организмы (Peridinea), независимо от их подвижности, на старших — крупные одиночные и колониальные формы, лишенные грубых выростов, какие имеются, например, у *Ceratium*. Щетинки, отростки, створки диатомей не оказывают рачкам помех при захвате этих водорослей. Полученные материалы показывают также, что *Calanus* по типу питания относится скорее к «пасущимся» животным, способным не только отфильтровывать многочисленные мелкие, но и хватать более редкие крупные водоросли, выбирая их из общей массы съедобных форм. Активной охоты за какими-либо подвижными животными у *Calanus* не наблюдали.

Выводы

1. В экспериментальных и полевых условиях исследовали избирательную способность в питании у *Calanus helgolandicus*. Наблюдения показали, что этот рачок питается развивающимися в массе (2—3 млн. кл/м³) мелкими перидинейми и диатомеями и одновременно выбирает из смеси различных по величине и форме водорослей наиболее крупные объекты. Концентрация крупных водорослей может быть в 33—8000 раз в эксперименте и в 100—300 раз в природе ниже концентрации мелких организмов.

2. Подвижность перидиней, колониальность, выросты, щетинки и створки диатомей не оказывают влияния на степень поедаемости этих водорослей старшими возрастными группами *Calanus*. Только грубые рога и плотные целлюлозные оболочки крупного *Ceratium* мешают рачкам захватывать и разгрызать эту перидинею. Младшие возрастные

Таблица 5

Средняя максимальная скорость движения
планктонных водорослей в культурах
при 20°.

Вид	Размер, мм	Скорость, мм/сек
<i>Gymnodinium wulfii</i> .	0,012	0,107 ± 0,0066
<i>Amphidinium</i> sp. . .	0,015	0,070 ± 0,0032
<i>Exuviaella cordata</i> .	0,018	0,088 ± 0,0059
<i>Peridinium triquetrum</i> .	0,029	0,086 ± 0,0013
<i>Prorocentrum micans</i> .	0,042	0,090 ± 0,0039
<i>Dinophysis acuta</i> . .	0,062	0,074 ± 0,0016

стадии *Calanus* не потребляют крупных одиночных или колониальных диатомей с толстыми и крепкими створками.

3. По типу питания *Calanus* можно отнести к «пасущимся» организмам. Активной охоты за подвижными животными и преследования их у *Calanus* не наблюдали, хотя элементы охоты имеются.

ЛИТЕРАТУРА

Ивлев В. С., 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат.

Петипа Т. С., 1964. Суточный ритм расхода и накопления жира у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. ДАН СССР, т. 156, № 6.

Петипа Т. С., 1964а. Суточный ритм в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. «Тр. Севаст. биол. ст.», т. XV.

Сампоп Н. Г., 1928. On the feeding mechanism of the copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. Brit. J. exp. Biol., v. 6, 131.

Cushing D. H., 1955. Production and a pelagic fishery. Fish. Invest., Lond., ser. II, v. 18, No 7, 1.

Harvey H. W., 1937. Note on selective feeding by *Calanus*. J. Mar. Biol. Ass. U.K., v. 22, No 1, 97.

Marshall S. M., Orr A. P., 1955. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Edinburgh, London.