

Т. С. ПЕТИПА

СУТОЧНЫЙ РИТМ В ПИТАНИИ И СУТОЧНЫЕ РАЦИОНЫ  
*CALANUS HELGOLANDICUS* (CLAUS)  
В ЧЕРНОМ МОРЕ

В Черном море обитает несколько видов крупных веслоногих из сем. Pontellidae и один вид из сем. Calanidae. Из них только *Calanus helgolandicus* встречается круглогодично в большом количестве по всей площади открытых вод Черного моря от поверхности до глубины 150—200 м. В течение года *Calanus* в Черном море образует 5-6 генераций (Чаянова, 1950).

Полевые и экспериментальные исследования питания *Calanus* из различных морей показали, что этот рачок питается самыми различными организмами, главным образом растительного происхождения, но потребляет также и животные объекты (Gran, 1902; Dakin, 1908; Esterly, 1916; Lebour, 1922; Marshall, 1924; Clarke, Gellis, 1935; Fuller, Clarke, 1936; Fuller, 1937; Clarke, Bonnet, 1939; Harvey, 1937; Миронов, 1941; Raumont, Gross, 1942; Gauld, 1951; Marshall, Orr, 1952; Беклемишев, 1954; Петипа, 1960). Благодаря своим крупным размерам, интенсивному развитию в течение всего года и широкому распространению *Calanus* в Черном море является одним из основных потребителей фитопланктона и, в свою очередь, сам используется в пищу многими промысловыми и непромысловыми рыбами.

По данным В. Д. Бурдак (1959, 1960), Н. Я. Липской (1960) и других исследователей, *Calanus* выедается в Черном море пикшей, шпротом, барабулей в толще воды от 0 до 150 м и часто составляет основу их пищевого рациона. Так, в пище мерланга длиной 5—8 см *Calanus* составляет по весу 85%, и половина всех исследованных рыб питается исключительно *Calanus* (Бурдак, 1959). В пище шпрота весной и зимой *Calanus* составляет 71—98% (Липская, 1960). Несмотря на суточные вертикальные миграции рачков, потребление их рыбами происходит круглосуточно и на различных горизонтах. В верхних слоях (до 25—50 м) в вечерние, ночные или утренние часы *Calanus* служит пищей некоторым теплолюбивым и холодолюбивым рыбам, в нижних и придонных слоях (50—100 м) им питаются в основном пелагические холодолюбивые и часто — донные рыбы.

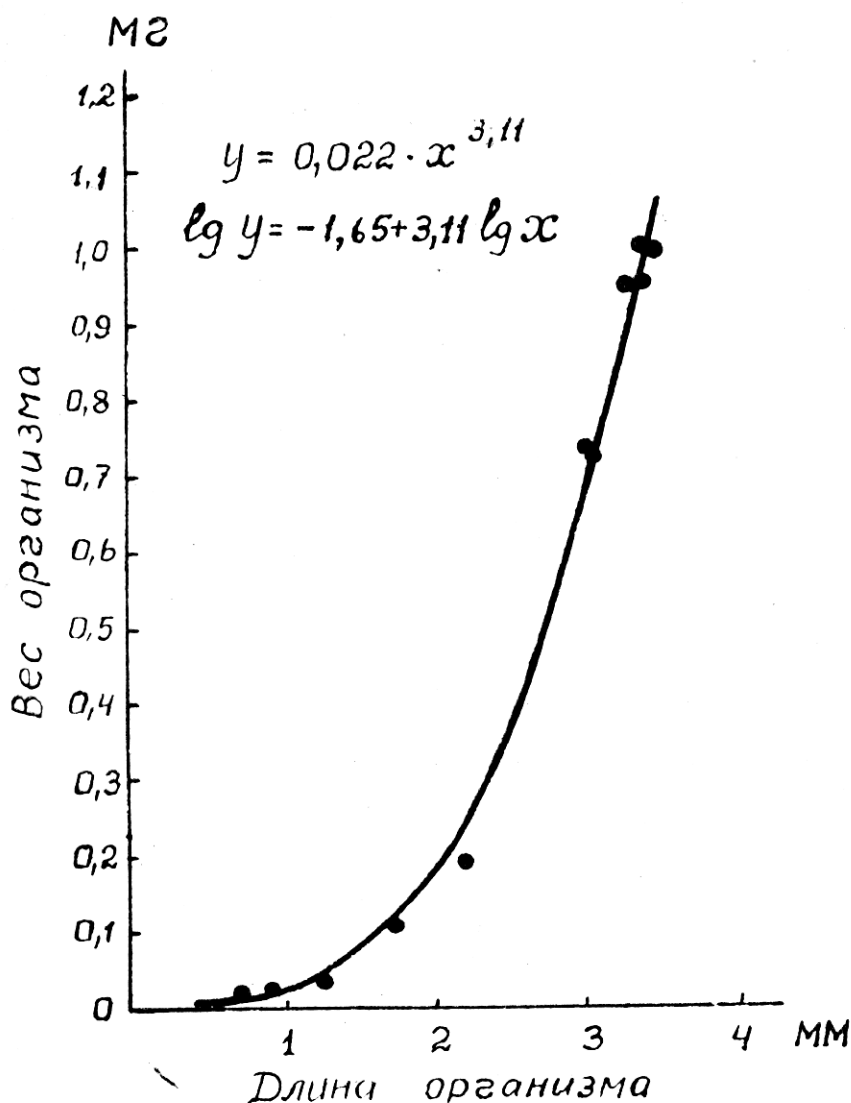
Таким образом, имеющиеся данные позволяют считать, что черноморский *Calanus* играет существенную роль в системе пищевых взаимоотношений организмов пелагиали. Однако, несмотря на всю важность *Calanus*, его биология в Черном море все еще оставалась слабоизученной. Исследований по питанию черноморского *Calanus* не производилось.

Целью настоящей работы было определение в природе качественного состава пищи *Calanus* на всех стадиях развития, суточного хода интенсивности питания и суточных пищевых рационов рачков. На основании полученных нами данных по суточным колебаниям жирового запаса и анализов Т. И. Пшениной (неопубликованные материалы) по химическому составу фитопланктона и *Calanus* были вычислены энергетические траты у различных стадий *Calanus*. Все эти вопросы составляют часть общей задачи по определению роли *Calanus* в продукционных процессах в пелагиали Черного моря.

## МЕТОДИКА

Работа проводилась в судовой лаборатории научно-исследовательского судна «Академик А. Ковалевский» во время многосуточной якорной станции в июне 1959 г., в галистатической области западной половины Черного моря. Питание *Calanus* изучалось на материале, собранном в несколько суток. 2 июня производились ловы планктона днем и ночью. 11 июня было сделано 4 серии ловов: в середине ночи, на восходе солнца, в середине дня и при заходе солнца. 12 июня произведены 3 серии ловов: вскоре после восхода солнца, в середине дня и незадолго перед заходом солнца. Облавливались стандартные, иногда более дробные слои.

Кишечное содержимое возрастных стадий *Calanus* исследовалось путем вскрытия живых или свежесфиксированных рачков, выловленных с различных глубин в отмеченное время суток, и рассматривалось под стереоскопическим микроскопом и иммерсией. По длине и ширине определялся объем компактной пищевой массы и по возможности просчитывались встреченные объекты. Если пищевые формы удавалось полностью просчитать, то вес содержимого кишечника равнялся весу этих форм, определенному по таблицам среднего веса. Если пища оказывалась сильно разрушенной, то измерялся только объем всей пищевой массы, мм<sup>3</sup> приравнялся мг. Предварительно перед вскрытием измерялись длина и ширина рачков, а также длина, ширина, иногда толщина всех жировых капель, лежащих вдоль кишечника. Вес капель вычислялся по объему и удельному весу. По данным А. Клема (Marshall, Orr, 1955a), удельный вес жира, накапливаемого *Calanus* при питании фитопланктоном, равен 0,91. Вес исследованных рачков любых размеров определялся по предварительно найденной зависимости между длиной рачков и их весом, обнаруженным путем непосредственного взвешивания (рис. 1). Отдельно для взвешивания выбиралось по 20—70 рачков каждой стадии из нескольких проб, собранных в течение суток и зафиксированных 4% формалином. Сухой вес *Calanus* был определен Т. И. Пшениной по общей навеске, состоящей главным образом из старших стадий. Из каждого слоя вскрывалось по 10—40 рачков каждой стадии. В случае небольшого количества рачков какой-нибудь стадии в пробе исследовались полностью все обнаруженные организмы. Было вскрыто 620 *Calanus* от III стадии науплиусов до взрослых форм и определено содержание жира у 1018 рачков. Науплиусы I и II стадий не питаются, и поэтому исследованию не подвергались. Вычислялись индексы наполнения кишечника и определялось суточное потребление пищи.

Рис. 1. Изменение веса *C. helgolandicus* с возрастом.

### СОСТАВ ПИЩИ

Общий список организмов, обнаруженных в кишечниках всех исследованных возрастных стадий *Calanus* состоит из 51 вида планктонных растений и животных. Из них — 43 вида относятся к водорослям, 8 видов — к животным. Среди водорослей преобладают две группы — *Peridinea* и *Diatomea*. Из животных первое место занимают яйца и личинки ракообразных. Кроме обнаруженных видов, в кишечниках рачков постоянно встречаются неопределимые остатки, состоящие из прозрачной слизистой массы, бледно-зеленых и оранжево-бурых комков, а также из темных крупнозернистых шаров различной величины и неправильной формы. По-видимому, эти остатки являются частью плазмы и кусками хроматофоров проглоченных организмов. Среди потребленных объектов встречаются одиночные и колониальные формы с размерами от 2—3 микронов до 1 мм.

Пища отдельных возрастных стадий *Calanus* не отличается особой специфичностью. В кишечниках рачков старших возрастных групп постоянно встречаются те же организмы, которые были обнаружены и у младших стадий. Однако рачки младшего возраста (до III копепоидитной стадии включительно) обычно не потребляют очень крупные пищевые объекты. К таким объектам относятся сильно вытянутые в длину и шарообразные формы, как, например, *Rhizosolenia calcar-avis* и *Noctiluca miliaris*, *Coscinodiscus janischii*, а также организмы с большими крепкими выростами, как *Ceratium tripos*. Подобные объекты были обнаружены в кишечниках рачков только с IV копепоидитной стадии. При этом одни из них (*Noctiluca*, *Rhizosolenia*) встречались в значительных количествах, другие (*Ceratium tripos*, *C. fusus*) — единично. Ш. М. Маршалл и А. П. Опп (1955a) не сомневаются в способности *Calanus* потреблять *Ceratium*, однако отмечают, что в кишечниках рачков *Ceratium* был обнаружен лишь изредка, тогда как в планктоне — это обычная форма.

Нам кажется, что потребление наиболее крупных перидиней ограничивается тем, что *Calanus*, имеющий кремневые коронки на мандибулах (Беклемишев, 1959) и приспособленный таким образом к разгрызанию хрупких кремневых створок диатомей, не в состоянии быстро ломать прочные кожные целлюлозные оболочки *Ceratium* и подобных ему организмов, а их длинные прямые или изогнутые рога застревают в щетинках ротовых конечностей рачка. Как показали опыты, попадание *Ceratium* в кишечники *Calanus* происходит в значительной степени через ночесветок, в пищевых вакуолях которых они встречаются. Благодаря обволакиванию полуразрушенных *Ceratium* плазмой *Noctiluca* рачок свободно проталкивает в рот оба эти организма.

Питание старших возрастных групп *Calanus* крупными диатомеями (*Coscinodiscus*, *Rhizosolenia*) с толстыми и крепкими кремнеорганическими створками обусловлено более или менее полным развитием у этих групп кремневых коронок на зубцах мандибул. Младшие копепоидиты не могут разгрызать крупные толстые кремневые створки, потому что у них эти коронки еще слабы и на большинстве зубов находятся в зачаточном состоянии. Вообще, кремневые коронки на мандибулах появляются у копепод только на второй копепоидитной стадии и, постепенно развиваясь, достигают совершенно полного развития у половозрелых рачков (Миронов, наст. вып.).

По числу видов в суточных пищевых спектрах всех возрастных стадий *Calanus* в июне на первом месте стоят перидиней, затем идут диатомовые водоросли (табл. 1). Хотя встречаемость перидиней у всех групп *Calanus* равна почти 100%, по количеству организмов и весу перидиней преобладают только у науплиусов, у остальных младших возрастных групп (I—III копепоидиты) доминируют диатомовые водоросли.

Основной пищей IV—V копепоидитов и половозрелых рачков в этот период служит *Noctiluca*. Ракообразные и другие животные имеют небольшое значение и чаще всего попадают в кишечники рачков, по-видимому, через *Noctiluca*. Из прочих организмов в кишечниках *Calanus* в небольшом количестве постоянно встречается *Distephanus speculum*, но этот вид не играет существенной роли в питании. По данным Ш. М. Маршалл (1924 и др.), встречаемость мелких *Silicoflagellata* и *Coccolithoridae* в кишечниках северного *Calanus* также велика, но эти формы никогда не потреблялись рачками в большом количестве и не составляли основы пищевого комка. Некоторые авторы, однако,

Таблица 1

Число видов и % соотношение биомассы планктонных водорослей и животных в рационах у различных стадий *Calanus*

| Стадия             | Науплиусы   |    | К о п е п о д и т ы |    |             |    |             |      |             |      |             |      | Самки       |      | Самцы       |       |
|--------------------|-------------|----|---------------------|----|-------------|----|-------------|------|-------------|------|-------------|------|-------------|------|-------------|-------|
|                    |             |    | I                   |    | II          |    | III         |      | IV          |      | V           |      |             |      |             |       |
| Пища               | Число видов | %  | Число видов         | %  | Число видов | %  | Число видов | %    | Число видов | %    | Число видов | %    | Число видов | %    | Число видов | %     |
| Peridinea          | 11          | 70 | 6                   | 25 | 5           | 20 | 7           | 1,7  | 4           | 1,0  | 7           | 1,6  | 14          | 0,5  | 4           | 0,02  |
| Diatomea           | 4           | 30 | 6                   | 75 | 2           | 80 | 2           | 98,3 | 3           | 46,0 | 7           | 12,8 | 9           | 19,5 | 3           | 14,6  |
| Noctiluca miliaris | —           | —  | —                   | —  | —           | —  | —           | —    | 1           | 52,6 | 1           | 83,5 | 1           | 77,0 | 1           | 85,38 |
| Ракообразные       | —           | —  | —                   | —  | —           | —  | —           | —    | 1           | 0,4  | 2           | 2,1  | 6           | 3,0  | —           | —     |
| Silicoflagellata   | 1           | —  | 1                   | —  | 1           | —  | 1           | —    | 1           | —    | 1           | —    | 1           | —    | 1           | —     |
| Мелкие жгутиковые  | —           | —  | —                   | —  | —           | —  | —           | —    | —           | —    | 1           | —    | —           | —    | —           | —     |

отмечали случаи, когда кишечники рачков были набиты кокколитами (Esterly, 1916; Миронов, 1941). По-видимому, в отдельные периоды при отсутствии основного корма *Calanus* способен питаться очень мелкими организмами и даже бактериями (Clarke et al, 1935; 1939). Кроме того, возможна недооценка роли мелких голых форм в питании *Calanus*, так как в кишечниках они сразу же разрушаются и не поддаются определению.

Исследование питания рачков по глубинам в течение суток показало, что в пище *Calanus*, пойманных из различных слоев, могут встречаться самые различные организмы, главным образом, те, которые по численности или биомассе преобладают в соответствующем слое. Подробнее вопросы о качественной и количественной стороне выедания планктона каланусом в различных слоях будут разобраны в другом месте.

Таким образом, качественный состав пищи *Calanus* свидетельствует о большом разнообразии пищевых форм. Очевидно, что организмы в пищевом отношении неравноценны, однако в природе в зависимости от различных обстоятельств возможно потребление в большом количестве как наиболее полноценного корма, так и объектов, обычно играющих в питании меньшую роль. Здесь имеет значение, главным образом, замещение одного корма другим, связанное или с возрастными особенностями *Calanus*, или с изменением места обитания рачков. Самостоятельную роль, особенно у младших групп, вероятно, играет и избирательная способность.

### СУТОЧНЫЙ РИТМ В ПИТАНИИ

Исследование колебаний наполнения кишечников и отложенного вдоль кишечника жира у различных стадий *Calanus* в течение суток позволило обнаружить в питании *Calanus* характерный суточный ритм. Было замечено, что объем жировой капли и наполнение кишечников изменяются у *Calanus* в течение суток параллельно (рис. 2). При увеличении массы потребленной пищи количество отложенного вдоль кишечника жира оказывалось более высоким, и наоборот. Как было показано ранее (Петипа, 1964б), отложение жира у *Calanus* вдоль кишечника в виде жировых капель происходит при так называемом «избыточном питании», при котором фекалии выбрасываются через 5—15 мин. За это время жир откладывается в запас из каждой потребленной порции пищи. Такое быстрое отложение запасного жира у животных, по-видимому, обусловлено возможностью его всасывания без расщепления, в виде тонкой жировой эмульсии (Гинецинский, Лебединский, 1956). При этом наблюдается прямое проникновение из кишки мельчайших жировых капелек диаметром 0,5 микрона через систему внутри эпителиальных канальцев в стенке кишки.

Образование тонкой жировой эмульсии у ракообразных, по данным Фонка (Vonk, 1935 и последующие работы; цитировано из «The physiology of Crustacea» Уотермана (Waterman, 1960), происходит под влиянием некоторых веществ пищеварительного сока, которые при слабокислой реакции и низкой температуре повышают растворимость жиров и жирных кислот.

Известно, что у животных при избытке жирной пищи часто откладывается в запас чужеродный жир в малоизмененном виде. У *Calanus* природа отложенного вдоль кишечника запасного жира, как и его цвет, также зависит от жиров съеденной пищи (Lovern, 1935). При

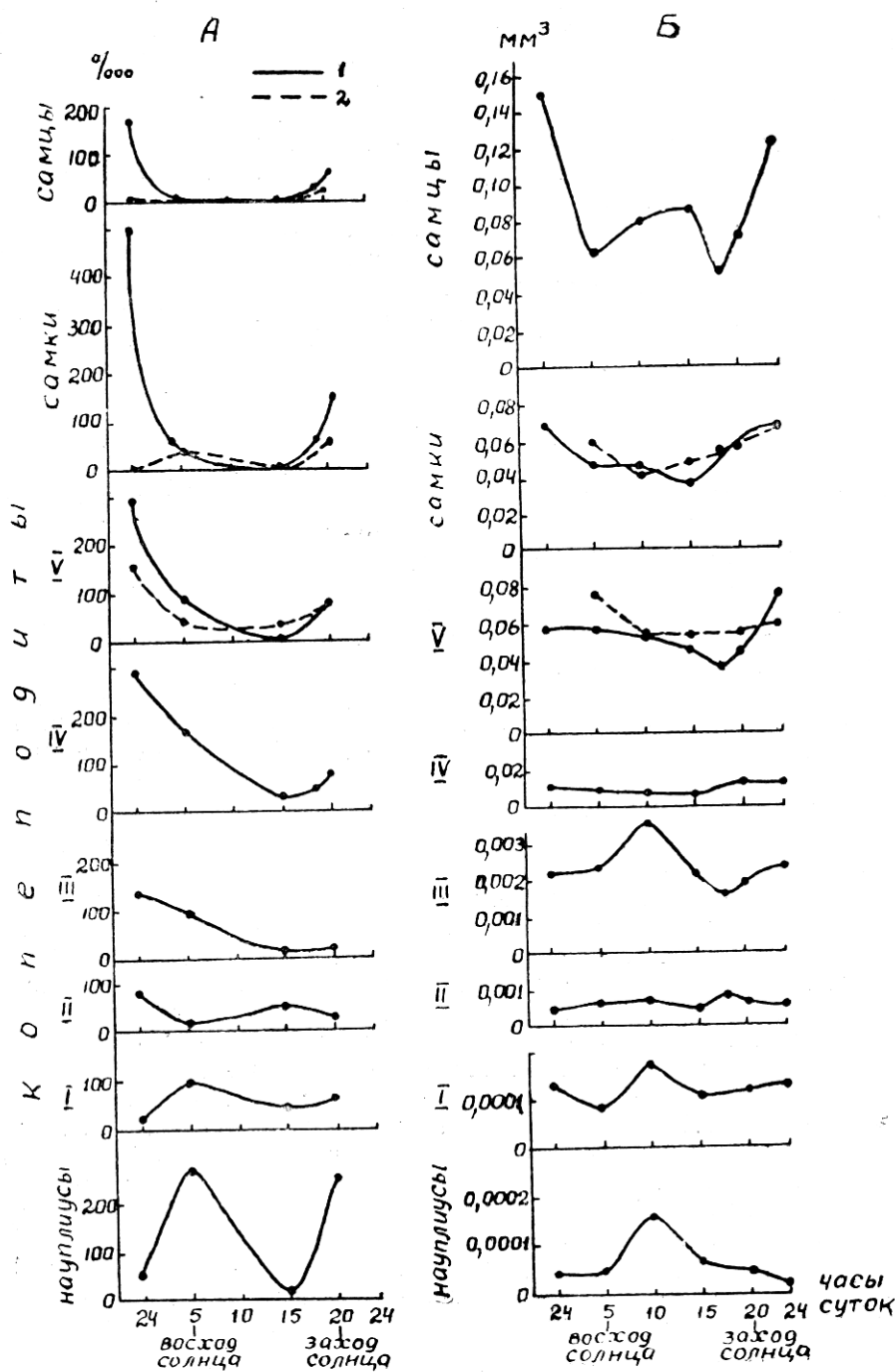


Рис. 2. Суточный ритм интенсивности питания и отложения жира у различных стадий *Calanus* в море: А — наполнение кишечника; Б — содержание жира; 1 — средние данные по слоям массового обитания рачков; 2 — у слабо мигрирующих рачков.

изучении процессов жирового обмена у морских животных. Ловерн обнаружил интересный факт, что откладываемый в запас жир может сохранять неизменной свою природу у целого ряда организмов из нескольких последовательных звеньев пищевой цепи, переходя из одних организмов в другие. Так, запасной жир пелагических рыб оказывается почти совершенно подобным жиру потребляемого ими зоопланктона, у которого, в свою очередь, этот жир имеет ту же природу, что и жир служащего ему пищей фитопланктона. Можно предполагать, что, по-видимому, вообще у морских пойкилотермных организмов, часто потребляющих избыточные количества пищи, способность быстро откладывать в запас жир в малоизмененном виде оказывается обычным и распространенным явлением.

Таким образом о суточном ритме в питании у различных возрастных групп *Calanus* можно судить не только по суточному ходу наполнения кишечника, но и по суточным колебаниям жирового запаса.

У *Calanus* в отношении суточного ритма питания проявляется та же закономерность, которая была обнаружена ранее у *Acartia*. Однако у *Calanus* эта закономерность выражена гораздо более четко. Она заключается в зависимости суточного ритма в питании от той или иной способности рачков совершать суточные вертикальные миграции. Поскольку различные стадии *Calanus* в течение суток мигрируют по-разному или не совершают миграций, суточный ритм в питании у них также не одинаков. В то же время почти все возрастные группы *Calanus* питаются круглосуточно.

Чем активнее мигрируют рачки (от III копепоидитов к половозрелым формам; Петипа, 1964а, табл. 2), тем с большей интенсивностью питаются они ночью в верхних слоях (рис. 2). При отсутствии миграций науплиусы и I копепоидиты питаются более равномерно и днем даже интенсивнее, чем ночью.

Как видно из рис. 2, младшие стадии (науплиусы и I копепоидиты) наиболее интенсивно питаются и откладывают жир чаще всего утром. У старших групп (IV—V копепоидиты, самки, самцы) максимум наполнения кишечника и содержания жира обнаружен ночью, в светлое же время суток заметен максимум. Суточный ритм в питании у II и III копепоидитов неустойчив; максимум наполнения кишечника может наблюдаться у них днем или ночью. Иногда же в течение суток колебания интенсивности питания у этих стадий вообще незначительны. То же самое следует сказать в отношении накопления жира у II и III копепоидитов. Хотя более или менее заметные миграции *Calanus* начинается именно с III стадии, однако в отдельных случаях III копепоидиты могут совсем не мигрировать или мигрировать с меньшей амплитудой. При сравнении общего количества пищи, потребляемого различными группами *Calanus* за светлую и темную половину суток, наблюдается подобная же картина (табл. 3).

Отмеченный суточный ритм в питании возрастных стадий *Calanus* обнаружен по величинам наполнения кишечника рачков не для всей толщи в среднем, а по слоям массового обитания рассматриваемой стадии в течение суток.

Многими авторами (Marshall, 1924; Wimpenny, 1937, 1938; Fuller, 1937 и др.) было установлено, что *Calanus* часто имеет суточный ритм с преобладающим ночным питанием. Д. Т. Голд (Gauld, 1953), изучая пищевое поведение *Calanus* в Лох Файне в течение года, пришел к заключению, что врожденного суточного пищевого ритма у



Суточное вертикальное распределение *C. helgolandicus* в июне 1959 года в г  
(в процентах от общего количества *Calanus* в слое 0—

| Время ловов | 4 — 5 час.      |                |                 |                  |                 |                |        |        | 9 — 10 час.     |                |                 |                  |                 |                |        |        | 15 час.         |                |                 |                  |                 |                |        |        | N<br>III—<br>VI | C <sub>I</sub> |
|-------------|-----------------|----------------|-----------------|------------------|-----------------|----------------|--------|--------|-----------------|----------------|-----------------|------------------|-----------------|----------------|--------|--------|-----------------|----------------|-----------------|------------------|-----------------|----------------|--------|--------|-----------------|----------------|
| Стадии      | N<br>III—<br>VI | C <sub>I</sub> | C <sub>II</sub> | C <sub>III</sub> | C <sub>IV</sub> | C <sub>V</sub> | ○<br>+ | ↑<br>○ | N<br>III—<br>VI | C <sub>I</sub> | C <sub>II</sub> | C <sub>III</sub> | C <sub>IV</sub> | C <sub>V</sub> | ○<br>+ | ↑<br>○ | N<br>III—<br>VI | C <sub>I</sub> | C <sub>II</sub> | C <sub>III</sub> | C <sub>IV</sub> | C <sub>V</sub> | ○<br>+ | ↑<br>○ | N<br>III—<br>VI |                |
| Слой, м.    |                 |                |                 |                  |                 |                |        |        |                 |                |                 |                  |                 |                |        |        |                 |                |                 |                  |                 |                |        |        |                 |                |
| 0—10        | 12              |                |                 |                  |                 |                |        |        | —               |                |                 |                  |                 |                |        |        | 1               |                |                 |                  |                 |                |        |        | —               |                |
| 10—25       | 20              | 37             | 37              | 23               | 15              |                |        |        | —               | 69             | 52              | 10               |                 |                |        |        | 60              | 79             | 74              | 3                |                 |                |        |        | —               | 75             |
| 25—50       | 44              | 63             | 63              | 77               | 73              | 34             |        |        | —               | 16             | 43              | 64               | 48              | 4              | 75     | 100    | 39              | 13             | 17              | 56               | 25              | 2              |        |        | —               | 25             |
| 50—75       | 24              |                |                 |                  | 12              | 66             | 100    | 100    | —               | 15             | 5               | 26               | 52              | 83             | 26     |        |                 | 8              | 9               | 41               | 75              | 85             | 66     | 34     | —               |                |
| 75—100      |                 |                |                 |                  |                 |                |        |        | —               |                |                 |                  |                 | 13             |        |        |                 |                |                 |                  |                 | 13             | 34     | 66     | —               |                |

### Таблица 2

ndicus в июне 1959 года в галистатической области Черного моря  
личества *Calanus* в слое 0—100 м под 1 м<sup>2</sup>)

[illegible]

Таблица 3

Соотношение между ночным и дневным питанием у *C. helgolandicus* разного возраста (в процентах от суточного рациона)

| Стадии              | Науплиусы | К о п е п о д и т ы |    |     |      |      | Самки | Самцы |
|---------------------|-----------|---------------------|----|-----|------|------|-------|-------|
|                     | III—VI    | I                   | II | III | IV   | V    |       |       |
| Ночь<br>(20—5 час.) | 26        | 23                  | 55 | 97  | 95,3 | 99,1 | 99,2  | 99,5  |
| День<br>(5—20 час.) | 74        | 77                  | 45 | 3   | 3,7  | 0,9  | 0,8   | 0,5   |

*Calanus* не имеется. Активное ночное питание Д. Т. Голд наблюдал только у мигрирующих рачков в темное время суток, когда *Calanus* находился на поверхности. Когда же *Calanus* не мигрировал и все время обитал вблизи поверхности, то питался днем и ночью.

Д. Т. Голд полагает, что наличие суточного пищевого ритма с интенсивным ночным питанием на поверхности, обуславливается тем обстоятельством, что пища мигрирующего *Calanus* находится в основном в верхних слоях. Рачки, пойманные в глубинных водах, содержали в кишечниках мало пищи.

Нами было обнаружено (Петипа, 1958, 1959), что наличие суточного пищевого ритма у *Acartia clausi* не зависит от количества пищи в море. Старшие возрастные группы *A. clausi*, мигрирующие в пределах 14-метрового слоя в прибрежном районе, имели суточный пищевой ритм с определенным преобладанием ночного питания у поверхности, хотя днем количество пищи в нижнем слое было более высоким.

Мы полагаем, что суточный ритм в питании копепод обусловлен, в первую очередь, характером и интенсивностью их миграций или вообще движений (Петипа, 1964а). Для осуществления миграций в верхние слои, особенно с больших глубин, за сравнительно короткий срок (0,2 — 4,0 часа) рачкам приходится затрачивать относительно огромное количество энергии. Эта энергия обычно возмещается большим количеством пищи, потребляемой ночью в верхних слоях, вблизи термоклина, где скапливаются плотной массой многие водоросли и животные. Попадая в гущу пищевых объектов, рачки быстро и легко, без затраты особых усилий набивают пищей свои кишечники. В результате наблюдается суточный ритм с преобладанием ночного питания над дневным. Если же копеподы (независимо от возраста) не мигрируют и находятся в течение суток на одних и тех же глубинах, вблизи поверхности или в нижних слоях, то они тратят меньше энергии на движение, и поэтому ночью питаются с меньшей интенсивностью. Разница между ночным и дневным питанием у этих копепод в большинстве случаев выражена слабо или совсем отсутствует, и суточного ритма в питании, подобного отмеченному выше, не имеется. Суточные колебания жира, который при миграции является основным источником энергии, у них также менее значительны (рис. 2, табл. 5).

## СУТОЧНЫЕ РАЦИОНЫ

Как отмечалось ранее, колебания в течение суток количества отложенного вдоль кишечника жира у *Calanus* тесно связаны с суточным ходом интенсивности питания. Поэтому для определения суточных рационов *Calanus* наряду с материалами по непосредственному потреблению пищи можно использовать количественные данные по убыли и прибыли отложенного жира. В настоящей работе расчеты суточных рационов были сделаны двумя способами: во-первых, из данных по наполнению кишечника в разное время суток на различных глубинах и времени прохождения пищи по кишечнику при соответствующей температуре и соответствующем количестве пищи; во-вторых, по средней величине между убылью и прибылью жира в течение суток. Убыль жира вычислялась в период расхода жира по разнице от момента его максимального содержания до минимального, прибыль — в период накопления жира таким же путем. В обоих расчетах суточных рационов учитывались миграции рачков и время пребывания каждой стадии *Calanus* в том или ином слое.

Поскольку работа проводилась в галистатической области Черного моря, где течения были совсем слабые (материалы лаб. гидрологии ИНБЮМ), то можно полагать, что исследовалась одна и та же популяция рачков. Подтверждением этому предположению служат следующие данные:

1. Общая численность *Calanus* во всем обитаемом столбе воды под 1 м<sup>2</sup> колебалась в течение всего периода исследования незначительно.

2. Соотношение отдельных стадий *Calanus*, особенно старших групп, оставалось в это время почти одним и тем же.

В течение всего периода, от 2 до 19 июня наблюдалось постепенное увеличение численности науплиусов и младших возрастных групп *Calanus*, связанное с возрастанием откладки яиц самками. К концу исследованного периода количество науплиусов увеличилось вдвое по сравнению с первоначальным.

Отсутствие резких колебаний численности отдельных стадий *Calanus* свидетельствует не только в пользу предположения о наличии в исследованном районе одной и той же популяции *Calanus*, но и говорит об отсутствии более или менее заметного выедания этого рачка. В открытом море основными потребителями *Calanus* являются шпрот, отчасти хамса, а также молодь пелагических рыб и некоторые планктонные хищники. В июне 1959 г. в районе многосуточной станции выедание *Calanus* рыбами было, вероятно, очень ослаблено, так как в это время в пелагиали рыб мало, вследствие их миграции к северным берегам Черного моря. В июне наибольшие скопления шпрота, хамсы, скумбрии и мелкой ставриды образуются в северо-западной части Черного моря (Кротов, 1959). В водах открытого моря их численность, по-видимому, очень низка. По расчетам Т. В. Дехник, на основании данных о количестве икры в исследованном районе в июне 1959 г. численность половозрелой хамсы над слоем температурного скачка не превышала 2 экземпляров в 1000 м<sup>3</sup> воды на площади в 77 м<sup>2</sup>. В ловах ихтиопланктона в слое 0—25 м личинки хамсы появились только в последние два дня многосуточной станции. Икры личинок шпрота и других пелагических рыб, за исключением единичных количеств икры пелагиды, в этих ловах не было обнаружено. Поскольку основная масса *Calanus* распределяется ниже слоя температурного

скачка, то он выедается главным образом холодноводными рыбами, находящимися под этим слоем. Выедание *Calanus* тепловодными рыбами очень незначительно.

Из планктонных хищников только *Sagitta euxina* оказывается более или менее важным потребителем *Calanus*. Однако, по данным Г. Н. Миронова (1960), в открытом море *Calanus* в незначительной степени выедается *Sagitta*, которая потребляет, в основном, яйца и науплиусов. В большом количестве яйца *Calanus* уничтожаются *Noctiluca* (Миронов, 1954).

Таким образом, в исследованный период в галистатике западной половины Черного моря выедание могло оказывать более или менее существенное влияние только на численность яиц и личиночных форм *Calanus*. Старшие возрастные группы *Calanus* практически не выедались. Их численность за весь период колебалась в пределах 16%.

Расчеты суточных рационов по первому способу производились следующим образом.

Сначала, по вертикальному распределению *Calanus* определялась продолжительность пребывания рачков каждой стадии в различных слоях в течение суток в зависимости от их миграций. Затем вычислялось среднее количество пищи, потребленное одним рачком в каждом из слоев. Для этого средние величины наполнения кишечника рачков каждой стадии в разное время суток в различных слоях (табл. 4) умножались на число обновлений кишечника за время, которое рачки проводили в этих слоях в соответствующие периоды суток.

Большинство авторов принимают, что время прохождения пищи по кишечнику при температуре 15—20° равно 1—2 час., а фекалии выделяются в среднем через 20 мин. Однако, все эти величины были получены в опытах, в которых рачки с наполненными кишечниками помещались в очищенную от фитопланктона воду. При таких условиях пища в кишечниках рачков задерживается дольше и лучше усваивается, чем при постоянном интенсивном питании и быстром выделении фекалий.

В предыдущей главе показано, что рачки разного возраста наиболее интенсивно питаются в верхних слоях, особенно богатых фитопланктоном, где температура в среднем равна 12—17°. В опытах по накоплению жира (Петипа, 1964б) было обнаружено, что *Calanus* при 13—17° накапливает жир в богатой культуре водорослей только при непрерывном избыточном питании, при котором фекалии выделяются через 7—15 мин. Так как скорость накопления жира в указанном эксперименте оказалась значительно более низкой, чем в море, то, по-видимому, выделение фекалий у рачков в море в период активного питания происходит еще быстрее. Маршалл и Опп (1961) отмечают, что в эксперименте минимальное время, через которое могут выделяться фекалии, при достаточно высокой усвояемости равно 5 мин. Эта величина и была взята для расчетов суточных рационов *Calanus* в богатых пищей верхних слоях. Время, за которое кишечник полностью опорожнится, в этом случае будет равно 20 мин. Принято, исходя из наблюдений, что непереваренные остатки наполненного кишечника выделяются в среднем в 4 фекалиях. Время прохождения пищи по кишечнику при более низкой температуре (7—8°), наблюдаемой в обедненных глубоких слоях (от 25 до 100 м), определялось в эксперименте обычным путем, поскольку рачки в нижних слоях почти не питаются. Опыты проводились ранней

Таблица 4

Наполнение кишечника у *C. helgolandicus* в течение суток в различных слоях в июне 1959 г.

| Стадия              | Часы суток | Слой обитания, в м                 | Наполнение кишечника, в микрограммах | Число следованных животных |
|---------------------|------------|------------------------------------|--------------------------------------|----------------------------|
| Науплиусы           | 22— 4      | 10—50                              | 0,0813                               | 19                         |
|                     | 4—11       | „                                  | 0,399                                | 18                         |
|                     | 11—17      | „                                  | 0,029                                | 34                         |
|                     | 17—22      | „                                  | 0,378                                | 10                         |
| К о п е п о д и т ы | I          | 22— 4                              | 0,0688                               | 10                         |
|                     |            | 4—11                               | 0,280                                | 13                         |
|                     |            | 11—17                              | 0,1404                               | 12                         |
|                     |            | 17—22                              | 0,178                                | 8                          |
|                     | II         | 22— 4                              | 0,321                                | 14                         |
|                     |            | 4—11                               | 0,084                                | 6                          |
|                     |            | 11—17                              | 0,237                                | 13                         |
|                     |            | 17—22                              | 0,133                                | 20                         |
|                     | III*       | 20— 4                              | 1,290                                | 10                         |
|                     |            | 4— 5 <sup>20</sup>                 | 0,900                                | 7                          |
|                     |            | 5 <sup>20</sup> —18 <sup>40</sup>  | 0,110                                | 14                         |
|                     |            | 18 <sup>40</sup> —20               | 0,160                                | 7                          |
|                     | IV         | 20 <sup>30</sup> — 4               | 6,690                                | 11                         |
|                     |            | 4— 6 <sup>40</sup>                 | 4,010                                | 7                          |
|                     |            | 6 <sup>40</sup> —17 <sup>50</sup>  | 0,820                                | 4                          |
|                     |            | 17 <sup>50</sup> —19 <sup>10</sup> | 1,130                                | 4                          |
|                     |            | 19 <sup>10</sup> —20 <sup>30</sup> | 1,775                                | 11                         |
|                     | V          | 21— 3 <sup>10</sup>                | 18,500                               | 11                         |
|                     |            | 3 <sup>10</sup> —5 <sup>50</sup>   | 6,000                                | 10                         |
|                     |            | 5 <sup>50</sup> —19 <sup>40</sup>  | 0,200                                | 7                          |
|                     |            | 19 <sup>40</sup> —21               | 4,750                                | 10                         |

\* Для расчетов количества пищи, потребленной III и всеми последующими стадиями днем в нижних слоях, продолжительность пребывания рачков в этих слоях была уменьшена на 1 час, в течение которого переваривались остатки пищи, захваченной в поверхностных водах.

Продолжение табл. 4.

| Стадия | Часы<br>суток | Слой<br>обитания,<br>в м | Наполнение<br>кишечников,<br>в микро-<br>граммах | Число<br>следован-<br>ных<br>животных |
|--------|---------------|--------------------------|--------------------------------------------------|---------------------------------------|
| Самки  | 21—310        | 0—25                     | 52,620                                           | 14                                    |
|        | 310—430       | 25—50                    | 6,550                                            | 3                                     |
|        | 430—550       | 50—75                    | 4,640                                            | 5                                     |
|        | 550—1820      | 50—100                   | 0,363                                            | 15                                    |
|        | 1820—1940     | 50—75                    | 6,540                                            | 10                                    |
|        | 1940—21       | 25—50                    | 16,220                                           | 6                                     |
| Самцы  | 21—310        | 10—25                    | 16,260                                           | 3                                     |
|        | 310—550       | 50—75                    | 0,111                                            | 2                                     |
|        | 550—1820      | 75—100                   | 0,000                                            | 3                                     |
|        | 1820—1940     | 50—75                    | 2,080                                            | 4                                     |
|        | 1940—21       | 25—50                    | 6,411                                            | 1                                     |

весной. Выловленные из моря рачки V—VI стадий с наполненными кишечниками в количестве 10—15 экземпляров помещались в сосуд с фильтрованной водой и выдерживались в холодильной камере при 7° до полного опорожнения кишечников. Затем рачки переводились в культуру водорослей, где вновь наполняли пищей свои кишечники, после чего повторялся опыт в холодильной камере. Все наблюдения длились 3 дня, с трехкратной повторностью. Время прохождения основной массы пищи по кишечнику при 7° оказалось равным 3—4 час.

Таким образом, принято, что у старших стадий *Calanus* в период ночного пребывания рачков в верхних слоях до 25 м, когда происходит непрерывное интенсивное питание, время прохождения пищи по кишечнику равно 20 мин., глубже 25 м в период слабого питания или его отсутствия — 3 час. У младших стадий, постоянно находящихся в верхних слоях, наблюдаются чаще всего один или два максимума в питании и накоплении жира (рис. 2, табл. 5), поэтому было принято, что только в часы наиболее интенсивного питания (утром и вечером) время прохождения пищи по кишечнику равно 20 мин., в остальные часы суток при слабом питании — примерно 1,5 часа. Последняя цифра получена экспериментальным путем для науплиусов. Сделано 3 опыта. Рачки с наполненными кишечниками по одному при температуре 16—18° помещались в фильтрованную воду до полного опорожнения кишечников. Время прохождения пищи по кишечнику оказалось равным 1 час., 1 час. 25 мин. и 1 час. 40 мин. Как отмечалось выше, время переваривания, равное в среднем 1,5 час., принимается различными авторами и для взрослых копепод при условии нахождения рачков в среде без пищи. При слабом питании рачков в море время переваривания, по-видимому, также приближается к 1,5 час.

Полный суточный рацион особи данной возрастной группы вычислялся суммированием пищи, потребленной во всех слоях, которые были

пройлены во время суточных миграций. Амплитуда миграций данной группы определялась по перемещению основной массы рачков этой группы. Таким путем были получены величины суточных рационов для всех стадий *C. helgolandicus*.

Вычисление суточных рационов вторым способом, то есть по средней величине между суточной убылью и прибылью жира у каждой стадии (табл. 5, 6), сводилось к определению того количества пищи в сыром весе, из которого может быть накоплен за сутки соответствующий жир.

Исходя из имеющихся в литературе данных по жировому обмену у различных животных, при расчетах суточных рационов по жиру были использованы следующие предпосылки:

1. Отложенный вдоль кишечника жир происходит из жиров пищи.

В опытах по накоплению жира у *C. helgolandicus* (Петипа, 1964б) было обнаружено, что жир обычно интенсивно накапливается в смеси водорослей при концентрациях, часто встречающихся в море. При питании *Calanus* такой смесью вес отложенного вдоль кишечника жира составлял примерно половину общего количества жира, которое содержалось в съеденных водорослях. Малоизмененный состав и цвет отложенного вдоль кишки жира по сравнению с жиром пищи и большая скорость его накопления (см. главу о суточном ритме) также говорят о возможности отложения жира у *Calanus* только из жиров пищи. Если бы отложенный в запас жир образовался из углеводов или белков пищи, то состав его значительно отличался бы от состава жиров потребляемых водорослей. Кроме того, на усвоение углеводов и белков и дальнейшее превращение их в жир требовалось бы более значительное время, чем на всасывание продуктов первоначального расщепления жиров или на простое проникновение жира в виде тончайшей эмульсии из кишечника на наружную его стенку (см. выше). По данным Бонда (Bond, 1934), у *Calanus finmarchicus* углеводы хорошо перевариваются при  $pH=7$  за 30 мин., а *Daphnia* за это же время в значительной степени переваривает белки и углеводы (Hasler, 1935). По нашим наблюдениям, у *Calanus* отложение вдоль кишки жира в виде капель происходит по мере прохождения каждой порции пищи по кишечнику за 7—15 мин.

2. Средняя максимальная усвояемость жира водорослей у *Calanus* составляет 90% от всего потребленного с пищей жира.

По данным различных авторов, у животных и человека жиры усваиваются на 85—98% от валового количества жира (Бабский и др., 1938). Растительные жидкие масла усваиваются до 95%. Продуктом фотосинтеза у большинства диатомовых является масло, которое скапливается в виде капелек, часто в больших количествах (до 22% сухого вещества клетки) как запасное питательное вещество (Жузе, Прошкина-Лавренко, Шешукова; 1949). Можно было бы предполагать, что усвоение жидкого диатомового масла у *Calanus* также не ниже 95%. Однако необходимо учесть потери энергии при всасывании и отложении жира в запас.

Известно, что усвоение питательных веществ, в том числе и жира, сопровождается потерей энергии, выделяемой в виде теплоты при расщеплении питательных веществ. Всасывание и образование запасного жира у различных животных происходит с различной потерей энергии. В. С. Ивлев (1946) нашел, что депозитный жир, при условии построения из жирных кислот пищи, должен образовываться при небольших энергетических потерях (до 15%), так как в этом случае



Таблица 5

Содержание жира ( $\text{мм}^3$  объема капель  $\pm$  стандартная ошибка) у различных стадий *C. helgolandicus* в Черном море в течение суток при температуре  $7-16^\circ$  (осредненные материалы 4-суточных станций).

| Часы<br>суток | Науплиусы<br>III—VI          | С т а д и и                 |                            |                          |                         |                        |                         |                        |
|---------------|------------------------------|-----------------------------|----------------------------|--------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|
|               |                              | К о п е п о д и т ы         |                            |                          |                         |                        |                         |                        |
|               |                              | I                           | II                         | III                      | IV                      | V                      | Самки                   | Самцы                  |
| 24            | $0,000042 \pm$<br>$0,000011$ | $0,000127 \pm$<br>$0,00004$ | $0,00048 \pm$<br>$0,0001$  | $0,0022 \pm$<br>$0,0005$ | $0,010 \pm$<br>$0,002$  | $0,057 \pm$<br>$0,006$ | $0,070 \pm$<br>$0,007$  | $0,154 \pm$<br>$0,074$ |
| 5             | $0,00004 \pm$<br>$0,000013$  | $0,00008 \pm$<br>$0,000016$ | $0,0006 \pm$<br>$0,0002$   | $0,0024 \pm$<br>$0,0007$ | $0,007 \pm$<br>$0,001$  | $0,057 \pm$<br>$0,013$ | $0,048 \pm$<br>$0,005$  | $0,063 \pm$<br>$0,025$ |
| 10            | $0,00016 \pm$<br>$0,000077$  | $0,00017 \pm$<br>$0,000038$ | $0,0007 \pm$<br>$0,00008$  | $0,0036 \pm$<br>$0,0007$ | $0,007 \pm$<br>$0,001$  | $0,052 \pm$<br>$0,009$ | $0,0048 \pm$<br>$0,006$ | $0,082 \pm$<br>$0,015$ |
| 15            | $0,00006 \pm$<br>$0,000031$  | $0,0001 \pm$<br>$0,000026$  | $0,00046 \pm$<br>$0,00007$ | $0,0022 \pm$<br>$0,0004$ | $0,0064 \pm$<br>$0,002$ | $0,046 \pm$<br>$0,005$ | $0,037 \pm$<br>$0,008$  | $0,090 \pm$<br>$0,033$ |
| 18            | —                            | —                           | $0,00081 \pm$<br>$0,00016$ | $0,0017 \pm$<br>$0,0003$ | —                       | $0,035 \pm$<br>$0,005$ | $0,057 \pm$<br>$0,008$  | $0,053 \pm$<br>$0,002$ |
| 20            | $0,000042 \pm$<br>$0,000017$ | $0,00012 \pm$<br>$0,000031$ | $0,0007 \pm$<br>$0,0001$   | $0,0020 \pm$<br>$0,0004$ | $0,012 \pm$<br>$0,001$  | $0,042 \pm$<br>$0,006$ | $0,058 \pm$<br>$0,003$  | $0,073 \pm$<br>$0,004$ |
| 24            | $0,000014 \pm$<br>$0,000003$ | $0,00013 \pm$<br>$0,000054$ | $0,00063 \pm$<br>$0,00009$ | $0,0025 \pm$<br>$0,0004$ | $0,012 \pm$<br>$0,003$  | $0,077 \pm$<br>$0,009$ | $0,071 \pm$<br>$0,008$  | $0,123 \pm$<br>$0,027$ |

Таблица 6

Суточный расход и накопление жира у *C. helgolandicus* в Черном море  
в июне 1959 г. при температуре 7—16° (в мг и % от веса тела)

| Стадия                          | Науплиусы |          | К о п е п о д и т ы |          |         |         |       |        |
|---------------------------------|-----------|----------|---------------------|----------|---------|---------|-------|--------|
|                                 | III—VI    | I        | II                  | III      | IV      | V       | Самки | Самцы  |
| Размер,<br>мм                   | 0,55      | 0,96     | 1,27                | 1,71     | 2,30    | 2,92    | 3,42  | 3,30   |
| Сырой вес,<br>мг                | 0,015     | 0,02     | 0,047               | 0,12     | 0,29    | 0,63    | 1,02  | 0,93   |
| Колич.<br>исследов.<br>животных | 111       | 96       | 131                 | 94       | 149     | 153     | 191   | 27     |
| Суточный<br>расход<br>жира      | мг        | 0,00014  | 0,000106            | 0,00038  | 0,00175 | 0,0036  | 0,020 | 0,030  |
|                                 | %         | 0,93     | 0,53                | 0,81     | 1,46    | 1,24    | 3,2   | 2,94   |
| Суточное<br>накопление<br>жира  | мг        | 0,000109 | 0,000109            | 0,000519 | 0,00201 | 0,00509 | 0,038 | 0,0306 |
|                                 | %         | 0,7      | 0,55                | 1,10     | 1,7     | 1,8     | 6,0   | 3,0    |

Таблица 7.

Химический состав *C. helgolandicus* и его пищевых объектов  
(по данным Т. И. Пшениной, в % на сухое вещество)

| В и д<br>или группа | Вода  | Зола | Белки | Жиры  | Углеводы |
|---------------------|-------|------|-------|-------|----------|
| <i>Calanus</i>      | 78,0  | 11,6 | 60,32 | 15,74 | 12,34    |
| <i>Diatomea</i>     | 87,8  | 57,3 | 20,8  | 7,8   | 14,0     |
| <i>Noctiluca</i>    | 98,0* | 18,0 | 38,4  | 6,6   | 37,0     |
| <i>Peridinea</i>    | 85,5  | 29,0 | 17,0  | 4,4   | 50,0     |

расходуется меньше энергии, чем на более глубокий распад. Если же учесть, что у *Calanus* откладывается в запас жир в почти не измененном виде, что возможно только при всасывании нерасщепленного тонко эмульгированного жира и отчасти продуктов первой стадии расщепления — жирных кислот пищи, то потеря энергии при всасывании должна быть совсем малой.

Полагаем, что у *Calanus* все энергетические потери и вообще неучтенные траты энергии за счет жира во время его всасывания и отложения в запас не должны превышать 5%.

Таким образом, общее количество усвоенного и отложенного вдоль кишечника жира должно составлять 90% от валового количества жира, потребленного с пищей.

3. Весь усвоенный жир (без энергетических потерь) первоначально откладывается вдоль кишечника, откуда он постепенно расходуется организмом.

Учтя все эти допущения, был рассчитан полный суточный рацион для всех стадий *Calanus*. Для этого сначала по содержанию жира у потребленных объектов (табл. 7) и процентному соотношению биомассы этих объектов в пище рачков (табл. 1) вычислялось количество жира в съеденных каждой стадией водорослях, составляющих основу примерных, рассчитанных первым способом, рационов этих стадий. Затем по соотношению количеств различных жиров в пище определялось, сколько жира того или иного происхождения может быть получено из принятого для расчетов суточных рационов среднего количества жира между величинами его убыли и прибыли (за вычетом неусвоенной части жира и энергетических потерь). После этого вычислялся сухой вес водорослей по соответствующему количеству жира, а затем по содержанию воды в каждой группе водорослей (табл. 7) — их сырой вес. Полученные величины сырого вещества и принимаются равными суточным рационам.

\* При вычислении сырого веса потребленных *Noctiluca* определялся не общий сырой вес этих форм, а только сырое вещество их плазмы и оболочек (3% общего сырого веса), поскольку *Calanus* при захвате и проглатывании *Noctiluca* выдавливает из них свободную воду. Вес сырого вещества плазмы и оболочки *Noctiluca* был найден по объему оставшейся после выдавливания воды массы.

Сравнение результатов, определенных двумя указанными способами, показало, что рационы, рассчитанные вторым способом по величинам суточного расхода и накопления жира, у одних стадий равны или близки рационам, полученным по фактическому наполнению кишечника, у других — в 1,5—9,5 раза выше (табл. 8).

Такое различие может зависеть от ряда причин. Основной из них является недостаточно точное определение величин наполнения кишечника, поскольку нельзя было учесть неопределимую полужидкую массу, заполняющую у некоторых рачков всю среднюю часть кишки. Рачки, содержащие пищу в подобном виде, не использовались для расчетов суточных рационов. Другими причинами различий могут быть и такие факты, как, например, вычисление объема пищи вместо веса при определении величин наполнения кишечника; неточное определение времени наиболее интенсивного питания у младших стадий в течение суток; литературные, а не наблюдаемые данные по усвояемости жира, условные величины энергетических потерь при всасывании жира.

Принимая во внимание все недочеты, мы полагаем, что второй способ определения суточных рационов по убыли и прибыли жира в течение суток оказывается все-таки более надежным, чем первый. Очень высокие рационы у некоторых стадий, по-видимому, не выходят за пределы возможных величин суточных рационов. По экспериментальным данным III. М. Маршалл и А. П. Опп (1955в, 1961), *Calanus finmarchicus*, длина которого (Marshall, Orr, 1955a) почти равна длине исследованного *Calanus helgolandicus* (табл. 6), выделяет за сутки при наиболее интенсивном питании в богатой культуре *Chaetoceros* до 211 фекальных комков. Максимальное число фекалий, выделенных за сутки, может достигать 288. При средней длине фекального комка 0,5 мм и ширине 0,05 мм (размеры фекальных комков у черноморского и северного *Calanus* в среднем одни и те же), вес всей фекальной массы, выделенной за сутки, оказывается равным 0,2 мг. Если считать, что усвоение было невысоким и составляло только 50% валового количества пищи (Marshall, Orr, 1955в), то полный суточный рацион был бы равен 0,4 мг. При 80% усвояемости полный суточный рацион равен 1 мг. Обе полученные по экспериментальным данным цифры, характеризующие рацион во время наиболее интенсивного питания, хорошо совпадают с величинами суточных рационов у старших стадий *Calanus*, рассчитанными по убыли и прибыли жира. В последние годы многие авторы обнаружили, что рачки в море могут иметь еще более высокие фильтрационные коэффициенты и суточные рационы. Д. Х. Кушинг и Т. Вучетич (Cushing, Vucetic, 1963 и ранние работы), изучая калянусовое пятно в природных условиях, показали, что *Calanus* (например, V копеподиты) в отдельные периоды в течение суток может потреблять фитопланктон в огромном количестве, до 350—390% веса тела. Подобные величины рационов могут быть получены и по жиру, если усвоение жира окажется более низким, чем было принято в наших расчетах.

Большие колебания рационов могут быть вызваны различными причинами, в частности, неравномерностью роста, чередованием периодов интенсивных и слабых миграций, периодов откладки яиц и покая, линькой и т. д. Все эти явления сопровождаются неравномерным расходом жирового запаса, который и возмещается различным количеством пищи. У многих копепод жировой запас бывает велик и

Таблица 8

Суточные рационы возрастных групп *Calanus*, рассчитанные по наполнению  
кишечников и суточным колебаниям жирового запаса  
(мг и % сырого веса тела)

| Способ<br>расчета                        |    | Науп-<br>лиусы | К о п е п о л и т ы |         |         |       |       | Самки | Самцы |
|------------------------------------------|----|----------------|---------------------|---------|---------|-------|-------|-------|-------|
|                                          |    |                | I                   | II      | III     | IV    | V     |       |       |
| По напол-<br>нению ки-<br>шечников       | мг | 0,0145         | 0,00939             | 0,01088 | 0,03238 | 0,159 | 0,351 | 0,993 | 0,306 |
|                                          | %  | 97             | 47                  | 23      | 27      | 55    | 56    | 97    | 33    |
| По суточ-<br>ным коле-<br>баниям<br>жира | мг | 0,0192         | 0,0137              | 0,0566  | 0,2202  | 0,174 | 0,761 | 0,940 | 2,917 |
|                                          | %  | 128            | 68                  | 120     | 183     | 60    | 121   | 93    | 313   |

служит, по-видимому, основным источником энергии и отчасти пластического материала. Р. Коновер (Conover, 1961) показал, что у *C. hyperboreus* основной рост приурочен к кратковременному (1-2 мес.) периоду весеннего изобилия пищи, который занимает примерно 10 — 20% его общей продолжительности жизни. В этот период у рачка наблюдается максимальная пищевая активность и наиболее высокий метаболизм. В остальное время *C. hyperboreus* не растет, так как питается очень слабо, и постепенно редуцирует свой обмен до следующего весеннего цветения. Рассчитанные за период отсутствия роста потери жира как субстрата довольно хорошо связаны с измеренными весовыми потерями. По данным Коновера, у этого вида обычны колебания в весе до нескольких сотен процентов.

Ш. М. Маршалл и А. П. Опп (1952, 1955а) пишут, что накапливаемый калыанусом жир расходуется при развитии яиц. По мере откладки яиц жировой мешок, лежащий вдоль кишечника, уменьшается в своей передней части. Этот процесс происходит довольно быстро, так как яйца откладываются подряд в течение нескольких дней. Интересно, что после 8-часового интенсивного питания самок до 50% усвоенного фосфора переходит в яйца.

Интенсивный расход жира у ракообразных наблюдается во время линьки, когда питания не происходит, и жир используется для поддержания обмена и для чрезвычайно быстрого построения скелета. В этом случае жир является поставщиком пластического материала. На обычный рост в этот период жир не расходуется (Drach, 1939). Расходу жира в период линьки предшествует интенсивное питание. Ш. М. Маршалл и А. П. Опп (1955а) отмечают, что в эксперименте рачки обычно лучше линяли после интенсивного питания. В море на исследованной станции в июне 1959 г. линочные шкурки были обнаружены, главным образом, в тех слоях, где рачки питались особенно интенсивно.

Осуществление миграций, как указывалось (Петипа, 1964а), тоже вызывает большие траты жира. Жир при окислении может быстро освобождать значительное количество энергии, которая, вероятно, и используется мигрирующими рачками. Если миграции ежесуточные и совершаются с наибольшей амплитудой, то суточные затраты жира должны быть очень высокими. Высокими окажутся и суточные рационы, возмещающие эти потери. При возможном ослаблении миграций расход жира уменьшается. Суточное потребление пищи в этом случае также будет более низким (рис. 2). Если же периоды интенсивных миграций чередуются с периодами слабых миграций или их отсутствия, то и расход жира и суточные рационы должны чрезвычайно колебаться. По мнению ряда авторов (Marshall, Orr, 1960; и др.), вертикальные миграции копепод могут сильно варьировать от года к году и от месяца к месяцу в зависимости от внешних условий и физического состояния организмов.

Полученные в настоящей работе величины суточных рационов *C. helgolandicus* оказались в среднем значительно выше обычно наблюдаемых рационов в лабораторных условиях. По данным большинства авторов (Marshall, Orr, 1935; Harvey, 1937; Fuller, 1937; Rayment, Gross, 1942; Gauld, 1951; Conover, 1956; Петипа, 1959; Делало, 1961; и др.), суточные рационы копепод, рассчитанные по потреблению кислорода или непосредственно измеренные в лаборатории, обычно составляют 6—25% веса тела. Позднейшие исследования (Marshall, Orr, 1955в; Corner, 1961; Conover, 1961; и др.) показали, что при усло-

Таблица 9

Соотношение между энергетическими тратами у *C. helgolandicus*,  
вычисленными по суточному потреблению кислорода и суточным колебаниям  
жирового запаса\* (в калориях)

| Стадии                                          | Науп-<br>лиусы | К о п е п о л и т ы |         |         |        |        | Самки  | Самцы  |
|-------------------------------------------------|----------------|---------------------|---------|---------|--------|--------|--------|--------|
|                                                 |                | I                   | II      | III     | IV     | V      |        |        |
| Суточные колебания жира                         | 0,00118        | 0,00102             | 0,00427 | 0,0178  | 0,0413 | 0,2755 | 0,289  | 0,978  |
| Суточные энергетические траты по O <sub>2</sub> | 0,00157        | 0,00198             | 0,00395 | 0,00842 | 0,0172 | 0,0323 | 0,0477 | 0,0443 |
| Суточные колебания жира                         | 0,75           | 0,52                | 1,08    | 2,11    | 2,5    | 8,5    | 6,04   | 2,1    |
| Суточные траты по O <sub>2</sub>                |                |                     |         |         |        |        |        |        |

\* К энергетическим тратам, рассчитанным по суточным колебаниям жирового запаса, добавлены траты на обмен у *Salpinx* в часы накопления жира. Последние получены по указанной формуле Винберга и температурным коэффициентам «нормальной кривой Крюга».

виях, в большей или меньшей степени приближающихся к тем, которые наблюдаются в море (температура, пища и т. д.), суточные рационы копепод возрастают до 30—40% сырого или сухого веса тела. Многие авторы (Fuller, 1937; Raymont, Gross, 1942; Conover, 1961; Marshall, Orr, 1961; и др.) отмечают, что, по-видимому, в лабораторных опытах животным не хватает пищи для удовлетворения потребностей нормального роста.

Очевидно, что величины суточных рационов могут определяться в значительной степени не только потребностями роста, меняющимися в тех или иных условиях, но и различным уровнем активного обмена. Поскольку в лаборатории никогда полностью не воспроизводятся условия открытого моря, то в опытах потребности роста и обмена должны отличаться от тех потребностей, которые обнаружены у копепод, особенно мигрирующих, в море. Проведенные наблюдения показали, что в море у *C. helgolandicus* суточный расход или накопление жира, вследствие интенсивных вертикальных миграций, в 6—27 раз выше, чем в лаборатории (Петунд, 1964а, б). Соответственно этому рационы, рассчитанные по суточным колебаниям жирового запаса в море и лаборатории, должны колебаться примерно в этих же пределах.

Интересно, что энергетические траты *C. helgolandicus*, вычисленные по формуле Винберга  $Q = 0,105 W^{0,81}$ , отражающей зависимость обмена от веса рачков при 15° в лабораторных условиях (Винберг, 1950), у младших немигрирующих групп соответствуют энергии суточных колебаний запасного жира, а у старших мигрирующих стадий, начиная с III копеподитной, в 2,11—22,1 раза ниже (табл. 9).

Удовлетворение всех максимальных потребностей обычно совершается при изобилии пищи, наблюдаемом в верхних слоях. Младшие и старшие возрастные стадии питаются различными организмами и, обладая специфическими особенностями образа жизни, не мешают друг другу ежедневно получать достаточное количество пищи.

Так, науплиусы, обитая главным образом на глубинах 10—50 м и имея растянутый период роста (Сажина, 1961), удовлетворяют свои суточные потребности в основном в светлое время суток сравнительно небольшим количеством пищи из мелких одиночных перидиней. Копеподиты (с I по IV стадию), начинающие быстро расти или интенсивно мигрировать, питаются днем и ночью, часто только ночью, более доступными одиночными и колониальными, мелкими или более крупными диатомеями, которые большую часть года в море доминируют.

Высокие суточные рационы последних стадий *Calanus*, находящихся в верхних слоях непродолжительное ночное время, очевидно, возможны только при очень интенсивном питании рачков крупными или колониальными организмами, развивающимися в этих слоях в массе. К подобным объектам можно отнести *Noctiluca miliaris*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Rh. alata*, *Chaetoceros curvisetus*, *Coscinodiscus janischii* и другие формы. На улавливание этих форм старшие стадии *Calanus* затрачивают меньше усилий и энергии, чем на ловлю мелких организмов, благодаря чему быстрее и легче удовлетворяют свои потребности.

### ВЫВОДЫ:

1. В пище черноморского *Calanus* разного возраста преобладают три группы организмов: у науплиусов — *Peridinea*; у младших копеподитов — *Diatomea*; у старших — *Noctiluca*.



Преобладание в пище рачков различных пищевых объектов зависит, с одной стороны, от возрастных морфологических и экологических особенностей *Calanus*, с другой стороны, от многочисленности этих пищевых организмов в том или ином слое. Некоторую роль, вероятно, играет избирательная способность.

2. Суточный ритм в питании, обнаруженный в природных условиях у всех стадий *Calanus*, по-видимому, определяется характером и интенсивностью активных движений *Calanus* в течение суток, в первую очередь, суточными вертикальными миграциями.

3. Суточные рационы, определенные по наполнению кишечника, отличаются в 0,96—9,5 раза от рационов, рассчитанных по суточным колебаниям жира, откладывающегося вдоль кишки. Вторым способом определения рационов оказывается более надежным. У различных стадий *C. helgolandicus* суточные рационы, вычисленные вторым способом, колеблются в пределах 60—313% сырого веса тела, составляя в среднем — 130%.

4. Наличие миграций обуславливает высокие суточные рационы, поскольку для осуществления миграций необходимо значительное количество энергии, освобождающейся из накапливаемого жира. При отсутствии миграций или при неполных миграциях рационы уменьшаются в 4—20 раз.

5. Основная часть рациона потребляется всеми стадиями *Calanus* в верхних слоях моря, где в массе находятся основные пищевые объекты.

6. Суточные рационы *C. helgolandicus*, обнаруженные в море, в 6—27 раз выше обычно наблюдаемых рационов в стандартных лабораторных условиях, почти всегда резко отличающихся от условий открытого моря.

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Бабский Е. Б. и др. Курс нормальной физиологии. Медгиз, Москва, Ленинград, 1938.
- Беклемишев К. В. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях. Зоол. журн., 1954, № 6.
- Беклемишев К. В. К анатомии жевательного аппарата копепод. Сообщение II. Жующий край мандибул у некоторых Calanidae и Eucalanidae. Тр. Ин-та океанологии, 1959, т. XXX.
- Бурдак В. Д. О пелагизации мерланга (*Odontogadus merlangus* L.) в Черном море. Тр. Севаст. биол. ст., 1959, т. XII.
- Бурдак В. Д. Питание черноморского мерланга *Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann). Тр. Севаст. биол. ст., 1960, т. XIII.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. Журн. общей биол., 1950, т. II, № 5.
- Гинецинский А. Г., Лебединский А. В. Курс нормальной физиологии. Медгиз, Москва, 1956.
- Делало Е. П. Предварительные данные по питанию *Paracalanus parvus* (Claus) в Черном море. Тр. Севаст. биол. ст., 1961, т. XIV.
- Жузе А. П., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. Диатомовый анализ. Книга I. Общая и палеоботаническая характеристика диатомовых водорослей. Госгеолиздат, 1949.
- Ивлев В. С. Энергетика жиροобразования у сельскохозяйственных животных. Журн. «Природа», 1946, № 3.
- Кротов А. В. Календарь лова промысловых рыб в Черном море. Одесский совнархоз, Москва, 1959.
- Липская Н. Я. Суточный и сезонный ход питания черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* Risso). Тр. Севаст. биол. ст., 1960, т. XIII.
- Миронов Г. Н. О питании некоторых планктонных организмов Черного моря.

- Тр. ЗИН АН СССР, 1941, т. 7, вып. 2.
- Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников. I. Питание ноктилюки. Тр. Севаст. биол. ст., 1954, т. VIII.
- Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников. II. Питание сагитты. Тр. Севаст. биол. ст., 1960, т. XIII.
- Миронов Г. Н. К анатомии мандибул *Acartia clausi* Giesbr. Тр. Севаст. биол. ст., наст. вып.
- Петипа Т. С. О суточном ритме в питании веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. ДАН СССР, 1958, т. 120, № 4.
- Петипа Т. С. Питание *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritcz. в Черном море. Тр. Севаст. биол. ст., 1959, т. XII.
- Петипа Т. С. Роль ночесветки *Noctiluca miliaris* Sur. в питании *Calanus helgolandicus* (Claus). ДАН СССР, 1960, т. 132, № 4.
- Петипа Т. С. Суточный ритм расхода и накопления жира у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. ДАН СССР, 1964а.
- Петипа Т. С. О жировом обмене у *Calanus helgolandicus* (Claus), в экспериментальных условиях. ДАН СССР, 1964б.
- Сажина Л. И. Развитие черноморских Copepoda. II. Науплиальные стадии *Calanus helgolandicus* (Claus). Тр. Севаст. биол. ст., 1961, т. XIV.
- Чаянова Л. А. Размножение и развитие пелагических Copepoda Черного моря. Тр. Карадаг. биол. ст., 1950, вып. 10.
- Bond R. M. Digestive enzymes of the pelagic copepod *Calanus finmarchicus*. Biol. Bull. Wood's Hole, 1934, 67.
- Clarke G. L., Bonnet D. D. The influence of temperature on the survival, growth and respiration of *Calanus finmarchicus*. Biol. Bull. Wood's Hole, 1939, 76.
- Clarke G. L., Gellis S. S. The nutrition of copepods in relation to the food cycle of the sea. Biol. Bull. Wood's Hole, 1935, 68.
- Conover R. J. Oceanography of Long Island Sound, 1952—54, VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. Bull. Bingham. oceanogr. Coll., 1956, vol. 15.
- Conover R. J. Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to the its life cycle. Int. Coun. Expl. Sea, Symposium on «Zoopl. production», 1961. N 11.
- Corner E. D. On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. Preliminary observation on the feeding of marine copepod *Calanus helgolandicus* (Claus). J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1961, vol. 41.
- Cushing D. H., Vucetic T. Studies on a *Calanus* patch. III. The quantity of food eaten by *Calanus finmarchicus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1963, vol. 43, 349.
- Dakin W. J. Notes on the alimentary canal and food of the Copepoda. Int. Rev. Hydrobiol., 1908, 1.
- Drach P. Mue et cycle d'intermue chez les Crustacés Décapodes. Ann. Inst. océanogr. (Paris) /N. S./, 1939, 19, fasc. 3.
- Esterly C. O. The feeding habits and food of pelagic copepods and the question of nutrition by organic substances in solution in the water. Univ. Calif. Publ. Zool., 1916, 16.
- Fuller J. L. Feeding rate of *Calanus finmarchicus* in relation to environmental conditions. Biol. Bull. Wood's Hole, 1937, 72.
- Fuller J. L., Clarke G. L. Further experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus*. Biol. Bull. Wood's Hole, 1936, 70.
- Gauld D. T. The grazing rate of planktonic copepods. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1951, 29.
- Gauld D. T. Diurnal variations in the grazing of planktonic copepods. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1953, 31.
- Gran H. H. Das Plankton des norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. Rep. Norweg. Fish. Invest., 1902, 2, N 5.
- Harvey H. W. Note on the selective feeding by *Calanus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1937, 22.
- Hasler Ar. D. The physiology of digestion of plankton crustacea. I. Some digestive enzymes of *Daphnia*. Biol. Bull. Wood's Hole, 1935, vol. 68, № 2.
- Lebour M. V. The food of plankton organisms J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1922, vol. 12.
- Lovern J. A. Fat metabolism in fishes. VI. The fats of some plankton crustacea. Biochem. J., 1935, 29.
- Marshall S. M. The food of *Calanus finmarchicus* during 1923. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1924, vol. 13.
- Marshall S. M., Nicholls A. G., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VI. Oxygen consumption in relation to environmental conditions. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1935, vol. 20.

- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1952, vol. 30.
- Marshall S. M., Orr A. P. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Edinburgh, London, 1955a.
- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1955b, vol. 34.
- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XI. Observation on vertical migration especially in female *Calanus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1960, 39, 1.
- Marshall S. M., Orr A. P. Food and feeding in copepods. Int. Coun. Expl. Sea, Symposium on «Zooplankton production», 1961, 23.
- Raymont J., Gross F. On the feeding and breeding of *Calanus finmarchicus* under laboratory conditions. Proc. roy. Soc. Edinb., 1942, B, 61, part III.
- Waterman T. H. The physiology of crustacea. Metabolism and growth. Academic press, New York and London, 1960.
- Wimpenny R. S. The distribution, breeding and feeding of some important plankton organisms of the south-west North Sea in 1934. Part I : *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *Sagitta setosa* (J. Müller) and *Sagitta elegans* (Verrill). Fish. Invest. Lond., 1937, Ser. 2, 15, № 3.
- Wimpenny R. S. Diurnal variation in the feeding and breeding of zooplankton related to the numerical balance of the zoo-phytoplankton community. J. Cons. Int. Expl. Mer, 1938, 13.
-