

Е. П. ДЕЛАЛО

**О СУТОЧНОМ РИТМЕ В ПИТАНИИ
PSEUDOCALANUS ELONGATUS (BOECK)**

Различие в ночном и дневном питании копепод, носящее характер более или менее четкого суточного ритма, как известно, отмечается многими авторами (Fuller, 1937; Gauld, 1951; Gauld, 1953; Marshall a. Orr, 1955; Петипа, 1958; 1959а, 1959б; Яновская, 1956). Задачей настоящей работы было выявление суточного ритма в питании одного из массовых видов черноморских копепод *Pseudocalanus elongatus*. Для этой цели было проведено 3 серии экспериментальных суточных наблюдений: 11—12 февраля и 2—3 апреля 1959 г. и 3—5 марта 1960 г. с 14 рачками. Опыты производились в лаборатории при температуре воды 12—16° (в море в это же время температура воды была 6—9°) и при естественном освещении (без прямого солнечного света).

Методика проведения опытов была следующей: в чашки Бювери, объемом 15—20 см³, сажались по одному рачку *Pseudocalanus elongatus*, главным образом, самки, самцы и единично — копеподиты V стадии. Во время опытов все самки находились в периоде размножения — содержали яйца в яйцеводах, а некоторые образовывали яйцевые мешки.

В качестве пищи использовалась культура перидиней *Prorocentrum micans*, охотно поедаемая рачками и удобная для наблюдения благодаря достаточно крупным размерам одиночных клеток (40—45 μ). Концентрация культуры *Prorocentrum* в опыте составляла 200—400 кл/мл. Через каждые 4 часа рачки пересаживались в новую чашку, а содержимое предыдущих чашек факсировалось 4% формалином. По окончании опыта из каждой чашки фекалии выбирались и просчитывались все содержащиеся в них оболочки клеток *Prorocentrum* (при этом учитывалось то обстоятельство, что оболочки могут распадаться на створки).

Так как панцири перидиней обычно не перевариваются, то таким образом можно узнать количество съеденных рачками клеток за каждый 4-часовой промежуток времени и в целом за сутки.

Кроме того, в светлое время суток, путем непосредственного визуального наблюдения прослеживался сам процесс захвата пищи и подсчитывалось количество проглоченных клеток. Обычно оно совпадало с числом оболочек, найденных в фекалиях. Таким образом, контролировалась правильность учета съеденной пищи.

Результаты опытов представлены в таблице I и на рис. 1, 2.

У самцов питание в опыте не было обнаружено, так что приводимые данные относятся в основном к самкам и лишь отчасти к копеподитам V стадии.

Самки в течение суток питались с различной интенсивностью, захватывая пищу через разные промежутки времени (от 5 до 30 мин. и более), независимо от наличия пищи в кишечнике. При относительно регулярном питании фекалии выделялись через каждые 15—30 мин., в среднем — через 20 мин. Время прохождения пищи по кишечнику у самок *Pseudocalanus* колебалось от 10 мин. до 1 часа 27 мин., в среднем оно было равно 38—40 мин.

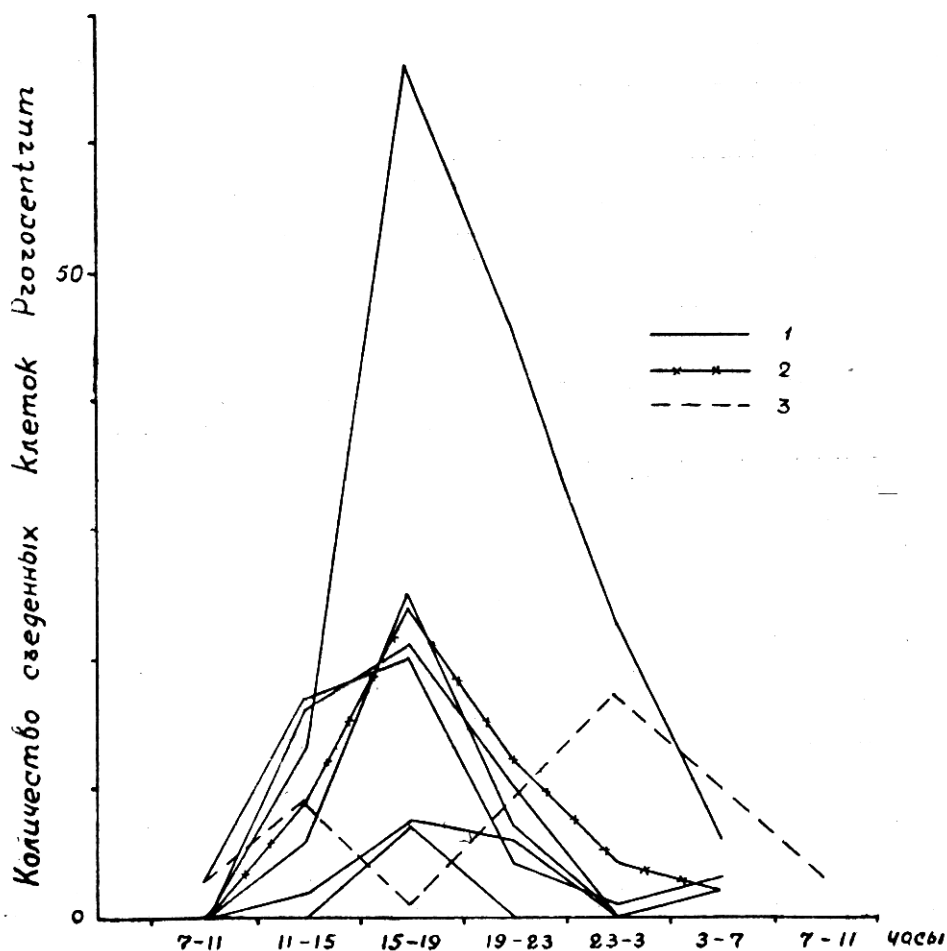


Рис 1. Суточный ход потребления пищи самками *Pseudocalanus elongatus* 11—12 февраля и 2—3 апреля 1959 г. 1 — самки, февраль; 2 — средняя, февраль; 3 — самка, апрель.

Наблюдалась неравномерность в питании самок *Pseudocalanus elongatus* в течение суток. Она выразилась в значительном повышении интенсивности питания в феврале во вторую половину дня и вечером (15—23 часа), а в марте — вечером и ночью (19—7 час.), по сравнению с остальными часами суток. Анализ полученных цифр критерием Стьюдента показал, что эти различия в интенсивности питания рачков

Таблица 1

Потребление клеток *Prorocentrum micans* самками *Pseudocalanus elongatus* в среднем за 1 час в периоды максимального и минимального питания в течение суток

М е с я ц		Ф е в р а л ь		М а р т	
Время суток		Максимальное питание с 11 до 23 ч.	Минимальное питание с 23 до 11 ч.	Максимальное питание с 19 до 7 ч.	Минимальное питание с 7 до 19 ч.
н о м е р а о п ы т о в	1	4	0	12,5	6,6
	2	10,4	2,4	21,75	2,2
	3	1,1	0	19,25	3,6
	4	0,75	0,2	12	9,5
	5	3,4	0,6		
	6	3,2	0		
$\bar{X} \pm \frac{\delta}{\sqrt{n}}$		3,8±1,36	0,53±0,07	16,4±2,43	5,5±1,62
$t = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\sqrt{\frac{\delta_1^2}{n_1} + \frac{\delta_2^2}{n_2}}}$		2,4		3,73	
Уровень значимости по критерию Стьюдента		P < 0,05		P < 0,01	

вполне реальны (в феврале $P < 0,05$; в марте $P < 0,01$) и, следовательно, мы имеем все основания говорить о наличии суточного ритма в питании самок *Pseudocalanus elongatus* (табл. I). У оставленного для наблюдения в течение последующих суток в марте одного из подопытных рачков повторился при более низкой интенсивности питания тот же ритм, что и в предыдущие сутки, что свидетельствует о его относительной устойчивости.

Некоторое различие февральской и мартовской кривых питания, возможно, связано с сезонной сменой суточного ритма, хотя анализ этих кривых критерием χ^2 заметного отличия не показал ($P > 0,99$). Возможно, что для обнаружения такого отличия необходима значительно большая повторность опытов.

По сравнению с февралем, в марте наблюдалась также и значительно более высокая (почти в 5 раз) интенсивность питания рачков, что, очевидно, связано с весенним размножением. Среднесуточная интенсивность питания самок *Pseudocalanus* в феврале составляла $2,16 \pm 1,37$ кл/час, в марте — $10,95 \pm 2,92$ кл/час. Проверка критерием

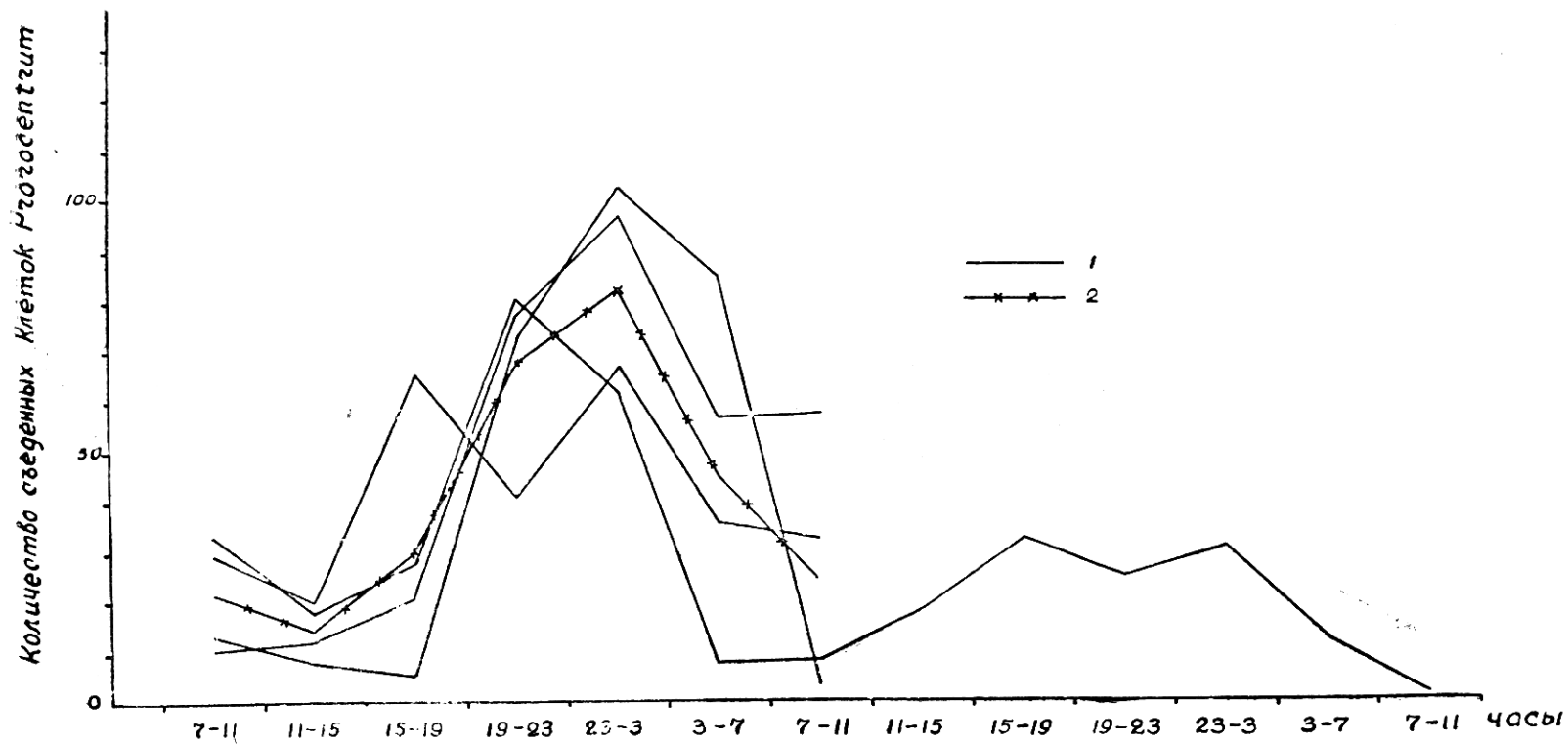


Рис. 2. Суточный ход потребления пищи самками *Pseudocalanus elongatus* 3—5 марта 1960 г. 1 — самки; 2 — средняя.

Стюдента позволила констатировать существенность разницы в уровне питания рачков в феврале и в марте ($P < 0,02$).

В апреле проводилось визуальное наблюдение только за одним рачком. Недостаточность экспериментального материала в апреле не позволяет судить с достаточной достоверностью об апрельской кривой суточного ритма, однако следует отметить ее большое сходство с мартовской кривой питания *Pseudocalanus*. Так же, как и в марте, в апреле преобладало ночное питание.

Нужно сказать, что при большом единообразии полученных кривых питания в целом отдельные особи в связи с особенностями своего биологического состояния (нерест, линька) показывали иной ритм. Так, в марте, в момент нереста днем одна из самок питалась значительно более интенсивно, чем ночью.

Известно, что при непродолжительном содержании рачков в лабораторных условиях у них обычно сохраняется природный ритм поведения, поэтому можно предполагать, что у *Pseudocalanus elongatus*, предварительно содержавшегося в лаборатории не более суток, увеличение ночного питания было подобно природному.

Явление суточного ритма в питании и его причины еще не вполне изучены. В литературе существует мнение, что увеличение ночного питания копепод связано с суточными вертикальными миграциями последних, вынужденных находиться днем в нижних, относительно бедных фитопланктоном слоях воды (Gauld, 1953).

Нам кажется, что наши опыты по питанию *Pseudocalanus elongatus* вполне согласуются с этой точкой зрения. Если преимущественное ночное потребление пищи было связано с миграциями, то *Pseudocalanus* должен быть хорошим мигрантом, что и имеет место в действительности. В Черном море в течение почти всего года *Pseudocalanus elongatus* совершает регулярные суточные вертикальные миграции, амплитудой в 75—150 м.

Очень четкую зависимость между интенсивностью питания рачков в ночное время и интенсивностью миграций наблюдала Т. С. Петипа (1958) даже у слабомигрирующей, не выходящей из зоны, богатой фитопланктоном, *Acartia clausi*. Только питание у этого рачка по сравнению с относительно сильно мигрирующими копеподами, происходит более равномерно с двумя периодами наибольшей интенсивности: в первой половине дня и ночью (ночной пик обычно больше дневного).

Аналогичный двувершинный ритм питания мы наблюдали также у слабомигрирующего *Paracalanus parvus* (Делало, в печати).

Возможно, что одновершинность ритма питания характерна для сильномигрирующих копепод, а двувершинность — для слабомигрирующих.

Таким образом, имеющиеся материалы позволяют констатировать наличие суточного ритма в питании черноморского *Pseudocalanus elongatus* и возможную его сезонную смену.

Вычисленные на основании проведенных наблюдений пищевые рационы для самок *Pseudocalanus elongatus* составляют от 0,43 до 7% веса тела, в среднем 3% (0,001832 мг) и едва покрывают пищевые потребности, рассчитанные по количеству потребленного кислорода в опытах Е. В. Павловой. Несколько большее количество пищи (в среднем 15,2% от веса тела) съедала нерестившаяся самка *Pseudocalanus elongatus*, прожившая в лабораторных условиях у Г. Н. Миронова око-

ло трех месяцев и питавшаяся смесью различных диатомей и перидиней.

Подобные, довольно низкие рационы, вычисленные на основании полевых и экспериментальных данных и выражаемые несколькими процентами от веса тела, приводятся в литературе и для других организмов (Яшнов, 1939; Harvey, 1950; Беклемишев, 1954; Marshall a. Orr, 1955; и др.).

Однако, наряду с относительно небольшими рационами, в литературе приводятся и довольно высокие величины суточного потребления пищи рачками. Так, дальневосточный *Calanus tonsus*, по К. В. Беклемишеву (1954), может съесть за сутки 50% своего веса, а хищники *Cyclops strenuus* и *Cyclops viridis*, по данным И. Б. Богатовой (1951), — соответственно 66 и 37,8% собственного веса.

По расчетам Т. С. Петипа (настоящий выпуск), черноморский *Calanus helgolandicus* съедает в естественных условиях от 60 до 313% сырого веса тела; самки кладоцеры *Penilia avirostris* по данным Е. В. Павловой (настоящий выпуск) тоже в естественных условиях съедают от 65 до 120% сухого веса. Суточный рацион *Artemia salina*, определенный Л. М. Сушеной (настоящий выпуск) в экспериментальных условиях при кормлении ее дрожжами, составляет: у молоди — от 31,7 до 166,5%, у взрослых — от 11,7 до 141,1% сухого веса тела и с избытком покрывает рассчитанный по кислороду основной обмен + прирост (около 30% веса тела).

Как видно из приведенных цифр, колебания суточных пищевых рационов различных организмов могут быть очень значительными. По наблюдениям Т. С. Петипа (настоящий выпуск) суточные пищевые рационы *Calanus helgolandicus* в естественных условиях могут различаться в 0,9—9,5 раза.

Возможно, что вышеприведенные относительно высокие рационы являются более обычными в естественных условиях для быстрорастущих или для очень подвижных рачков, особенно для мигрирующих форм планктона, затрачивающих большое количество энергии при суточных вертикальных миграциях. Рационы же, полученные в экспериментальных условиях в лаборатории и выраженные несколькими процентами от веса тела рачков, могут оказаться заниженными, поскольку применяемые обычно в опытах небольшие сосуды ограничивают амплитуду и скорость перемещения рачков и тем самым уменьшают их активный обмен.

По-видимому, особенно заниженными могут оказаться данные по экспериментальным суточным рационам для относительно сильномигрирующих форм, к которым можно отнести и черноморского *Pseudocalanus elongatus*.

Явление недостаточного питания в экспериментальных условиях *Calanus*, относящегося также к мигрирующим формам, отмечают в своих последних работах Ш. М. Маршалл и А. П. Опп (1961a, 1961b). Изучая питание *Calanus finmarchicus* с помощью радиоактивного фосфора (P^{32}), Ш. М. Маршалл и А. П. Опп пришли к выводу, что в лаборатории редко удается кормить *Calanus* так, чтобы это было достаточно для его нормального роста и развития. Обычно заметна тенденция к худению рачков как у голодающих форм.

К сожалению, пока еще нет достаточных материалов, позволяющих произвести соответствующее сравнение полевых и экспериментальных суточных рационов для различных организмов, мигрирующих и немиг-

рирующих, однако из предварительных наблюдений можно заключить, что к рационам, полученным в экспериментальных условиях для мигрирующих форм, следует подходить с большой осторожностью. Суточные пищевые рационы таких копепод следует изучать в природных условиях или в условиях, максимально приближающихся к ним.

ЛИТЕРАТУРА:

- Беклемишев К. В., 1954. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 6.
- Богатова И. Б., 1951. Количественные данные о питании *Cyclops strenuus* Fischer и *Cyclops viridis* Jurine. Тр. Саратовск. отд. Каспийск. фил. ВНИРО, т. I.
- Делало Е. П., 1961. Некоторые данные по питанию *Paracalanus parvus* (Claus) в Черном море. Тр. Севастоп. биол. ст., т. 14.
- Павлова Е. В., (настоящий выпуск). Пищевые потребности и их удовлетворение у черноморской клadoцеры *Penilia avirostris* Dana.
- Петипа Т. С., 1958. О суточном ритме в питании веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. Докл. Акад. наук, т. 120, № 4.
- Петипа Т. С., 1959 а. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. Тр. Севастоп. биол. ст., т. XI.
- Петипа Т. С., 1959б. Питание *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritcz. в Черном море. Тр. Севастоп. биол. ст., т. XII.
- Петипа Т. С. (настоящий выпуск). Суточный ритм в питании и суточные пищевые рационы *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.
- Сущеня Л. М., (настоящий выпуск). Количественные закономерности фильтрационного питания *Artemia salina* (L.).
- Яновская Г. Я., 1956. Питание веслоногих ракообразных и их личнок в Черном море. Тр. Всесоюз. Гидробиол. об-ва, т. VII.
- Яшнов В. А., 1939. Планктическая продуктивность юго-западной части Баренцева моря. Тр. ВНИРО, т. IV (50 рейсов «Персей»).
- Fuller J. L., 1937. Feeding rate of *Calanus finmarchicus* in relation to environmental conditions. Biol. Bull., vol. 72.
- Gauld D. T., 1951. The grazing rate of planktonic copepods. J. Mar. Biol. Ass., vol. XXIX, N 3.
- Gauld D. T., 1953. Diurnal variation in the grazing of planktonic copepods. J. Mar. Biol. Ass., vol. XXXI, N 3.
- Harvey H. W., 1950. On the production of living matter in the sea off Plymouth. J. Mar. Biol. Ass., vol. XXIX, N 1.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1955. Biology of a Marine Copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). London.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1961 а. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XII. The phosphorus cycle: excretion, egg production, autolysis. J. Mar. Biol. Ass., vol. 41, N 2.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1961 б. Food and feeding in copepods, Int. Coun. Expl. Sea, Symposium on „Zooplankton production“, N 23.