

Е. Г. ПЕРУЕВА, Б. Я. ВИЛЕНКИН

ПИТАНИЕ *CALANUS GLACIALIS* (JASHNOV)  
ПРИ РАЗНОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ ВОДОРОСЛЕЙ

(Представлено академиком Л. А. Зенкевичем 4 I 1970)

В. С. Ивлев<sup>(1)</sup> показал, что количество пищевых частиц, съеденных рыбой за 1,5—2-часовой интервал времени, — рацион асимптотически растет при увеличении концентрации пищи. Было высказано предположение<sup>(2)</sup>, что лимитирующим фактором здесь является объем желудка. В работах<sup>(2, 3)</sup> показано, что величина коэффициента в экспоненциальном члене уравнения Ивлева должна меняться в зависимости от длительности эксперимента. При этом предполагалось, что скорость освобождения кишечника пропорциональна степени заполнения желудка. Показано также<sup>(3)</sup>, что при питании в постоянной концентрации возможно возникновение периодических колебаний скорости потребления пищи.

В результате серии экспериментов<sup>(4)</sup> удалось выяснить, что скорость потребления пищи при постоянной концентрации снижается экспоненциально во времени. Оказалось, что асимптота, равная рациону при приближении скорости питания к нулю, сильно зависит от температуры, так лимитирующим фактором является, скорее, не степень заполнения желудка, связанная с его объемом, а функция скорости переваривания пищи.

Настоящая работа предпринята для выяснения некоторых количественных характеристик питания и формирования рациона у *C. glacialis*, так как данные, подобные приведенным сведениям о питании рыб, для планктонных ракообразных неизвестны. Материалом послужили 180-минутные наблюдения (по 4 повторности при каждой концентрации) за питанием V копепоидитной стадии *C. glacialis* Белого моря. После 3—7-дневного голодания при температуре 10—11° рачков помещали в стеклянные кюветы объемом 27 мл и при той же температуре регистрировали количество схваченных и количество съеденных водорослей в течение 12 последовательных 15-минутных отрезков времени. Корм — *Coscinodiscus* sp. давался в концентрациях 2,78; 5,56; 11,12 и 22,24 кл/мл. Клетки концентрировались в нижней части кюветы, так что плотность корма распределялась в объеме неравномерно. Длина цефалоторакса рачков  $l = 2,87$  мм,  $\sigma = 0,556$ . Длина клеток *Coscinodiscus*  $\sim 0,18$  мм.

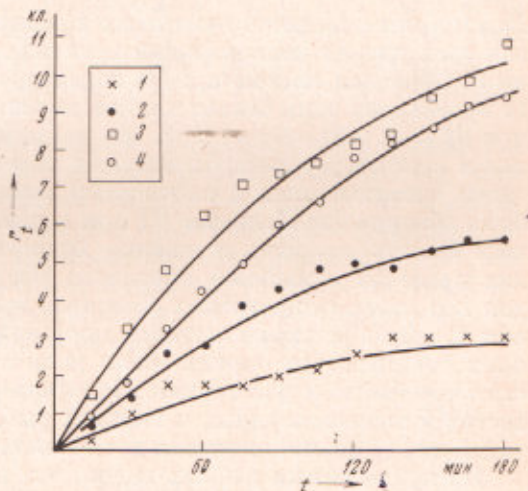


Рис. 1. Зависимость величины рациона ( $r_t$ ) от времени питания ( $t$ ) при постоянной концентрации корма (кл/мл): 1 — 2,78; 2 — 5,56; 3 — 11,12; 4 — 22,24

В работе приняты следующие обозначения:  $t$  — время от начала опыта (мин.);  $r_t$  — число клеток (рацион), съеденных к моменту  $t$ ;  $n_t$  — число клеток, схваченных рачком к моменту  $t$ ;  $P$  — средняя концентрация корма (кл/мл). В течение всего времени рачки схватывали клетки водорослей с постоянной скоростью  $b$ :

$$n_t = bt.$$

Кривые зависимости  $r_t$  от  $t$  приведены на рис. 1. Для их аппроксимации принято то же выражение, что и в работе (4), хотя четкой зависимости  $dr/dt$  от  $t$  здесь получить не удалось. Аппроксимировались интегральные характеристики, так как при отсутствии достаточно подробных данных приближения непосредственно для производных в сильной степени подвержены влиянию случайных ошибок (5).

Уравнение, связывающее  $r_t$  и  $t$ , имеет вид:

$$r_t = \rho(1 - 10^{-kt}).$$

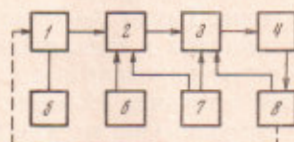
Коэффициенты, характеризующие частоту схватывания водорослей и интенсивность питания рачков, таковы:

$P$ , кл/мл	$b$ , кл/мин	$\rho$	$K$
2,78	0,099	3,45	0,0045
5,56	0,122	6,88	0,0040
11,12	0,220	13,01	0,0039
22,24	0,082	15,50	0,0022

Рассмотрим поведение некоторых характеристик питания рачков. В пределах трех низких концентраций величина  $b$  растет монотонно с увеличением  $P$ . Обратная величина,  $1/b$ , характеризующая время, в течение которого происходит один захват клетки, хорошо коррелирована с  $P$ :  $k = -0,999$  при  $df = 1$ ;  $0,01 < p < 0,05$ . Это позволяет считать, что в указанных пределах существует гиперболическая зависимость между временем поиска одной частицы пищи и плотностью пищевых частиц. Такая зависимость была обнаружена Ивлевым (6) при изучении питания молоди рыб. По данным Ивлева, скорость движения хищников остается постоянной в широких пределах изменений плотности популяции жертвы. Это наблюдение для нас очень существенно. Вероятно предположить, что скорость движения *S. glacialis* также остается постоянной. При трех низких концентрациях схватывается определенная доля от клеток, оказывающихся на достаточно близком расстоянии. Подобная реакция на пищевые объекты известна у планктоноядных и хищных рыб. При  $P = 22,24$  реакция остается такой же, но резко снижается доля схватываемых клеток.

Из приведенных данных видно, что по мере насыщения рачка снижается вероятность поедания захваченной клетки. За трехчасовой период питания отношение числа съеденных к числу схваченных клеток равно по мере роста концентрации 0,163; 0,253; 0,263; 0,629 (по выровненным данным). Таким образом, по мере роста концентрации схватываются все более пригодные в пищу клетки, т. е. увеличивается избирательность.

В обобщенном виде схему питания рачка, эквивалентную описанной феноменологии, можно представить себе следующим образом:



Плавательные конечности (1) работают с постоянной скоростью после включения датчика времени внутренних биологических часов (5). Рецеп-

торы (2) оценивают плотность популяции пищевых объектов (6) и качество каждой попадающей в «радиус действия» рачка клетки (7). Вероятно, оценочная функция 6 имеет ступенчатый характер, так как величины  $r_{150}/n_{150}$  при промежуточных значениях  $P$  практически не различаются, а при крайних их отличия очень велики. Результат сравнений показателей 6 и 7 определяет вероятность перехода  $2 \rightarrow 3$ , т. е. схватывания клетки. Если клетка захвачена максиллепедами, то еще раз оценивается ее качество (7) и сравнивается с величиной функции насыщения к этому моменту  $r_t$ . Эта величина определяется состоянием пищеварительной системы (8). Такое сравнение устанавливает вероятность перехода  $3 \rightarrow 4$ , т. е. обработки клетки мандибулами и ее заглатывания. При этом переход  $4 \rightarrow 8$  устанавливает новую величину функции насыщения ( $r_{t+1}$ ) к началу следующего цикла.

Вероятно, существование связи  $8 \rightarrow 1$ , зависящей от разницы  $\rho - r$ . Такая связь могла бы выключать двигательную активность при достижении достаточно малой величины  $\rho - r$ , т. е. при полной сытости рачка. Интересно проверить ее существование посредством длительных наблюдений за питанием мигрирующих форм при разной концентрации пищи.

Из полученных данных следует также, что величина максимального рачкового рациона  $\rho$  зависит от плотности популяции водорослей:

$$\rho = 16(1 - 1,32 \cdot 10^{-0,073P}).$$

Это значит, что потенциальная скорость питания нелинейно зависит от плотности популяции жертвы, что следует иметь в виду при построении моделей типа модели Вольтерра. Важно, что при  $P = 1,64$ ,  $\rho = 0$ , т. е. при этой и более низких концентрациях животное постоянно голодно и система 8 из нашей схемы перестает принимать участие в регуляции поведения рачка.

Существенной особенностью поведения *S. glacialis*, обнаруженной в опытах, является то, что по мере насыщения рачка увеличивается доля клеток, от которых животное откусывает только небольшую часть, отбрасывая все остальное. Не имея возможности судить об эффективности утилизации съеденных фрагментов («физиологической эффективности»), мы считаем нужным заметить, что «экологическая эффективность» использования энергии предыдущего трофического уровня здесь несомненно снижается, т. е. мы наблюдаем феномен избыточного питания.

Институт океанологии им. П. П. Ширшова  
Академии наук СССР  
Москва

Поступило  
24 XII 1969

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> В. С. Ивлев, Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб, М., 1955.  
<sup>2</sup> N. Rashevsky, Bull. Math. Biophys., 21, 161 (1959). <sup>3</sup> В. С. Тен, В сборн. Структура водных популяций и сообществ, «Наука», 1965. <sup>4</sup> В. А. Рекубратский, Б. Я. Виленин, Докл. АН АрмССР, 46, 2, 75 (1968). <sup>5</sup> Я. Б. Зельдович, А. Д. Мышкис, Элементы прикладной математики, «Наука», 1967. <sup>6</sup> В. С. Ивлев, Зоол. журн., 23, 4, 139 (1944).