

ЛОКОМОТОРНАЯ ФУНКЦИЯ РОТОВЫХ ПРИДАТКОВ КОПЕПОД: КИНЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Исследованы последовательность, ориентированность, частота и круговая скорость движения ротовых конечностей, а также скорость передвижения тела при обычном плавании копепод. Рассмотрены некоторые аспекты онтогенеза локомоторной функции копепод.

Двигательная активность многих беспозвоночных проявляется в виде комплексов фиксированных локомоторных действий, имеющих видоспецифичный, адаптивный характер. Основные стереотипы поведения каланойдных копепод связаны с раздельным функционированием конечностей грудного и головного отделов тела. Грудные конечности применяются во время бросковой реакции избегания опасности, головные (ротовые), образующие единый мультифункциональный комплекс, одновременно используются для длительного равномерного передвижения, фильтрации пищи и, возможно, способствуют дыханию рачков [1, 13]. Множественность эффекта достигается благодаря токам воды, возникающим при гребковых движениях четырех из пяти пар ротовых придатков: антенн, щупиков мандибул, максилл и максиллопед. Первое детальное описание движения ротовых конечностей копепод принадлежит Г. Кеннону [13]. Впоследствии оно было дополнено А. Лаундесом [26] и развито в работах [4, 17]. Сложившаяся в них концепция фильтрационного питания копепод, в основу которой Г. Кеннон положил принцип пищевых круговоротов воды, просуществовала до начала 80-х годов, когда с применением более совершенных методик и высокоскоростной киносъемки удалось показать, что замкнутые латеральные потоки воды являются артефактом пристеночных явлений в малых экспериментальных сосудах [25, 39], механизм захвата частиц в условиях медленных течений жидкости мало напоминает обычную фильтрацию через сито [14, 18, 21]. Применение высокоскоростной киносъемки позволило также выявить новые детали в структуре локомоторных актов копепод [10, 31].

Целью данной статьи был уточняющий анализ кинематики ротовых конечностей копепод, частоты выполнения двигательных актов, скорости движения антенн как наиболее крупных и функционально важных для плавания ротовых придатков и скорости движения тела, а также возрастных и видоспецифичных особенностей локомоции.

Методика. Локомоторные движения ротовых придатков копепод исследовали путем высокоскоростной киносъемки (600—2000 кадров · с) у закрепленных и свободно плавающих особей по методике, описанной в работе [9]. Для полноты анализа движение конечностей регистрировали последовательно в нескольких проекциях, затем выполняли покадровый анализ кинограмм, отмечая угловые положения члеников и щетинок всех ножек. Частоту локомоторных действий определяли при близких температурах ($22 \pm 1,0$ °C) у свободно плавающих особей в кювете с фильтрованной морской водой посредством фтодиода, встроенного в окуляр микроскопа и подсоединенного к запоминающему осциллографу С8-13. Регистрация локомоторных импульсов происходила в режиме самозапуска осциллографа при появлении рачка в поле зрения микроскопа. Среднюю горизонтальную скорость плавания копепод измеряли в широком кристаллизаторе на фоне масштабной сетки путем высокоскоростной киносъемки или стробоскопического (с частотой 3—10 Гц при скважности 1 : 25) силуэтного фотографирования широкоформатной камерой Киев-6С.

Общую длину тела рачков измеряли от переднего края головы до окончания фуркальных ветвей, антенн — от места сочленения протоподита с телом до конца опушающих щетинок. При этом эндо- и экзоподиты антенн вместе с щетинками выпрямляли и располагали параллельно друг другу. Этого добивались, манипулируя препаровальной иглой в подсыхающей капле воды.

Круговую скорость движения антенн рачков рассчитывали по формуле $V_A = 2\alpha Fr$, где α — угол поворота антенн, F — частота локомоторных актов, r — радиус кругового движения точки приложения приведенной силы тяги, равный 0,75 общей длины антенн [10].

В работе использованы также литературные данные о локомоции копепоид, полученные в лабораторных условиях только за малые временные интервалы и только путем быстрого действующих измерительных (невизуальных) средств, поскольку регистрируемые в море или при относительно длительном плавании в больших сосудах скорости передвижения рачков не обязательно адекватны их скоростям непосредственно в период выполнения локомоторных действий.

Результаты и обсуждение. Особенностью продолжительного, относительно спокойного плавания (скольжения) копепоид является частично или полностью противоположное действие ротовых конечностей или их отдельных ветвей, отмеченное еще Г. Кенноном [13]. Оно, по-видимому, имеет принципиальное значение не только для питания, но и для локомоции рачков, поскольку, как показано в работе [10], способствует сохранению положительной результирующей силы тяги. Согласно схеме движения ротовых придатков *Eurytemora velox*, перенесенной А. Лаундесом [26] и на другие виды копепоид, основным способом создания пищевых и пропульсивных токов воды является противофазное движение экзо- и эндоподитов антенн (рис. 1, а). В качестве кинематической аналогии А. Лаундес приводит трюковое плавание спортсменов, применяющих вращательное движение кистей рук.

Нам не удалось исследовать работу ротовых придатков представителей семейства Temoridae, но у оказавшихся доступными нам видов каланоида (табл. 1) был отмечен другой принцип создания движущей силы, заключающийся в том, что однонаправленному метакронному движению максилл, мандибул и антенн противодействуют максиллипеды. При этом обе ветви антенн большую часть рабочего цикла действуют совместно, с небольшим фазовым сдвигом (рис. 1, б). Гребок антенн происходит благодаря круговому (в дорсовентральной плоскости) движению протоподита и небольшому повороту его члеников вокруг собственной оси. В результате, отходящие от базиподита экзо- и эндоподиты вступают в рабочее движение не одновременно. Первым его начинает эндоподит, в то время как экзоподит занимает исходную для гребка позицию. В конце рабочего цикла эндоподит экзоподит еще продолжает движение. Благодаря подвижности составляющих его сегментов он может менять свою кривизну, а следовательно, и амплитуду движения. В отличие от эндоподита, прямое действие которого сравнимо с гребком весла, движение экзоподита сложнее. Имея сильный латеральный изгиб, он совершает рабочие гребки только вентрально направленными щетинками первых шести члеников, тогда как бичевидные щетинки его дистального членика движутся вдоль дорсальной поверхности головы в противоположном направлении. Смысл такого движения

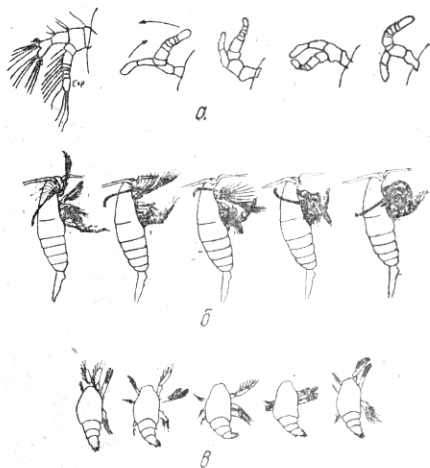


Рис. 1. Последовательные фазы движения головных конечностей *Eurytemora velox* (а) [26], самки (б) и науплиуса (в) *Calanus helgolandicus*

щетинок экзоподита антенн не ясен, но оно позволяет предполагать полифункциональность и этой пары конечностей.

Кинематических особенностей движения других ротовых придатков, кроме уже описанных в работах [4, 13, 17], нами не установлено. Общим для них свойством являются эллипсоидные траектории действия, которые для упрощения расчета скорости нами рассматривались как круговое движение в дорсовентральной плоскости [10].

Стереотип локомоции, при котором основным образующим элементом движения является противофазное действие конечностей, отмечен нами у представителей родов *Calanus*, *Pseudocalanus*, *Paracalanus*, *Pontella*. По литературным данным, к ним следует отнести рачков родов *Eucalanus* и *Centropages* [15, 31]. В качестве вариации такого комплекса действий ротовых придатков можно рассматривать локомоцию без участия максиллипод, с компенсирующим возрастанием фазового сдвига в работе других конечностей. При этом могут происходить уменьшение амплитуды их движения и изменение действия антенн на сходное с описанным А. Лаундесом [26], т. е. экзо- и эндоподиты антенн начинают вибрировать противоположно друг другу, но в сравнительно узких угловых секторах. Такое ограниченное движение конечностей мы наблюдали у *Euchirella messinensis*, *Euchaeta marina*, *Pleuromamma abdominalis* и *Phaenna spinifera*. Однако у них же наблюдались элементы локомоции, показанной на рис. 1, б.

Таким образом, «скольжение» копепод осуществляется благодаря комплексу фиксированных действий ротовых конечностей, модифицированных главным образом амплитудой и фазовым сдвигом в работе.

Включение описанного выше стереотипа локомоции в поведение копепод происходит уже на ранних науплиальных стадиях развития, когда периодически противофазным оказывается движение трех уже имеющихся

Таблица 1. Частота движений ротовыми придатками и скорость плавания копепод при температуре $22 \pm 1,0^\circ \text{C}$

Вид	Стадия развития	L	L/l	F	V_T	V_A
<i>Calanus helgolandicus</i>	N	0,4	1,3	30—40	—	1,4—1,8
	N	0,4	—	40	—	—
	N	0,42	1,27	35—40	—	1,7—2,0
	N	0,45	1,25	40	—	2,2
	N	0,50	1,67	38	—	0,9
	N	0,52	1,24	40	—	2,5
	N	0,52	1,24	40	—	2,5
	N	0,55	1,38	30—40	—	1,8—2,4
	N	0,57	1,42	30—35	—	1,8—2,1
	N	0,60	1,71	33—35	—	1,7—1,8
	N	0,60	1,70	40	—	2,1
	N	0,60	—	28—45	—	—
	N	0,60	—	21—40	—	—
	C-1	0,91	1,8	30—33	—	2,3—2,5
	C-1	0,95	2,2	30	—	1,9
	C-1	0,9—1,0	1,7—2,3	—	—	—
	C-2	1,2—1,4	2,0—2,3	—	—	—
	C-3	1,6—1,7	2,2—2,4	—	—	—
	C-3	1,6	—	28	—	3,0
	C-3	1,8	—	33	—	—
	C-3	2,1	—	31	—	—
	C-4	2,3	2,5	36	—	4,9
	C-4	2,3	—	39	—	—
	C-4	2,3	—	29	—	—
	C-4	2,3	—	36	—	—
	C-4	2,4	—	28	—	—
	C-5	2,8—3,2	—	32,4 $\pm$ 4,2	—	—
	♀	3,3—3,7	2,3—2,5	33,8 $\pm$ 3,0	—	13,5 $\pm$ 2,1
	♀	3,4—3,5	2,4	30—38	2,69 $\pm$ 0,1	12,1—16,3
	♀	3,3	—	40	—	—
	♀	3,2	—	38	—	—
	♀	3,3	—	38—40	—	—

Вид	Стадия развития	L	L/l	F	V_T	V_A
<i>Paracalanus parvus</i>	♀	0,75	2,5	60	—	2,7
<i>Paracalanus parvus</i>	♂	0,75	2,5	55—60	0,3—0,4	2,4—2,7
	♀	0,75	—	70	—	—
	♂	0,70	3,0	63—70	—	2,4—2,7
	♀	0,80	3,2	55—60	—	2,1—2,3
	♂	0,80	—	70	—	—
	♀	0,80	3,0	55—60	—	2,2—2,4
	♂	0,75	—	70—75	—	—
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	♀	0,80	—	59	—	—
	♂	1,2±0,05	2,6—2,8	35—40	0,39±0,08	2,3—2,8
	♀	1,20	2,6	45—50	0,7	3,1—3,5
	♂	1,25	2,8	35—40	—	2,4—2,7
	♀	1,20	—	31—50	0,4—0,6	—
	♂	1,25	—	50	0,3—0,4	—
	♀	1,10	—	50—55	1,0	—
	♂	1,10	2,6	30—35	0,7—0,8	4,4—5,0
	♀	1,05	2,3	45—50	0,5	3,0—3,4
<i>Centropages ponticus</i>	♂	1,12	2,8	63—65	—	3,8—3,9
<i>Acartia clausi</i>	N	0,13	—	50	—	—
	N	0,13	—	65—70	—	—
	N	0,13	—	40—60	—	—
	♂	1,20	—	40—60	—	—
	♀	1,25	—	55	—	—
<i>Pontella mediterranea</i>	♂	2,10	—	33	—	—
<i>Neocalanus gracilis</i>	♂	3,00	—	22—30	—	—
	♀	3,30	1,9	26—30	—	10,2—11,7
<i>Enchirella mes-sinensis</i>	♀	4,50	3,0	28—40	—	6,3—9,0
<i>Euchaeta maritima</i>	♀	4,00	3,7	50—60	—	8,1—9,7
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	♀	3,00	—	35—30	—	—
<i>Phaenna spinifera</i>	♀	1,90	1,9	57—62	—	8,6—9,3

Примечание. Здесь и в табл. 2 L — длина тела, мм; l — длина антенн, мм; V_T — средняя скорость тела, см·с⁻¹; V_A — круговая скорость точки приведенной силы тяги, см·с⁻¹; F — частота локомоторных актов, Гц

у них пар придатков: антеннул, антенн и мандибул (рис. 1, в). Причем во время относительно спокойного движения, подобного «скольжению», могут применяться только две последние пары конечностей [16], тогда как при форсированном, бросковом плавании в действие вступают и антеннулы [4]. При этом торакальные сегменты тела начинают циклично изгибаться подобно тому, как это происходит у взрослых особей во время реакции избегания опасности [7].

Частота следования локомоторных актов у науплиусов *C. helgolandicus* изменяется от 20—30 Гц при спокойном движении до 40—45 Гц в режиме броска (табл. 1), скорость плавания — от 0,3 до 2,4 см·с⁻¹ [4]. На копелодитных стадиях развития и у половозрелых особей предельная (при 20 °C) видовая частота локомоции ротовыми придатками порядка 30—40 Гц становится обычной для скользящего плавания, причем у самцов она несколько выше, чем у самок, функция бросков полностью передается комплексу торакальных конечностей и абдомену.

Таким образом, у *C. helgolandicus*, как и у *Eucalanus pileatus* [28], порог частоты нейрогенного ритма локомоции остается неизменным на протяжении всего жизненного цикла. Он подвержен влиянию температуры [8], но при постоянных параметрах среды определенная частота локомоции каланусов, соответствующая, по-видимому, их физиологическому состоянию, может поддерживаться неизменной много суток [11]. На

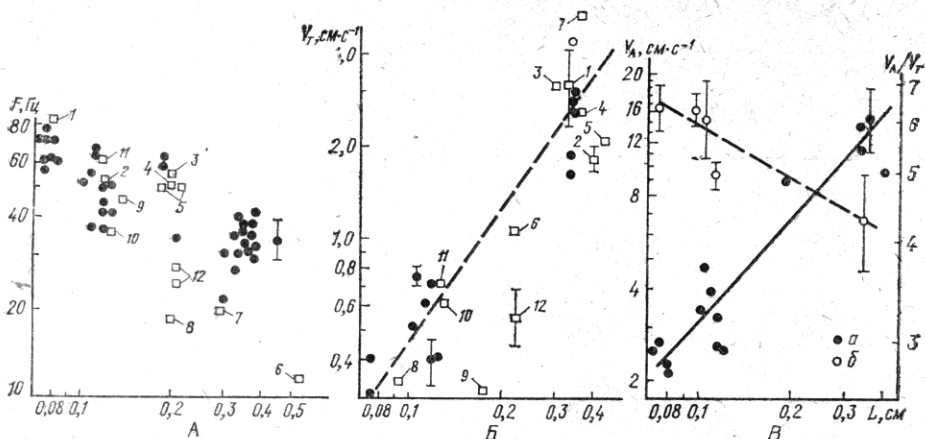


Рис. 2. Зависимость частоты следования локомоторных актов (А; F , Гц), скорости движения тела (Б; V_T , $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$) и круговой скорости движения антенн (Б; V_A , $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$) от длины тела копепоид (L , см):

А: 1 — *P. parvus* [30], 2 — *D. sicilis* [36], 3 — *C. typicus* [15], 4 — *C. typicus* [25], 5 — *D. hesperus* [24], 6 — *E. elongatus* [31], 7 — *C. pachydactyla* [6], 8 — *E. pileatus* [30], 9 — *E. velox* [26], 10 — *T. longicornis* [20], 11 — *A. clausi* [32], 12 — *E. pileatus* [25, 27]; Б: 1 — *C. helgolandicus* [3], 2 — *P. xiphias* [6], 3 — *E. rostrata* [6], 4 — *E. marina* [3], 5 — *E. curticauda* [3], 6 — *S. danae* [3], 7 — *A. patersoni* [3], 8 — *E. hirundoides* [37], 9 — *D. hesperus* [24], 10 — *P. minutus* [12], 11 — *C. hamatus* [34], 12 — *D. kenai* [33]; Б: а — круговая скорость движения антенн, б — отношение круговой скорости движения антенн к скорости движения тела V_A/V_T .

связь частоты локомоции с физиологическим состоянием калаянусов указывают наблюдения за их поведением, выполненные нами в 30-м рейсе нис «Профессор Водяницкий» летом 1991 г. Оказалось, что у непитающихся особей гемипопуляции V копепоидитов, находящихся ночью у нижней границы кислородной зоны, частота движения ротовых придатков, равная $12,4 \pm \pm 2,38$ при температуре $7,5^\circ\text{C}$, достоверно ниже, чем у питающихся в это время в приповерхностных слоях моря ($17,3 \pm 1,8$), но помещенных в фильтрованную воду с такой же температурой. В условиях поверхностной

Таблица 2. Частота движений ротовыми придатками и скорость плавания копепоид в лабораторных условиях

Вид	L	F	V_T	t	Литературный источник
<i>Calanus finmarchicus</i>	—	10	—	—	[13]
	—	20	—	—	[26]
	—	—	1,0	0—15	[23]
<i>C. helgolandicus</i>	3,2—3,4	—	1,83—2,97	—	[22]
	—	27,4	3,23	22—24	[3]
<i>C. h. Naupl.</i>	—	—	—	10—15	[29]
	—	—	0,3—2,4	—	[4]
<i>Calanus glacialis</i>	—	—	0,12	—	[22]
<i>C. hyperboreus</i>	—	—	1,0	0—15	[23]
<i>Eucalanus pileatus</i>	2,3—2,8 *	15—24	1,0	0—15	[23]
	—	21—26,2	—	—	[25]
	(1,8)	18	—	—	[28]
<i>E. crassus</i>	2,6	17	—	21±2	[30]
<i>E. elongatus</i>	5,4	12	0,18	—	[27]
<i>Rhincalanus nasutus</i>	—	—	—	—	[31]
<i>Paracalanus parvus</i>	(0,7)	83	0,59	22—29	[3]
	(0,67)	—	—	21±2	[30]
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	(0,92)	—	0,06	12	[34]
	—	—	0,05	12	[34]
	—	29,5	—	—	[19]
<i>P. minutus</i>	(1,0—1,4)	31—43	—	—	[35]
<i>Euchirella curticauda</i>	4,4 *	—	0,6	15	[12]
<i>E. rostrata</i>	2,9—3,1	—	2,0	22—24	[3]
<i>Euchaeta marina</i>	2,3—3,9 *	—	3,1	—	[6]
	—	—	0,78	—	[6]
	—	—	2,5	22—24	[3]

Вид	L	F	V_T	t	Литературный источник
<i>Undeuchaeta mayor</i>	2,1—2,4 *	—	0,11—0,81	—	[5]
<i>Scolecithrix danae</i>	2,1—2,4 *	—	1,1	22—24	[3]
<i>Temora longicornis</i>	1,0—1,5 *	21	—	10—15	[29]
	(0,9)	10—15	—	5	[20]
	—	30—35	—	25	[20]
	—	25—27,2	0,06	—	[26]
<i>Eurytemora hirundoides</i>	(0,84)	—	0,34	18—20	[37]
<i>E. velox</i>	1,3—2,0	45	—	—	[26]
<i>Metridia longa</i>	—	—	1,0	—	[23]
<i>M. pacifica</i>	—	—	0,54	—	[38]
<i>Diaptomus sicilis</i>	1,2	45—51	—	—	[36]
<i>D. castor</i>	—	10—27	—	—	[26]
<i>D. gracilis</i>	—	28,7—44	0,075	—	[26]
	—	16,7	—	—	[13]
<i>D. kenai</i>	2,33	—	0,5±0,1	22	[33]
<i>D. tyrelli</i>	1,08	—	0,05	19	[33]
<i>D. hesperus</i>	1,7—2,1	50	0,31	22	[24]
<i>Pleuromamma xiphius</i>	4,1—4,9 *	—	1,75±0,2	—	[6]
<i>Centropages hamatus</i>	1,3—1,5 *	27	—	—	[19]
	(1,03)	—	0,72	12	[34]
<i>C. typicus</i>	1,6—2,0 *	36,5	—	10—15	[29]
	—	55	—	20±1	[15]
	—	51	—	—	[25]
	(1,27)	—	0,19	12	[34]
	—	25,3	0,20	—	[26]
<i>Isias claviceps</i>	1,3 *	28,2	—	—	[19]
<i>Condacia pachydactyla</i>	2,2—2,8 *	12—20	1,0	—	[6]
<i>C. aethiopica</i>	—	—	0,08—1,6	—	[5]
<i>Anomalocera patersoni</i> , ♀	3,2—4,1	—	5,32	22—24	[3]
<i>A. patersoni</i> , ♂	—	—	4,57	22—24	[3]
	—	5,0	—	—	[19]
	—	17	—	—	[26]
<i>Acartia clausi</i>	—	60	—	—	[32]
<i>Copepoda Nauplii</i>	—	—	0,08—0,56	—	[2]

Примечание. t — температура морской воды, °C. В скобках приведена длина цефалоторакса копепода.

* Длина половозрелых самок по данным «Определителей видов».

температуры (23 °C) частота локомоции у них также различалась и составила соответственно $21,2 \pm 3,8$ и $32,4 \pm 4,2$ Гц. Вероятно, отсутствуют онтогенетические изменения локомоторного ритма и у рачков *Acartia clausi* (табл. 1). В отличие от них слабая внутривидовая связь частоты гребков антеннами с величиной тела отмечена у *Temora longicornis* [20]. Более заметно масштабный эффект влияет на интерспецифические связи локомоции. На рис. 2 нами представлены собственные данные о кинематике «скольжения» копепода, а также литературные, содержащие сведения о температуре и размерах тела рачков и относящиеся непосредственно к фазам их активного состояния. В диапазоне размеров, включенных в анализ видов (0,075—0,54 см), частота локомоции рачков снижается с 70—80 до 12 Гц, скорость движения тела возрастает с 0,2 до 4,3 см · с⁻¹, круговая скорость движения антенн возрастает с 2,1 до 18 см · с⁻¹. При этом угол наклона линии связи $V_T(L)$ оказался выше, чем $V_A(L)$. В результате на единицу скорости тела мелких видов пришлось примерно в 1,5 раза большая круговая скорость антенн, чем крупных. Это может указывать на зависимость гидродинамической эффективности локомоции копепода от размеров тела.

По-видимому, расширенный анализ видовых показателей локомоции копепода внесет поправки в установленные масштабные закономерности. Так, у довольно крупных рачков *Euchaeta marina* частота гребков антеннами может достигать сравнительно высоких значений (60 Гц), но в связи с малой амплитудой движения их круговая скорость вполне соответствует размерам тела. Напротив, у мелких *Temora*, *Eurytemora* и *Diaptomus* (табл. 2) оба кинематических показателя оказались меньше доступных другим одноразмерным видам. Очевидно, что для правильной оценки ви-

довых особенностей локомоции копепод требуются дополнительные исследования как гидромеханики, так и физиолого-экологических аспектов их движения.

Выводы.

1. В основе механизма непрерывного равномерного плавания каланоидных копепод лежит принцип противофазного действия локомоторных органов, реализующийся как минимум двумя стереотипами поведения: вибрационным противофазным движением антенн и широкоамплитудным противофазным движением всех ротовых конечностей, участвующих в движении.

2. Формирование таких локомоторных стереотипов происходит на науплиальных стадиях развития, когда частота действия конечностей уже может достигать предельных для вида значений.

3. У половозрелых особей наибольшая видовая частота гребков, скорость движения антенн и тела имеют тенденции закономерного (соответственно обратно пропорционального и прямо пропорционального) изменения с увеличением длины тела.

1. Вышкварцева Н. В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s. l. (Copepoda, Calanoida) // Исследования фауны морей.— Л.: Наука, 1976. Т. 18 (26): Функциональная морфология, рост и развитие беспозвоночных животных морского планктона.— С. 11—70.
2. Заика В. Е., Морякова В. К., Островская Н. А. и др. Распределение морского микрозоопланктона.— Киев: Наука, 1976.— 92 с.
3. Павлова Е. В. Движение и энергетический обмен морских планктонных организмов.— Киев: Наук. думка, 1987.— 211 с.
4. Петипа Т. С. О способах движения и захвата пищи у *Calanus helgolandicus* (Claus) // Биология и распределение планктона южных морей.— М.: Наука, 1967.— С. 109—124.
5. Пономарева Л. А., Сусляев А. С. Движение некоторых планктонных организмов // Океанология.— 1980.— 20, № 2.— С. 196—198.
6. Рудяков Ю. А. Динамика вертикального распределения пелагических животных.— М.: Наука, 1986.— 135 с.
7. Светличный Л. С. Реакция избегания у веслоногого рачка *Calanus helgolandicus* // Зоол. журн.— 1986.— 65, вып. 4.— С. 506—515.
8. Светличный Л. С. Влияние температуры на локомоторную активность *Calanus helgolandicus* // Океанология.— 1989.— 29, вып. 3.— С. 502—507.
9. Светличный Л. С. Биомеханика локомоций и уровни активного обмена копепод // Биоэнергетика гидробионтов.— Киев: Наук. думка, 1990.— С. 119—148.
10. Светличный Л. С. Киносъемка, тензометрия и энергетическая оценка плавательных движений ротовыми конечностями *Calanus helgolandicus* (Crustacea, Copepoda) // Зоол. журн.— 1991.— 70, вып. 3.— С. 23—29.
11. Светличный Л. С., Яркина И. Я. Ритмы двигательной активности *Calanus helgolandicus* (Crustacea, Copepoda) // Там же.— 1989.— 68, вып. 0.— С. — .
12. Buskey E. J. Swimming pattern as a indicator of the roles of copepod sensory systems in the recognition of food // Mar. Biol.— 1984.— 79, N 2.— P. 165—175.
13. Cannon H. G. On the feeding mechanism of the Copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis* // Brit. J. Exp. Biol.— 1928.— 6, N 2.— P. 131—144.
14. Colinvaux P. Life at low Reynolds number // Nature.— 1979.— 277, N 5695.— P. 353—354.
15. Cowles T. J., Strickler J. R. Characterization of feeding activity patterns in the planktonic copepod *Centropages typicus* Kröyer under various food conditions // Limnol. and Oceanogr.— 1983.— 28, N 1.— P. 106—115.
16. Gauld D. T. The swimming and feeding in crustacean Larvae: the nauplian larva // Proc. Zool. Soc.— 1959.— 132, N 1.— P. 37—50.
17. Gauld D. T. The swimming and feeding of planktonic copepods // Some contemporary studies in marine science.— London: Allen and Unwin, 1966.— P. 313—334.
18. Gerritsen J., Porter K. G., Strickler J. R. Not by sieving alone: observations of suspension feeding in *Daphnia* // Bull. Mar. Sci.— 1988.— 43, N 3.— P. 366—376.
19. Gill C. W. Recording the beat patterns of the second antennae of calanoid copepods with a micro-impedance technique // Hydrobiologia.— 1987.— 148, N 1.— P. 73—78.
20. Gill C. W., Crisp D. J. The effect of size and temperature on the frequency of limb beat of *Temora longicornis* Müller (Crustacea: Copepoda) // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.— 1985.— 86, N 2.— P. 185—196.
21. Glasser J. Analysis of zooplankton feeding experiments: some methodological considerations // J. Plankt. Res.— 1984.— 6, N 4.— P. 553—569.
22. Hardy A. C., Bainbridge R. Experimental observations on the vertical migrations of plankton animals // J. Mar. Biol. Assoc. U. K.— 1954.— 33, N 2.— P. 409—448.
23. Hirche H.-J. Temperature and plankton. 2. Effect on respiration and swimming activity in copepods from the Greenland Sea // Mar. Biol.— 1987.— 94, N 3.— P. 347—356.

24. Kirk K. L. Water flows produced by *Daphnia* and *Diaptomus*: Implications for prey selection by mechanosensory predators // *Limnol. and Oceanogr.*— 1985.— **30**, N 3.— P. 679—686.
25. Koehl M. A. R., Strickler J. R. Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number // *Ibid.*— 1981.— **26**, N 6.— P. 1062—1073.
26. Lowndes A. G. The swimming and feeding of certain Calanoid Copepods // *Proc. Zool. Soc.*— 1935.— **3**, N 5.— P. 687—715.
27. Paffenhöfer G.-A., Strickler J. R., Alcaraz M. Suspension — Feeding by Herbivorous Calanoid Copepods: A. Cinematographic Study // *Mar. Biol.*— 1982.— **67**, N 2.— P. 193—199.
28. Paffenhöfer G.-A., Lewis K. D. L. Perceptive performance and feeding behavior of calanoid copepods // *J. Plankt. Res.*— 1990.— **12**, N 5.— P. 933—946.
29. Poulet S. A., Gill C. W. Spectral analyses of movements made by the cephalic appendages of copepods // *Mar. Ecol. Progr. Ser.*— 1988.— **43**, N 3.— P. 259—267.
30. Price H. J., Paffenhöfer G.-A., Strickler J. R. Modes of cell capture in Calanoid copepods // *Limnol. and Oceanogr.*— 1983.— **28**, N 1.— P. 116—123.
31. Price H. J., Paffenhöfer G.-A. Capture of small cells by the copepod *Eucalanus elongatus* // *Ibid.*— 1986.— **31**, N 1.— P. 189—194.
32. Rosenberg G. Filmed observations of filter feeding in the marine planktonic copepod *Acartia clausi* // *Ibid.*— 1980.— **25**, N 4.— P. 738—742.
33. Swift M. C., Fedorenko A. Y. Some aspects of prey capture by Chaoborus larvae // *Ibid.*— 1975.— **20**, N 3.— P. 418—425.
34. Tiselius P., Jonsson P. R. Foraging behaviour of six calanoid copepods: observations and hydrodynamic analysis // *Mar. Ecol. Progr. Ser.*— 1990.— **66**, N 1/2.— P. 23—33.
35. Urry D. L. Studies on the food feeding and survival of *Pseudocalanus elongatus* Boeck under laboratory conditions, with observations on other genera of Copepoda // Ph. D. Thesis / Univ. London.— London, 1964.— P. 88—90.
36. Vanderploeg H. A., Paffenhöfer G.-A. Modes of algal capture by the freshwater copepod *Diaptomus sicilis* and their relation to food-size selection // *Limnol. and Oceanogr.*— 1985.— **30**, N 4.— P. 871—885.
37. Veiga J.-M., Castel J. Cout energetique de la locomotion chez le Copepode *Eurytemora hirundoides* (Nordquist, 1888) // *C. r. Acad. sci.*— 1986.— **303**, Ser. 111, N 6.— P. 203—206.
38. Wong C. K. The swimming behavior of the copepod *Metridia pacifica* // *J. Plankt. Res.*— 1988.— **10**, N 6.— P. 1285—1290.
39. Yule A. B., Crisp D. J. A study of feeding behaviour in *Temora longicornis* (Müller) (Crustacea: Copepoda) // *J. Exp. Biol. and Ecol.*— 1983.— **71**, N 3.— P. 271—282.

Ин-т биологии юж. морей
АН Украины, Севастополь

Получено 23.01.92

L. S. SVETLICHNY

LOCOMOTOR FUNCTION OF MOUTH APPENDAGES IN COPEPODS: KINEMATIC

Summary

Succession, orientation, frequency, circular velocity of the motion of mouth appendages as well as body movement velocity in routine swimming of copepods have been studied. Some ontogenesis aspects of the locomotion function of copepods are considered.

УДК 595.2.34:578.087.7

Л. С. СВЕТЛИЧНЫЙ

ЛОКОМОТОРНАЯ ФУНКЦИЯ РОТОВЫХ ПРИДАТКОВ КОПЕПОД: ГИДРОМЕХАНИЧЕСКОЕ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЕ ПОДОБИЕ

На основании прямых измерений силы тяги, скорости и частоты движения ротовых конечностей у разноразмерных копепоид установлены масштабные изменения коэффициентов гидродинамического сопротивления антенн, гидродинамического КПД, мощности и цены транспорта.

Большинство известных в литературе определений энергетических параметров плавания копепоид [7, 8, 14, 21, 22, 26] ввиду методических

© Л. С. Светличный, 1993