

ПРОВ 86

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

Ордена Трудового Красного Знамени
Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского

ПРОВ 2010

Экология морских организмов

Материалы Всесоюзной
научно-технической конференции

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 30348

КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1981

5. Петипа Т.С. Питание *Ascartia clausi* Giesbr. и *A. latissima* Kritcz в Черном море. - Тр. Севастоп. биол. станции АН УССР, 1959, 12, с. 130 - 152.
6. Петипа Т.С. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Ascartia clausi* Giesbr. - В кн.: Физиология морских животных. М.: Наука, 1966, с. 82 - 91.
7. Петипа Т.С. О питании гипонейстонного рачка *Pontella mediterranea* (Claus) в Черном море. - Биология моря, Киев, 1969, 17, с. 54 - 65.
8. Петипа Т.С., Павлова Е.В., Миронов Г.Н. Структура пищевых сетей, передача и использование вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря. - Биология моря, Киев, 1970, 19, с. 3 - 43.
9. Петипа Т.С. Происхождение и классификация основных экологических типов питания *Scoropoda*, *Calanoida*. - Биология моря, Киев, 1975, 33, с. 19 - 49.
10. Сажина Л.И. Рост массовых копепод Черного моря в лабораторных условиях. - Биология моря, Киев, 1973, 28, с. 41 - 51.
11. Сушеня Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. - Киев: Наук. думка, 1972. - 195 с.
12. Численко Л.П. Номограммы для определения веса водных организмов. - Л.: Наука, 1968. - 206 с.
13. Чмыр В.Д. Трофическая структура сообществ морского зоопланктона по данным радиоуглеродного метода. - Биология моря, Киев, 1976, 37, с. 12 - 19.
14. Чмыр В.Д., Шадрин Н.В. Перспективы применения радиоуглеродного метода для определения продукции и обмена зоопланктона в условиях естественной популяции. - Биология моря, Киев, 1976, 39, с. 25 - 38.

УДК 595.2.34 + 578.087.75

Л.С.Светличный

ПЛОТНОСТЬ ТЕЛА ПЛАНКТОННЫХ КОПЕПОД

Изучение биологии планктонных организмов часто связано с измерениями их физических параметров, среди которых средняя плотность тела представляет интерес в связи с вопросами гидростатики и парения [8]. Между тем малые размеры и обитание в воде делают весьма трудным определение плотности по объему и массе организма. У планктонных ракообразных это обстоятельство осложняется еще особенностями формы тела, не поддающейся геометрическому описанию. А.Г.Лаундесом [27] было показано, что массу и объем отдельных особей мелких планктонных организмов нельзя определить с помощью прямых методик. Остаточную массу копепод в воде он определял по изменению массы миниатюрного пикнометра, заполненного водой, а объем - по различию осадка галлоидного серебра, выпавшего после добавления азотнокислого серебра в морскую воду с организ-

мами и без них. Измерение оказалось возможным только при одновременном использовании группы особей.

Одновременное взвешивание нескольких особей планктеров в воздушной среде широко практикуется для получения так называемых средних сырых масс, используемых главным образом в расчетах продукции организмов [11, 19]. Однако для наших целей они не применимы, так как при этом необходимо удалить воду с наружных покровов организмов таким образом, чтобы содержание воды в них не изменилось. В случае с копеподами это практически недостижимо. Между тем даже небольшая ошибка в определении массы или объема значительно искажает величину плотности.

Указанные трудности оправдывают поиски косвенных методов определения средней плотности тела планктера. Примером такого подхода может служить метод Г.Н.Миронова [10]. Он основан на сравнении плотности тела организма с плотностью солевого раствора, в котором он имеет нейтральную плавучесть. На практике это достигается поочередным опусканием рачков в сосуды с солевыми растворами разной плотности. Для этого готовят серию растворов, отличающихся плотностью, которые разливают в отдельные сосуды. Рачков опускают в них до тех пор, пока не произойдет совпадения плотностей, которое проявляется в отсутствии вертикального перемещения организмов.

Однако, несмотря на видимую простоту, этот метод имеет серьезные недостатки. Прежде всего — невозможность вторичного использования организмов, так как плотность его в сильно анизоосмотическом растворе меняется. По этой же причине измерение необходимо проводить быстро, но скорость диффузии воды в окружающий раствор у копепод неизвестна. По нашим наблюдениям, уже в первые несколько секунд после опускания морского рачка в солевой раствор плотностью $1,06 \text{ г/см}^3$ отмечается стрикция, свидетельствующая об изменении осмотической концентрации полостной жидкости. Примечательно, что через некоторое время форма рачка восстанавливается, очевидно, благодаря эластичности его покровов. Кроме того, следует учитывать, что при внесении рачка в флотационную жидкость с ним заносится некоторое количество морской воды, которая легче этой жидкости, поэтому особи с отрицательной плавучестью в последней могут первоначально всплывать.

Эти трудности, по-видимому, частично могут быть решены применением нейтральных флотационных жидкостей, например, золя кремния [32]. Однако остается еще индивидуальная вариабельность плот-

ности тела организмов, величину которой заранее предвидеть невозможно.

Примененный нами метод расчета средней плотности тела у планктонных организмов по скорости их пассивного погружения или изменению ее в разных флотационных жидкостях не является принципиально новым. Например, в арсенале современных лабораторных методов физиологии растений есть подобный косвенный способ определения плотности, массы и формы клеток и даже их отдельных компонентов (вплоть до макромолекул) на основе законов седиментации. В планктологии этот способ был использован для определения удельного веса планктонных водорослей [35] и для сортировки зоопланктона [32].

Такой метод позволяет определять плотность у интактных, анестезированных или умерщвленных (в зависимости от поставленных задач) отдельных особей планктона или наблюдать за динамикой этого параметра во времени.

Согласно балансовому равенству сил, возникающих при равномерном пассивном опускании тела в воде [17], средняя плотность тела может быть рассчитана по уравнению

$$\rho_0 = \rho \left(1 + \xi \frac{S U^2}{2 g W} \right). \quad (I)$$

Следовательно, для расчета плотности необходимо знать объем организма W , площадь поперечного сечения тела S , коэффициент гидродинамического сопротивления ξ и скорость пассивного опускания U .

Определение объема может быть осуществлено методами кондуктометрии, химического замещения [27] или же изготовлением увеличенных моделей [16, 29]. Площадь лобового сечения и коэффициент сопротивления функционально связаны между собой. Последний определяется в эксперименте, поэтому в данном случае нет необходимости находить истинное значение площади S . Достаточно рассчитать ее как площадь круга с диаметром, равным наибольшей ширине тела организма. Расхождение этой величины с реальной эмпирически учитывается в опытном значении ξ , зависимости которого от чисел Рейнольдса исследованы на моделях копепоид [16].

Определение средней плотности тела копепоид методом осаждения в одной флотационной жидкости.

1. У анестезированных или умерщвленных организмов измеряют наибольшую ширину пефалоторакса и общую длину тела без опущенных щетин.

2. Отдельную особь помещают в опытный сосуд и измеряют ско-

рость ее пассивного опускания в морской воде при температуре и солености, соответствующих условиям обитания этих организмов.

3. На основании полученных значений скорости, ширины рачка и коэффициента кинематической вязкости ν вычисляют число Рейнольдса, согласно которому в соответствии с ориентацией погружающегося организма и с учетом влияния цилиндрических стенок сосуда находится коэффициент гидродинамического сопротивления F [17]. Коэффициент кинематической вязкости находится по соответствующим данной солености и температуре воды коэффициенту динамической вязкости и плотности воды, т.е. $\nu = \mu/\rho$.

4. При известных значениях ρ , F , U , S , ν и W вычисляют среднюю плотность планктонного рачка.

Применение этого метода ограничено малочисленностью сведений о гидродинамических и объемных характеристиках рачков. Нами исследовано пока только шесть их представителей [16, 17]. Но эти данные могут быть использованы для приблизительных расчетов плотности многих других видов, похожих на исследованные.

Определение плотности тела по различию скоростей погружения особи в двух флотационных жидкостях. Этот метод позволяет избежать некоторых ошибок, которые возможны при использовании формулы (I). Точность входящих в нее эмпирических коэффициентов задана адекватностью модели и оригинала. Ясно, что даже ювелирная техника выполнения увеличенной модели рачка дает лишь известное приближение его морфологических особенностей, тем более невозможно учесть с помощью единичных моделей их внутривидовое и индивидуальное разнообразие [9].

Расчет плотности по изменению скорости погружения исключает необходимость определения объемных и гидродинамических характеристик, что в целом повышает точность метода. В качестве флотационных жидкостей достаточно взять одну и ту же морскую воду, изотоническую внутрителесной жидкости организма, но при двух различных температурах и, следовательно, величинах плотности. В соответствии с (I) соотношения для определения ρ_0 при различных температурах воды будут выглядеть следующим образом:

$$\rho_0 = \rho_1 \left(1 + F_1 U_1^2 \frac{S}{2gW} \right). \quad (2)$$

$$\rho_0 = \rho_2 \left(1 + F_2 U_2^2 \frac{S}{2gW} \right). \quad (3)$$

Общий для обоих уравнений член $S/2gW$ исключим из этой системы подстановкой его из (3) в (2). После преобразования относительно искомой величины ρ_0 получаем

$$\rho_0 = \frac{1-A}{\frac{1}{\rho_1} - \frac{1}{\rho_2} A}, \quad (4)$$

где

$$A = \frac{\xi_1}{\xi_2} \frac{U_1^2}{U_2^2}.$$

Сделаем следующие замены:

$$\xi_1 = \frac{C}{Re^\pi} = \frac{C \nu_1^\pi}{U_1^\pi d^\pi}, \quad (5)$$

$$\xi_2 = \frac{C}{Re^\pi} = \frac{C \nu_2^\pi}{U_2^\pi d^\pi}. \quad (6)$$

В этом случае величина A будет определяться выражением

$$A = \left(\frac{\nu_1}{\nu_2} \right)^\pi \left(\frac{U_1}{U_2} \right)^{2-\pi}. \quad (7)$$

Показатель степени в формуле (7) у пассивно погружающихся копепоид изменяется в пределах $0,75 \leq \pi \leq 1$. Для большинства сравнительно мелких рачков $\pi \approx 1$. Однако при расчете плотности крупных рачков необходимо учитывать значение π и влияние на него стенок сосуда, что может снизить точность метода. Избежать этого можно созданием граничных условий, при которых π заведомо равно 1 для всех копепоид. Таким условием, по нашим данным отвечает $\frac{d}{D} = 0,1$, где d - ширина цефалоторакса, а D - диаметр трубки. Таким образом, формула для расчета принимает простой вид

$$\rho_0 = \frac{1-\delta}{\frac{1}{\rho_1} - \frac{1}{\rho_2} \delta}, \quad (8)$$

где

$$\delta = \frac{\nu_1}{\nu_2} \frac{U_1}{U_2}.$$

Следует учитывать, что этот метод применим только при сохранении рачками постоянной средней плотности тела. Между тем изменение температуры и плотности окружающей среды должно вызвать аналогичные изменения самого организма, как это происходит у морских копепоид (табл. I).

Оказалось, что многие анестезированные копеподы способны сохранять относительно постоянную среднюю плотность тела в пределах температур, соответствующих, по-видимому, преферендуму вида. После резкого изменения температуры воды плотность рачков так-

Т а б л и ц а 1. Средняя плотность тела умерщвленных копепод (ρ_0 , г/см³) в зависимости от температуры окружающей среды

Вид	Количество опытов	Температура, °C			
		12	18	22	29
<i>Undinula vulgaris</i>	6	1,0879	1,0833	-	1,0741
		$\pm 0,0132$	$\pm 0,0121$	-	$\pm 0,0145$
<i>Acartia clausi</i>	9	1,0513	-	1,0482	-
		$\pm 0,0173$	-	$\pm 0,0183$	-

же изменялась, но через некоторое время возвращалась примерно к исходным величинам (рис.1). Это, несомненно, отражает действие механизмов гомеостаза, связанных, по-видимому, с осмотической регуляцией организмов в ответ на возмущающее действие температуры среды.

Согласно современным концепциям [5, 7, 13] осморегуляция водных беспозвоночных осуществляется изменением ионного состава, осмотической концентрации и объема. Осмотическое перемещение воды происходит, по-видимому, чрезвычайно быстро. Поэтому у животных с водопроницаемой поверхностью и не способных к быстрой и совершенной объемной регуляции в ответ на изменения в окружающей среде прежде всего изменяется масса.

Многие морские беспозвоночные являются осмоконформерами и осмотическая концентрация жидкости их тела зависит от осмотической концентрации окружающей воды [13]. Некоторые из них, однако, способны к небольшой гиперосмотичности [4]. Было отмечено также проявление временной гиперосмотичности беспозвоночных при таких соленостях воды, при которых они находятся обычно в равновесии с окружающей средой [7]. Планктонные копеподы осмотически лабильны, однако также способны проявлять анизоосмотичность, как, например, *Acartia tonsa*, сохраняющая небольшую гиперосмотичность по отношению ко всем концентрациям внешней среды [26].

По мнению Л.Проссера [13], осмотически лабильные морские беспозвоночные не находятся в абсолютной зависимости от внешней сре-

Институт биологии
южных морей АН УССР

ды. Являясь осмоконформером в одном диапазоне концентрации среды, животное может быть осморегулятором в другом.

Эксперименты показывают, что включение или перестройка процессов осморегулирующей реакции может происходить с различной скоростью. В некоторых случаях это приводит к временному дисбалансу

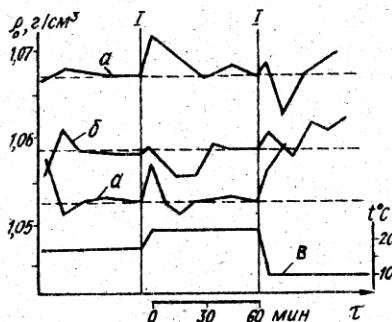


Рис. I. Флюктуации средней плотности тела ρ_g г/см³ *A. clausi* (a) и *C. helgolandicus* (б) при периодическом изменении температуры воды; в - температурная кривая; I - начало изменения температуры воды; пунктирная линия показывает характерную среднюю плотность тела.

янную среднюю плотность тела, подверженную, однако, небольшим флюктуациям во времени. В связи с этим измерение скорости пассивного погружения рачка для определения его плотности следует производить несколько раз в течение времени адаптации к данной температуре. Оно, по-видимому, не превышает 15 - 20 мин.

Для определения плотности тела по изменению скорости пассивного погружения рачков предлагается следующая последовательность действий.

I. Рачка анестезируют 3%-ным раствором галоперидола [14], 1%-ным раствором кокаина [31] или этилуретана. В наших опытах стойкое обездвиживание рачков было достигнуто сочетанием тубокурарина с эфиром. Отдельное их применение не давало желаемого результата. Особи, "усыпленные" в эфире, очень быстро "пробуждались" в чистой воде, а в растворе одного только тубокурарина сохраняли подвижность.

гомеостазиса. Например, будучи помещенными в нормальные условия, животные после периода обезвоживания поглощают воду, а после усиленной гидратации теряют ее, пока осмотическая концентрация не достигнет оптимума [20]. Причем этот процесс может быть нестационарным, волнообразным [7]. Подобные флюктуации плотности тела были отмечены и в наших опытах с копеподами (рис. I).

Таким образом, в диапазоне осмотических давлений, обусловленных изменением температуры воды, копеподы способны сохранять одинаковую посто-

2. Анестезированного рачка переносят в закупоренную с двух концов резиновыми пробками стеклянную трубку, диаметр которой должен превышать ширину цефалоторакса рачка в 10 раз.

3. Трубку с рачком помещают в холодильник Либиха, сообщенный с терморегулирующей установкой, или в любой другой прибор, позволяющий проводить визуальные наблюдения при постоянной, равномерно распределенной температуре.

4. В течение 15 - 20 мин не менее 3 раз определяют скорость погружения в 10 повторностях.

5. Температуру воды изменяют на 5 - 10 °C и повторяют измерения скорости.

6. Согласно температуре воды и солености находится ее плотность, коэффициент динамической вязкости, а затем вычисляется коэффициент кинематической вязкости для всех условий опыта.

7. Приблизительно рассчитывают плотности тела рачков по уравнению (1) и из полученных таким образом комбинаций величин выбирают совпавшие при разных температурах. Скорости при этих значениях плотности используют для ее точного расчета по формуле (8).

Несмотря на некоторую загруженность математическими расчетами, которые могут быть ускорены с применением ЭВМ, этот метод имеет важное преимущество - минимальное воздействие на исследуемый организм.

Средняя плотность тела организмов зависит от плотности мышечных тканей, внутренних органов, опорно-двигательных образований, протоплазмы, различных включений и их объема. Почти все они тяжелее воды, поэтому многие водные организмы имеют отрицательную плавучесть. Например, у рыб плотность тела изменяется в пределах 1,0 - 1,15 г/см³ [1,28]. По мнению В.И.Цветкова [18], разногласие собственной плавучести с условиями на глубине обитания обуславливает выгоды для рыб.

Среди моллюсков и высших ракообразных лишь немногие способны создавать подобно рыбам положительную плавучесть с помощью газовых включений и легких продуктов обмена. Их плотность находится в пределах 1,023 - 1,140 г/см³ [28]. У большинства копепод плотность тела также больше, чем у воды. По данным А.Л.Лаундеса [27], фактор плавучести изменяется у рачков от 1014 до 1060, а плотность в воде составляет 1,026 г/см³ от 1,040 до 1,087 г/см³, у *Labidocera trispinosa* она равна 1,08 г/см³ [34].

Т а б л и ц а 2. Плотность тела, г/см³, копепод из Черного моря и Атлантического океана

Вид	Длина, мм	Число особей	Плотность, г/см ³		
			мини- маль- ная	средняя	макси- маль- ная
Черное море (расчеты по формуле (I))					
<i>Calanus helgolandicus</i>	3,4±0,6	76	1,022	1,036	1,077
<i>Centropages ponticus</i>	1,2±0,2	22	1,039	1,052	1,069
<i>Acartia clausi</i>	1,2±0,2	25	1,033	1,050	1,057
<i>Paracalanus parvus</i>	0,9±0,1	7	1,031	1,045	1,061
Атлантический океан					
<i>Calanus gracilis</i>	3,0±0,3	6	1,0328	1,0453	1,0579
<i>C. carinatus</i>	2,6±0,2	12	1,0283	1,0538	1,0763
<i>C. robustior</i>	3,9±0,2	9	1,0404	1,0479	1,0584
<i>C. minor</i>	2,4±0,6	13	1,035	1,0559	1,073
<i>Rhincalanus nasutus</i>	4,7±0,6	4	-	1,025	-
<i>Undinula vulgaris</i>	2,7±0,4	9	1,009	1,0045	1,056
<i>Rhincalanus cornutus</i>	2,4	12	1,0606	1,0724	1,0857
<i>Undinula vulgaris</i>	1,1±0,03	4	1,067	1,0766	1,098
<i>Clausocalanus ingens</i>	1,6±0,05	3	1,0405	1,0583	1,0925
<i>C. arcuicornis</i>	1,1	3	1,0693	1,0813	1,0903
<i>Centropages typicus</i>	1,9	2	1,0701	1,0715	1,0729
<i>Acartia clausi</i>	1,1	10	1,0523	1,0709	1,1007
Расчеты по формуле (8)					
<i>Calanus carinatus</i>	2,7	I	-	1,0485	-
<i>C. robustior</i>	3,9	I	-	1,0605	-
<i>Gaetanus sp.</i>	4,1	I	-	1,0605	-
<i>Euchirella venusta</i>	5,0	I	-	1,0564	-
<i>Euchirella sp.</i>	4,0	I	-	1,0778	-
<i>Condacia pachydactyle</i>	2,5	I	-	1,0841	-
<i>Undeuchaeta plumosa</i>	3,5	I	-	1,0830	-
<i>Euchaeta marina</i>	4,4	I	-	1,0711	-
"-" " Cop.V	3,3	I	-	1,0713	-
<i>Undeuchaeta plumosa</i>	2,5	I	-	1,0500	-
<i>Undeuchaeta plumosa</i>	3,5	I	-	1,0854	-
<i>Pleuromma abdominale</i>	2,7	I	-	1,0747	-
<i>Undinula vulgaris</i>	2,5	I	-	1,0887	-
<i>Acartia negligens</i>	1,2	I	-	1,0417	-

По нашим данным (табл.2), средняя плотность копепод изменяется в пределах 1,022 - 1,125 г/см³. Некоторые виды копепод способны накапливать легкие продукты обмена - жиры и воск [15, 24, 25, 33], увеличивающие их плавучесть. Однако из 45 исследованных нами видов только три имели массу, меньшую, чем у воды. Для приобретения положительной плавучести в теле рачка должно находиться не менее 20% жира всего объема организма. Нами исследована зависимость средней плотности тела *Calanus helgolandicus* от величины жировой капли в теле рачков (рис.2). Объем капли вычисляли по формуле эллипсоида или, осторожно выдавливая жир препаратальной иглой, объем образовавшегося перед всплыванием шарика рассчитывали по его диаметру. При таком методе невозможен строгий учет содержащегося в теле жира, однако полученные данные позволили сделать вывод о связи плотности тела с содержанием даже сравнительно небольшого количества жира.

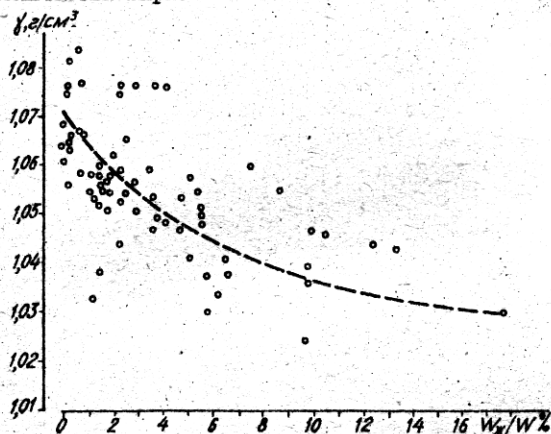


Рис.2. Зависимость средней плотности тела *Calanus helgolandicus* от относительного объема жировой капли в теле $W^*/W\%$.

Содержание жиров и восковых эфиров в теле копепод колеблется в широких пределах. Оно изменяется с глубиной обитания [22], подвержено онтогенетическим, сезонным и суточным изменениям [12, 21, 30], которые вместе с изменчивостью толщины наружных покровов обуславливают лабильность плотности не только в пределах всего отряда, но и внутри вида. В некоторой степени, внутривидовая изменчивость плотности тела отражена в табл.2. Как и следовало ожи-

дать, наибольшая лабильность плотности характерна для рачков, накапливающих жиры (*Calanus helgolandicus*, *Calanoides carinatus*, *Rhinocalanus cornutus*), наименьшая — у организмов с грубыми хитиновыми покровами (*Undinula vulgaris*).

У организмов, не способных к значительному синтезу легких продуктов обмена, также проявляются флуктуации плотности. Отмечены, например, суточные изменения плотности тела у *Pseudocalanus elongatus* [6]. По-видимому, это связано с ритмом питания рачков и различной наполненностью кишечника в течение суток. Подобным образом регулирует свою массу остракода *Cypridina sinuosa* [2], у которой перед миграцией вверх в результате дефекации происходит сокращение кишечника в 5 раз, а освободившийся объем занимает сравнительно легкие клетки кишечной паренхимы. На зависимость между массой и ритмами питания и переваривания пищи указала также Д. Эйден [23], исследовавшая динамику массы у *Daphnia pulex* во время миграции.

Таким образом, средняя плотность тела планктонных копепод обусловлена их конституцией, поэтому подвержена сезонным, суточным и другим ритмичным изменениям. Отмечена также способность ее активной регуляции, в том числе связанной с механизмами гомеостаза внутренней среды организма.

1. Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыб. — Киев : Изд-во АН СССР, 1963. — 246 с.

2. Арашкевич Е.Г. Связь суточного ритма питания и вертикальных миграций *Cypridina sinuosa* (Ostracoda Crustacea) в западной части экваториальной Пацифики. — Океанология, 1977, 17, вып. 4, с. 707 — 712.

3. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М. : Наука, 1964. Т. 2. — 444 с.

4. Беляев Г.М. Физиологические особенности представителей одних и тех же видов в водоемах различной солености. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1957, 8, с. 321 — 353.

5. Гинецкий А.Г. Физиологические механизмы водносолевого равновесия. — М. ; Л. : Наука, 1964. — 428 с.

6. Загородняя Ю.А., Светличный Л.С. Суточная динамика удельного веса и вертикального распределения *Pseudocalanus elongatus* (Boeck). — Биология моря, Киев, 1976, вып. 39, с. 39 — 42.

7. Карандеева О.Г. Процессы, обеспечивающие осморегуляцию у водных беспозвоночных. — В кн. : Физиология морских животных. М. : Наука, с. 176 — 233.

8. Киселев Н.А. Планктон морей и континентальных водоемов. — Л. : Наука, 1969. Т. 1. — 656 с.

9. Ковалев А.В. Изменение некоторых морфологических признаков в онтогенезе у калануса Гельголандского *Calanus helgolandicus* Claus (Crustacea, Copepoda). — Вестн. зоологии, 1969, № 3, с. 82—85.

10. Миронов Г.Н. Определение удельного веса планктонных организмов Черного моря. — В кн. : Рефераты работ АН СССР за 1940 г. М. : Изд-во АН СССР, 1941, с. 76 — 77.

11. Петипа Т.С. О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря. - Тр. Севастоп. биол. станции АН УССР, 1957, 9, с. 39 - 57.
12. Петипа Т.С. Суточный ритм расхода и накопления жира у *Calanus helgolandicus* в Черном море. - Докл. АН СССР, 1964, 156, № 6, с. 1440 - 1443.
13. Проссер Л. Сравнительная физиология животных. - М. : Мир, 1977. Т. 1. - 606 с.
14. Рудяков Ю.А. Скорость пассивного погружения пелагической остракоды *Cypridina stimpsoni* в связи с явлением суточных вертикальных миграций. - Океанология, 1972, 12, вып. 5, с. 926 - 928.
15. Рылов В.М. О включении жира у *Diaptomus oregonensis* Fisch. - В кн.: Сборник в честь Н.М. Книповича, 1885 - 1925. М., 1927, с. 123 - 134.
16. Степанов В.Н., Светличный Л.С. Методы определения объемов планктонных организмов. - Биология моря, Киев, 1976, вып. 39, с. 46 - 51.
17. Степанов В.Н., Светличный Л.С. Результаты исследования на моделях гидродинамического сопротивления некоторых видов *Copepoda*. - Биология моря, Киев, 1976, вып. 39, с. 42 - 46.
18. Цветков В.Н. Реакция рыб на изменение давления и некоторые особенности их гидростатики. - В кн.: Основные особенности поведения и ориентации рыб. М. : Наука, 1974, с. 78 - 82.
19. Шмелева А.А. Весовые характеристики массовых форм зоопланктона Адриатического моря. Сообщение I. - Тр. Севастоп. биол. станции АН УССР, 1964, 15, с. 53 - 68.
20. Adolph E.F. Physiological regulations. - Haeques Cattell Press, 1943. - 502 p.
21. Bemstedt U., Matthews I.B.L. Studies of the deep-water pelagic community biochemical composition of *Euchaeta norvegica* Boeck in relation to its life cycle. - In: 9th Eur. Mar. Biol. Symp., Oban, 1974. Aberdeen, 1975, p. 311-327.
22. Crildress J.J., Nygaard M. Chemical composition and buoyancy of midwater crustaceans of depth occurrence of Southern California. - Mar. Biol., 1974, 27, N 3, p. 225-238.
23. Eyden D. Specific gravity as a factor in the vertical distribution of plankton. - Proc. Cambr. Phil. Soc. Biol. Sci., 1923, N 1, p. 163-169.
24. Kayama Mitsu, Ikeda Yasuyuki, Mankura Mitsumasa. Yukaga-ku. - J. Jap. Oil Chem. Soc., 1977, 26, N 7, p. 398-404.
25. Klem A. Contributions to the study of the oils of marine Crustacea I. The oils of *Meganyctiphanes norvegica* M. Sars and *Calanus finmarchicus* bunn. - Hvalradets Skrifter, 1932, 6, p. 1-24.
26. Lence J. Respiration and osmotic behaviour of copepod *Acartia*. - Comp. Biochem. and Physiol., 1965, 14, p. 155-165.
27. Lowndes A.G. The density of some living aquatic organisms. - Proc. Linnean. Soc. London, 1938, 150, p. 62-73.
28. Lowndes A.G. The displacement method of weighing living aquatic organisms. - J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1942, 25, N 3, p. 555-575.
29. Lohmann H. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. - Wiss. Meeresuntersuch. K., 1908, 10, S. 131-370.
30. Marshall S.M., Orr A.P. The biology of a marine copepod. - Springer Verlag, 1972. - 195 p.
31. Neumann E. Untersuchungen über einige gallertführende Tiere des Limnoplanktons. - Arch. zool., 1924, 16, N 24, S. 1-12.

32. Price C.A., Ouge-Burus J.M.St., Joyce J.E. Automatic sorting of zooplankton by isopycnic sedimentation in gradients of silica: performance of a "Rho Spectrometer". - Mar.Biol., 1977, 42, N 3, p. 225-231.
33. Sargent J.R. Waxes for survival Sei and Technol.-Austral. J. Biol. Sci., 1977, 14, N 4, p. 11-13.
34. Vlymen W.J. Energy expenditure of swimming Copepods. - Limnol. and Oceanogr., 1970, 15, N 3, p. 348-356.
35. Walsby A.E., Xypolyta Anastasis. The form resistance of chitau fibres attached to the cells of Thalassiosira fluviatili Hustedt. - Brit. Phycol. J., 1977, 12, N 3, p. 215-223.

УДК 595.2.34 + 172

Л.С.Светличный

К ВОПРОСУ О ГИДРОМЕХАНИКЕ

ПАССИВНОГО ПОГРУЖЕНИЯ КОПЕПОД

Современная концепция вертикальных миграций активно плавающих копепод [4] сложилась в результате анализа данных об активном и пассивном движениях организмов и их периодичности в течение суток. По ряду наблюдений [3 - 5, II, 15] скорости опускания популяций некоторых копепод, по-видимому, не превышают скорости пассивного погружения обездвиженных особей.

Накопленные данные о перемещении копепод в целом дают основание подходить к исследованию проблемы миграции ракообразных с точки зрения одновременного учета активного и пассивного движения. Такой подход вполне оправдан, хотя и недостаточно полно освещен в указанных выше работах. При этом бесспорным признается необходимость получения более значительных сведений о скоростях пассивного погружения копепод, их зависимости от физических параметров воды и морфологических особенностей самих организмов. По сути, проблема может рассматриваться с использованием "теории парения", выдвинутой еще В.Оствальдом [14].

Нами предпринята попытка решения некоторых методических вопросов качественной и количественной оценок пассивного погружения копепод на основе литературных и собственных сведений об их гидродинамических свойствах. В задачу исследования входило также выявление функциональных связей скорости погружения копепод с инерцией и вязкостью воды, размерами, формой, позой тела и его плавучестью. Все исследования проведены на представителях копепод из Черного и Средиземного морей, а также умеренных и тропических широт Атлантического океана.