

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

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 fluviatii 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.

Скорость погружения обездвиженных организмов измерялась в трубках с внутренним диаметром 7 и 15 мм, заключенных в теплообменниках типа холодильника Либиха. Температура воды, циркулирующей в холодильниках, соответствовала ее значениям в месте отлова рачков. Их перемещение регистрировалось на участке I - 10 см в зависимости от скорости опускания. Особое внимание обращалось на то, чтобы рачки опускались по оси трубки. Значение скорости получали, выводя средние показатели результатов 5 - 12 пусков.

Скорость пассивного погружения копепод можно определять достаточно точно. Максимальное расхождение единичных измерений в серии из 10 и даже 20 повторностей не превышает 5%. Однако это характерно для умерщвленных рачков, состояние осмотического баланса которых со средой неизменно. У анестезированных особей может проявляться временный осмотический дисбаланс, вследствие чего скорость погружения у них варьирует с амплитудой до 20% средней величины. Учитывая это и то, что внеклеточная жидкость копепод изоосмотична или слабо анизоосмотична в морской воде, а следовательно, постмортальные изменения плотности должны быть малы, мы сочли возможным производить измерения у умерщвленных особей при температуре, соответствующей преферендуму вида.

Прежде чем приступить к изложению результатов, остановимся на вопросе соответствия опускания мертвых рачков парению живых организмов. Как известно, копеподы покрыты твердым хитинизированным панцирем, ограничивающим влияние упругих свойств тела на его гидродинамические свойства в одинаковой степени как у живых, так и мертвых организмов. Движения конечностей и сегментов тела также ограничены и их положение у умерщвленных особей фиксируется чаще в начальной или конечной фазах локомоторного цикла. При естественном парении антенны и ротовые конечности копепод распростерты, а плавательные ноги прижаты к тораксу. Обычно не составляет труда отобрать необходимое количество обездвиженных рачков с адекватным положением органов парения и движения и состоянием опущенных щетин на них.

Нас интересовало погружение рачков во всех возможных проекциях, связанных с положением органов локомоции. Это позволяет оценить эффективность органов парения в комплексе всех факторов, влияющих как на пассивное, так и активное движение.

Кроме того, исследование пассивного опускания копепод во всем его разнообразии связано с оценкой вертикального перемещения орга-

низмов в естественных условиях. Но для этого необходимо определить влияние условий опытов, в частности стенок трубок, на осаждение копепод. Например, по данным Дж. Хашеля и Г. Бреннера [10], взаимодействие между частицей и граничной поверхностью становится заметным уже при удалении ее от стенки на 20 диаметров.

Влияние стенок сосуда на скорость падения копепод изучалось в теплообменниках, имеющих внутренние трубки с переменным сечением. Трубки подбирались с таким расчетом, чтобы отношение наибольшей ширины тела d к диаметру трубки D изменялось в пределах $0,01 < \frac{d}{D} < 0,1$. Эти пределы практически исчерпывают возможные граничные условия опытов.

Зависимость скорости осаждения частицы от близости цилиндрических стенок аппроксимируется уравнениями [10] вида

$$\frac{U_{\infty}}{U} = f\left(\frac{d}{D}, Re\right), \quad (I)$$

где U — скорость погружения; Re — число Рейнольдса, индекс ∞ указывает на отсутствие граничных поверхностей.

Нами исследовано влияние стенок на погружение двенадцати видов копепод: *Acartia clausi*, *Pseudocalanus elongatus*, *Calanipeda, equise-dulcis*, *Calanus helgolandicus*, *Scolecithrix danae*, *Nannocalanus minor*, *Neocalanus gracilis*, *Euchirella rostrata*, *Eucalanus monachus*, *Candacee pachidactylus*, *Paracalanus parvus*, *Rhincalanus cornutus*.

Морфологические свойства этих видов существенно различаются. Несмотря на это, выявить видовую специфичность взаимодействия со стенками не удалось. По-видимому, она не превышает разброса величин, обусловленного случайными воздействиями и пределами точности измерений. Результаты для двух наиболее типичных поз при движении со сложенными и распростертыми антеннулами приведены на рис. 1, 2 в виде графических зависимостей $\frac{U_{\infty}}{U} = f\left(Re, \frac{d}{D}\right)$.

Оказалось, что при числах Рейнольдса меньше критических (смотри ниже) изменение скорости зависит только от отношения $\frac{d}{D}$, а поправочный множитель на влияние цилиндрических поверхностей для рачков, опускающихся с прижатыми к телу антеннулами, равен 1,8, с распростертыми — 2,74. В обоих случаях продольная ось симметрии тела рачков параллельна оси трубки. Когда число Рейнольдса больше чем 1 при первом положении и 0,5 при втором, изменение скорости погружения уменьшается, по-видимому, в связи с возрастающим

влиянием инерционных эффектов. Причем при $Re > 1$ в случае со сложенными антеннулами зависимость (1) имеет вид

$$\frac{U_{\infty}}{U} = \left(1,01 + 1,69 \frac{d}{D}\right) + \frac{6,89 \frac{d}{D} - 0,056}{Re}, \quad (2)$$

а при расправленных ($Re > 0,5$)

$$\frac{U_{\infty}}{U} = \left(1,054 + 0,641 \frac{d}{D}\right) + \frac{9,004 \frac{d}{D} - 0,0307}{Re}. \quad (3)$$

Вероятно, верхний предел применения этих формул может быть расширен вплоть до $Re = 500$. Экстраполяция выражений (2) и (3) в области этих значений Re показывает отсутствие взаимодействия со стенками в условиях $\frac{d}{D} \leq 0,1$, что подтверждается опытными данными для шара. Это объясняется качественной сменой механизма сопротивления движущегося в воде тела, а именно: постепенным замещением сопротивления деформации при возрастании инерционных эффектов в пределах $1 < Re < 500$ поверхностным сопротивлением.

Эти результаты были использованы для расчетов скоростей погружения копепоид в море (см. таблицу). Сопоставление же полученных средних величин скоростей выявило общую тенденцию их увеличения с ростом размеров организмов.

Рассмотрим эту закономерность с позиции законов гидромеханики. Равномерное погружение организма под действием собственной массы согласно уравнению динамического равновесия [7, 9] может быть описано уравнением

$$U = \sqrt{\frac{2Wd^n(\rho_0 - \rho)g}{C\eta^n\rho S}}, \quad (4)$$

где ρ_0 - средняя плотность рачка; ρ - плотность воды; g - ускорение свободного падения; C - коэффициент, характеризующий влияние формы тела на гидродинамическое сопротивление; η - коэффициент кинетической вязкости; W - объем, а S - площадь поперечного сечения рачка. Обозначив через L линейный размер организма, произведем размерный анализ уравнения (4). Тогда объем будет пропорционален L^3 , а площадь сечения - L^2 . После преобразований получаем пропорцию интересующих нас переменных величин

$$U \sim \frac{L^{1+n}}{C} (\rho_0 - \rho),$$

где n изменяется от 1 до 0,8.

Скорость пассивного погружения планктонных рачков из Черного моря ($15+5^{\circ}\text{C}$), тропической и южной Атлантики ($25+3^{\circ}\text{C}$) в трубах V и в неограниченной стенками среде V_{∞} со сложенными (I) и расправленными (II) антеннулами

Район исследо- ваний	Коли- чест- во экз.	L , мм	d , мм	d/D	U_I , см/с	S_{II}	Re	K	$U_{\infty I}$, см/с	U_I , см/с	S_{II}	Re	K	$U_{\infty II}$, см/с	
Черное море															
Calanus helgo- landicus.	63	3,5 $\pm 0,4$	0,08	0,114	0,599	$\pm 0,017$	4,7	1,35	0,795	0,399	$\pm 0,139$	3,2	1,31	0,522	
" " Y	23	2,9 ± 2	0,065	0,093	0,293	$\pm 0,110$	1,9	1,47	0,431	0,184	$\pm 0,059$	1,2	1,63	0,299	
" " IV	10	2,1 $\pm 0,2$	0,05	0,071						0,174	$\pm 0,045$	0,87	1,39	0,24	
" " III	3	1,6 $\pm 0,1$	0,035	0,05	0,232	$\pm 0,095$	0,81	1,3	0,30						
Pseudocalanus elongatus	82	1,2 $\pm 0,1$	0,028	0,04	0,157	$\pm 0,019$	0,44	1,2	0,188	0,117	$\pm 0,014$	0,33	1,75	0,204	
" "	40	1,0 $\pm 0,1$	0,025	0,036	0,102	$\pm 0,011$	0,26	1,17	0,119	0,077	$\pm 0,009$	0,19	1,650	0,127	
Acartia clausi	23	1,2 $\pm 0,2$		0,027	0,039	0,103	$\pm 0,029$	0,28	1,2	0,123	0,061	$\pm 0,018$	0,16	1,72	0,104
Centropages ponticus	18	1,2 $\pm 0,2$	0,032	0,046	0,170	$\pm 0,017$	0,54	1,27	0,216	0,132	$\pm 0,032$	0,42	1,85	0,244	
Paracalanus parvus	5	0,9 $\pm 0,1$	0,025	0,036	0,061	$\pm 0,003$	0,15	1,17	0,071	0,051	$\pm 0,013$	0,13	1,65	0,084	
Oithona nana	3	0,49	0,01	0,014						0,039	$\pm 0,006$	0,039	1,15	0,045	

<i>Calanus gracilis</i>	7	3,3	0,084	0,12	0,52I	$\pm 0,209$	4,4	I,39	0,724	0,263	2,3	I,45	0,38
		$\pm 0,3$											
"	I	2,7	0,065	0,093	0,446		2,9	I,37	0,6II				
<i>Calanus robustior</i>	II	3,7	0,1	0,067	0,903	$\pm 0,198$	9,0	I,17	I,056	0,585	$\pm 0,035$	5,9	I,08 0,63
		$\pm 0,3$											
<i>Calanus carinatus</i>	I3	2,5	0,065	0,043	0,36	$\pm 0,17$	2,3	I,18	0,425	0,305	$\pm 0,187$	I,98	I,13 0,34
		$\pm 0,1$											
"	2	2,7	0,065	0,043	0,522	$\pm 0,092$	3,4	I,15	0,600				
"	6	2,7	0,065	0,093						0,074	$\pm 0,039$	0,48	2,4 0,177
		$\pm 0,2$											
<i>Calanus minor</i>	II	2,4	0,06	0,086	0,472	$\pm 0,168$	2,8	I,34	0,632	0,246	$\pm 0,183$	I,5	I,46 0,359
		$\pm 0,4$											
"	9	2,5	0,06	0,086	0,47I	$\pm 0,103$	2,8	I,34	0,63I	0,362	$\pm 0,226$	2,2	I,3I 0,474
		$\pm 0,4$											
<i>Rhincalanus nesutus</i>	7	4,4	0,08	0,053	0,206	± 250	I,6	I,29	0,265	0,310	0	2,5	I,13 0,35
		$\pm 0,8$											
"	I	4,40	0,08	0,053					0,240			I,9	I,18 0,28
"	2	5,0							0	0			
<i>Rhincalanus cornutus</i>	9	2,8	0,05	0,07	0,156	$\pm 0,087$	0,78	I,48	0,23	0,106		0,53	2,15 0,228
		$\pm 0,4$											
"	I	2,7	0,05	0,07	0,09I		0,45	I,48	0,135				
<i>Undinula vulgaris</i>	II	2,4	0,075	0,05	0,975	$\pm 0,154$	7,3	I,13	I,10	0,582	$\pm 0,072$	4,4	I,106 0,617
	3	2,4	0,075	0,05	0,86		6,4	I,14	0,98	0,625	$\pm 0,021$	4,7	I,05 0,656
"	2	2,6	0,08	0,11	I,078	$\pm 0,053$	8,6	I,28	I,38				
<i>Eucalanus attenuatus</i>	4	4,4	0,12	0,08	0,86	$\pm 0,079$	10,3	I,19	I,023	0,47		5,6	I,11 0,522
"	2	5	0,13	0,186	0,406	$\pm 0,210$	5,3	I,55	0,63				
		$\pm 0,2$											

Район исследо- ваний	Коли- чест- во экз.	L, мм	d, мм	d/D	U _I , см/с	S _π	Re	K	U _{∞I} , см/с	U _{∞II} , см/с	S _π	Re	K	U _{∞II} , см/с
Eucalanus alon- gatus	3	5 ±1,2	0,11	0,16	0,183	±0,057	2,0	1,79	0,327					
Eucalanus mon- chus	1	2,6	0,06	0,086	0,333		2,0	1,41	0,469					
Paracalanus parvus	4	1,1	0,035	0,05	0,198	±0,053	0,69	1,3	0,257					
Clausocalanus arcuicornis	3	1,0 ±0,1	0,035	0,05	0,234	±0,061	0,8	1,3	0,304					
Clausocalanus ingens	3	1,6 ±0,1	0,045	0,06	0,357		1,6	1,33	0,475	0,119	±0,033	0,54	2,0	0,238
Euchirella cur- ticauda	1	4,4	0,125	0,083	0,96		12,0	1,19	1,142					
Euchirella ro- strata	3	2,6 ±0,2	0,06	0,085	1,37	±0,117	6,2	1,24	1,28					
Euchirella for- mose	1	4,6	0,18	0,12	1,022		18,4	1,25	1,28					
Euchirella sp.	4	3,5 ±0,5	0,09	0,06						1,064	±0,258	9,6	1,03	1,096
Euchaeta marina	1	1,7	0,04	0,057	0,25		1,0	1,40	0,35					
" "	4	3,3 ±0,3	0,085	0,956						0,435	±0,09	3,7	1,09	0,474

<i>Buchaeta para-</i> <i>concina</i>	2	3,1 ±0,2	0,075	0,05			0,347	±0,098	2,6	I,12	0,389
<i>Undichaeta plu-</i> <i>mosa</i>	2	3,4	0,09	0,06			0,98	0	8,8	I,04	I,019
<i>Eusetideus gies-</i> <i>brehli</i>	I	I,6	0,04	0,057	0,543	2,2	I,25	0,678			
<i>Temora stylifera</i>	I	I,5	0,045	0,064			0,61		0,72	I,66	0,267
" "	I	I,6	0,04	0,057			0,223		0,89	I,46	0,325
<i>Pleuromamma abdo-</i> <i>minalis</i>	I	I,5	0,045	0,064			0,161		0,72	I,66	0,267
" "	I	I,6	0,04	0,057			0,223		0,89	I,46	0,325
<i>P. quadrangulata</i>	I	3,3	0,88	0,114	0,750	6,0	I,32	0,99			
<i>P. gracilis</i>	2	3,0 ±0,3	0,075	0,05			0,821	0,14	6,1	I,04	0,854
<i>P. quadrangulata</i>	I	3,3	0,095	0,136	0,296	2,8	I,55	0,459			
<i>P. gracilis</i>	5	2,0 ±0,2	0,045	0,064	0,186	0,034	0,84	I,46	0,27	0,111	0,040
<i>P. gracilis</i>	I	I,7	0,04	0,057	0,154		0,62	I,37	0,21		
<i>Lucicutia flewi-</i> <i>cornis</i>	3	I,4	0,035	0,05			0,073	±0,038	0,25	I,9	0,138
<i>Condacia pachi-</i> <i>dactyla</i>	2	2,7	0,07	0,047			0,608	±0,073	4,3	I,05	0,638
" "	I	I,1	0,035	0,023			0,81		2,8	I,002	0,82
<i>Heterorhabdus</i> <i>papilliger</i>	I	2,7	0,09	0,06			0,294		2,6	I,16	0,34
<i>Centropages</i> <i>tipicus</i>	I	I,8	0,05	0,07			0,329		I,6	I,33	0,437
" "	I	I,8	0,05	0,07			0,400		2,0	I,26	0,5

Район исследо- ваний	Коли- чест- во экз.	L , мм	d , мм	d/D	U_1 , см/с	S_{π}	Re	K	$U_{\infty 1}$, см/с	$U_{\infty 2}$, см/с	S_{π}	Re	K	$U_{\infty 2}$, см/с
<i>Condacia pachidactyla</i>	3 ±4	3,0	0,07	0,1						0,505	±0,266	3,5	1,24	0,626
<i>Gentropages violascens</i>	1	1,9	0,05	0,033						0,301		1,5	1,10	0,331
<i>Scolecitrix danesi</i>	1	2,0	0,085	0,12	0,67		5,7	1,35	0,904					
<i>Gaetanus</i> sp.	1	4,0	0,13	0,087						0,72		9,4	1,08	0,778
<i>Haloptilus longicornis</i>	3 ±0,1	2,2	0,065	0,043						0,057	±0,024	0,37	1,8	0,103
<i>Pontellina plumata</i>	1	1,7	0,075	0,05						0,375		2,8	1,10	0,413
<i>Lebideocera acutifrons</i>	3 ±0,3	3,5	0,09	0,06						1,48	±0,38	13,3	1,02	1,51
" "	4 ±0,1	2,8	0,07	0,047						1,096	±0,289	7,7	1,02	1,12
<i>Acartia clausi</i>	5	1,2	0,025	0,017	0,127	±0,04	0,32	1,06	0,135	0,075	±0,007	0,19	1,3	0,098
" "	6	1,1	0,025	0,017	0,175	±0,056	0,44	1,06	0,185	0,078	-	0,19	1,3	0,101
<i>Acartia negligens</i>	1	1,2	0,023	0,015						0,104		0,24	1,25	0,13
<i>Oncaea vanuxemi</i>	2	1,1	0,035	0,023	0,288	±0,083	1,0	1,1	0,317					
<i>Coryoseus limbatus</i>	1	1,5	0,04	0,027	0,171		0,68	1,12	0,192					

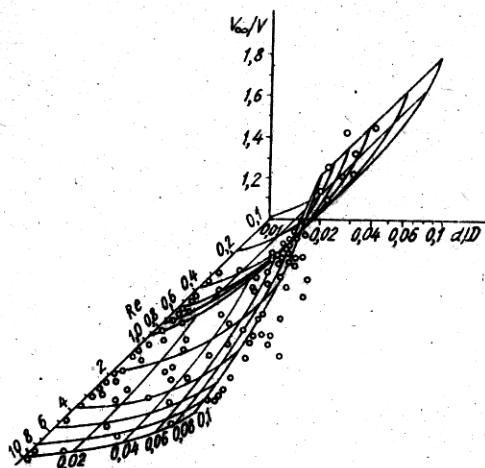


Рис.1. Диаграмма зависимости относительного изменения скорости опускания U_{∞}/U от близости цилиндрических поверхностей d/D и числа Рейнольдса при движении со сложенными антеннулами (кружками обозначены опытные данные). V_{∞}/V

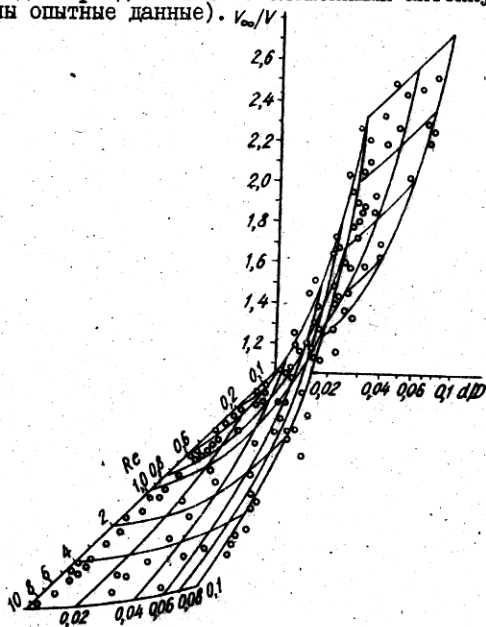


Рис.2. Диаграмма зависимости U_{∞}/U от d/D , а также числа Re при движении с распростертыми антеннулами.

Рассмотрим влияние каждого из параметров, входящих в (5). Плотность тела черноморских копепод изменяется в пределах $1,022 - 1,077 \text{ г/см}^3$, а атлантических с отрицательной плавучестью - от $1,032$ до $1,125 \text{ г/см}^3$ (эти материалы опубликованы в отдельной статье этого сборника). Максимальное различие плавучести достигает у них примерно 10 раз. Длина тела исследованных копепод находится в пределах $0,08 - 0,5 \text{ см}$. Реальный же диапазон размеров в пределах всего отряда составляет $0,05 - 1,0 \text{ см}$. Следовательно, величина $L'^{1/3}$ может изменяться в десятки раз. Вариации коэффициента C , характеризующего влияние формы тела в связи с различным положением антеннул и ориентацией в пространстве, по нашим измерениям, не превышают 2 раз. Крайняя специализация органов парения, как, например, у *Pontellina plumata*, может увеличить эту цифру, по-видимому, еще в 2 раза.

На рис.3 показана теоретическая зависимость скорости погружения копепод с распростертыми антеннулами и плавучестью ($\rho_0 - \rho$) $0,01$ и $0,08$, где расчетные кривые оконтуривают фигуру, образованную опытными точками.

Таким образом, пассивное погружение планктонных копепод определяется их размерами, тогда как различные выступающие органы, в том числе и антеннулы, в этом играют меньшую роль. Роль антеннул в сдерживании пассивного погружения может быть оценена по данным таблицы. Кроме того, нами были поставлены специальные опыты с целью определения различия скорости погружения одного и того же анестезированного рачка со сложенными и расправленными антеннулами. При анестезии копепод релаксация конечностей наступает не одновременно. У некоторых обездвиженных особей антеннулы сохраняют незначительную подвижность, что проявляется в периодическом их складывании и расправлении. Это позволило произвести необходимые измерения. Как оказалось, у рачков *A. clausi* положение антеннул изменяет скорость погружения с учетом влияния граничных поверхностей всего в 1,2 раза. Следовательно, у этих рачков антеннулы почти в такой же мере тормозят активное движение, как и пассивное.

Вероятно, антеннулы имеют множественное функциональное назначение. Например, рачки *C. helgolandicus* во время пассивного осадения с распростертыми антеннулами занимают вертикальное положение головой вверх, а с прижатыми к телу падают головным концом вниз, тогда как особи с ампутированными антеннулами ориенти-

рованы горизонтально. Это свидетельствует о том, что органы парения могут быть использованы для стабилизации активного движения и ориентации в пространстве.

Соотношение между функциями парения и руления зависит от факторов различной природы, среди которых режим обтекания также является важным. Режим плавания по числам Рейнольдса у планктонных копепоид составляет примерно пять порядков - от 0,01 до 1500. Пассивное погружение мелких рачков подчиняется стоксову обтеканию, когда сила сопротивления $R \sim U$. При их активном плавании сила сопротивления подчиняется уже закону $R \sim U^{2-n}$.

Активное движение крупных рачков происходит в условиях возросших сил инерции, поэтому антеннулы относительно больше ограничивают скорость активного плавания, чем пассивного

опускания. Кроме того, скорость опускания крупных особей достигает таких величин, что использование выростов тела для его сдерживания становится малоэффективным.

Таким образом, преобладание той или иной гидродинамической функции антеннул зависит от стратегии поведения и размеров вида. У активно движущихся копепоид они выполняют в основном функции руления и ориентации, для мелких малоподвижных форм - выступают, вероятно, как органы парения.

Величина относительного изменения скорости при изменении положения антеннул и ориентации рачков в пространстве может косвенно характеризовать изменение при этом миделевого диаметра и сечения организмов. Согласно уравнению (I), при $\pi^* = 1$ для двух типов погружения рачков при постоянных W, ρ_0, ρ и ν можно записать равенство

$$C_1 d_1 U_1 = C_2 d_2 U_2$$

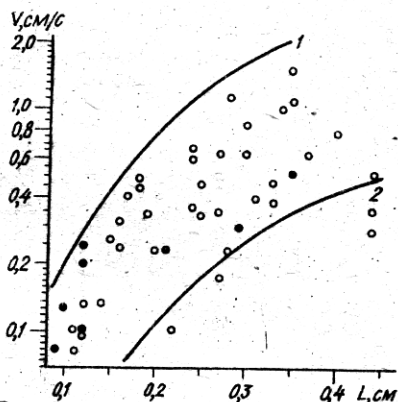


Рис. 3. Связь скорости пассивного опускания копепоид и линейных размеров тела при погружении с распростертыми антеннулами:

I - теоретическая зависимость $U = f(L)$ при $\Delta \rho = 0,08 \text{ г/см}^3$; II - то же при $\Delta \rho = 0,01 \text{ г/см}^3$; 1 - опытные данные для атлантических и средиземноморских рачков; 2 - для черноморских.

В эксперименте с *A. clausi* было получено, что $\frac{U_1}{U_2} = 1,2$, тогда $\frac{C_2 d_2}{C_1 d_1} = 1,2$. Коэффициент C при расправленных антеннулах не может быть меньше, чем при сложенных, т.е. $C_2 > C_1$, тогда $\frac{d_2}{d_1} \leq 1,2$.

В отношении абсолютных величин скорости пассивного опускания копепоид отметим следующее. Согласно нашим данным (таблица) большинство видов в теплое время года могло бы совершать пассивное опускание на глубину более 50 метров за несколько часов. Средний размах миграции большинства мигрирующих видов копепоид составляет от -50 до +50 м [6]. Однако для многих исследованных нами планктонных рачков суточные вертикальные миграции не отмечены. Например, живущие в Черном море рачки *A. clausi* имеют размеры, плотность тела и скорость погружения которых примерно такие же, как у типичного мигранта *P. elongatus*, однако обитают они в приповерхностном слое воды. Различное вертикальное распределение этих рачков можно объяснить различиями их поведения. Плоскость симметрии *P. elongatus* при движении часто направлена подобно геотаксису. Иной характер движения у *A. clausi*. Эти рачки совершают непрерывные небольшие скачки из горизонтального положения, направленные немного вперед и вверх. А паузы покоя у них настолько малы, что рачки не успевают развернуться в вертикальное положение под действием момента массовых сил, уменьшая таким образом пассивное опускание.

У крупных понтеллид скорость пассивного погружения может превышать 1 см/с и совершение пассивного спуска даже на большую глубину не составило бы большого труда. Однако, несмотря на отмеченную у них ритмичность поведения, амплитуда их миграций мала [12].

Объяснить такое поведение планктонных копепоид энергетическим лимитом на всплытие нельзя. Работами У.Влимена [17], Л.Б.Кляшторина и А.А.Яржомбека [1], а также нашими [8, 9] было показано, что расход энергии на преодоление сопротивления среды во время миграции невелик. Также было показано, что затраты на преодоление остаточной массы в воде пропорциональны его величине и практически не зависят от того, находится ли организм на одном горизонте или совершает периодическое вертикальное перемещение.

Резюмируя, отметим, что мелким организмам труднее совершать суточные вертикальные миграции, чем крупным. По-видимому, этим объясняется отмеченная Дж.Уилсоном [16] положительная корреляция

между сухой массой тела и размахом вертикальных миграций. Между тем отмечены организмы, обладающие свойствами, благоприятствующими совершению миграций, и тем не менее обитающие в узких слоях моря. Это указывает на большое значение адаптивного поведения копепоид в динамике их суточного вертикального распределения. Однако, принимая во внимание возможность значительных пассивных перемещений рачков в толще моря, следует согласиться с мнением Ю.М.Рудякова [4] о том, что возникновение миграций при освоении копеподами пелагиали не являлось результатом адаптивного изменения их поведения. По мнению Д.Гарриса [13], для этого вполне достаточно одного только ритма двигательной активности, к которому, по нашему мнению, нужно добавить наличие определенных соотношений между размером, формой и плавучестью организмов.

1. Кляшторин Л.Б., Яржомбек А.А. Об энергетических затратах на активное движение планктонных организмов. - Океанология, 1973, 13, вып.4, с. 912 - 918.

2. Рудяков Ю.А. Скорость пассивного погружения пелагической остракоды *Cypridina sinuosa* в связи с явлением суточных вертикальных миграций. - Океанология, 1972, 12, вып.5, с.926 - 928.

3. Рудяков Ю.А. Скорость пассивного вертикального перемещения планктонных организмов. - Океанология, 1972, 12, вып.6, с. 1066 - 1071.

4. Рудяков Ю.А. Суточные вертикальные миграции пелагических животных. - В кн.: Биология океана. Т.1. Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977, с. 151 - 159.

5. Рудяков Ю.А., Воронина Н.М. Суточные вертикальные миграции копепоиды *Metridia gerlachei* в море Скоттия. - Океанология, 1973, 12, вып.3, с. 832 - 843.

6. Рудяков Ю.А., Цейтлин В.Б. Характеристика суточных вертикальных миграций пелагической фауны в районе Канарских островов. - Океанология, 1976, 16, вып.2, с. 451 - 642.

7. Светличный Л.С. О некоторых динамических параметрах пассивного погружения тропических копепоид. - Биология моря, Киев, 1978, вып.47, с. 256 - 262.

8. Светличный Л.С., Загородняя Ю.А., Степанов В.Н. Биоэнергетика веслоногого рачка *Pseudosquilla elongatus* в период миграции. - Биология моря, Владивосток, 1977, вып.6, с. 41 - 49.

9. Светличный Л.С., Степанов В.Н. Биоэнергетика движения планктонных копепоид. - Биология моря, Киев, вып.48, с. 32 - 36.

10. Хашпель Дж., Бреннер Г. Гидродинамика при малых числах Рейнольдса. - М.: Мир, 1976. - 630 с.

11. Bosch H.F., Taylor W.R. Diurnal vertical migration of on estuarine, cladoceran, Podon polyphemoides in the Chesapeake Bay. - Mer. Biol., 1973, 12, N 2, p. 32-36.

12. Champalbert G. Repartition du peuplement animal de Chyponeuston. Etude experimentale de la physiologie et du comportement des pontellides. - J. Rech. Oceanogr., 1976, 1, N 2, p. 31-42.

13. Harris J.E. The role of endogenous rhythms in vertical migration. - J.Mar.Biol.Ass., U.K., 1963, 42, N 1, p.153-166.

14. Ostwald W. Sur theorie des planktons. - Biol. Zbl., 1972, 22, p. 596-638.

15. Rudjakov J.A. The possible causes of diel vertical migrations of planktonic animals. - Marine Biol., 1970, 6, N 2, p.56-64.
16. Wilson J.B., Roff J.C. Seasonal vertical distributions and diurnal migration patterns of Lake Ontario Crustacean zooplankton. - In: Proc. 16th Conf. Great Lakes Res., Huron, Ohio, 1973-Ann. Arbor, 1973, p. 190-203.
17. Wlymen W.J. Energy expenditure of swimming copepods. - Limnol. and Oceanogr., 1970, 15, N 3, p. 348-356.

УДК 591.53

Н.В.Шадрин

НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПИТАНИЯ КОПЕПОД

Приход вещества и энергии в организм (его питание) - важнейшая составляющая энергетического баланса особи, в значительной мере определяющая все остальные элементы баланса. Важно поэтому знать и понимать механизм влияния различных факторов и процессов на величину рациона. Наряду с всесторонним экспериментальным изучением процесса питания для его познания необходим теоретический анализ различных аспектов.

Факторами, значительно влияющими на величину рациона, являются концентрация, размер, подвижность пищевых частиц (ПЧ). Зная и понимая влияние этих факторов, легче понять и вычленить воздействие других характеристик пищевых объектов (форма, химический состав и т.д.).

Основополагающими работами по влиянию концентрации пищевых объектов на рацион являются труды В.С.Ивлева [2 - 4]. Дальнейшее развитие этот вопрос получил в ряде работ других исследователей [6, 8, 9, 12, 14]. В своих дальнейших рассуждениях мы будем базироваться на этих работах. Исследованиями сотрудников отдела функционирования морских экосистем ИнБЮМ изучены различные стороны питания массового веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. Свои дальнейшие рассуждения будем поэтому относить в основном к акарпии.

Вслед за В.С.Ивлевым [2] процесс питания рачка разделим на два этапа - поиск ПЧ и их поедание. Процесс поиска ПЧ осуществляется на основе случайного блуждания рачка и может быть описан уравнением [6, 14]

$$\lambda = G n \bar{V}_1, \quad (I)$$

где λ - количество встреченных частиц, т.е. попавших в поле