

574.583
X 32

ПРОВ 2010

ПРОВ 98

• ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИИ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ГЛУБНЫХ МОРЕЙ им. А.О. КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи

ХВОРОВ СЕРГЕЙ АНАТОЛЬЕВИЧ

УДК 577.475.267

ПЛАВУЧЕСТЬ И ГИДРОСТАТИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ПЛАНКТОНА

03.00.18 - ГИДРОБИОЛОГИЯ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

г. Севастополь, 1985 год

Планктон

Работа выполнена в отделе Нектона (ныне отдел Теории
жизненных форм) Института биологии южных морей им. А.О. Кова-
левского АН УССР.

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор В.Г. АЛЕЕВ.

Официальные оппоненты:

член-корреспондент АН УССР, доктор биологических наук
Т.С. ПЕТИПА.

доктор биологических наук, В.В. ПОЛИШУК.

Ведущее учреждение: ИОАН СССР

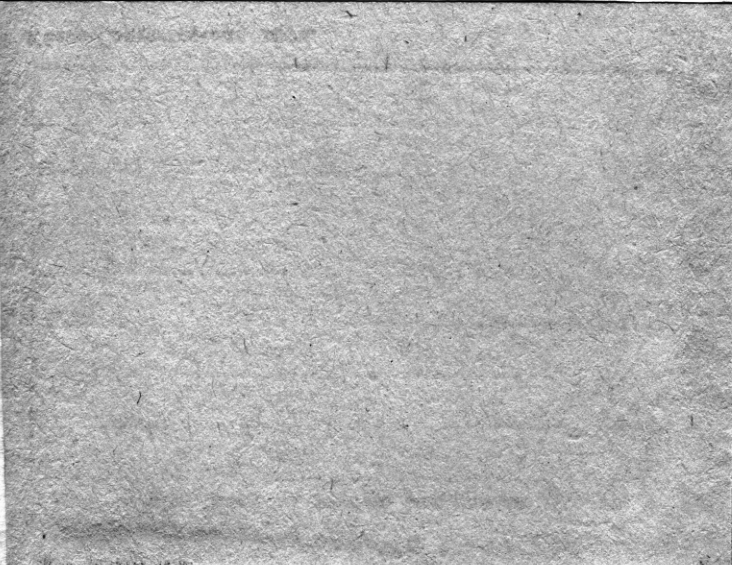
Защита диссертации состоится "27" мая 1985 г.

в "12" час., на заседании специализированного Совета
Д 016.12.01 в Институте биологии южных морей АН УССР.

335000, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
биологии южных морей АН УССР.

Автореферат разослан "23" апреля 1985 г.



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Изучение гидростатики планктонных организмов представляет значительный интерес в плане различных проблем гидробиологии и экологии. Сведения по плавучести планктеров необходимы для решения многих вопросов их биоэнергетики и этологии, а также биологии индивидуального развития и эволюции. Исследования плавучести пелагиобионтов актуальны в свете проблем пространственной ориентации, вертикальных миграций и трофологии. С практической стороны сведения по плавучести представляют несомненный интерес в связи с проблемами организации промысла перспективных видов пелагических животных (крыль, креветки, рыбы и др.). В частности, сведения по средней плотности организмов ЗРС необходимы для определения биомассы и численности планктона и рыб гидроакустическими комплексами, что является одним из наиболее распространенных и эффективных методов прямой оценки биологических ресурсов пелагиали.

В современной литературе содержатся лишь отрывочные сведения по плотности и плавучести организмов планктона, которые в силу различия методов определения плотности трудносопоставимы. Поэтому создание единого массива данных по плавучести планктеров на основе единого метода является весьма актуальным.

Среди адаптаций широкого профиля, свойственных всем планктонным организмам, важнейшее место занимают адаптации гидростатического характера, развитие которых определяет возможность существования планктеров в толще воды во взвешенном состоянии. Эта группа адаптаций является наименее изученной в количественном отношении. В то же время эти комплексы адаптаций представляют большой теоретический интерес в связи с различными проблемами гидробиологии и экологии.

Институт биологии
южных морей АН УССР
БИБЛИОТЕКА

Цель работы: Изучить плавучесть и гидростатические адаптации планктонных организмов.

Задачи работы:

1. Взяв за основу достаточно простую и корректную методику определения средней плотности организма, получить целостный массив данных по плавучести представителей основных групп планктона.

2. Дать качественный и количественный анализ гидростатических адаптаций основных групп планктона.

Научная новизна: В работе впервые определены диапазоны плавучести планктонных и бентосных организмов относящихся к 17 крупным таксонам.

Впервые на массовом материале отмечено широкое изменение плавучести зоопланктона.

Выполнен качественный и количественный анализ основных гидростатических адаптаций планктеров.

Теоретическая и практическая ценность: Впервые в гидробиологии получены результаты, характеризующие плавучесть планктона в целом, как конкретной жизненной формы пелагических организмов (Алеев, Хворов, 1985).

Данные по средней плотности планктонных организмов находят прямое практическое применение при определении гидроакустическими комплексами биомассы и численности животных ЗРС, имеющих промысловое значение (зуфаузииды, пелагические креветки и рыбы). В частности величины плотности нерезонансных организмов, выраженные в относительной форме, необходимы для расчета коэффициента обратного рассеяния ультразвука и характеристики цели (силы цели) при акустическом зондировании пелагиали (Клей, Медвин, 1980). Кроме того, данные по средней плотности отдельных рассеивателей применяются для калибровки эхолотов и эхоинтеграторов, что повышает точность их работы.

Материалы диссертации могут быть использованы в качестве справоч-

ника при решении вопросов биоэнергетики и биопродуктивности гидробионтов.

Апробация работ: Материалы диссертации докладывались на II Всесоюзном съезде океанологов (Ялта, 1982), III Всесоюзной конференции по проблемам рационального использования промысловых беспозвоночных (Калининград, 1982), Всесоюзной научной конференции по сырьевым ресурсам Антарктической зоны океана и проблемам их рационального использования (Керчь, 1983).

Основные положения диссертационной работы были обсуждены и одобрены на научном коллоквиуме отдела Теории жизненных форм ИИБМ АН УССР и научном семинаре Крым.отд.ВГБО (1984 г.).

Публикации: По теме диссертации опубликовано 4 работы, 3 работы находятся в печати.

Объём диссертации: Диссертация состоит из введения, пяти глав, включающих 12 разделов, выводов и списка литературы из 173 наименований, в том числе 86 иностранных. Текст иллюстрирован 26 рисунками и 15 таблицами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В настоящей работе использованы сборы пресноводного (516 экз.-23 вида), черноморского (1362 экз.-56 видов) и индоокеанского планктона (855 экз.-126 видов), а также черноморского (127 экз.-24 вида) и индоокеанского бентоса (84 экз.-14 видов). Материалы по пресноводному и черноморскому планктону собраны Д.Г.Алеевым, по индоокеанскому планктону, а также по черноморскому и индоокеанскому бентосу - диссертантом. Океанический материал собран в 15-ом рейсе НПС "Скиф" (июль-декабрь 1980 г.) и 15-ом рейсе СРТМ "Н.Решетняк" (июнь-ноябрь 1981 г.) в различных районах Индийского океана (рис.1).

Мезопланктон отлавливали сетью Дюжи (диаметр входного отверстия 35 см). Произведено 43 тотальных сетных лова (на глубинах 0-2000 м). Для сбора макропланктона использовали накидные сети, а также тралы Айзекса-Кидда (30 тралений на глубинах от 0 до 100 м) и пелагический промысловый трал (5 тралений). Океанические бентосные организмы взяты из уловов промысловых донных тралов на субантарктических поднятиях - банках Обь и Лена (10 тралений на глубинах 200-300 м). Черноморский бентос собирали саком, драгой и дночерпателем в бухтах района г. Севастополя.

В настоящей работе для определения средней плотности планктон-

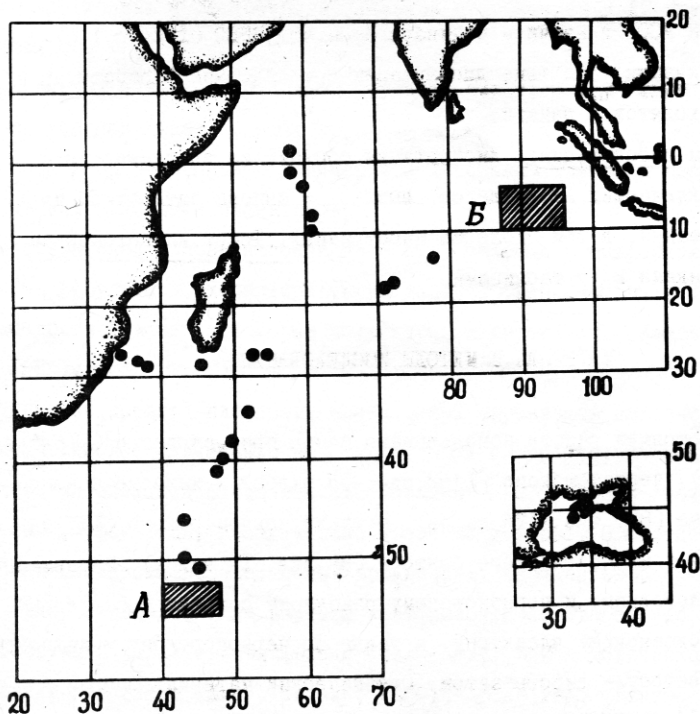


Рис. I Районы сбора материала в 1980-81 гг.

А - район работ НПС "Скиф"; Б- район работ СРТМ
" Н.Решетняк " .

ных организмов использована разновидность метода стандартных сред, основанная на погружении исследуемых объектов в растворы поваренной соли заранее установленной плотности. Обездвиженный путем наркотизации объект погружали в сосуд со стандартным раствором и визуально регистрировали его всплытие или погружение для нахождения таких двух стандартных сред, в одной из которых исследуемый организм тонет, а в другом всплывает. Причем плотность этих сред различается на $0,005 \text{ г/см}^3$. Плотность организма определяли как среднюю величину, в случае зависания объекта в рабочем растворе принимали равной его плотности. Для получения устойчивых результатов и исключения артефактного влияния раствора поваренной соли, принимались следующие меры: а) определение средней плотности объекта велось с точностью до второго знака после запятой ($0,01 \text{ г/см}^3$), что достаточно для их общей гидростатической характеристики; б) плотность адекватного раствора соли отличалась от плотности планктера на $0,005 \text{ г/см}^3$, при этом скорость осмоса была минимальной; в) время наблюдения за исследуемыми особями сокращали до 5-10 сек. При такой длительности опыта средняя плотность объекта в пределах принятой точности измерений не меняется; г) каждый организм использовали в опыте однократно, что гарантировало высокую достоверность полученных результатов; для получения более устойчивых результатов определений их многократно повторяли на особях одинакового размера.

В некоторых случаях определению средней плотности планктеров способствовала визуальная констатация факта их зависания в толще воды, в которой они были пойманы. В этом случае среднюю плотность объекта в пределах принятой точности измерений принимали равной плотности воды. Среднюю плотность тела нектобентосных и бентосных организмов определяли методом 2-х взвешиваний (Александр, 1970)

Величину плавучести Δ организмов находили по формуле:

$$\pm \Delta = \frac{\rho - \rho_1}{\rho_0}$$

где ρ - средняя плотность организма, ρ_1 - плотность воды, в которой пойман организм; ρ_0 - плотность дистиллированной воды при $+4^{\circ}\text{C}$ равная $1,00 \text{ г/см}^3$.

Полученные результаты подвергали стандартной статистической обработке.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЙ ПЛОТНОСТИ И ПЛАВУЧЕСТИ ПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ

Средняя плотность и плавучесть планктеров

В результате экспериментов были получены оригинальные данные по плавучести 35 видов фито- и 170 видов зоопланктона, относящихся к 17 таксономическим группам планктона, что представлено в таблице диссертации.

Установлено, что плавучесть планктонных организмов варьирует в диапазоне величин Δ от $-0,07$ до $+0,01$, т.е. от резкоотрицательной до слабоположительной плавучести.

Подавляющее большинство 72,1% исследованных видов попадают в диапазон величин Δ $-0,03 \leq \Delta \leq +0,01$, т.е. обнаруживают нейтральную или близкую к ней положительную и слабоотрицательную плавучесть. К этой группе планктеров относятся все планктонные водоросли, а из зоопланктона - саркодовые, сифонофоры, гидроидные и сцифоидные медузы, гребневники, личинки турбеллярий, коловратки, многощетинковые черви и их личинки, большинство планктонных ракообразных (кладоцеры, копеподы, остракоды, некоторые гипериды и эуфаузииды), пелагические брюхоногие моллюски - гетеропода и птеропода, личинки головоногих моллюсков, щетинкочелюстные, пелагические оболочники, большинство планктонных яиц и личинок рыб.

Около 28% исследованных видов обнаруживают заметно отрицательную плавучесть, которая характеризуется значением $\Delta \leq -0,03$. Сюда относятся представители олигохет, некоторые планктонные ракообразные (жаброногие, некоторые конеподы, усоногие и их личинки, некоторые остракоды, гиперииды и их личинки, эуфаузииды и их личинки, пелагические креветки, а также личинки сциллярид и стоматопод), некоторые пелагические гастроподы, личинки брюхоногих и пластинчатожаберных бентосных моллюсков, пелагический осьминог - аргонавт, некоторые личинки и мальки рыб.

Графическая интерпретация полученных результатов в виде суммарной кривой А распределения числа планктонных организмов в зависимости от их плавучести (рис.2) позволила выявить гидростатическую

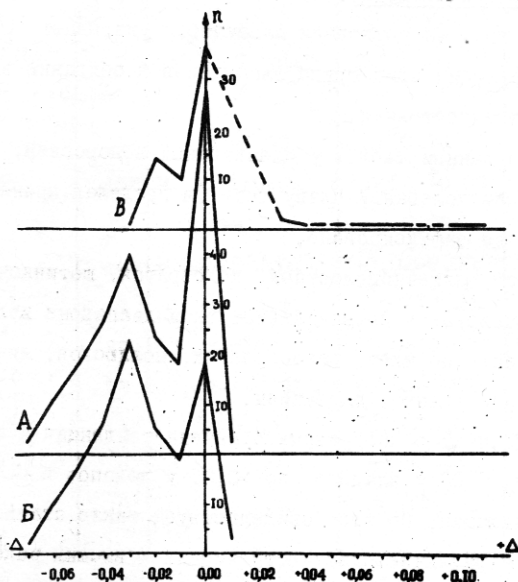


Рис. 2 Полигоны распределения количества гидробионтов по их плавучести

А - планктон; Б - зоопланктон; В - нектон (по данным Алеева, 1976).

неоднородность планктона, как совокупности организмов обитающих в толще воды во взвешенном состоянии, на том основании, что указанная кривая имеет 2 пика в точках $\Delta = 0,00$ (74 объекта) и $\Delta = -0,03$ (42 объекта). О гидростатической неоднородности планктона свидетельствуют также данные по средней плавучести основных таксономических групп планктона. (табл. I). Выявлено три макроуровня:

1. Нейтральный. $\Delta = 0,00$. Сюда относятся большинство групп - планктонные водоросли, простейшие, кишечнополостные, гребневки, щетинкочелюстные, оболочники.

2. Слабоотрицательный. $\Delta = -0,02$. Коловратки, полихеты, моллюски, личинки рыб.

3. Резкоотрицательный. $\Delta = -0,04$. Ракообразные.

Наличие трех макроуровней плавучести указывает на различную степень адаптации этих групп планктеров к обитанию в толще воды во взвешенном состоянии.

Согласно данным табл. I у планктонных водорослей, простейших и гребневиков колебаний плавучести (в пределах принятой точности измерений) не зафиксировано.

Плавучесть кишечнополостных, коловраток, щетинкочелюстных и туникат варьирует в сравнительно узком диапазоне величин, тогда как плавучесть полихет, ракообразных, моллюсков, личинок рыб подвержена значительным колебаниям.

У планктонных ракообразных отмечена тенденция к снижению плавучести от -0,02 у кладоцер до -0,05 у декапод в связи с усложнением организации. Об этом свидетельствует также статистически достоверное различие плавучести низших и высших раков ($\Delta = -0,03$ и $\Delta = -0,04$, соответственно; $t_p = 5,6$; $P = 0,999$).

Широтная изменчивость плавучести зоопланктона

Сбор и анализ материала по гидростатике зоопланктонных орга-

Плавучесть основных групп планктона

Группы	n	Плавучесть, Δ		t_M	P
		Колебания	$M \pm m_M$		
<u>ФИТОПЛАНКТОН</u>					
Cyanophyta	5	0,00-0,00	0,00	-	-
Pyrrhophyta	11	0,00-0,00	0,00	-	-
Chrysophyta	1	0,00-0,00	0,00	-	-
Bacillariophyta	9	0,00-0,00	0,00	-	-
Xanthophyta	2	0,00-0,00	0,00	-	-
Euglenophyta	2	0,00-0,00	0,00	-	-
Chlorophyta	5	0,00-0,00	0,00	-	-
<u>ЗООПЛАНКТОН</u>					
Protozoa	3	0,00-0,00	0,00	-	-
Coelenterata	15	-0,01-(+0,01)	0,00 $\pm$ 0,00	-	-
Ctenophora	2	0,00-0,00	0,00	-	-
Rotatoria	4	-0,02-(-0,01)	-0,02 $\pm$ 0,00	6,0	0,95
Polychaeta	9	-0,06-(+0,01)	-0,02 $\pm$ 0,00	2,4	0,95
Crustacea	89	-0,07-0,00	-0,04 $\pm$ 0,00	17,5	0,999
Mollusca	13	-0,07-(-0,01)	-0,02 $\pm$ 0,01	7,2	0,999
Chaetognata	3	-0,01-0,00	0,00 $\pm$ 0,00	-	-
Tunicata	9	-0,01-0,00	0,00 $\pm$ 0,00	-	-
Vertebrata	27	-0,04-0,00	-0,02 $\pm$ 0,00	9,6	0,999

n - число исследованных видов планктона

низмов в Черном море и различных районах Индийского океана (рис.1) позволил проследить следующую закономерность.

Установлено статистически достоверное различие (табл.2) плавучести зоопланктона тропических и субтропических вод ($\Delta = -0,04$), с одной стороны, и плавучести черноморских и субантарктических зоопланктеров ($\Delta = -0,02$), с другой. Плавучесть планктонных ракообразных и их более мелких таксонов (копепод, зуфаузиид, гипериид), а также личинок рыб различается аналогично (табл.2).

Детальный анализ средней плавучести зоопланктеров по станциям на меридиональном разрезе в Индийском океане (рис.1) показал, что существует тенденция к постепенному повышению плавучести от низких к высоким широтам Индийского океана (рис.3).

Таким образом, зафиксировано явление широтной изменчивости средней плавучести зоопланктонных организмов, сущность которого состоит в постепенном повышении плавучести зоопланктона от низких к высоким широтам Индийского океана, что связано с влиянием абиотических и биотических факторов (температура воды, жирность организмов), изменяющихся в широтном направлении (рис.3). Учитывая общие закономерности изменения температуры вод Мирового океана в широтном направлении, можно с уверенностью предположить, что отмеченное явление имеет глобальный характер.

Средняя плотность и плавучесть бентосных организмов

Для получения сравнительных данных по гидростатике проводились исследования плавучести бентосных организмов. Сравнение величин плавучести представителей планктона и бентоса наглядно показывает адаптивное изменение гидростатики планктеров в процессе пелагизации, что имеет несомненный практический и теоретический интерес.

Исследование средней плотности 41 вида фито- и зообентоса, собранного в Черном море и Индийском океане, показали, что плавучесть

Таблица 2

Изменение плавучести зоопланктона и некоторых его групп
в различных экологических районах

Группы	ρ , г/см ³	n	Плавучесть, Δ $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	t_D	P
Зоопланктон	1,01	52	$-0,019 \pm 0,003$	4,4	0,997
	1,02	86	$-0,035 \pm 0,002$		
	1,03	49	$-0,015 \pm 0,002$	7,1	0,999
Copepoda	1,01	20	$-0,032 \pm 0,003$	3,6	0,995
	1,02	39	$-0,045 \pm 0,002$		
	1,03	28	$-0,025 \pm 0,002$	7,1	0,999
Copepoda	1,01	7	$-0,028 \pm 0,003$	1,9	0,95
	1,02	11	$-0,036 \pm 0,003$		
	1,03	11	$-0,015 \pm 0,004$	4,2	0,995
Euphausiidae	1,01	-	-	-	-
	1,02	6	$-0,053 \pm 0,002$	6,1	0,999
	1,03	7	$-0,031 \pm 0,003$		
Hyperiidae	1,01	-	-	-	-
	1,02	14	$-0,047 \pm 0,005$	3,3	0,995
	1,03	11	$-0,026 \pm 0,004$		
Pisces ova, lat.	1,01	7	$-0,007 \pm 0,003$	6,9	0,999
	1,02	26	$-0,032 \pm 0,002$		

n - число исследованных видов;

ρ - плотность воды, в которой был отловлен организм

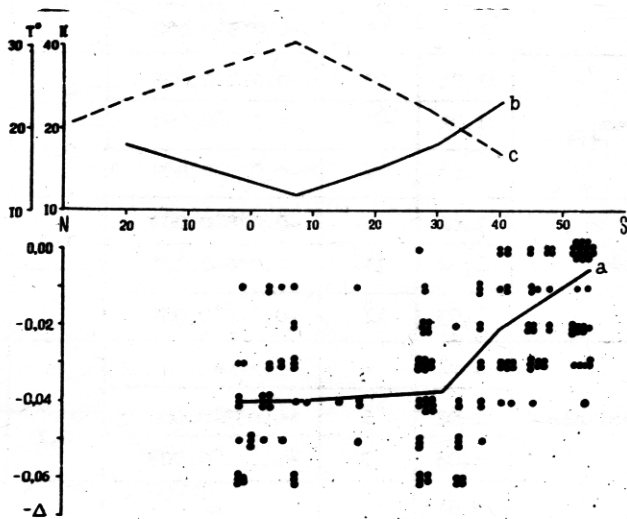


Рис. 3. Широтное изменение плавучести зоопланктона
Индийского океана

- а - плавучесть зоопланктона;
- б - жирность зоопланктона (Богоров, Виноградов, 1960);
- с - температура воды (- " -, - " -, - " -).

честь бентосных организмов изменяется в пределах величин Δ от - 1,44 до +0,35, т.е. в рамках значительно более широкого диапазона, чем в случае планктона. Это объясняется гораздо большим разнообразием бентосных жизненных форм по сравнению с пелагическими.

Резкоотрицательная плавучесть, отвечающая значениям $\Delta < -0,03$ характерна для 82% бентосных видов, к числу которых относятся из растений - некоторые бурые, красные и зеленые водоросли, а из животных - кораллы, полихеты, ракообразные, бризаноиды и пластинчатожабберные моллюски, иглокожие. Отрицательная плавучесть этих организмов в случае растений вызвана отсутствием у них специально развитых гидростатических аппаратов и наличием относительно плотных скелетных образований, а в случае животных определяется наличием у них более или менее выраженных защитных структур, построенных из сравнительно тяжелого вещества (хитина, карбонат кальция).

Близкая к нейтральному уровню плавучесть, соответствующая значениям Δ от - 0,03 до + 0,03, характерна всего для 7% исследованных бентосных видов; у растений сюда попадают - ульва, а из животных - асцидии, осьминог. Этот уровень плавучести бентосных организмов соответствует умеренному развитию скелетных элементов в случае растений и слабому развитию или отсутствию тяжелых защитных панцирей у животных.

Заметно положительная плавучесть, отвечающая значениям $\Delta < +0,03$ среда бентосных организмов характерна для 9% исследованных видов и свойственна только некоторым растениям, содержащим значительные газовые включения, которые выполняют специальную гидростатическую функцию и обеспечивают эффект положительного фототропизма. У водорослей таковы, например, специальные газовые пузыри (цистозыра), у бентосных цветковых растений (элодея и др.)

- содержащиеся в тканях (вакуолях) пузырьки фотосинтетического кислорода.

В целом, в бентосе имеется значительно большее, чем в планктоне и нектоне, количество форм, обладающих резкоотрицательной плавучестью (в диапазоне $\Delta < -0,03$) (рис.4), тогда как число форм с плавучестью близкой к нейтральной (в диапазоне $-0,03 < \Delta \leq +0,03$) минимально. Необходимо отметить, что для бентосных организмов характерен абсолютно низкий уровень плавучести ($\Delta = -1,44$), его демонстрируют кораллы - сильно кальцифицированные колонии кишечноротовых. Резкоотрицательная плавучесть большинства бентосных организмов определяется фактом их опоры на твердый субстрат.

ГИДРОСТАТИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ

Обитание планктеров в толще воды во взвешенном состоянии обуславливает наличие в их организации системы пассивных адаптаций гидростатического и гидродинамического действия.

Гидростатические адаптации планктона направлены на достижение энергетически выгодного уровня плавучести, когда на компенсацию силы тяжести затрачивается минимальное количество энергии.

Развитие адаптаций гидродинамического плана косвенно способствует снижению энергозатрат при удержании на определенных горизонтах водной толщи, поскольку существование разнообразных парашютирующих систем способствует замедлению погружения планктеров, обладающих отрицательной плавучестью.

Детальный анализ гидростатических адаптаций планктонных организмов показал (табл.3), что наиболее универсальным способом повышения плавучести планктеров является редукция тяжелых скелетных образований, сущность которой заключается в уменьшении массы защитных и опорных скелетных структур и снижении их сред-

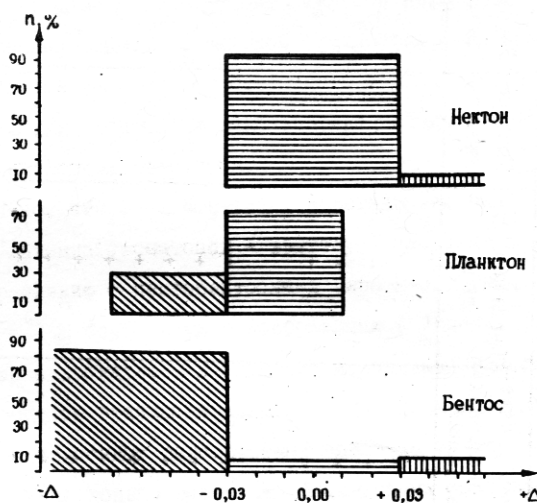


Рис. 4 Диаграмма соотношения количества гидробионтов с различной плавучестью.

Таблица 3

Гидростатические адаптации планктонных организмов

Группы	Адаптации	Редукция тяжелых скелетных образований	Оводненность тела	Газовые емкости	Жировые депо	Селективное удаление тяжелых ионов	Физиологическое состояние
<u>Фитопланктон</u>							
	Cyanophyta	+	-	+	+	-	-
	Pyrrophyta	+	+	-	+	+	+
	Bacillariophyta	+	-	-	+	+	-
<u>Зоопланктон</u>							
	Protozoa	+	+	+	+	+	+
	Coeelenterata	+	+	+	+	+	+
	Ctenophora	+	+	-	-	-	-
	Rotatoria	+	+	+	+	-	+
	Polychaeta	+	+	-	+	-	+
	Crustacea	+	+	-	+	+	+
	Mollusca	+	+	+	+	-	+
	Chaetognata	+	+	-	+	+	+
	Tunicata	+	+	-	+	-	+
	Osteichthyes ova, lar.	+	+	+	+		

ней плотности.

Уменьшение массы экзоскелетов достигается прежде всего за счет их утончения, что является общей тенденцией для планктонных организмов. В частности для ракообразных установлено, что абсолютная толщина экзоскелетов бентосных ракообразных на порядок больше, чем у одноразмерных планктонных (рис.5), что свидетельствует об адаптивной редукции экзоскелетов планктонных рачков. В целом, отмечена тенденция повышения плавучести ракообразных в связи с утончением их экзоскелетов (рис.6).

Снижение средней плотности экзоскелетов происходит путем уменьшения содержания веществ с высокой плотностью (кальцитов, силикатов). В процессе перехода от бентосного к планктонному образу жизни происходит адаптивная декальцификация, десилицификация и т.п. экзоскелетов гидробионтов.

Установлено, что в экзоскелетах пелагических ракообразных (фуналия, личинка стоматопод - эрахтеус) содержится меньше кальцитов по сравнению с нектобентосными (крабы-плавунцы *Charybdis* и *Portunus*) и бентосными ракообразными (*Ibicus*) (табл.4).

Утончение экзоскелетов и снижение их средней плотности для ряда групп-процессы взаимосвязанные. Например, декальцификация экзоскелета планктонных ракообразных приводит к его утончению. В тоже время очень тонкие раковинки планктонных гастропод содержат большой процент кальцитов (около 98%).

Длительный в эволюционном отношении процесс редукции тяжелых скелетных образований в различных группах планктона находится на разных стадиях. Полное отсутствие плотных экзоскелетов характерно для кишечнополостных, гребневиков, щетинкочелюстных, оболочников, а также отдельных представителей фитопланктона, простейших, моллюсков. Большинство представителей фитопланктона, простейших, коловраток, полихет, ракообразных, моллюсков снабжены экзоскелета-

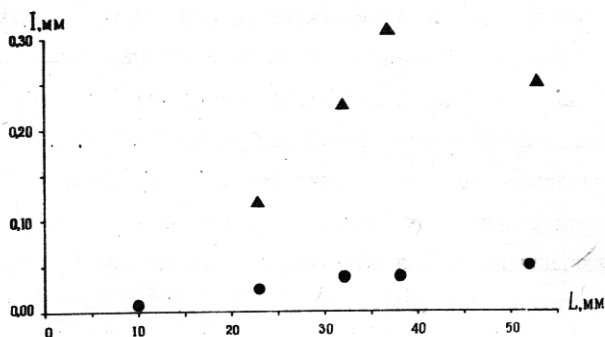


Рис.5 Толщина экзоскелетов одноклеточных планктонных (●) и бентосных (▲) ракообразных различных видов

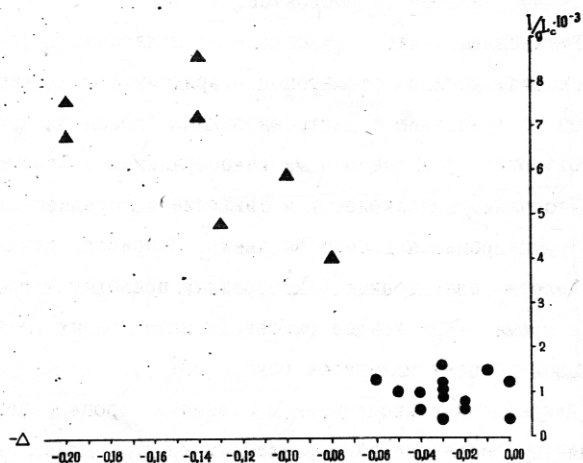


Рис.6 Зависимость плавучести ракообразных от толщины панциря

Обозначения те же, что на рис.5

Таблица 4

Относительное содержание кальцитов
в экзоскелетах ракообразных

Виды	n	Относительное содержание кальцитов, %		Плавучесть организмов, Δ
		Колебания	$M \pm m_m$	
<i>Stomatopoda lar.</i>	5	5,7-14,4	$10,4 \pm 1,8$	-0,06
<i>Funchalia vilosa</i>	3	12,2-29,7	$20,5 \pm 5,0$	-0,06
<i>Peneus indicus</i>	1	-	45,2	-0,07
<i>Palaemon adspersus</i>	13	17,3-72,5	$52,2 \pm 4,3$	-0,08
<i>Sycionia lanceifer</i>	1	-	57,9	-0,11
<i>Charybdis cruciata</i>	7	63,7-76,0	$68,1 \pm 2,1$	-0,14
<i>Macropipus holtsatus</i>	2	85,5-87,6	$86,6 \pm 1,0$	-0,14
<i>Portunus pelagicus</i>	1	-	73,9	-0,15
<i>Paralomis aculeata</i>	12	27,0-48,0	$35,7 \pm 2,5$	-0,16
<i>Ibacus ciliatus</i>	5	41,2-53,7	$49,8 \pm 3,9$	-0,20

n - количество определений содержания кальцитов.

ми, находящимися на различных стадиях редукции. Различная степень редукции обуславливается выполнением защитной функции от биотических и абиотических факторов. Сравнение плавучести планктеров, обладающих экзоскелетами и не имеющих их, показано статистически достоверное различие ($\Delta = -0,03$; $t_p = 2,7$; $P = 0,95$).

Однако, даже полная редукция экзоскелетов не приводит к достижению нейтральной плавучести, поскольку средняя плотность протоплазмы планктеров равна $1,04 - 1,05 \text{ г/см}^3$, а средняя плотность белка выше таковой хитина ($1,33$ и $1,2 \text{ г/см}^3$, соответственно). Поэтому для достижения нейтрального или близкого к нему слабоотрицательного уровня плавучести в организации планктеров параллельно с редукцией тяжелых скелетных образований получали развитие функциональные адаптации физиолого-биохимического и морфологического плана, такие как:

- высокая оводненность тела; - накопление жира; - селективное удаление тяжелых ионов; - наличие газовых емкостей.

Наиболее универсальными из них являются оводненность тела и накопление жира. Жировые депо, вследствие весьма низкой плотности жиров, являются наиболее эффективным гидростатическим приспособлением. Значительная оводненность тела планктеров может способствовать достижению лишь близкой к нейтральной (слабоотрицательной) плавучести, тогда как накопление больших количеств жира приводит к созданию положительной плавучести.

В работе сравнивалась плавучесть копепод в зависимости от наличия капельного жира. Рачки, обладающие жировой каплей, имеют в среднем нейтральную плавучесть. Плавучесть копепод, не имеющих её была в среднем ниже на $-0,03$ (различие статистически достоверно, $P = 99,9\%$). Подобное сравнение для группы половозрелых особей *Rhincalanus gigas* выявило различие в $-0,01$.

Известно, что жир в организме планктеров несет энергетическую функцию, его запасы подвержены суточным и сезонным колебаниям. В те периоды, когда содержание жира в организме минимально, повышенная оводненность тела в некоторой степени компенсирует снижение плавучести.

Использование газовых емкостей для повышения плавучести, благодаря низкой плотности газа, является в гидростатическом отношении наиболее эффективным, но не самым универсальным приспособлением. Газовые включения более характерны для плейстонных организмов, тогда как для большинства мигрирующих планктеров газовая гидростатика, вследствие физических свойств газа (сжимаемость), непригодна.

Перечисленные гидростатические приспособления создают экологически значимые колебания плавучести (во втором знаке после запятой).

К тонким механизмам регуляции плавучести (в третьем знаке после запятой) относится селективное удаление тяжелых ионов, которое отмечено у пиропитовых, диатомовых водорослей, фораминифер, кишечнополостных, гребников и туникат. Большое значение для тонкой регуляции плавучести планктеров имеет физиологическое состояние организмов, зависящее от многих биотических и абиотических факторов (для фитопланктона - освещенность, наличие биогенов).

Перечисленные гидростатические приспособления образуют комплекс адаптаций, которые входят в систему планктонных адаптаций, направленных на удержание организмов в толще воды во взвешенном состоянии . В эту систему адаптаций входят также пассивные морфологические приспособления гидродинамического действия и приспособления, обеспечивающие поддерживающие движения.

Степень развития комплексов гидростатических адаптаций зависит от экологии групп и видов и взаимообусловлена степенью развития парашитирующих систем и органов локомоции.

Развитие указанной системы адаптаций подчинено принципу экономии энергии.

ВЫВОДЫ

1. Показано, что из 205 исследованных видов планктона (7 классов растений и 10 классов животных) 72% имеют нейтральную или близкую к ней плавучесть в пределах значений Δ от -0,03 до +0,01, что подтверждает наличие у планктонных организмов тенденции к приобретению в процессе эволюции нейтральной плавучести.

2. Плавучесть планктонных организмов варьирует в диапазоне величин от -0,07 до +0,01, тогда как плавучесть бентосных организмов изменяется в значительно более широком диапазоне величин от -1,44 до +0,35, что отражает большее разнообразие бентосных жизненных форм по сравнению с планктонными.

3. Относительное сужение диапазона плавучести планктонов - результат конвергентной эволюции планктонных гидробионтов, адаптировавшихся к обитанию во взвешенном состоянии в толще воды, путем максимально возможного приближения плавучести к нейтральному уровню, что снижает энергозатраты на компенсацию действия гравитационного поля Земли.

4. В процессе эволюции в организации планктонов получил развитие целостный комплекс гидростатических адаптаций, включающий приспособления морфологического (редукция тяжелых скелетных образований, газовые емкости) и физиолого-биохимического плана (накопление жира, оводненность тела, селективное удаление тяжелых ионов), направленных на достижение энергетически выгодного уровня плавучести.

5. Наиболее универсальным и, вероятно, эволюционно первичным способом повышения плавучести планктонов является редукция тяжелых скелетных элементов, сущность которой заключается в утон-

чении и снижении средней плотности экзо- и эндоскелетов.

Установлено, что толщина экзоскелетов планктонных ракообразных в пределах одноразмерных групп, в среднем, на порядок меньше таковой панцирей бентосных раков, что является результатом адаптивной редукции экзоскелетов. Отмечена тенденция к повышению плавучести раков в связи с утончением их панцирей.

6. Достижение нейтральной и близкой к ней плавучести возможно благодаря накоплению жира и значительному оводнению тела. Наличие газовых емкостей приводит к созданию положительной плавучести. Данные адаптации создают экологически значимые колебания плавучести.

7. Описана новая для планктонной личинки лангустов - филлозома - гидростатическая адаптация. В головном щитке этого планктера отмечено содержание регулируемого объема жидкости, влияющего на плавучесть тела во втором знаке после запятой.

У нектобентосного краба - плавунца харибдиса отмечен новый способ использования газа для повышения плавучести. Харибдис регулирует плавучесть тела от - 0,13 до - 0,07 и до 0,00, благодаря заглатыванию атмосферного воздуха.

8. Показана зависимость величины плавучести зоопланктона от широты места: с удалением от экватора плавучесть зоопланктеров увеличивается, что выражается различием в -0,02 плавучести тропических и высокоширотных форм, в частности ракообразных. Эти широтные изменения плавучести связаны с аналогичными изменениями жирности зоопланктеров.

СПИСОК РАБОТ, НАПИСАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

I. Возрастные изменения средней плотности тела и плавучести

Daphnia magna Straus и *Cyclops strenuus* (Fish.).

-Гидробиол.журн., 1980, 16, вып.2, с. 31-35 (совместно с Алеевым Ю.Г.).

2. Плавучесть зоопланктона Индийского океана. - В кн.: 2-й Всесоюзный съезд океанологов: Тез.докл., Севастополь, 1982, вып.5, ч.1, с.127-128.

3. Плавучесть массовых видов ракообразных. - В кн.: Проблемы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тез. докл. 3-й Всесоюзной конф., Калининград, 1982, с.49-50.

4. Плавучесть массовых видов планктонных ракообразных субантарктической зоны Индийского океана. - В кн.: Всесоюз. науч. конференция. Сырьевые ресурсы Антаркт. зоны океана и проблемы их рационального использования: Тез.докл., Керчь, 1983, с.149.

5. Гидростатические адаптации планктонных ракообразных. - В кн.: Сб. работ молодых исследователей, Киев, (в печати).

6. Плавучесть как функция жизненных форм гидробионтов. - Гидробиол. журн., 1985. 21, вып.16, (совместно с В.Г.Алеевым).

7. Сравнительная эколого-морфологическая характеристика крабов сем. Portunidae (Decapoda) . - Сб. работ молодых исследователей, Киев - в печати (совместно с С.М.Игнатьевым).

