

**С.А. ПИОНТКОВСКИЙ
С.А. СЕРЕГИН**

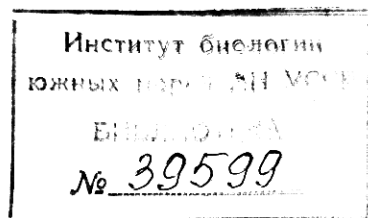


**ПОВЕДЕНИЕ
КОПЕПОД**

ПРОВ 2010

С. А. Пионтковский
С. А. Серегин

ПОВЕДЕНИЕ КОПЕПОД



Севастополь
2006

Пионтковский С. А., Серегин С. А. Поведение копепод. — Севастополь: ЭКОСИ—Гидрофизика, 2006. — 148 с. (44 илл., 22 табл., библиогр. — 369 назв.)

Книга представляет собой обзор исследований поведения морских копепод, основанный на экспериментах авторов и синтезе других опубликованных данных. Разработана концепция иерархической структуры поведения. Изменения двигательной активности особей рассмотрены как функции температуры, солености, света, давления, турбулентности, плотности популяции, и других абиотических и биотических факторов. Обсуждаются процессы формирования пятнистости, плотных слоев численности в вертикальном распределении особей, и вертикальные миграции копепод в связи с их поведением.

Ключевые слова: зоопланктон, поведение, морские экосистемы

Piontkovski S. A. and Seregin S. A. The behavior of copepods — Sevastopol: Ekosi-Gidrophizika, 2006. — 148 p.

The book represents an overview of investigations of the behavior of marine copepods. The overview is based on the experiments conducted by the authors as well as the synthesis of data published elsewhere. A concept of hierarchical structure of the behavior was worked out. Changes of swimming activity were considered as functions of temperature, salinity, light, pressure, turbulence, population density, and other abiotic and biotic factors. Processes of the formation of patchiness, dense layers of abundance in the vertical distribution of individuals, and vertical migrations of copepods were discussed.

Key words: Zooplankton, behaviour, marine ecosystems

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
1. Основные термины и понятия	7
2. Методы наблюдения и измерения двигательной активности	13
2.1. Оптические системы	13
2.2. Метод микропотенциалов	16
2.3. Визуальные наблюдения	17
2.4. Акустические системы	20
2.5. Методологические проблемы экспериментов	21
3. Функциональные основы двигательной активности	22
3.1. Организация локомоторной активности	22
3.2. Организация манипуляторной активности	31
3.3. Количественные соотношения в двигательной активности	36
3.4. Двигательная активность как континуум	39
4. Системы рецепции и ориентация в пространстве	45
5. Влияние абиотических факторов	52
5.1. Температура	52
5.2. Соленость	56
5.3. Свет	71
5.4. Давление	74
5.5. Турбулентность	75
6. Влияние биотических факторов	77
6.1. Поведение при потреблении растительного корма	77
6.2. Поведение при потреблении животного корма	83
6.3. Плотность популяции потребителей	89
6.4. Биolumинесценция	91
6.5. Эндогенная мотивация	92
6.5.1. Голодание	93
6.5.2. Обеспеченность пищей	96
7. Изменения поведения в онтогенезе	100
8. Регуляция поведения на организменном и популяционном уровнях ...	105
8.1. Двигательная активность и метаболизм	105
8.2. Двигательная активность и питание	107
8.3. Пресс хищников	108
8.4. Пространственное распределение	109
8.4.1. Пятнистость и микрослоистость	110
8.4.2. Взаимосвязи в пространственном распределении	121
8.4.3. Вертикальные миграции	123
Заключение	128
Список литературы	130

CONTENT

Introduction	5
1. Basic terms and definitions	7
2. Methods of observations of motional activity	13
2.1. Optical systems	13
2.2. Microimpedance method	16
2.3. Visual observations	17
2.4. Acoustical systems	20
2.5. Methodological problems of experiments	21
3. Functional bases of motional activity	22
3.1. Organization of locomotor activity	22
3.2. Organization of manipulator activity	31
3.3. Quantitative ratios in motional activity	36
3.3. Motional activity as a continuum	39
4. Systems of reception and orientation in space	45
5. The impact of abiotic factors	52
5.1. Temperature	52
5.2. Salinity	56
5.3. Light	71
5.4. Pressure	74
5.5. Turbulence	75
6. The impact of biotic factors	77
6.1. The behaviour at herbivorous feeding	77
6.2. The behaviour at carnivorous feeding	83
6.3. Population density of consumers	89
6.4. Bioluminescence	91
6.5. Endogeneous motivation	92
6.5.1. Starvation	93
6.5.2. Food availability	96
7. Changes of motional activity in ontogenesis	100
8. Control of behaviour on the organism and population levels	105
8.1. Motional activity and metabolism	105
8.2. Motional activity and feeding	107
8.3. The press predators	108
8.4. Spatial distribution	109
8.4.1. Patchiness and microlayers	110
8.4.2. Relationships in spatial distribution	121
8.4.3. Vertical migrations	123
Conclusion.....	128
References	130

Введение

Интерес к исследованию поведения веслоногих ракообразных (Copepoda), особенно усилившийся за последние годы в связи с внедрением в гидробиологию новых методов измерения характеристик распределения численности и жизненных функций планктонных организмов, вполне понятен. В основе его лежит необходимость понять и объяснить ряд экологически важных феноменов в их питании, метаболизме, размножении и распределении, регулируемых этологическими механизмами.

Стремление всесторонне изучить эту группу планктона естественно и потому, что в зависимости от районов и сезонов, Copepoda составляют до 90 % биомассы морского и океанического зоопланктона, значительно определяя, характер потока вещества и энергии в пелагических сообществах (Виноградов, 1968; Longhurst, 1985). Будучи столь весомыми по массе и многочисленными, Copepoda могут контролировать через выедание такие крупномасштабные процессы, как цветение фитопланктона, а также динамику популяций гетеротрофных организмов, поедая их личинок и науплиусов (Mauchline, 1998). С другой стороны, Copepoda являются важным компонентом пищи промысловых видов рыб и ракообразных.

Армия исследователей этих изумительных животных всегда была многочисленной и особенно выросла за последнее десятилетие. Естественным следствием роста любознательности стало и создание Всемирной Ассоциации Копеподологов (WAC), издающей свой регулярный бюллетень и организующей международные конференции специалистов (Biology of Copepods, 1988). Эти конференции и отдельные специализированные симпозиумы позволили осознать современное состояние дел и наметить перспективы исследований, согласовав дотоле разрозненные усилия. В результате появилась более или менее общая концепция, обосновавшая целесообразность:

— изучить взаимодействия особей и агрегаций зоопланктона с неоднородной ("пятнистой") средой в диапазоне пространственно-

временной шкалы от микрометров до километров и от миллисекунд до нескольких лет;

— определить пищевые потребности характерных групп зоопланктона и их "стиль жизни" (так и записано);

— проводить исследования континуальности процессов, особое внимание обращая на то, как организмы реагируют на вариабельность биологических, физических и химических параметров среды, а не на их осредненные уровни;

— разработать физико-биологические модели, оценивающие и предсказывающие: а) реакции особей на турбулентный характер среды (в масштабах миллиметров); б) характер взаимодействий популяций и сообществ со средой их обитания на малых и больших пространственно-временных масштабах;

— разработать новую и усовершенствовать существующую технологию непрерывного получения информации *in situ* об индивидуумах, популяциях и сообществах на адекватных частотах трехмерного пространства.

Мы цитируем здесь тезисы более полного перечня проблем (Marine Zooplankton Colloquium, 1988), которые и постараемся, в какой-то мере, раскрыть в нашей книге, являющейся переработкой раннего издания (Пионтковский, 1985).

Авторы глубоко признательны В. Н. Никольскому за помощь, критику, и ценные советы, высказанные при чтении рукописи. Издание книги было бы невозможным без финансовой поддержки National Science Foundation, USA (grant # DEB-0437886).

1

Основные термины и понятия

Этология, как наука о поведении животных, в качестве объекта исследования рассматривает мир одноклеточных и многоклеточных существ. При всем разнообразии поведения животных, занимающих разные уровни структурной и функциональной организации, оно содержит такие элементы, которые позволяют разрабатывать схемы и классификации различной сложности и предназначения. Широко распространенные в современной этологии, они ведут начало от ее основоположников (Tinbergen, 1965; Lorenz, 1965) и представляют собой упрощенные вербальные модели такого сложного пространственно-временного потока, как поведение. Этот вынужденный компромисс с природой, в какой-то мере, оправдан, так как позволяет вычленять универсальные структурные элементы поведения.

Анализ и синтез данных в этой книге основывается на нашей попытке использования применительно к поведению копепод ряда фундаментальных концепций нашедших применение в других областях знания.

Концепция иерархической структуры поведения копепод.
Элементы составляют основу структурных схем, достаточно абстрактных для того, чтобы использовать их в изучении поведения животных различной таксономической принадлежности. В процессе исследований подобные схемы претерпевают изменения и дополнения, поскольку каждый исследователь по-своему адаптирует их к решаемым задачам.

Использование классификационных схем в анализе структуры поведения Copepoda представляется достаточно конструктивным. В связи с этим, поведение особей целесообразно представить как иерархически организованный процесс. Основу его составляют простейшие и неделимые (с точки зрения этолога) структурные элементы поведения, совокупности и последовательности которых формируют более сложные процессы. Они, в свою очередь, служат основой для следующих по уровню сложности процессов и явлений и т. д.

Первичные неделимые единицы поведения мы будем называть ***элементарными двигательными актами*** — ЭДА (см. например, Панов, 1978). Они представляют собой результат мышечных сокращений, приво-

дящих к однократному изменению положения рабочего органа или его частей.

Совокупность ЭДА, выполняемых в порядке их естественного следования, образует **поведенческий акт** (ПА). Например, ПА локомоторной активности копепод является скачок. Он формируется такими ЭДА, как удар грудных ног, удар живота и др. В поведенческих актах ЭДА могут существенно различаться по функциональной значимости: в образовании скачка участвуют несколько рабочих органов, изменение положения которых формирует соответствующие ЭДА. Однако, какой-то из ЭДА обычно играет главную роль в формировании скачка. Таким образом, в структуре ПА можно выделить ЭДА, выполняющий функцию **основного образующего элемента**.

Совокупность ПА, выполняемых в порядке естественного следования и адекватных мотиваций (экзогенной и эндогенной), образует **комплекс поведения**. Различают комплексы пищевого, репродуктивного, оборонительного поведения и другие, также имеющие иерархическую организацию. В этих комплексах выделяют две фазы последовательности поведенческих актов: подготовительную и завершающую. Выполнение ПА первой фазы подчинено главной задаче — поиску условий осуществления второй. Так, в репродуктивном поведении последовательность локомоторных актов, выполняемых при поиске партнера, имеет целью его обнаружение, после которого возникают реальные возможности осуществления завершающей его фазы — копуляции особей. В пищевом поведении последовательность локомоторных актов, выполняемых при поиске пищевых объектов, имеет целью их обнаружение и поедание (завершающая фаза пищевого поведения, после которой может начинаться новый его цикл).

В комплексах поведения можно выделять, также, **формы поведения**: территориальное, групповое и т.п., которые отражают специфику внутри и межвидовых взаимодействий животных. Последовательность комплексов поведения образует **циклы поведения**, имеющие различный временной масштаб. Взаимосвязь разномасштабных циклов также построена по принципу иерархии. Например, у тех видов, которые совершают вертикальные миграции суточного периода, основные комплексы поведения могут осуществляться за суточный цикл. Они же многократно повторяются в течение сезонного цикла, имеющего иной масштаб времени.

Концепция многомасштабной структуры поведения копепод. Появившаяся в морской экологии в конце 70-х годов (Haugy et al., 1978) концепция многомасштабной пространственно-временной структуры и изменчивости планктонных сообществ с ее последующими эмпирическими аппроксимациями (Piontkovski, Williams, 1995) привела в единую логическую схему дотоле разрозненные измерения биомассы и численности зоопланктона, полученные на микро-, мезо- и макромасштабных уровнях.

Все масштабы пространства и времени были представлены как единый пространственно-временной континуум (рис 1.1). Из этой модели следовало, что в водной среде существует непрерывный спектр разно-масштабных пространственно-временных процессов и явлений. Например, на масштабах тысяч километров характерными явлениями считаются квазистационарные макроциркуляционные системы со свойственными им структурами населяющих их сообществ (McGowan, 1974).

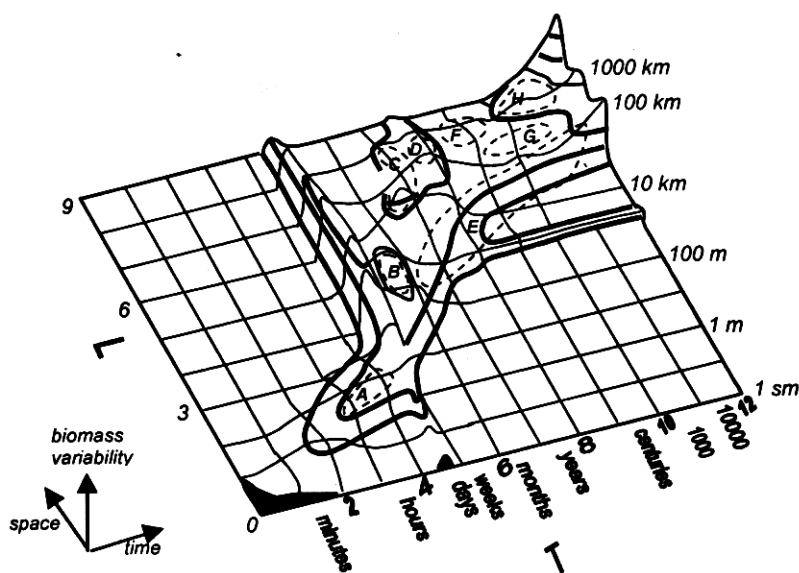


Рис. 1.1. Концептуальная модель пространственно-временной изменчивости биомассы зоопланктона (Haurv, et. al., 1978).

Гидрофизическая изменчивость порядка тысяч километров во многом зависит от планетарных процессов и в обобщенном виде характеризуется числом Россби: $R_0 = V / f L_r$, где V — характерная скорость потока, f — параметр Кориолиса, L_r — характерный горизонтальный масштаб. Таким образом, число Россби описывает соотношение сил инерции к силам Кориолиса. Макроциркуляционные системы океана описываются малыми числами Россби ($R_0 < 1$).

На масштабах сотен километров типичными явлениями считаются меандры течений и вихревые структуры, подобные рингам Гольфстрима, Куроисио и ведущим самостоятельное существование. Время жизни таких неоднородностей может составлять от недель до нескольких лет. Отличия видового состава планктонных сообществ в таких вихрях могут быть незначительными от окружающих вод, а перепады концентраций организмов вне и внутри вихрей велики (Wiebe et al., 1976).

На масштабах десятков километров типичными образованиями являются фронтальные зоны и вихри шельфовых вод, наиболее часто возникающие на границе с материковым склоном (Pingree et al., 1976) и имеющие период от часов до месяцев. Вихри и фронтальные зоны шельфовых вод являются причиной возникновения значительных градиентов гидрофизических параметров, что отражается на структурных и функциональных свойствах планктонных сообществ (Pingree, et. al., 1976).

Для масштабов сотен метров и менее известны скопления планктона, образующиеся вследствие этологических взаимодействий особей (в случае действия активных механизмов "пятнообразования"), или гидрофизических процессов соответствующего масштаба — типа лангмюровской циркуляции (в случае доминирования пассивных механизмов "пятнообразования").

В предельно малой шкале масштабов (сантиметры и менее) характеристикой динамики гидрофизических процессов служит число Рейнольдса: $Re = LV / \nu$, где L — характерный масштаб, V — скорость потока, ν — кинематическая вязкость. Таким образом, число Рейнольдса характеризует соотношение сил инерции и вязкости в потоке. В диапазоне больших значений чисел Рейнольдса и малых значений чисел Ричардсона ламинарное течение теряет гидродинамическую устойчивость и переходит в турбулентное. В экологии числа Рейнольдса важны при оценках двигательной активности зоопланктона (Степанов, Светличный, 1981).

У копепод сопоставимость масштабов индивидуальной двигательной активности и данного рассматриваемого масштаба пространственно-временной шкалы имеет место в диапазоне десятков и сотен метров. Это следует из сопоставления скоростей движения и характеристик временной структуры двигательной активности тропических видов копепод (Пионтковский, 1985; Рудяков, 1986).

Рассматривая поведение как многомасштабный пространственно-временной процесс, можно предположить, что иерархической структуре поведения копепод тоже соответствуют определенные пространственно-временные масштабы (табл. 1.1).

Из таблицы следует, что пространственно-временная изменчивость поведения копепод (если количественные характеристики двигательной активности представить в секундах и метрах) охватывает огромный диапазон — около 7 порядков. Этот диапазон начинается от долей секунд (длительность единичных ЭДА) и миллиметров (протяженность единичных ЭДА локомоторной активности) и простирается до десятков часов и сотен метров, чему соответствуют, например, пространственно-временные масштабы вертикальных миграций, скоплений, слоев повышенной плотности и т. д. Вероятно, этот диапазон может быть расширен и далее, если включить в эту схему пространственно-временные масштабы сезонных миграций, характеристики диапауз и других хорошо известных явлений в динамике популяций копепод.

Таблица 1.1.

Пространственно-временные масштабы поведения копепод

Время, с	Пространство, см			
	$10^{-2}-10^{-1}$	10^0-10^1	10^1-10^2	10^2-10^5
$10^{-2}-10^{-1}$	Амплитуды движения конечностей. Обнаружение пищевых объектов. Скачки.	Реакции избегания при взаимодействии типа "хищник-жертва".		
10^0-10^1	ПА локомоторной активности: скольжения, паузы и др.	Большинство ПА локомоторной активности. Межиндивидуальные коммуникации.		
10^2-10^3		Фаза пассивного выжидания жертв у хищников-засадчиков.	Вертикальные миграции.	
10^3-10^4		Агрегации (пятна, скопления) и микрослои.		

Концепция поведения как континуума. Иерархически организованное поведение, анализируемое через призму пространственно-временных масштабов, представляет собой непрерывный пространственно-временной поток: *континуум поведения*. Представления о поведении как континууме, содержащем феномены различного уровня сложности, вероятно, наиболее соответствуют его естественной сути. Континуум поведения регулируется соотношением экзогенных и эндогенных стимулов, определяющих ту или иную *мотивацию поведения*. Мотивационные изменения, как правило, кратковременны и обратимы. Это отличает их от долговременных изменений, происходящих при обучении животных (Хайнд, 1975).

Характерная черта эндогенной мотивации — ее ритмичность. Спозиций классической этологии эндогенные стимулы накапливаются в организме подобно тому, как может накапливаться физическая энергия (Lorenz, 1950; Tinbergen, 1951). При достижении определенного потенциального уровня, эти накопленные стимулы "выплескиваются через край" в виде ПА.

Среди представлений об экзогенной мотивации центральное место занимают концепции врожденного разрешающего механизма и ключевых раздражителей. В терминах этих концепций "растормаживание" комплекса стереотипных действий (т.е. ПА высокой стереотипности) происходит в

том случае, если действующий раздражитель обладает ключевыми свойствами, т.е. подходит "как ключ к замку" врожденного разрешающего механизма, и в этом случае запускает стереотипные действия. Ключевым свойством может обладать не только сам предмет, но и его отдельные элементы: форма, запах, размер, и т. д. (Tinbergen, 1952). В исследованиях двигательной активности особей ее часто разделяют на локомоторную и манипуляторную (Фабри, 1976). *Локомоторная активность* включает совокупность поведенческих актов, способствующих перемещению особей в среде. *Манипуляторная активность* включает в себя совокупность поведенческих актов, способствующих перемещению особью среды или ее объектов. Например, манипуляции хищника при поимке и поедании жертвы, последовательность ПА самцов копепоид при копуляции и т. д. Локомоторная и манипуляторная активность взаимосвязаны и разделяемы достаточно условно. Как правило, локомоторная активность создает условия для проявления манипуляторной.

Довольно часто возникает необходимость количественной оценки этих видов активности. В таких случаях представляется целесообразным использовать характеристики трех типов: пространственные, временные и частотные. Например, такой ПА локомоторной активности, как скачок, можно оценить по его длине, длительности и частоте повторяемости во времени. Для ПА векторного характера (имеющих определенную ориентацию в пространстве) оценивается также их направленность.

Полный обзор методов, с помощью которых исследователь может анализировать те или иные феномены поведения копепод, мог бы стать предметом для написания отдельной книги, поскольку разнообразие прямых и опосредованных методов, применяющихся в гидробиологии, например, для оценки численности копепод, огромно. Ниже приведены краткие характеристики методов, по мнению авторов, наиболее информативных в плане анализа малых пространственно-временных масштабов. В связи с интенсивным совершенствованием техники экспериментов, некоторые из методов уходят в историю, но мы посчитали целесообразным их упомянуть, т. к. характеристики поведения, полученные этими методами, обсуждаются в этой книге.

2.1. Оптические системы

Кинограммы. В зависимости от задач исследований, метод кино съемки имеет несколько разновидностей.

Изучение поведения на уровне ЭДА требует многократного оптического увеличения объектов исследования. Поэтому чаще всего выполняют скоростную киносъемку ЭДА в поле зрения микроскопов (Alcaraz et al., 1980). При скоростной киносъемке пищевого поведения к цефалотораксу особей приклеивают волосок, второй конец которого закрепляют неподвижно, фиксируя, таким образом, положение животного в поле объектива и глубины резкости. Съемку производят 16-мм, реже — 35-мм кинокамерами с временным разрешением 2—50 мс между кадрами и экспозицией 1,35—55 мс на кадр, что оказывается достаточным для последующего изучения частоты движения отдельных конечностей и процесса поимки и поедания пищевых объектов. При таком режиме 30-метрового ролика пленки хватает на 3—8 секунд непрерывной съемки (в зависимости от скорости съемки). Количество анализируемых впоследствии кадров составляет около 20000 (Cowles, Strickler, 1983), что приводит к необходимости использовать специализированные системы обработки как киноматериалов, так и самих первичных массивов данных (Минкина, 1982; Price et al., 1983).

При изучении поведения на уровне ПА используют киносъемку узкоплечными кинокамерами разных конструкций со скоростью 24 кадра в секунду. При этом, с помощью системы зеркал движение особей снимают в двух плоскостях одновременно. Далее с киноплёнки считывают траектории движения особей, получая двумерные характеристики локомоторной активности (Павлова, Царева, 1975).

Для регистрации высокоскоростных локомоторных актов типа реакций избегания может использоваться модифицированная камера Вильсона, применяемая в атомной физике для регистрации треков элементарных частиц. Интенсивность движения в ней особей пропорционально гидродинамическому возмущению среды (Strickler, 1982). Последнее может быть зарегистрировано, если особи преодолевают градиент плотности. Его создают добавками специальных растворов. При регистрации движений в камере Вильсона источником света служит ксеноновая лампа (450 Вт) с интерференционным светофильтром (535 ± 5 нм). При изучении локомоторной активности по трекам применяют также фотографирование с большими выдержками (0,25—1,0 с). При этом, движение особи выявляется в виде трека (Strickler, 1969; Заикин, Рудяков, 1976). Метод в целом достаточно прост, т. к. предполагает использование широко доступных типов фотопленок, фотокамер, и осветительных устройств.

Проблемы обеспечения глубины резкости при кино- и фотосъемке быстро движущихся планктонных копепоид практически отсутствуют при использовании голографических установок. Они разработаны как для полевых, так и для экспериментальных исследований поведения (Stewart, Beers, 1973). Установка первого типа позволяет выполнять съемки под водой, "вырезая" объем порядка 100 л. Второй тип используют для исследований в экспериментальных сосудах разного объема. В этих установках применяют ксеноновый лазер и 35-мм кинокамеру (скорость съемки 25—250 кадров в секунду).

Видеограммы. Большие возможности в изучении поведения копепоид дают системы видеозаписи. Видеокамеры монтируют на микроскопах, используя увеличения от 12 до 25 (Jonsson, Tiselius, 1990).

Разрешающие возможности видеограмм, однако, уступают кинограммам. Временное разрешение при видеосъемках обычно составляет между кадрами около 40 мс. Оно недостаточно для оценок количественных характеристик движущихся конечностей (как при скоростной киносъемке), но позволяет определять продолжительность активной и пассивной фаз двигательной активности, характер ориентации отдельных локомоторных актов в пространстве и т. д.

В зависимости от задач, при видеосъемке используют широкие диапазоны освещенности: подсветки 150-ваттными галогеновыми лампами, естественный дневной свет, имитации сумеречной освещенности, при

которой в море обычно начинаются вертикальные суточные миграции. В последнем случае, соответствующие уровни освещенности создают интерференционными фильтрами (830 нм), а сама съемка производится в инфракрасных лучах.

Полученные записи далее обрабатывают на видеопроцессорах (Wilson, Greaves, 1979), позволяющих регистрировать изменение положения особей в видеополе и передавать эту информацию на компьютер со скоростью около 10 кадров в секунду. Компьютер преобразует движение особей в пространственное перемещение их аналогов-точек, оценивая траектории движения, скорости и частоту повторения различных локомоторных актов. Поскольку считывание и обработка информации производится по кадрам, временное разрешение при такой обработке весьма велико и составляет десятые доли секунды. При отсутствии видеопроцессоров траектории и скорости движения оценивают с помощью миллиметровой сетки, монтируемой на экране монитора. Считываемые по кадрам данные наносятся вручную. Далее, пройденное за определенный промежуток времени расстояние делят на число кадров (Hirche, 1987).

При исследовании скоростей и траекторий движения особей, съемки (без увеличения) проводят в аквариумах, где группа особей может свободно перемещаться в трехмерном пространстве. Горизонтальные и вертикальные смещения "особей-точек" считывают с видеogramм с 2-секундным интервалом (Landry, Fagernes, 1988). Обработка видеозаписей позволяет "покадрово" восстанавливать траектории движения особей и общую продолжительность отдельных ПА локомоторной и манипуляторной активности.

Среди видеосистем, позволяющих изучать поведение особей в трехмерном пространстве, особый интерес для этологов представляют те из них, которые приспособлены к измерениям в больших объемах воды. Так, например, в Далхаузском Университете такая система установлена в 200-литровом мезокосме (Price et al., 1983). Ее основу составляют две видеокамеры, приспособленные для съемок при низких уровнях освещенности. Однако, как и в случае с кинограммами, последующая обработка данных трехмерных видеозаписей связана со значительными техническими проблемами и длительностью этого процесса. Как пишет Х. Прайс, ссылаясь на опыт В. Хамнера, "если вы возьметесь отмечать вручную движение 20 зоопланктеров в трехмерном пространстве и регистрировать их положение с помощью стоп-кадрового анализа при 30 кадрах в секунду, понадобится более чем полумиллионный вход в файл для обработки 10-минутных данных. При входе каждые три секунды (что больше возможного) это займет около 6 месяцев" (Price et al., 1988, с. 856—857).

Принципиально новые возможности для изучения поведения копепод *in situ* дали мониторинговые видеосистемы. Они представляют собой установленную на реперном буе (платформе) и разнесенную по

вертикали серию видеокамер, осуществляющих сбор информации на временных масштабах от минут до месяцев. Такая система, разработанная Г. А. Паффенхофером и Д. Р. Стриклером, имеет пространственное разрешение 30—40 мкм в объеме воды 1,5 м³ (Price et al., 1983).

Цифровые голограммы. В отличие от кинограмм и видеограмм, одним из главных преимуществ голографической регистрации является отсутствие проблемы постоянной коррекции фокусного расстояния (глубины резкости в полученных записях). Цифровая лазерная голография используется для исследования трехмерных траекторий двигательной активности особей (Malkiel et al., 2003). В таких экспериментальных системах сканирование объема воды (0,8 л) с перемещающимися в нем особями выполняет гелио-неоновый лазер, генерирующий поляризованный луч в красной области спектра (632,8 нм) и дающий серию голограмм при частоте записи 15 кГц. Два зеркала, наклонно расположенных на стенках аквариума, дают возможность производить синхронную запись одного и того же кадра в двух перпендикулярных плоскостях. Цифровое восстановление трехмерности траекторий движения позволяет получать пространственное разрешение этого движения по пикселям с точностью до 7 мкм. Столь большая точность измерений позволяет получать оценки скорости пассивного опускания в толще, силы движения ротовых конечностей и других важных характеристик.

2.2. Метод микропотенциалов

В отличие от двух описанных, компьютеризированный метод измерения микропотенциалов (КМИМ) устраняет проблему временных задержек с обработкой данных, т. к. результаты измерений вводятся в компьютер в масштабах реального времени.

КМИМ подробно описан его создателями (Gill, Poulet, 1986). Суть его заключается в измерении разницы микропотенциала (диапазон 0—100 мВ) между двумя микроэлектродами, помещенными в воду, где возмущающее действие (разницу потенциалов) создают движения конечностей особи, находящейся в измерительной камере. Камера оснащена микроманипуляторами, позволяющими вводить различные пищевые и биохимические среды и т.п. Сам процесс введения сред и поведения особей может визуально контролироваться с помощью стереомикроскопа. Сигналы от микроэлектродов выводятся на осциллограф и считываются компьютером. Шумовые помехи системы составляют менее 10 % от максимальных амплитуд сигнала, поступающего от объекта. Сервисные подсистемы создают регулируемый по скорости и температуре поток воды в измерительной ячейке (цилиндре), где содержится особь.

2.3. Визуальные наблюдения

Прямые визуальные наблюдения были и остаются распространенным способом исследования поведения на уровне ПА и более высоких структурных уровнях его организации: читателю, вероятно, хорошо известны классические работы, имевшие в основе визуальные наблюдения (Cannon, 1928; Петипа, 1959; Conover, 1966; Gauld, 1966 и др.).

Позже варианты использования микроскопа для изучения двигательной активности были усовершенствованы (Пионтковский, 1985). Один из них предполагает использование двух систем: терморегулирующей (воздушное и водяное охлаждение) и оптической (микроскоп, отражающие зеркала и осветительные устройства). Стабильность температурных условий, или периодичность их изменения создается ультратермостатом, который регулирует температуру потока воды. В него помещены полусферические стеклянные чашки разного объема (25 мл — 1 л), в которых содержатся особи. Над погруженными в поток чашками расположен оптический блок бинокулярного микроскопа, который может свободно перемещаться наблюдателем в вертикальной и горизонтальной плоскостях. Это позволяет удерживать перемещающихся особей в поле зрения. Окуляр микроскопа, дно экспериментальных чашек, боковые поверхности штанги штатива и бинокулярного блока имеют измерительные сетки, с помощью которых можно количественно оценивать параметры перемещения особей в пространстве.

Для регистрации качественных (повторяемости ПА, структуры их циклов) и количественных характеристик континуума поведения особей (продолжительности и частоты ПА, их ориентации в пространстве) используется магнитозапись информации, которую "закликивает" наблюдатель. Далее производится обработка и расшифровка магнитозаписи и оценка количественных характеристик, записанных в масштабах реального времени.

Наблюдения с помощью микроскопов необходимы при изучении манипуляторной активности при пищевом поведении, коммуникации особей, специфики поведенческого репертуара разных видов и т. д.

При исследовании некоторых параметров локомоторной активности, соотношения активной и пассивной фаз, особенностей микрораспределения в эксперименте можно проводить визуальные наблюдения без микроскопов. Такие наблюдения мы использовали при изучении поведения особей в аквариумах большого объема и специальных установках, созданных для изучения поведения в условиях различных физико-химических градиентов среды обитания. Ниже приводится краткая характеристика этих установок.

Институт биологии

Южных морей

БИБЛИОТЕКА

39599

1. Установка для изучения поведения особей при разных температурах представляла собой последовательность 1,5-литровых аквариумов из оргстекла с двойными стенками. В пространстве между стенками при помощи насосов поддерживался поток воды заданной температуры. Температурный режим задавался с помощью работающих в паре ультра-термостата УТ-1 и охладительной установки на базе испарителя бытового холодильника и контролировался контактным термометром, соединенным с электрореле.

При постановке экспериментов, в аквариумы помещали по 1—3 особи при температуре 25 °С и записывали континуум их локомоторной активности. Затем, в течение 1 часа снижали температуру до 20 °С и снова производили измерения. Всю процедуру повторяли при следующем, более низком уровне температуры. Таким образом, измерения локомоторной активности были выполнены на одних и тех же особях, что снижало вариабельность данных.

2. Установка для создания ступенчатого соленостного градиента представляла собой вытянутый в длину прямоугольный аквариум из оргстекла, разделенный перекрывающимися полуперегородками на сообщающиеся между собой отсеки (рис. 2.1). Устойчивость градиента солености основана на различиях плотности воды с разной соленостью. Методика заполнения подобных систем, аналоги которых использовались и ранее (Staaland, 1969), приведена в работе (Fivizzani, Spieler, 1978).

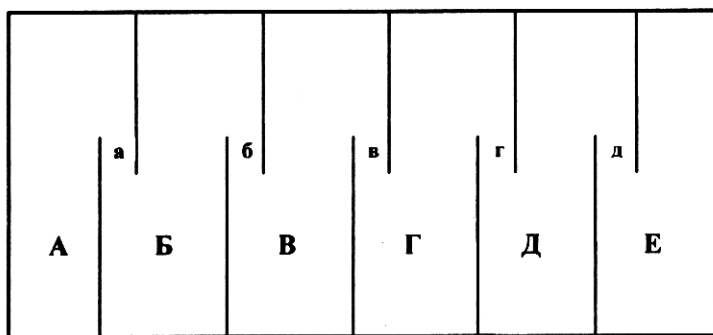


Рис. 2.1. Фронтальный вид (схематически) установки для создания ступенчатого градиента солености: А, Б, ... Е — отсеки с водой разной солености; а, б, ... д — переходные зоны со «скачком» солености

3. Установка для создания непрерывного линейного вертикального градиента плотности (рис. 2.2) состояла из градиентной градуированной колонки, помещенной в термостатируемую камеру, перистальтического насоса, специального смесителя для создания потока жидкости с непрерывно увеличивающейся плотностью, осветительной системы и собирающей сетки из мельничного сита для извлечения животных с приспособлением для ее спуска и подъема. Конструкции подобного рода применяются для определения средней плотности икры у рыб (Coombs, 1981).

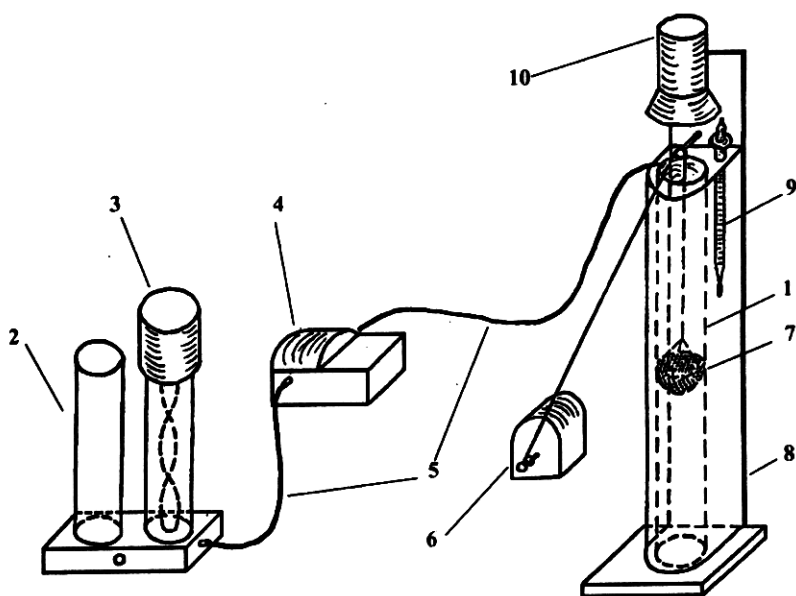


Рис. 2.2. Установка для создания вертикального градиента плотности: 1 — градиентная колонка; 2 — цилиндры смесителя; 3 — мотор-мешалка; 4 — перистальтический насос; 5 — тонкий подающий шланг; 6 — подъемное устройство; 7 — сетчатая “корзинка” очищающего устройства; 8 — термостатируемая камера; 9 — терморегулирующее устройство; 10 — осветитель.

При постановке опытов в каждый отсек 1-й галоградиентной установки объемом 0,6 л помещали по 5—6 особей одного вида. Регистрацию количества животных, имевших возможность свободно перемещаться из отсека в отсек, проводили в течение 1—2 часов через каждые 10—15 минут.

Процедура подготовки 2-й градиентной установки к опытам заключалась в следующем. Готовили два раствора морской воды разной плотности, соответствующей требуемым крайним значениям солености в градиенте. Равные объемы растворов наливали в два сообщающихся цилиндра-смесителя. Раствор с меньшей плотностью наливали в цилиндр с мешалкой при закрытом клапане, соединяющим цилиндры. Конец тонкого шланга от смесителя и перистальтического насоса помещали на дно градиентной колонки. Далее включали мотор-мешалку смесителя и открывали клапан. Наполнение начиналось включением перистальтического насоса. После заполнения шланг удаляли. Градиент калибровали с помощью самодельных ареометров с известной плотностью. Опущенные (с помощью сетки) на дно установки, ареометры занимают в градиенте позиции, соответствующие своей плотности и маркируют, таким образом, слои воды с разной плотностью. Для предотвращения температурных

флуктуаций и конвекционного перемешивания в термостатирующей камере поддерживали постоянную температуру с точностью 0,5 °С.

Одиночных особей или их группу помещали в верхний слой воды градиентной установки. Далее, каждые 5 минут в течение 1,5—2 часов проводили регистрацию двигательной активности и вертикального распределения у всех или у случайно выбранных особей.

Помимо градиентной установки, локомоторную активность изучали также в аквариумах с постоянной соленостью той или иной величины: 30, 33, 36, 39, 42, 45 ‰ — для средиземноморских видов копепод и 14, 16, 18, 20, 22, 24 ‰ — для черноморских видов. Воду необходимой солености готовили методом разбавления концентрата морской воды пресной, следуя рекомендациям Б. З. Кауфмана (1987). В качестве концентрата использовали раствор стандартной морской соли с общим содержанием солей 245 г·л⁻¹.

4. Установка для исследования фототаксиса представляла собой прямоугольный аквариум (60×10×10 см), стенки которого закрыты светонепроницаемым чехлом за исключением круглого окна в торцевой части сосуда. Использовали освещение лампой накаливания 100 вт (осветитель ОИ-24).

Помимо визуальных наблюдений в экспериментальных условиях, широко используются прямые визуальные наблюдения за поведением особей (на уровне их популяций) *in situ*. Чаще всего, это связано с изучением особенностей формирования их микроскоплений и слоев. Для этих целей применяют как легководолазное снаряжение (Emery, 1968), так и тяжелые скафандры (Alldredge et. al., 1984) и подводные обитаемые аппараты (Виноградов и др., 1987).

2.4. Акустические системы

Системы типа Fish TV (McGehee, Jaffe, 1996) позволяют производить анализ трехмерных траекторий движения и положения в пространстве взвешенных в водной толще частиц по размеру соответствующих мезопланктону. 64 акустических луча системы (каждый с углом рассеивания около двух градусов) имеют частоту 445 кГц. Акустические измерения сопровождаются видеосъемкой того же объема воды (около 4 кубических метров). Датчики установлены на платформе в прибрежной зоне и заглублены на 37 м. В одноминутной последовательности непрерывной регистрации, состоящей из 60 изображений, можно видеть траектории сотен частиц в течение от 2 до 13 секунд. Система позволяет наблюдать процесс формирования агрегаций частиц, а также рассчитывать скорости их движения и угловые скорости поворотов. Данные видеосъемки позволяют ориентировочно судить о том, какие организмы (копеподы, амфиподы, хетогнаты и т. д.) находятся в поле регистрации акустической системы.

2.5. Методологические проблемы экспериментов

Исследователь поведения копепод в экспериментальных условиях сталкивается с рядом разноплановых методологических проблем, которые важно учитывать при интерпретации полученных оценок поведения. Материалы, изложенные в главах 5, 6 и 8, показывают значительную вариабельность поведения в связи с абиотическими и биотическими факторами среды, указывая, как следствие, на необходимость тщательного контроля условий экспериментов. Помимо этого оказывается, что сами размеры экспериментальных аквариумов могут влиять на интенсивность двигательной активности и метаболизма особей (Павлова, 1987).

Определенная проблема возникает и в плане критериев выбора самих планктонных популяций. Как оказывается, популяции копепод, воспроизводимые в условиях аквакультур, могут иметь различия в продукционных и поведенческих характеристиках, по сравнению с таковыми у особей, отловленных *in situ*. Например, в серии экспериментов с самками *Acartia tonsa*, отловленными в прибрежных водах, и самками из популяции, поддерживаемой в лаборатории в течение 12 лет, мы исследовали локомоторную активность, суточную скорость продуцирования яиц и локомоторную активность особей при вхождении их в тонкие слои пищи (Tiselius et al., 1995). Особи, выращенные в лаборатории, демонстрировали слабо выраженную тенденцию агрегирования в слоях пищи (плотные слои фитопланктонных водорослей *Thalassiosira weissflogii*, созданные в аквариумах) и продуцировали за сутки больше яиц по сравнению с особями, отловленными *in situ*. В условиях контроля (содержание при отсутствии слоев пищи), особи, отловленные *in situ*, демонстрировали вдвое большую локомоторную активность по сравнению с особями, выращенными в лаборатории.

3.1. Организация локомоторной активности

Скачкообразное движение. Одни из первых описаний скачкообразного движения копепод были сделаны К. Паркером (Parker, 1902), который попытался выделить основные образующие его элементы, ампутируя те или иные конечности особей. Ампутация абдомена лишала особей возможности к скачкообразному движению, что доказывало, по мнению автора, формирование скачков за счет ударов абдомена.

Дальнейшие работы показали, что структура организации скачкообразного движения значительно сложнее и варьирует у разных видов. У морского *Calanus finmarchicus* и пресноводного *Diaptomus gracilis* основной образующий элемент скачка — весельные движения плавательных ног, которые включаются в работу последовательно, начиная с 5 пары (Cannon, 1928; Storch, 1929). В зависимости от видовой принадлежности, скачкообразное движение может формироваться одновременно несколькими рабочими органами: абдоменом и плавательными ногами (Петипа, 1959, 1967), абдоменом и первыми антеннами (Монаков, 1975).

Скоростная киносъемка ЭДА, формирующих скачок, показывает, что движение по типу "больших скачков" состоит из "почти непрерывных серий комплексных актов гребли (активная фаза), чередующихся с периодами покоя. Каждый комплексный акт гребли состоит из следующих друг за другом или одновременных гребков-ударов грудными ногами и абдоменом и движения по инерции. В каждом акте гребли могут участвовать все или три—четыре пары грудных ног" (Петипа, 1981, с. 190).

Механизм скачкообразного движения можно представить схемой (рис. 3.1), в которой показаны образующие скачок ЭДА и последовательность их выполнения. Количественные характеристики ЭДА и этапов скачкообразного движения приведены в таблице 3.1. Характерно, что наибольшую вариабельность имеют ЭДА, выполняемые наиболее быстро. Вероятно, такие ЭДА наиболее сильно влияют на изменчивость характеристик отдельных скачков и скачкообразного движения в целом. Интенсивность ударов плавательных ног в собственно скачке постепенно падает (Петипа, 1981). Как следствие, изменяется и мгновенная скорость движения в момент удара каждой пары. Поскольку эти изменения периодичны, то при выполнении серии скачков динамика скорости движения имеет синусоидальный характер.

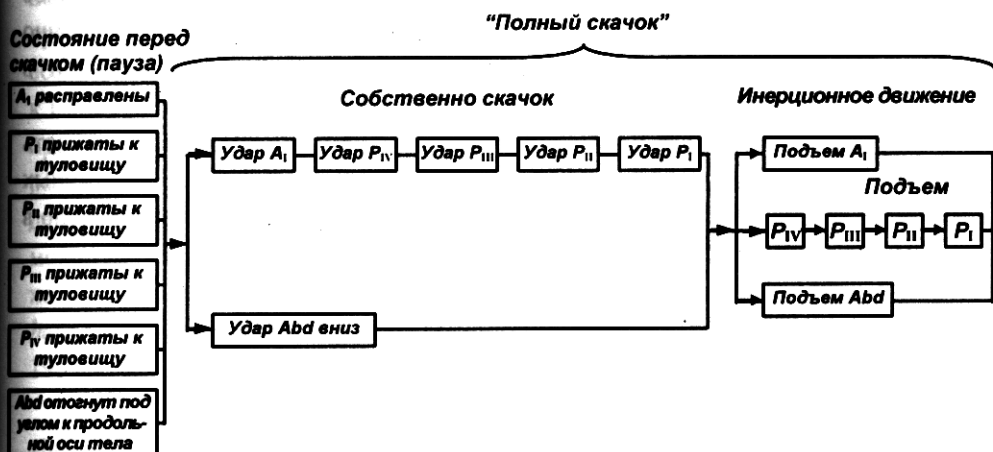


Рис. 3.1. Схема последовательности элементарных двигательных актов в локомоторной активности копепоид при скачкообразном движении. Составлена по данным Т. С. Петипа (1981)

Таблица 3.1

Количественные характеристики скачкообразного движения копепоид (V копепоидитные стадии; по: Петипа, 1981)

Характеристики	Среднее значение	Коэффициент вариации, %
<i>Временные</i>		
Продолжительность «полного скачка», <i>мс</i>	30	30
Продолжительность собственно скачка, <i>мс</i>	14	33
Продолжительность удара A_1 , <i>мс</i>	20	34
Продолжительность удара ног, <i>мс</i>	4	54
Продолжительность удара ног и брюшка, <i>мс</i>	14	33
Продолжительность инерционного движения, <i>мс</i>	15	45
Продолжительность подъема ног, <i>мс</i>	10	67
Продолжительность подъема A_1 , <i>мс</i>	67	27
Продолжительность остановки (паузы), <i>мс</i>	520	36
<i>Пространственные</i>		
Длина «полного» скачка, <i>см</i>	1,4	45
Длина собственно скачка, <i>см</i>	0,88	21
Длина инерционного движения, <i>см</i>	0,52	—
<i>Производные</i>		
Скорость в «полном» скачке, $см \cdot с^{-1}$	47,2	43
Скорость в собственно скачке, $см \cdot с^{-1}$	62,5	35
Скорость инерционного движения, $см \cdot с^{-1}$	34,7	—
Средняя скорость движения с учетом остановок, $см \cdot с^{-1}$	6,9	30

У некоторых видов скачки "малой" и "большой" длины имеют разное предназначение. Последние, например, выполняются преимущественно при избегании неблагоприятных воздействий (реакции избегания) и в процессе суточных вертикальных миграций.

Судя по распределению длин скачков у некоторых видов, плотность их распределения близка к линейной или экспоненциальной при различных режимах содержания особей (рис. 3.2). Это означает, что основную долю в скачкообразном движении составляют скачки минимальной длины.

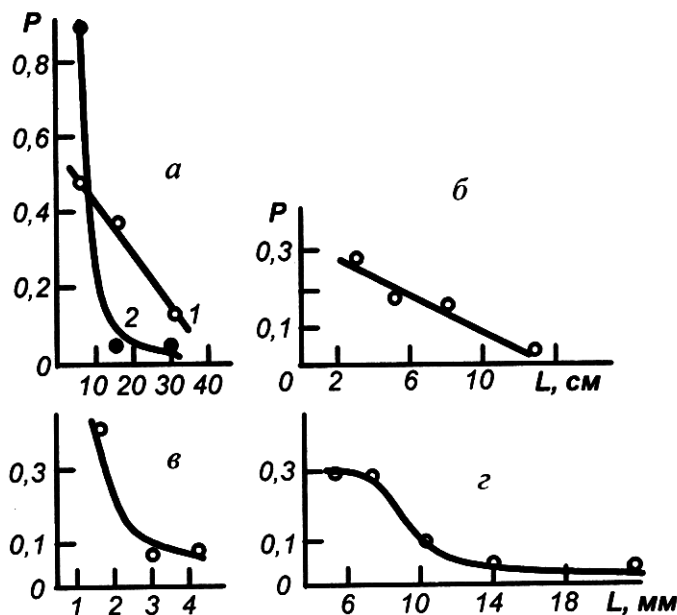


Рис. 3.2. Функции плотности распределения длин скачков у некоторых видов копепоид: а: *Pleuromamma abdominalis* (1) и *Euchirella rostrata* (2) в среде без пищи; б: *Calanus helgolandicus* в среде без пищи (Павлова, Царева, 1975); в: *Candacia* sp. в среде без пищи; г: *Pleuromamma abdominalis* при концентрации растительной пищи $1,5 \text{ мг/л}$. P — плотность распределения, L — длина скачка, мм

Хотя доля скачков максимальной длины мала, они важны в оборонительном поведении особей. Продолжительность единичных скачков типа реакций избегания составляет 3—20 мс (Петипа, 1981; Strickler, 1975, 1977). Как правило, они выполняются серией. При этом траектории движения имеют форму многократно повторяемой петли. Например, у *Rhincalanus* sp. среднее количество петель — три при их диаметре около 5 мм. У других видов (*Euchaeta marina*, *Acartia clausi*) траектории имеют вид сложных ломанных кривых.

Возможность высокоскоростного движения по типу реакций избегания ограничена. Простые опыты показывают, что если преследовать движущегося рачка кончиком препаровальной иглы или пипеткой, то

после выполнения им серии реакций избегания дальнейшее движение прекращается и следует длительная пауза, в течение которой тактильные воздействия не вызывают реакций избегания. Однако, вскоре способность к их выполнению восстанавливается. Вероятно, лимитирующим фактором продолжительного движения по типу реакций избегания является большой расход энергии, т. к. известно, что при максимальных скоростях движения, демонстрируемых при реакциях избегания, расход энергии на движение может в 400 раз превышать ее среднюю величину (Strickler, 1977, 1982), хотя другие экспериментальные исследования на примере *Calanus helgolandicus* не подтверждают столь значительных различий (Светличный, 1989; Светличный, Уманская, 1991).

Максимальные (по определению цитируемых авторов) скорости скачкообразного движения некоторых видов приведены в таблице 3.2. Диапазон варьирования этих величин составляет около трех порядков. Такие различия можно объяснить, главным образом, тем, что в одних случаях исследователи экспериментально оценивали истинные скорости движения по типу реакций избегания, в других — приводили максимальные из измеренных величин, или их расчетные значения.

Т а б л и ц а 3.2

Максимальные скорости скачкообразного движения копепод

Вид	Длина тела, мм	Скорость, мм·с ⁻¹	Примечания	Литературный источник
<i>Euchaeta marina</i> (5 cop.)	2,5	30—66	<i>in situ</i> , миграции	Павлова и др., 1977
<i>Calanus helgolandicus</i>	3,2	154	эксперимент	Павлова, Царева, 1975
<i>Calanus helgolandicus</i>	3,2	1250	<i>in situ</i> , миграции	Петипа, 1981
<i>Calanus helgolandicus</i>	3,2	300—400	эксперимент	Светличный, 1987
<i>Calanus finmarchicus</i>	3,2	30	<i>in situ</i> , миграции	Hardy, Bainbridge, 1954
<i>Labidocera trispinosa</i>	2,6	20—90	эксперимент	Vlymen, 1970
<i>Metridia pacifica</i>	3,1	8,3—25	эксперимент	Enright, 1977a, b
<i>Euchaeta marina</i>	2,2	22,2	эксперимент	Заикин, Рудяков, 1976
<i>Euchirella rostrata</i>	2,6	174	эксперимент	Заикин, Рудяков, 1976
<i>Pleuromamma xiphius</i>	3,0	155,2	эксперимент	Заикин, Рудяков, 1976
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	3,0	27,8	эксперимент	Enright, 1977a, b
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	1,2	до 107	эксперимент	Шулейкин и др., 1939
<i>Cyclops strennus</i>	—	3,1	<i>in situ</i>	Worthington, 1931
<i>Cyclops scutifer</i>	—	300—500	эксперимент	Strickler, 1975
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	—	1,4	эксперимент	Strickler, 1975
<i>Diaptomus kenai</i>	—	до 1470	эксперимент	Swift, Fedorenko, 1973

Существенно также, что скорости движения большими скачками могут зависеть от направления: у *Rhincalanus nasutus*, *Euchaeta marina* они выше в горизонтальной плоскости, чем в вертикальной (Павлова, 1981). Сама же ориентация скачков в пространстве может носить как случайный, так и направленный характер. Последний особенно четко выражен у представителей родов: *Calanus*, *Labidocera*, *Temora*, движения которых при меняющейся суточной освещенности имеют направленный характер (Hardy, Bainbridge, 1954).

Скольжение. Основной образующий элемент скольжения — вращение вторых антенн. Сопутствующими элементами могут быть вращения мандибулярных щупиков, дистальных частей первых максилл и максиллипод (Lowndes, 1935; Петипа, 1959, 1967; Gauld, 1964; Монаков, 1975).

Частота вращения вторых антенн у некоторых видов рода *Calanus* достигает 600—1600 оборотов в минуту, у пресноводных видов — до 2700 оборотов в минуту (Яшнов, 1969). Очевидно, что в локомоторных актах такого типа, где хорошо выражен основной образующий элемент, можно ожидать взаимосвязей между интенсивностью выполнения этого ЭДА и количественными характеристиками ПА, который он формирует. Действительно, у ряда исследованных в этом плане видов скорость скольжения есть линейная функция частоты вращения конечностей (Заикин, Рудяков, 1976).

Сопоставление частотных характеристик движущихся конечностей копепоид показывает, что для большинства изученных видов они укладываются в относительно узкий диапазон (табл. 3.3).

Таблица 3.3

Частотные характеристики движущихся конечностей копепоид

Вид	Частота движения конечностей, Гц	Литературный источник
<i>Centropages typicus</i>	36,5	Poulet, Gill, 1988
<i>Centropages typicus</i>	27,3	Newbury, 1972
<i>Centropages sp.</i>	51	Koehl, Strickler, 1981
<i>Drepanopus pectinatus</i>	20,5-27,5	Poulet, Gill, 1988
<i>Calanus finmarchicus</i>	10—20	Koehl, Strickler, 1981
<i>Calanus helgolandicus</i>	27,4	Poulet, Gill, 1988
<i>Calanus helgolandicus</i>	12—50	Светличный, Яркина, 1989
<i>Anomalocera patersoni</i>	~16,7	Koehl, Strickler, 1981
<i>Temora longicornis</i>	23,5—27,5	Yule, Crisp, 1983
<i>Temora longicornis</i>	25—28,1	Koehl, Strickler, 1981
<i>Temora longicornis</i>	21	Poulet, Gill, 1988
<i>Temora longicornis</i>	35	Koehl, Strickler, 1981
<i>Eurytemora velox</i>	~45	Koehl, Strickler, 1981
<i>Candacia sp.</i>	12—20	Заикин, Рудяков, 1976
<i>Eucalanus pileatus</i>	19—24	Koehl, Strickler, 1981
<i>Eucalanus pileatus</i>	25,1	Paffenhofer, Lewis, 1990
<i>Acartia clausi</i>	60	Rosenberg, 1980
<i>Paracalanus parvus</i>	83	Price et al., 1983

В то же время, недавние детальные исследования факторов, влияющих на частотные характеристики движущихся конечностей, показали, что в зависимости от конкретных экологических ситуаций эти частоты могут изменяться на два порядка (1—100 Гц; Poulet, Gill, 1988).

У видов, аналогичных по внешнему строению с *Calanus helgolandicus*, скорость скольжения зависит от линейных размеров особей. Эта зависимость имеет степенной характер (Степанов, Светличный, 1981):

$$V = 8 L^{0.63},$$

где L — длина тела. У других видов проследить подобной тенденции не удается (табл. 3.4). Скорость скольжения и частота появления единичных актов значительно варьируют, и коэффициенты вариации превышают 100%.

Анализ инфраструктуры такой вариабельности показывает, что плотность распределения продолжительности единичных актов скольжения характеризуется особенно быстрым убыванием в области малых значений (рис. 3.3). Это означает, что в репертуаре локомоторной активности разных видов скольжения минимальной продолжительности встречаются наиболее часто.

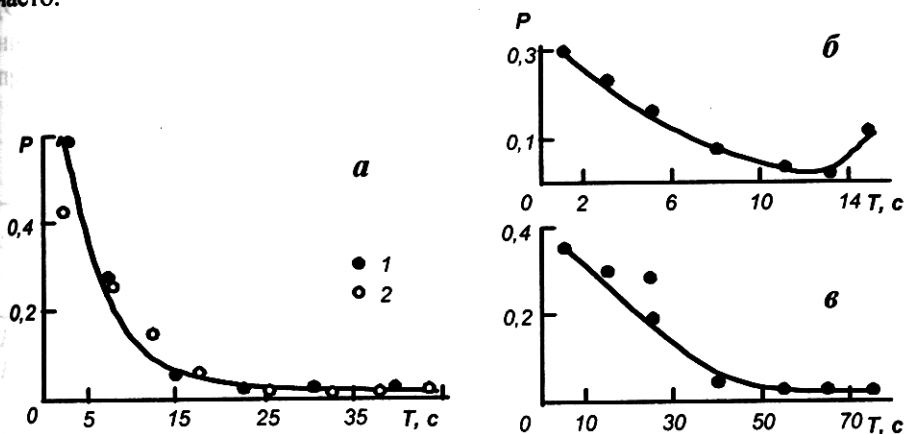


Рис. 3.3. Функции плотности распределения продолжительности единичных актов скольжения у самок некоторых видов копепоид: *Pleuromamma abdominalis* в среде без пищи (а); *Euchaeta marina* при концентрации растительной пищи $1,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ (б) и в среде без пищи (в); P — плотность распределения; T — продолжительность единичных актов, с

Активное парение. В движении планктонных копепоид весьма часты случаи, когда скорость скольжения становится настолько мала, что поступательное движение прекращается, и движения рабочих органов лишь компенсируют действие сил тяготения — особи как бы парят в толще, оставаясь на одном месте. Это состояние мы назвали активным парением. Целесообразность такого выделения очевидна, т. к. этот ПА нельзя включать ни в характеристику скольжения (отсутствует поступательное перемещение в среде), ни в пассивную фазу (присутствуют движения рабочих органов — расходуется энергия).

Т а б л и ц а 3.4

Характеристики скольжения у некоторых видов копепод в среде без пищи.

Вид	Длина тела, мм	Скорость скольжения, см/с	Длина одного скольжения, см	Частота скольжения, мин. ⁻¹	Продолжитель- ность одного скольжения, с	Литературный источник
<i>Centropages typicus</i>	1,3	—	—	—	$\frac{0,2}{10}$	Cowles, Strickler, 1983
<i>Euchirella bella</i>	4,0	—	—	$\frac{1}{100}$	$\frac{2}{100}$	Наши данные
<i>Euchaeta marina</i>	3,5	0,5	$\frac{3}{30}$	$\frac{3}{83}$	$\frac{6}{44}$	" "
<i>Scolecithrix danae</i>	2,2	0,4	$\frac{38}{31}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{103}{—}$	" "
<i>Rhincalanus sp.</i>	3,5	0,6	$\frac{0,4}{0,04}$	$\frac{5}{68}$	$\frac{0,7}{4}$	" "
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	2,0	0,5	—	$\frac{3}{14}$	$\frac{8}{27}$	" "
<i>Sapphirina sp.</i>	2,3	0,7	$\frac{2}{20}$	$\frac{12}{15}$	$\frac{3}{56}$	" "
<i>Acartia clausi</i>	1,2	0,7	—	—	$\frac{2-3}{—}$	Петипа, 1967
<i>Calanus helgolandicus</i>	3,2	1,5	$\frac{3}{65}$	—	$\frac{2}{40}$	Павлова, Царева, 1975
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	1,2	1,4	$\frac{3}{64}$	—	2,2	Ковалева, 1983

Примечание: здесь и в таблице 3.5: в числителе — среднее значение параметра, в знаменателе — коэффициент вариации, %.

В то же время, активное парение легко принять за состояние паузы, т. к. особи могут восприниматься наблюдателем как совершенно пассивные. Поэтому регистрации количественных характеристик локомоторной активности должно предшествовать ее тщательное исследование с помощью микроскопа, киносъемки и других доступных методов.

Доля времени, затрачиваемого на активное парение, у некоторых видов может значительно превышать долю времени, затрачиваемого на скольжение (Пионтковский, 1977в, 1981). Еще большее снижение интенсивности движений рабочих органов может приводить к состоянию погружения особей, которое, однако, еще не является "истинной" паузой.

Пауза. Совокупность пауз формирует пассивную фазу как в локомоторной, так и манипуляторной активности особей. В состоянии паузы полностью отсутствуют какие-либо ЭДА. При этом особи, имеющие отрицательную плавучесть, пассивно погружаются. Скорость погружения копепоид в состоянии паузы зависит от удельной массы их тела, что, в свою очередь, связано с особенностями жиронакопления, характером ориентации тела в пространстве, его гидродинамическими характеристиками (Степанов, Светличный, 1981). Характерные величины скоростей опускания особей различных видов представлены в таблице 3.5, дающей общие представления о порядках варьирования этой величины.

Таблица 3.5

Скорость погружения у некоторых видов копепоид в состоянии паузы.

Вид	Длина цефалоторакса, мм	Скорость погружения, мм·с ⁻¹	Литературный источник
<i>Paracalanus parvus</i>	0,67	0,6	Tiselius, Jonnson, 1990
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	0,92	1,1	" "
<i>Temora longicornis</i>	0,97	2,5	" "
<i>Centropages typicus</i>	1,27	1,0	" "
<i>Centropages hamatus</i>	1,03	1,4	" "
<i>Acartia clausi</i>	0,9	0,3	" "
<i>Neocalanus cristatus</i>	7,0	0,6	Landry, Fagernes, 1988
<i>Calanus pacificus</i>	2,3	2,6	" "
<i>Corycaeus anglicus</i>	0,5	1,2	" "

Средняя продолжительность и частота появления пауз в локомоторной активности разных видов значительно варьируют (табл. 3.6). Инфраструктура формирования этой вариабельности становится более понятной при анализе функций плотности распределения (рис. 3.4). У одних видов (*Acartia clausi*, *Pleuromamma abdominalis*) распределение продолжительности пауз близко к экспоненциальному. Это означает, что наиболее часты паузы наименьшей продолжительности. Отсюда вариабельность сравнительно невелика. У других видов (*Euchaeta marina*) плотность частоты встречаемости пауз распределена более равномерно во всем диапазоне, поэтому вариабельность больше.

Характеристики пауз у некоторых видов копепод

Вид	Частота пауз, мин. ⁻¹	Продолжительность пауз, с	Литературный источник
<i>Euchaeta marina</i>	$\frac{3}{48}$	$\frac{6}{21}$	Наши данные
<i>Euchirella bella</i>	$\frac{3}{80}$	$\frac{35}{—}$	" "
<i>Candacia</i> sp.	$\frac{50}{—}$	$\frac{1}{—}$	" "
<i>Rhincalanus</i> sp.	$\frac{4}{18}$	$\frac{9}{—}$	" "
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	$\frac{2}{19}$	$\frac{4}{33}$	" "
<i>Acartia clausi</i>	$\frac{15}{10}$	$\frac{2}{30}$	" "
<i>Oithona minuta</i>	—	$\frac{67}{84}$	" "
<i>Sapphirina</i> sp.	$\frac{12}{—}$	$\frac{3}{—}$	" "
<i>Calanus helgolandicus</i>	—	$\frac{5}{43}$	Павлова, Царева, 1975
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	—	$\frac{4}{25}$	Ковалева, 1983
<i>Centropages typicus</i>	—	$\frac{0,15}{7,5}$	Cowles, Strickler, 1983

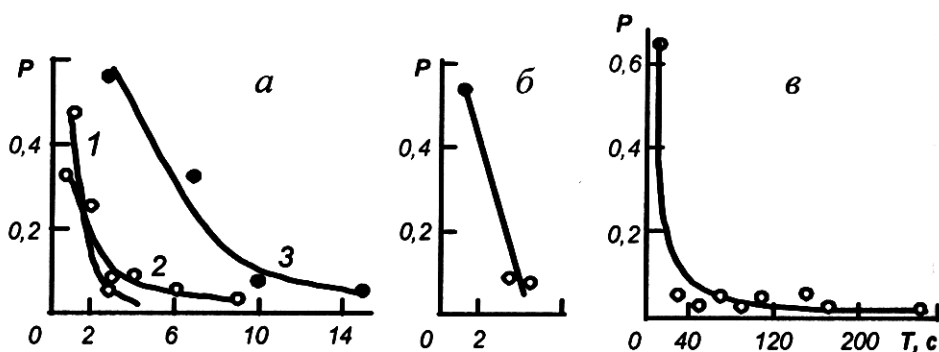


Рис. 3.4. Функции плотности распределения продолжительности пауз у самок некоторых видов копепод при кратковременном содержании особей в среде без пищи: а: *Acartia clausi* (1); *Pleuromamma abdominalis* (2); *Euchaeta marina* (3); б: *Acartia clausi*; в: *Oithona* sp.; P — плотность распределения; T — продолжительность единичных актов, с.

Большая вариабельность косвенно указывает на то, что паузы различной продолжительности, объединенные наблюдателем в одну выборку, на самом деле могут различаться функционально. Это показали эксперименты с *Oithona minuta* (Пионтковский, 1977б). В поведении этих рачков хорошо различимы реакции избегания: длинные скачки, проявляемые при сближении особей, после которых обычно следует пауза. При отсутствии взаимодействия средняя продолжительность пауз равна 9,7 с при коэффициенте вариации 36 %. Продолжительность пауз, следующих после реакций избегания, в 1,5—2 раза больше и составляет 15—23 с при коэффициенте вариации 7—8 %. Другой, не менее важной причиной вариабельности может быть ошибочное причисление к состоянию паузы ситуаций, когда интенсивность движения рабочих органов предельно мала и по этой причине плохо различима наблюдателем.

3.2. Организация манипуляторной активности

Пищевое поведение. Наиболее изучена манипуляторная активность копепод при пищевом поведении. Многочисленные описания ЭДА, выполняемых ротовыми конечностями при захвате и поедании пищевых объектов, можно попытаться представить "осредненной схемой" процесса (рис. 3.5).

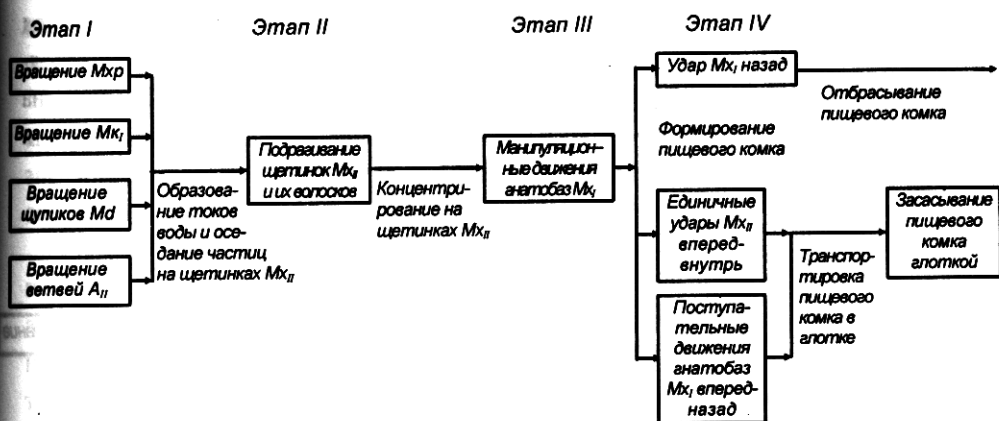


Рис. 3.5. Манипуляторная активность копепод при питании фитопланктонными водорослями. Составлена по данным визуальных наблюдений Н. В. Вышкварцевой (1977), А. В. Монакова (1975), Т. С. Петипа (1959, 1967), D. T. Gauld (1964).

Данные, положенные в основу схемы, были получены при визуальных наблюдениях. Такие представления о механизме потребления пищи копеподами являлись общепринятыми более 50 лет. Широкое внедрение метода скоростной киносъемки привело к существенному пересмотру

представлений (Alcaraz et al., 1980; Koehl, Strickler, 1981). Оказалось, что при пищевом поведении ЭДА манипуляторной активности создает впереди работающих ротовых конечностей смещающийся в двух плоскостях поток (Strickler, 1982). Траектории частиц, попавших в этот поток, фактически предопределены характером работы конечностей. Последний строится так, чтобы ориентировать поток оптимально по отношению к максиллам, что контролируется за счет дистантного восприятия метаболических следов фитопланктонных водорослей (Koehl, Strickler, 1981; Strickler, 1982).

Конечности копепод работают в диапазоне малых чисел Рейнольдса (0,01—0,001). В силу этого потоки, создаваемые движениями конечностей, фактически ламинарны. Между щетинками и клеткой водоросли всегда существует слой воды, препятствующий их соприкосновению. Расчеты и киносъемки также показали, что особи не могут пропустить через вторые максиллы тот объем воды, который они облавливают при условии непрерывности этого процесса. На самом деле, движения максилл дискретны, и при каждом захватывающем движении "вырезается" определенная порция воды с пищевыми частицами. При закрывании вторых максилл вода выдавливается через щетинки и отбрасывается назад движениями первых максилл. Таким образом, захватываются не отдельные пищевые частицы, а порции воды, их содержащие. На кинограммах хорошо видно, как клетки водорослей вблизи движущихся ротовых конечностей совершают аналогичные колебательные движения, что и должно происходить при малых числах Рейнольдса. Эти воззрения на манипуляторную активность копепод при питании водорослями мы попытались представить в виде "осредненной схемы" (рис. 3.6). В ней особое внимание следует обратить на последние этапы: пищевые частицы не засасываются, а направляются к ротовому отверстию движениями эндитов первых максилл.

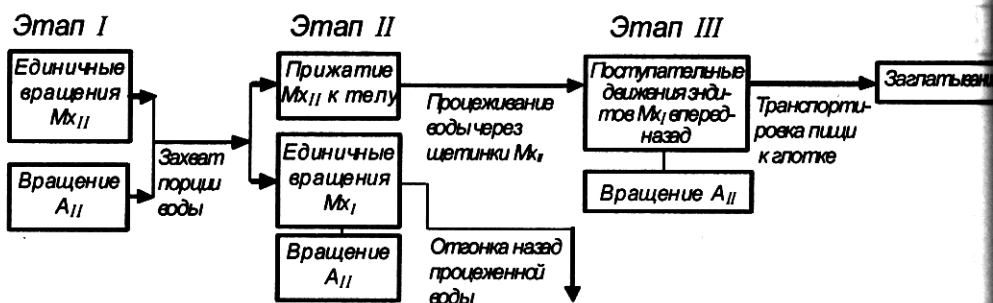


Рис. 3.6. Манипуляторная активность копепод при питании фитопланктонными водорослями. Составлена по данным скоростной киносъемки (Koehl, Strickler, 1981)

При потреблении мелких водорослей часто наблюдается особый вид манипуляторной активности, представляющий собой чистку конечностей: щетинки вторых максилл "протаскиваются" через эндиты первых максилл, что препятствует засорению щетинок. У *Eucalanus pileatus* такая чистка занимает 62 мс и повторяется несколько раз (Price et al., 1983). У других видов чистке подвергаются также антенны: у *Acartia clausi* чистка представляет собой протаскивание первых антенн между ротовыми конечностями (Rosenberg, 1980; наши наблюдения).

Количественные характеристики манипуляторной активности чрезвычайно изменчивы. Данные, приведенные в таблице 3.7, позволяют оценить диапазон изменчивости у разных видов в различных экологических ситуациях. Очевидно, например, что затраты времени на манипуляции с пищевыми объектами растительного и животного происхождения различаются на несколько порядков.

Манипуляторная активность также существенно зависит от концентрации пищевых объектов в среде. Продолжительность движения ротовых конечностей у *Acartia tonsa* при малых концентрациях пищи (простейшие, $11 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$) составляет 5—10 % от времени наблюдений, но увеличивается вдвое при увеличении концентрации пищи на порядок (Jonsson, Tiselius, 1990). Изменяется и способ захвата пищевых объектов: от одиночных выборочных поимок особи переходят к захвату порций воды, содержащих пищевые объекты. При этом возникают потоки, несущие эти объекты, и направленные вентрально. Вне зоны захвата скорость в таком потоке составляет около $4 \text{ мм} \cdot \text{с}^{-1}$ и увеличивается вдвое в зоне захвата.

Следует отметить, что время, расходуемое на манипуляторную активность при пищевом поведении у представителей рода *Acartia*, значительно меньше такового у других видов копепод, для которых оно составляет не менее 50 % продолжительности активной фазы (Gill, 1987).

У рачков рода *Paracalanus* на манипуляторную активность при потреблении мелкого фитопланктона расходуется более 80% времени активной фазы (Paffenhofer, Stearns, 1988). У некоторых видов отмечается некоторая инерционность манипуляторной активности, заключающаяся в том, что движения ротовых конечностей, участвующих в поедании пищи, продолжают некоторое время и после поедания (Jonsson, Tiselius, 1990). Эта инерционность тем больше, чем больше размер пищевого объекта и время его поедания.

В заключении следует отметить, что наряду с указанными, существуют и другие способы питания, а следовательно, — и манипуляторной активности. В частности — высасывание жертв хищниками, описанные для циклопов (Мешкова, 1953; Fryer, 1957; Монаков, 1975).

Таблица 3.7

Количественные характеристики манипуляторной активности при питании копепод

Потребитель	Пищевой объект	Продолжительность поедания одного пищевого объекта	Литературный источник
<i>Eucalanus pileatus</i>	<i>Prorocentrum micans</i>	36—68 мс	Paffenhofer et al., 1982
	<i>Thalassiosira fluviatilis</i>	10—74 мс	" "
	<i>Rhizosolenia indica</i>	162—678 мс	" "
<i>Acartia clausi</i>	<i>Gyrodinium fissum</i>	0,8 с	Пионтковский, Петипа, 1976
<i>Rhincalanus nasutus</i>	смесь <i>Bidulfia</i> ,		
	<i>Ditylum brightzellii</i> ,		
	<i>Peridinium trochoideum</i>	0,5 с	Пионтковский, 1985
<i>Euchaeta marina</i>	смесь <i>Temora</i> и <i>Oithona</i>	1—20 мин.	Петипа, 1977
<i>Acartia clausi</i>	<i>Oithona minuta</i>	1—20 мин.	Пионтковский, 1985
<i>Macrocylops albidus</i>	<i>Oligochaeta</i>	3—5 мин.	Fryer, 1957
	личинки Chyronomidae	> 30 мин.	" "
<i>Labidocera jollae</i>	личинки рыб	6—20 мин.	Lillelund, Lasker, 1971
<i>Anomalocera ornata</i>	личинки рыб	2—4 мин.	Turner et al., 1985
<i>Centropages typicus</i>	личинки рыб	~3 мин.	" "

Репродуктивное поведение. Поисковая фаза репродуктивного поведения завершается копуляцией самцов и самок. Еще на этапе поискового поведения у самцов появляются ПА и их последовательности, не встречающиеся в других ситуациях. Например, у самцов *Eurytemora affinis* они представляют собой быстрые сопряженные повороты, отмечающие начало цикла репродуктивного поведения (Katona, 1973).

Манипуляторная активность особей при копуляции складывается из последовательности ПА от момента захвата самцом самки до расхождения особей после прикрепления сперматофора. В обобщенном виде, такую последовательность можно представить схемой (рис. 3.7).

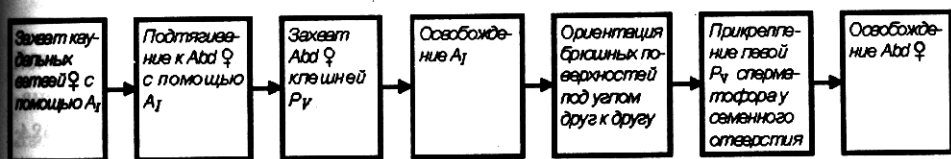


Рис. 3.7. Манипуляторная активность самцов при спаривании. Составлена по данным Blades, 1977; Katona, 1973, 1975

При захвате каудальных ветвей самки часты случаи, когда самец захватывает вторые антенны или плавательные ноги. Продолжительность акта захвата сильно варьирует: от 30 секунд до 1 часа (Katona, 1975). Д. Голд (Gauld, 1957) наблюдал пару *Eurytemora velox*, сохранявшую это положение в течение двух дней. Одной из причин столь варьирующей продолжительности фазы манипуляторной активности может быть зависимость продолжительности копуляции от степени "готовности" сперматофора (Blades, 1977). Продолжительность промежуточных ПА, указанных на схеме, исчисляется секундами и менее, а продолжительность двух предпоследних — минутами (Katona, 1975).

Самцы харпактицид после копуляции и переноса сперматофора могут оставаться прикрепленными к телу самок и транспортироваться в таком состоянии в течение продолжительного времени (Dürbaum, 1995).

3.3. Количественные соотношения в двигательной активности

Соотношение продолжительности активной и пассивной фаз

Характер соотношения активной и пассивной фаз в двигательной активности имеет важное экологическое значение, определяя, в частности, возможность детекции жертв хищникам. Зоопланктонным хищникам легче обнаружить копепод с высокой двигательной активностью (Buskey et al., 1993, Titelman, 2001). Имеет значение и характер движения жертв. Особи, перемещающиеся по типу скачок—пауза, имеют на порядок большую вероятность быть обнаруженными хищником, чем двигающиеся плавным скольжением особи (Titelman, Kiørboe, 2003).

Исследования соотношения продолжительности активной и пассивной фаз представляют определенный интерес в плане взаимосвязи с интенсивностью энергетического обмена у особей (см., например, Кляшторин, 1984; Петипа, 1984; Светличный, 1987, 1989; Alcaraz, Strickler, 1988). Общие тенденции соотношения активной и пассивной фаз двигательной активности некоторых изученных нами видов представлены на рисунке 3.8.

Регистрация параметров двигательной активности выполнена при двух режимах содержания особей: на пище и без пищи (кратковременные опыты). В качестве пищи были использованы культуры одноклеточных водорослей *Peridinium trochoideum* ($41,4 \times 27,6$ мкм) и *Gymnodinium lanksaia* ($12,2 \times 8,1$ мкм). Животной пищей служили одноразмерные *Oncaea* sp. (0,5 мм).

У большинства исследованных видов как при наличии в среде пищи, так и при ее отсутствии пассивная фаза превосходит активную. Такое соотношение особенно контрастно представлено у *Haloptilus vicinus* и *Oithona plumifera*, которых по характеру плавания можно назвать парителями. Их плавучесть близка к нулевой, поэтому при визуальных наблюдениях с помощью бинокулярного микроскопа хорошо заметно, как при полной неподвижности конечностей особи переносятся в толще воды конвективными потоками. Доминирование пассивной фазы над активной выявлено у арктических видов рода *Calanus* (*C. hyperboreus*, *C. finmarchicus*, *C. glacialis*) в диапазоне температур 0—15 °C (Hirche, 1987). Качественно сходное соотношение фаз свойственно и другим видам рода *Calanus*, обитающих в географически разных регионах. Продолжительность пассивной фазы самок черноморского *C. helgolandicus* составляет 83—87 % при содержании особей на пище (Павлова, Царева, 1977).

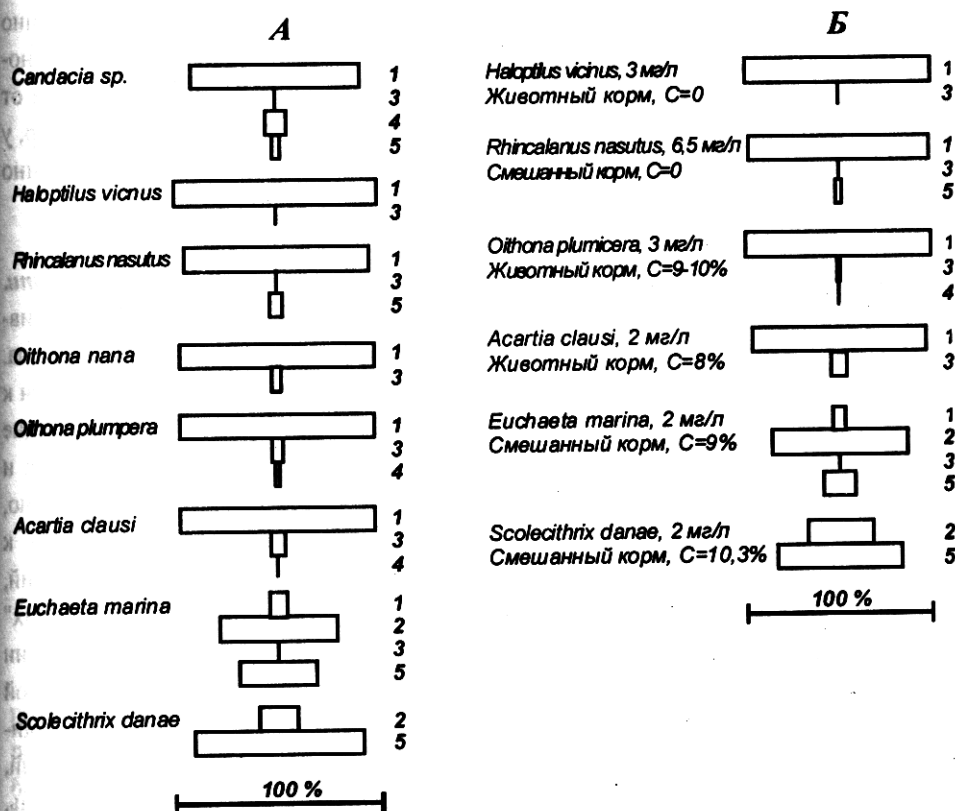


Рис. 3.8. Временная структура локомоторной активности при различных режимах содержания особей при кратковременном (несколько часов) содержании без пищи (А) и при наличии пищи (Б): 1 — пауза; 2 — активное парение; 3 — скачок; 4 — "большой" скачок (реакция избегания); 5 — собственно скольжение. Продолжительность ПА — в процентах от времени непрерывного наблюдения

У *Euchaeta marina* соотношение пассивной и активной фаз обратное: активная превосходит пассивную. Радикальным случаем доминирования активной фазы является локомоторная активность *Scolecithrix danae*. Паузы в движении наблюдаются чрезвычайно редко. Самки этого вида постоянно перемещаются плавными скольжениями по сложным траекториям. Время от времени, эти скольжения переходят в активное парение, при котором особи зависают в толще, не прерывая движений ротовых конечностей, образующих этот ПА.

Сходный характер локомоторной активности имеют самки *Metridia longa* — активные мигранты. Продолжительность активной фазы у них составляет до 98 % времени наблюдения (Hirche, 1987).

Наконец, можно отметить виды (*Paracalanus parvus*, *Centropages typicus*), у которых соотношение активной и пассивной фаз приблизительно равно.

Таким образом, условно можно выделить три группы с качественно различным соотношением пассивной и активной фаз. Однако, эти соотношения у некоторых видов могут качественно изменяться в зависимости от условий экспериментов и физиологического состояния особей (например, у голодающих животных, при использовании аквариумов, существенно различающихся по объему и т. д.) (см., например, Павлова, 1987).

Соотношение локомоторной и манипуляторной активности

Выделение в континууме поведения разных видов двигательной активности — прием чисто методологический и условность его очевидна. Например, совокупность ЭДА, образующих скольжение, следует отнести к локомоторной активности особей. Но рабочие органы, образующие скольжение, одновременно участвуют в создании токов воды, несущих и направляющих пищевые частицы к ротовому отверстию. Следовательно, действия этих рабочих органов образуют также ЭДА, относящиеся к манипуляторной активности. Понимая условность таких разграничений, следует акцентировать внимание на анализе наиболее "контрастных" свойств различных видов двигательной активности. В пищевом поведении копепод исследования соотношения локомоторной и манипуляторной активности, по сути, представляют собой оценку соотношения продолжительности активного поиска пищевых объектов и комплекса манипуляций, связанных с их поимкой и поеданием. Это соотношение, в первую очередь, зависит от способа питания и типа потребляемого корма.

При питании растительным кормом продолжительность поискового этапа на порядок и более превышает продолжительность периода поимки—манипулирования—поедания пищевого объекта. При питании животным кормом эти различия могут находиться в пределах одного порядка величин (Пионтковский, Шадрин, 1978). В ряде случаев, акты локомоторной и манипуляторной активности выполняются одновременно. При захвате и поедании животного корма особи многих видов продолжают активно перемещаться (Монаков, 1975; наши наблюдения). В таких ситуациях манипуляторная активность может существенно влиять на локомоторную. Так, на примере самок *Acartia clausi*, питающихся животным кормом (*Oithina minuta*), очевидно (табл. 3.8), что чем длительнее процесс поедания жертвы, тем меньше частоты скачков и скольжений у самок.

Данные о соотношении локомоторной и манипуляторной активности в других комплексах поведения копепод крайне малочисленны. Используя в экспериментах близкие к природным концентрации особей, С. Катона (Katona, 1973) показал, что продолжительность поиска самки может варьировать от нескольких часов до нескольких секунд, а продолжительность копуляции составляет от нескольких десятков секунд до нескольких десятков минут.

Таблица 3.8

Частотные характеристики скачков и скольжений *Acartia clausi* во время поедания жертв при различной его продолжительности.

Продолжительность поедания жертвы, мин.	Частота скольжения, мин.	Частота скачков, мин. ⁻¹
1,35	18,4	52,4
2,49	13,1	30,0
15,27	10,8	7,3
19,30	2,8	—

3.4. Двигательная активность как континуум

Локомоторная и манипуляторная активность особей в трехмерном пространстве и во времени представляет собой непрерывный континуум поведенческих актов. Выполняя те или иные ПА, особи перемещаются по более или менее сложным траекториям, парят в толще, удерживаясь в определенном слое, или погружаются, находясь в состоянии пассивной фазы. Исследовав поведение многих видов тропических и умеренных вод и принимая во внимание литературные данные, мы пришли к выводу, что при огромном видовом разнообразии планктонных Copepoda, репертуар их локомоторной активности на уровне ПА укладывается в несколько типичных схем (табл. 3.9). Разумеется, что их краткие описания, приведенные в таблице, как и схематические изображения не представляют в полной мере весь репертуар, но отражают характерные его черты.

Тактика поведения в пределах того или иного комплекса имеет устойчивые элементы (Tiselius, Jonnson, 1990). Это обстоятельство побуждает к поиску типичных качественных схем двигательной активности. Но как представить, а главное — анализировать такие схемы, "развернутые" в пространстве и во времени? В решении этой задачи можно выделить несколько этапов формализации данных наблюдений.

Первоначально континуум ПА, полученный тем или иным способом (кино-, видеосъемка, задиктовка параметров на магнитофон при визуальных наблюдениях и т. д.), удобно представить в виде этограммы (рис. 3.9). Она визуально помогает оценить особенности и характерные черты двигательной активности особей в той или иной экологической ситуации.

**Краткая качественная характеристика основных видов континуумов
двигательной активности Copepoda**

№ пп	Краткое описание схемы двигательной активности	Характерные представители	Литературный источник
1	Очень редкие скачки (единицы в минуту и менее) прерываются длительными паузами, при которых особи переносятся токами воды как пассивные частицы.	p. <i>Haloptilus</i>	Собственные наблюдения
2	Скачки (десятки в минуту) выполняются одиночными сериями и прерываются паузами, при которых особи погружаются.	p. <i>Acartia</i> , <i>Oithona</i> , <i>Corycaeus</i> , <i>Tortanus</i>	Пионтковский, 1981, 1985; Ambler, Frost, 1974; Gauld, 1966; Landry, Fagerness, 1988; Mullin, 1979; Rosenberg, 1980; Tiselius, Jonsson, 1990; Uchima, Hirano, 1988.
3	Скачки и скольжения (основной ПА перемещения в пространстве) прерываются длительными паузами, при которых особи погружаются.	p. <i>Calanus</i> , <i>Centropages</i> , <i>Pseudocalanus</i>	Собственные наблюдения; Buskey, 1984; Cowles, Strickler, 1983; Tiselius, Jonsson, 1990.
4	Скачки (основной ПА перемещения в пространстве) и скольжения прерываются редкими паузами и, в основном, переходят в состояние активного парения, при котором особи "зависают" в толще воды при непрерывно работающих конечностях.	<i>Euchaeta marina</i> ; <i>E. rimana</i>	Петипа, 1977; Пионтковский, 1978, 1985; Yen, 1985.
5	Длительные скольжения по сложным траекториям переходят в состояние активного парения. Паузы очень редки.	p. <i>Neocalanus</i> , <i>Labidocera</i> <i>trispinosa</i>	Greene, 1988; Landry, 1978; Landry, Fagerness, 1988.
6	Непрерывное скольжение по сложным траекториям. Паузы очень редки.	p. <i>Paracalanus</i> , <i>Temora</i> , <i>Scolecithrix</i> , <i>Euchaeta elongate</i>	собственные наблюдения; Landry, Fagerness, 1988; Tiselius, Jonsson, 1990.

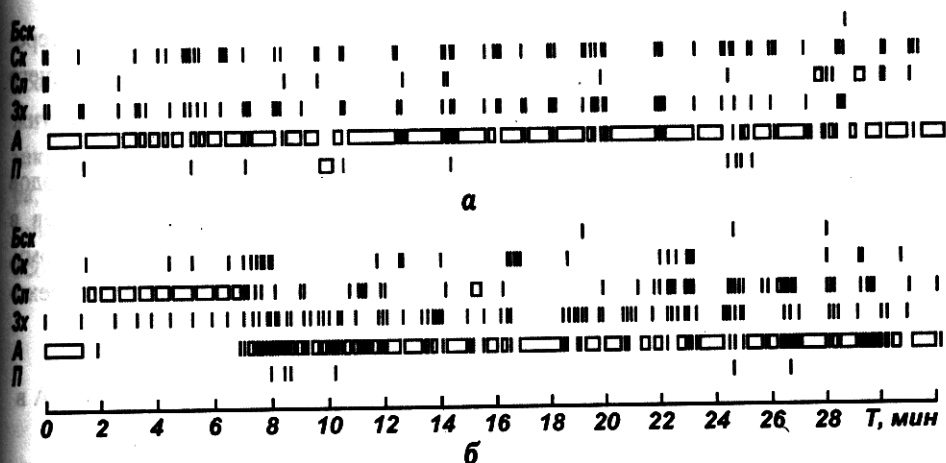


Рис. 3.9. Этограмма самки *Pleuromamma abdominalis* при разных режимах содержания: без пищи (а) и на смеси растительного и животного корма при концентрации $1,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ (б). Т — время непрерывных наблюдений. Сокращенные названия ПА объясняются в тексте

Так, представленные на рисунке 3.9 этограммы самок *Pleuromamma abdominalis* характеризуют их поведение в течение 30 минут непрерывных наблюдений при двух различных режимах содержания особей: на смеси растительного и животного корма при его концентрации $1,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ и при содержании особей без пищи. Очевидно, что репертуар двигательной активности *P. abdominalis* состоит из шести ПА: скачков (Ск), "больших" скачков, или реакций избегания (Бск), скольжений (Сл), активных парений (А), пауз (П), захватывающих движений ротовых конечностей (Зх). Частоты, продолжительность и последовательность этих актов представлены на этограммах (длительность скачков дана в преднамеренно завышенном виде — для удобства графического изображения).

На втором этапе этограммы представляют в более компактном виде:

$$A_{2,2} - C_{1,8} - P_{3,4} - C_{1,4} - A_{3,7} - Бск - \text{и т. д.}$$

Цифры указывают продолжительность ПА.

Далее, эти массивы используют в стохастических матричных моделях поведения (Островская, Пионтковский, 1983). В качестве примера, ниже приводится разработанная Н. А. Островской одна из моделей, суть которой состоит в следующем.

1. По заданной последовательности ПА составляют матрицу числа переходов $|n_{ij}|$. Элемент n_{ij} отражает количество переходов из i -го состояния особи в j -е и принимает значения от 1 до m . Первый индекс — номер строки, второй — номер столбца. Поскольку матрица переходов

квадратная, она отражает как число переходов из любого ПА в интересующий нас акт (j фиксировано), так и число переходов из интересующего нас акта в любой другой (i фиксировано).

2. Рассчитывают элементы матрицы входов $\|P_{ij}(x)\|$ и выходов $\|P_{ij}(y)\|$. Первые отражают статистические вероятности переходов в интересующий нас ПА из любого другого. В противоположность этому, элементы матриц выходов отражают статистические вероятности переходов из интересующего нас акта в любой другой.

3. Рассчитывают составляющую вектора относительных частот ПА в данной последовательности:

$$F = (f_1, f_2, \dots, f_m);$$

$$f_i = \begin{cases} \frac{\sum_{j=1}^m n_{ij}}{\sum_i \sum_j n_{ij} + 1} & \text{— в случае, когда } i\text{-й ПА не является началом и} \\ & \text{концом последовательности;} \\ \frac{\sum_j n_{ij} + 1}{\sum_i \sum_j n_{ij} + 1} & \text{— в случае, когда } i\text{-й ПА является началом и } ij \\ & \text{концом последовательности.} \end{cases}$$

4. По данной последовательности актов рассчитывают составляющую вектора средних затрат времени на ПА:

$$\tau = (\tau_1, \tau_2, \dots, \tau_m).$$

5. Рассчитывают составляющую вектора относительных затрат времени на различные типы ПА за период наблюдения:

$$v = (v_1, v_2, \dots, v_m); \quad v = \frac{N_i \tau_i}{T},$$

где N_i — число ПА i -го типа; τ_i — средняя продолжительность i -го акта; T — период наблюдения.

6. Рассчитывают элементы матрицы вероятностей сочетаний двух ПА:

$$P(i, j) = \frac{n_{ij}}{\sum_i \sum_j n_{ij}}, \quad i, j = 1, \dots, m,$$

где n_{ij} — элементы матрицы переходов $\|n_{ij}\|$.

Затем рассчитывают вероятность сочетаний трех, четырех, пяти ПА и т. д., анализируя циклы различной длины.

При выделении циклов принято, что наиболее вероятным состоянием особи является то, в котором оно пребывает наибольшее (по сумме продолжительностей однотипных актов) время. Для *Pleuromamma abdominalis* таким состоянием является активное парение (рис. 3.10). В качестве примера, на рисунке 3.11 приведены функции эмпирической вероятности встреч циклов различной длины у этого вида при различных режимах содержания особей.

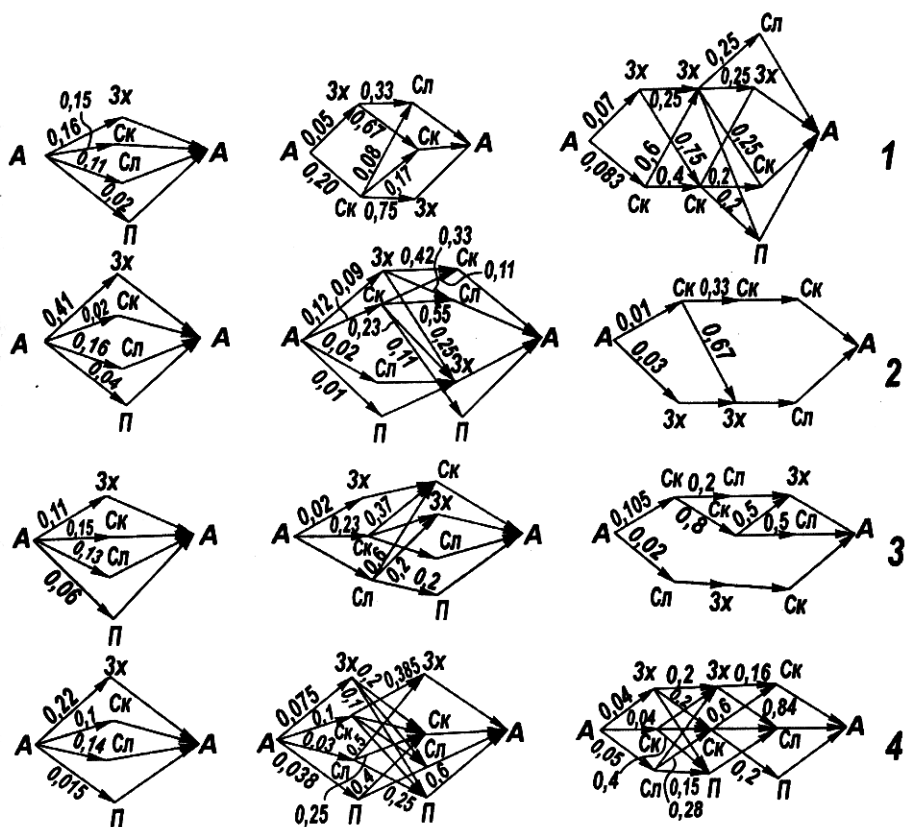


Рис. 3.10. Среднестатистическое распределение вероятности последовательности поведенческих актов в циклах разной длины у самок *Pleuromamma abdominalis* при разных режимах содержания особей (рассчитано Н. А. Островской). Цифры над стрелками указывают вероятность перехода к следующему ПА (сокращенные названия ПА даны в тексте). Режимы содержания: 1 — в среде с пищей в дневное время; 2 — в среде с пищей в ночное время; 3 — без пищи в дневное время; 4 — без пищи в ночное время

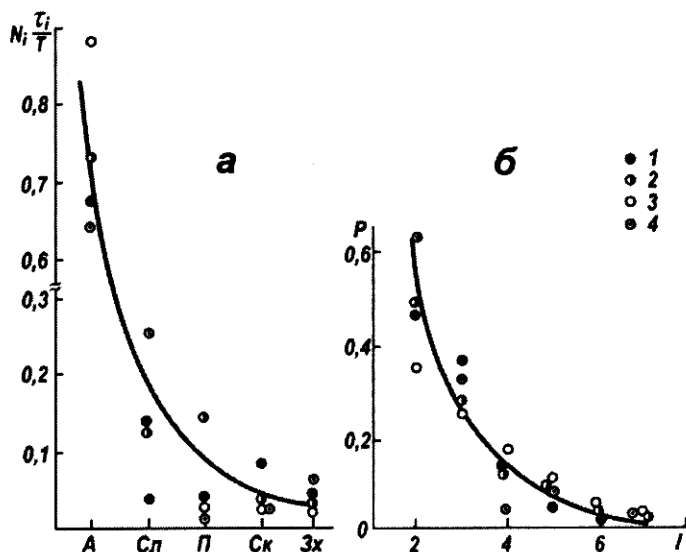


Рис. 3.11. Некоторые характеристики континуума самок *Pleuromamma abdominalis* при разных режимах содержания особей (рассчитано Н. А. Островской): относительные суммарные затраты времени на различные ПА (а) и встречаемость циклов разной длины (б). P — вероятность события, l — длина цикла (количество ПА в одном цикле). Обозначения режимов содержания (1—4) даны на рис.3.10

Во всех случаях доминируют циклы малой длины, состоящие из двух—трех ПА. Какие именно ПА образуют доминирующие циклы, показано на рисунке, где в совокупности циклов каждого режима учтены все возможные варианты сочетаний актов в последовательности (все возможные варианты циклов разной длины).

Очевидно, что в зависимости от режима содержания, вероятность одних циклов может существенно варьировать, других же — оставаться достаточно постоянной. Таким образом, континуум поведения самок *P. abdominalis* при всех режимах содержания особей может быть описан совокупностью матриц вероятностей сочетания двух—трех ПА.

Светорецепция. Большинство Соперода имеют примитивные органы зрения, неспособные к преобразованию перевернутого изображения в прямое (Elofsson, 1966, 1971). Они, вероятно, воспринимают лишь изменения освещенности и различную степень поляризации света. В то же время, особи весьма чувствительны к широкому спектральному диапазону и очень малой интенсивности света. Например, для *Acartia tonza* этот диапазон составляет 453—620 нм, а порог чувствительности — $2,8 \cdot 10^{11}$ фотонов $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ (Stearns, Forward, 1984a, b). Столь высокая светочувствительность позволяет особям сохранять фототаксис в широком диапазоне прозрачности вод: от чистых океанических до перемешанных мутных эстуарных.

С другой стороны, высокая светочувствительность может регулировать скорость потребления по-разному биолюминисцирующих клеток водорослей: в экспериментнах, при создании условий сильного свечения клеток, скорость их потребления может снижаться до 75 % по сравнению с таковой в условиях слабого свечения (White, 1979).

Некоторые виды копепод (сем. Coryceidae, Sapphirinidae) имеют сложный парный зрительный орган — глаза в виде системы линз, усиливающих световой поток (Gophen, Harris, 1981, Wolken, Florida, 1969). Такая структура органа особенно важна для мигрирующих видов и обитающих в условиях сумеречной освещенности, т. к. позволяет уже не только различать градиенты освещенности, но и осуществлять целенаправленный поиск и поимку пищевых объектов. Так, *Corycaeus anglicus* в условиях естественной освещенности потребляет в 15 раз больше животного корма (науплиусов *Artemia*), чем в темноте (Gophen, Harris, 1981).

Механорецепция. Передвигаясь в среде, особи корректируют положение тела в пространстве преимущественно с помощью антенн, на которых расположены рецепторы, определяющие направление действия силы притяжения (Strickler, Ball, 1973). В экспериментах, где действие этой силы можно исключить, перемещение особей приобретает беспорядочный нетипичный характер с частыми реакциями избегания (Schroder, 1967). Предположение о сенсорной функции щетинок антенн и ряда других

конечностей было высказано еще в начале их морфологических исследований (Leydig, 1851). Много позже оно было детально обосновано изучением ультраструктуры первых антенн (Strickler, Ball, 1973). На фотографиях, полученных с помощью электронного микроскопа (Saraswathy, Bradford, 1980), были видны, помимо щетинок, многочисленные шипы, поры и лунки с радиально отходящими лучами. Такие же структуры известны как механорецепторы у других ракообразных, и их сенсорная функция хорошо известна (Mauchline, 1977). Что касается щетинок первых антенн, то часть из них имеет типичную ультраструктуру механорецепторных органов, ориентированных на дистантное восприятие раздражителей, а щетинки второго типа, отличающиеся по строению и иннервации, могут выполнять функцию дистантных хеморецепторов (Griffiths, Frost, 1976; Gill, 1986).

Морфологические исследования показали, что у некоторых видов копепод сенсорные щетинки имеют миэлиновые оболочки. У позвоночных животных миэлин ускоряет прохождение нервных импульсов, позволяя им быстрее реагировать на ситуации и в конечном итоге — успешнее выживать. У копепод с размером тела 2 мм миэлин потенциально укорачивает время реакции до 2 миллисекунд, тогда как у «безмиэлиновых особей» той же длины это время будет составлять около 6 миллисекунд (Davis et al., 1999; Lenz et al., 2000; Weatherby, Lenz, 2000).

Помимо морфологических, имеются экспериментальные исследования, направленные на доказательство определяющей роли первых антенн в механорецепции. Они показали, что ампутация первых антенн значительно снижает интенсивность потребления животного корма (смеси науплиальных и младших копеподитных стадий Copepoda), но не влияет на интенсивность выедания из пищевой смеси клеток фитопланктона (Landry, 1980). В то же время, особи утрачивают способность к дистанционному восприятию механических возмущений среды (Gill, Crisp, 1985a, b). Видимо поэтому у типичного хищника *Euchaeta marina* ампутация первых антенн ведет к понижению количества нападений на движущихся жертв: *Aetideus divergens*, *Artemia salina* (Yen, 1982). Сгибание сенсорных щетинок потоком, вероятно, является тем механизмом, посредством которого характеристики потока воды трансформируются в нейрофизиологические сигналы, управляющие поведением (Fields, Yen, 1996).

О степени чувствительности механорецепторов копепод первоначально судили косвенно, больше апеллируя к результатам модельных расчетов. Например, модель М. Лежье-Висе с соавторами (Leigier-Visser et al., 1986) предсказывала оптимальное критическое расстояние, с которого частицы определенного размера могут быть обнаружены особью. Согласно этой модели, давление потока воды от частицы, действующее на рецепторы, увеличивается линейно с увеличением размера частиц и уменьшается обратно пропорционально квадрату расстояния от рецептора. Максимальное расстояние, с которого частица может быть обнаружена в потоке,

составляет 1 мм. Абсолютная величина этого параметра имеет конкретную экологическую значимость для особей, т. к. чем больше это расстояние, тем больше времени имеют животные для оптимальной ориентации тела и конечностей относительно частицы и, следовательно, ее успешного захвата (Andrews, 1983).

По мере развития техники экспериментальных исследований стало очевидным, что в сравнении с другими ракообразными, механорецепторы копепод на порядок чувствительнее, что позволяет им регистрировать скорости перемещения потока, составляющие всего 20 микрометров в секунду, о чем сообщает соответствующее отклонение сенсорной щетинки на расстояние 10 нанометров от исходного, при частоте 1 кГц (Yen et al., 1992). Интенсивность колебаний потока, а, следовательно, и амплитуд отклонений сенсорных щетинок являются теми источниками информации, которые определяют реакцию особи на силу поступившего извне сигнала (Yen, Fields, 1994). Например, в экспериментах с *Euchaeta rimana* Bradford варьировали выделяемые микропипеткой объемы капель, движущихся в направлении животного и воздействующих своим разным объемом на щетинки антенн. Было показано, что по мере нарастания объемов капель особи изменяют диапазон реакций от быстрых поисковых поворотов к типичным реакциям захвата пищевых частиц и, далее, до реакций избегания в случае самых больших объемов (Fields, Yen, 2002).

Механорецепторное восприятие движущихся объектов особенно важно в стратегии поведения всеядных и хищных копепод. Голографические съемки показывают, что между движущимися особями существуют большие (порядка десятков мм) критические расстояния, препятствующие столкновению, и поддерживаемые особями (*Cyclops abissorum*) в светлое и темное время суток (Strickler, Ball, 1973). У других видов величины критических расстояний могут быть значительно меньше. Об этом свидетельствуют результаты наших экспериментов, где были исследованы взаимодействия особей одного вида (*Acartia clausi*), а также разных видов (*A. clausi* — *Oithona minuta*) (Пионтковский, 1977б). Обычно *O. minuta* перемещается в пространстве посредством серий коротких частых скачков. Такие скачки, прерываемые паузами, особи совершают до тех пор, пока не приблизятся на некоторое критическое расстояние к особям своего вида, или особям другого вида (*A. clausi*), или пока другие особи не приблизятся к ним. После сближения следует длинный скачок (мы назвали его скачок-реакция), а за ним — продолжительная пауза (табл. 4.1).

Величины критических расстояний в случае взаимодействия одно-видовых особей (*Oithona*—*Oithona*) составляют около 0,5 мм, что приблизительно в 2 раза меньше расстояний в случае взаимодействия разнотипов особей (*Oithona*—*Acartia*). Та же тенденция прослеживается при сравнении длин скачков-реакций и при сравнении продолжительности пауз, следующих за этими скачками. Близкие величины (0,7 мм) имеют критические

расстояния, с которых другой вид — *Acartia tonza* обнаруживает простейших — *Loboea strobila*, *Strombidium reticulatum*, *Mezodinium rubrum*, которыми она питается (Jonsson, Tiselius, 1990).

Таблица 4.1

Характеристики поведенческих актов при взаимодействии особей типа "*Oithona—Oithona*" и типа "*Oithona—Acartia*" (O-A)

Параметр		$\bar{x}$	σ	n
Критическое расстояние, мм	O-A	1,2	0,1	19
	O-O	0,5	0,2	20
Длина «обычного скачка», мм		0,5	—	75
Длина оборонительного скачка	O-A	5,3	1,8	39
	O-O	3,3	1,5	35
Продолжительность замирания, с	O-A	22,5	1,7	44
	O-O	15,2	1,1	34
Продолжительность паузы, с		9,7	3,5	30
Частота "обычных" скачков в минуту		12,7	1,6	44

Примечание: $\bar{x}$ — средняя; σ — стандартное отклонение; n — объем выборки

Обнаружение активно движущихся жертв хищничающими видами копепод, вероятно, может происходить как в состоянии активной, так и пассивной фаз. Причем, у видов, не являющихся типичными хищниками (например, *Acartia clausi*, *A. tonza*), "выжидательное" поведение более типично. Находясь в состоянии пассивной фазы, особи опускаются в толще воды и могут проходить в таком положении значительные расстояния, попадая, в конечном итоге, в микрослой с повышенной концентрацией пищи (Strickler, 1982). В этом плане, представители рода *Acartia* имеют определенные преимущества перед другими видами, поскольку могут активно обследовать окружающее пространство, как во время движения, так и в состоянии пассивного опускания (Jonsson, Tiselius, 1990).

Хищничающие виды копепод со своей стороны являются объектами охоты для других организмов планктона, например, сцифомедуз *Aurelia aurita*, *Cyanea sp.* В экспериментах по изучению реакций избегания у *Acartia hudsonica*, находящихся под прессом этих хищников, была отмечена высокая эффективность реакций избегания: менее одного процента встреч хищника и жертвы заканчивались трагически для последней. Обычно *A. hudsonica* демонстрировала реакции избегания (скачки со скоростью 33—59 мм в секунду), когда хищник приближался на расстояние около 4—10 мм. При этом копеподитные стадии вели себя пассивнее взрослых особей (Suchman, 2000).

Хеморецепция. Ротовые конечности копепод снабжены хеморецепторами, по морфологическим признакам дифференцируемым на два основных типа (Friedman, Strickler, 1975). Рецепторы первого типа располагаются преимущественно на мандибулах и иннервированы 1—2 дендритами, в которых отсутствуют микроструктурные элементы, характерные для механорецепторов. Рецепторы второго типа располагаются на мандибулярных пальцах и обоих парах максилл. Они представляют собой систему пор в покровах щетинок и имеют диаметр около 100 ангстрем. Фотографические изображения микроструктуры этих рецепторов повторяют уже известные для других представителей ракообразных. Помимо конечностей, хеморецепторы располагаются также на фронтальном органе (Elofsson, 1971) и вторых антеннах. В экспериментах, последние интенсивно аккумулируют растворенное органическое вещество в точках, соответствующих положению хеморецепторных органов (Griffiths, Frost, 1976).

Очевидно, что важнейшей функцией хеморецепторов является восприятие градиентов концентрации органических веществ, растворенных в среде, часто связанных с появлением пищевых объектов. Жидкой оболочкой из растворенных органических веществ (продуктов метаболизма) окружены, фактически, все фитопланктонные водоросли (Andrews, 1983). Состав растворенных органических веществ многокомпонентен: жирные кислоты, белки, углеводы и витамины (Gill, Poulet, 1988). Эти компоненты особи способны различать на молекулярном уровне. Например, для растворенных аминокислот порог чувствительности составляет 10^{-10} М (Poulet, Ouellet, 1982), что соответствует реальным концентрациям этих соединений *in situ*.

Высокая чувствительность и специализация рецепторов копепод приводит к тому, что популяции прибрежных видов, таких как *Acartia tonza*, способны селективно потреблять из естественной пищевой смеси фитопланктона и детрита индивидуальные клетки водорослей, обладающие наибольшей скоростью роста. Изучение этого явления посредством анализа биохимического состава клеток водорослей (соотношений углерода, азота, белка) показало, что особи стараются максимизировать потребление азотных компонентов и общего белка, даже если процесс селективного потребления таких клеток (богатых этими компонентами) приводит к уменьшению скорости потребления (Cowles et al., 1988).

В условиях малых чисел Рейнольдса диффузия метаболитов водорослей в значительной степени ограничивается силами вязкости. При движении в ламинарном потоке "метаболический след" может опережать саму клетку водоросли и, достигая хеморецепторных органов ротовых конечностей, служить ключевым стимулом для включения соответствующих ЭДА (Strickler, 1975). Расстояния, с которых особи могут реагировать на метаболиты, выделяемые единичной клеткой, соизмеримы с длиной тела копепод. *Eucalanus pileatus*, например, начинает серию

захватывающих движений за 430 секунд до того, как клетка водоросли попадает в область эффективного действия максилл, находясь от них в это время на расстоянии 1,25 мм (Strickler, 1982). Однако, эти расстояния, как оказалось, существенно изменяются в зависимости от концентрации фитопланктонных клеток. При уменьшении последней на порядок (от 1 до $0,1 \text{ мм}^3 \cdot \text{л}^{-1}$), расстояние, с которого особи обнаруживают клетки, возрастает вдвое. Предполагается, что это связано с возрастанием чувствительности хеморецепторов (Paffenhofers, Lewis, 1990). Увеличение расстояния, в свою очередь, приводит к 4-кратному возрастанию сенсорно контролируемого объема пространства. Этим и объясняется, по мнению авторов, хорошо известное явление возрастания величины освещаемого (от пищевых объектов) объема воды, когда концентрация пищи не обеспечивает пищевых потребностей.

На уровне ЭДА, реакции особей на те или иные концентрации растворенных органических веществ выражаются в изменении частоты движений первых максилл, участвующих в поимке клеток. Причем, изменение этой частоты проявляется как реакция лишь на определенный состав аминокислотного комплекса (Gill, Poulet, 1988). Существование таких специфических ключевых раздражителей весьма важно, т. к. позволяет особям дифференцировать пищевые объекты от непищевых за счет "улавливания" различия составов биохимических оболочек, окружающих эти частицы.

Регуляция частоты и амплитуды ЭДА конечностей копепод может осуществляться дифференцированно, через разные рецепторные каналы. У *Temora longicornis* частоту движения первых максилл регулируют, как отмечалось, концентрация и компонентный состав растворенных органических веществ. Но эти факторы не влияют на амплитуду движений. Последняя существенно изменяется в процессе поиска и поимки разномарных пищевых частиц, когда наряду с хеморецепторным действует и механорецепторный канал. При этом, частотные характеристики могут изменяться в пределах 1—100 Гц, обнаруживая максимумы на некоторых частотах, что зависит от размера присутствующих пищевых частиц (Poulet, Gill, 1988).

Много ценной информации о рецепторных системах дают исследования на уровне ПА. В этом плане примечательны серии последовательных взаимодополняющих экспериментов Е. Баски (Buskey, 1984). Они показали, что *Pseudocalanus minutus* при наличии пищи уменьшает (по сравнению с контрольными условиями — без пищи) скорость плавания и увеличивает продолжительность пауз. Во второй серии экспериментов, при содержании особей только на эксудате водорослей (имитация пищевой среды без возможности питания, но при наличии пищевой стимуляции), особи увеличивали среднюю скорость плавания и количество резких поисковых бросков меняющегося направления. В третьей серии опытов копеподам предлагали непищевые химические раздражители, растворенные в воде

(морфолин). Однако, изменений, сходных с поведением на пищевой среде или эксудате, отмечено не было. В четвертой серии — без пищи, но с имитирующими ее пластиковыми шариками, помещенными в качестве механических раздражителей, было отмечено уменьшение скорости плавания и увеличение продолжительность пауз. Наконец, в пятой серии, при содержании особей в среде с фитопланктонным эксудатом и пластиковыми шариками (т. е. химическими и механическими пищевыми раздражителями одновременно) было отмечено дальнейшее уменьшение скорости плавания (как в случае с одним фитопланктоном). Вся эта логическая цепь экспериментов показала, что при потреблении фитопланктона в процессе распознавания пищи участвуют как хеморецепторы, так и механорецепторы.

Роль хеморецепции в регуляции других комплексов поведения копепод исследована слабо. Имеющиеся данные в основном касаются репродуктивного поведения. У копепод половые феромоны, как предполагается, выделяются клетками эпидермального слоя (Fleminger, 1967).

Феромонный контроль репродуктивного поведения был изучен у самок и самцов *Eurytemora affinis* и *E. herdmani* (Katona, 1973). Убитых самок помещали на некоторое время в нагретую до 65°C морскую воду (такая температура разрушает феромоны). Самок, подвергавшихся нагреванию и не подвергавшихся, помещали в аквариумы с самцами. В 87 % случаев самцы пытались копулировать с "интактными" самками и только в 4 % случаев — с подвергавшимися термической обработке. В другой серии экспериментов, в сосуды с самцами помещали самок, заключенных в капиллярные трубки, затянутые с обеих сторон мембранами. Самцы при этом проявляли характерные реакции репродуктивного поискового поведения: серии сопряженных поворотов и петлеобразное плавание. При отсутствии самок в капиллярных трубках, таких ПА в поведении самцов не наблюдалось. Расстояние, на котором самец "распознает" самку, по данным этих экспериментов, составляет 20 мм. Дальнейшие исследования репродуктивного поведения показали, что самцы копепод, нащупывая в среде химический след, оставленный самкой, могут активно двигаться по этому следу, выполняя двоякую задачу: поиска самки и разрушения вектора своего следа, препятствуя поисковой активности других самцов (Doall et al., 1998; Yen et al., 1998, 2003).

5.1. Температура

Особое значение температуры в жизни планктонных животных во многом определяется их пойкилотермностью, вследствие которой интенсивность биохимических, физиологических, и этологических процессов у них зависит от температуры окружающей среды. Поведенческие реакции на изменения температуры среды относятся к самым быстрым во временной шкале адаптивных ответов особей. Это позволяет достаточно эффективно использовать прямые визуальные наблюдения за их двигательной активностью в условиях эксперимента.

Для сравнения тенденций изменения локомоторной активности при воздействии температуры у разных видов копепоид, удобно сопоставлять количественные характеристики ПА, которые присутствуют в репертуаре всех изученных видов, а также сопоставлять их производные: расчетные величины активной и пассивной фаз. На рисунках 5.1 и 5.2 результаты наших измерений локомоторной активности у разных видов сгруппированы по принципу сходства ее тенденций в выбранном диапазоне

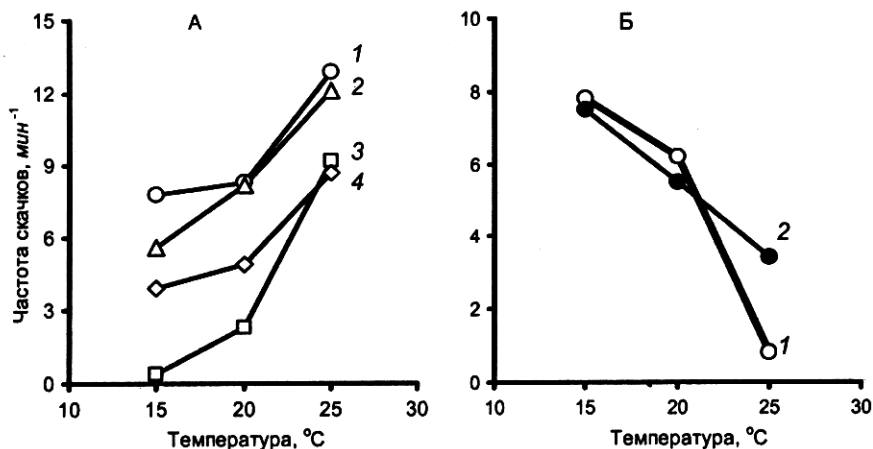


Рис. 5.1. Зависимость частоты скачков от температуры у некоторых средиземноморских видов копепоид: А — *Euchaeta marina* (1), *E. media* (3), *Pleuromamma abdominalis* (2) и *Phaenna spinifera* (4); Б — *Clausocalanus furcatus* (1) и *Centropages violaceus* (2)

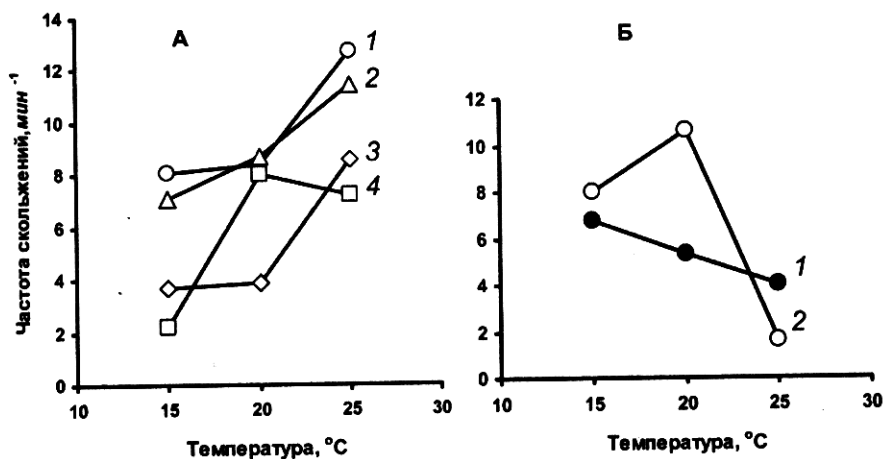


Рис. 5.2. Зависимость частоты скольжений от температуры у некоторых средиземноморских видов копепод: А — *Euchaeta marina* (1), *E. media* (3), *Pleuromamma abdominalis* (2) и *Phaenna spinifera* (4); Б — *Clausocalanus furcatus* (1) и *Centropages violaceus* (2).

температур (15—25 °C). У *Pleuromamma abdominalis*, *Euchaeta marina*, *Euchaeta media*, *Phaenna spinifera* частота скачков увеличивается с увеличением температуры, и так же ведет себя частота скольжений (см. рис. 5.1, а и 5.2, а). Тенденция к увеличению частотных характеристик локомоторных актов описана в литературе и для других мигрирующих видов. У *Calanus helgolandicus* частота локомоций возрастает экспоненциально при различных ("быстрых" и "медленных") режимах акклимации особей к изменению температуры в экспериментах (Светличный, 1989).

Clausocalanus furcatus и *Centropages violaceus* обнаруживают противоположную тенденцию: частоты скачков и скольжений у этих видов с увеличением температуры, в среднем, уменьшаются (см. рис. 5.1, б и 5.2, б). Альтернативные тенденции изменения основных ПА локомоторной активности с увеличением температуры характерны не только для разных видов. Различия наблюдаются также у разных возрастных стадий одного вида (рис. 5.3). Так, у копеподитов 5 стадии и самок *Euchaeta marina* частоты скачков и скольжений с увеличением температуры возрастают. Частота скачков и скольжений у младших копеподитных стадий максимальна при 20°C, а при дальнейшем увеличении температуры она снижается. Длительность скольжений изменяется противоположным образом: у старших копеподитов и самок она уменьшается, а у младших копеподитов имеет тенденцию к увеличению. У *Acartia clausi* зависимость частоты скачков (основного ПА локомоторной активности) от температуры в диапазоне 10—25 °C — явно нелинейная (рис. 5.4). Аппроксимирующая ее кривая имеет минимум при температуре 17,5 °C. При больших и меньших

значениях температуры частота скачков возрастает, в 2 раза превышая отмеченный минимум, — когда температура составляет 10 °C и 25 °C. Качественно сходная тенденция (с "прогибом кривой") изменения частот скачков у самок *A. clausi* в среде без пищи была получена нами и ранее в диапазоне температур 5,5—22 °C: с минимумом частот скачков при 11 °C (Шадрин и др., 1983).

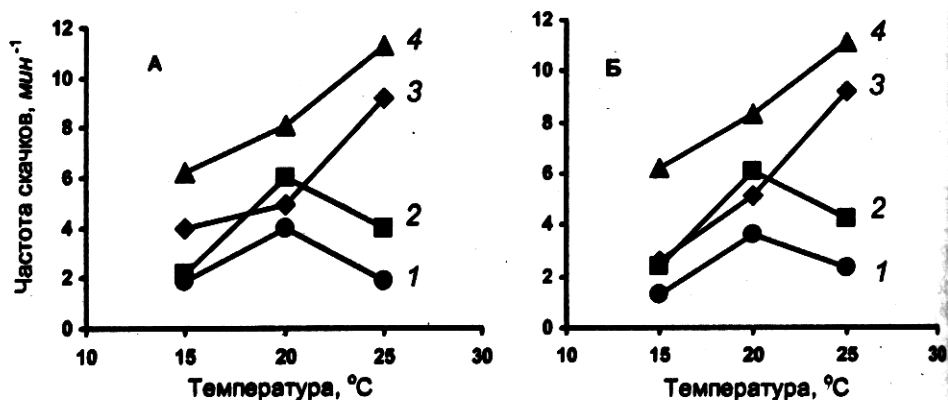


Рис. 5.3. Частота скачков (А) и скольжений (Б) у разновозрастных особей *Euchaeta marina* при изменении температуры: 3 копепоditная стадия (1), 4 копепоditная стадия (2), 5 копепоditная стадия (3), взрослые особи (4).

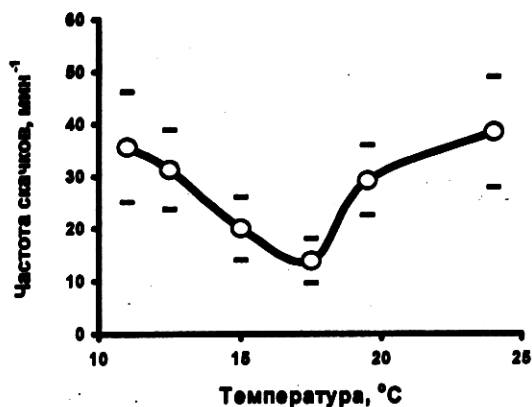


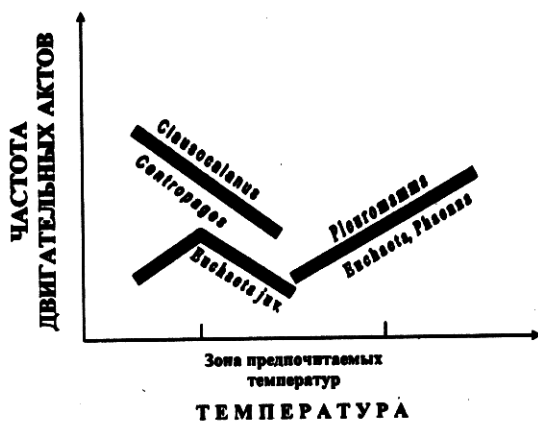
Рис. 5.4. Влияние изменений температуры на частоту скачков черноморской *Acartia clausi*.

На основе изложенных выше результатов виды со сходными трендами локомоторной активности были объединены в несколько групп. В первую попали виды с тенденцией увеличения частот скачков и скольжений: *Clausocalanus furcatus* и *Centropages violaceus*. Оба вида являются представителями эпипланктонного комплекса Средиземного моря (Грезе и др., 1982). Увеличение частот скачков и скольжений у них, вероятно, является реакцией на менее предпочитаемые температурные условия. Вторую

группу представляют виды с альтернативными трендами изменений частот скачков и скольжений: *Euchaeta marina*, *E. media*, *Pleuromamma abdominalis*, *Phaenna spinifera*. Это представители глубоководного и переходного комплексов зоопланктона Средиземного моря, совершающие суточные вертикальные миграции (Грезе, 1963; Шмелева, 1963). Диапазон температур, использованный в опытах, соответствовал перепаду температур в зоне обитания этих видов (Грезе, 1963; Богданова, 1971). При этом, большую часть суток мигранты проводят в более глубоких слоях воды с пониженной температурой. Снижение локомоторной активности особей при 15 °C можно рассматривать как реакцию на условия, близкие к предпочитаемым.

Таким образом, разнонаправленные изменения частот скачков и скольжений у экологически разных видов в данном диапазоне температур объясняются не качественным различием механизмов воздействия температуры на локомоторную активность, а отличиями их предпочитаемых температур в условиях обитания. Качественно, закономерность изменения двигательной активности в условиях изменяющейся температуры у эпипланктонных и батипланктонных видов оказалась однотипной. Она характеризуется снижением частоты основных локомоторных актов при наиболее близких к предпочитаемым *in situ* температурным условиям (рис.5.5).

Рис. 5.5. Качественная схема изменения частоты двигательных актов исследованных видов копепод в разных температурных условиях



Минимум локомоторной активности в зоне предпочитаемых температур известен и у других планктонных животных: простейших (Fraenkel, Gunn, 1961; Nakaoka, Oosawa, 1977) и декапод (Reynolds, Casterlin, 1979). Вывод не противоречит также результатам опытов с разновозрастными *Euchaeta marina*, у которых уменьшение частот скачков и скольжений происходит при предпочитаемых температурах, т. е., наблюдаемых в зонах обитания особей. Для копеподитов 3—4 стадии таковой является поверхностный слой с высокими значениями летних температур; для 5 копеподитной стадии и самок — глубинные слои с температурой, близкой к 15 °C (Сажина, 1965).

Некоторые различия в изменении локомоторной активности эпипланктонных форм: *C. furcatus*, *C. violaceus* и младших копеподитов *E. marina* в области минимальных температур (15 °C) объясняются, вероятно, меньшей устойчивостью неполовозрелых особей к изменению температуры, действующей угнетающе. У зрелых особей эпипланктонных видов такое же снижение температуры, по-видимому, не вызывает угнетающего эффекта.

5.2. Соленость

Наряду с температурой, соленость является одним из основных абиотических факторов, формирующих неоднородность биотопов планктонных сообществ и влияющих на поведение и распределение животных. Это влияние на планктонные популяции можно оценить как многоплановое. С одной стороны, — в процессе суточных вертикальных миграций планктонные животные способны преодолевать слои с галоградиентами до нескольких промилле на сантиметр пространства (Arai, 1973; Bettison, Davenport, 1976; Harder, 1968; Lance, 1962). С другой, — галоградиенты могут действовать на распределение особей агрегирующе (Arai, 1973; Harder, 1968; Lance, 1962; Seregin, Piontkovski, 2003) и изменять фототаксические реакции особей (Forward, 1976; Latz, Forward, 1977).

Резкое увеличение солености приводит к активному перемещению в поверхностные слои планктонных животных разных таксономических групп (Haskin, 1964; Hughes, Richard, 1973). Распреснение оказывает противоположный эффект, вызывая опускание. При этом, движение вниз может осуществляться как активно, так и пассивно, — за счет отрицательной плавучести в состоянии паузы (Harder, 1968; Lance, 1962; Lyster, 1965; Roberts, 1971).

Цитированные работы, однако, мало касаются Copepoda, этологические реакции которых на галоградиенты исследованы слабо. Учитывая это обстоятельство, мы посчитали целесообразным изложить материалы наших экспериментов более подробно, чем это делается в других разделах. В этих исследованиях нас интересовали два основных вопроса: какова закономерность изменения двигательной активности копепод вследствие изменений солености окружающей среды? Каковы механизмы поведения, определяющие выбор предпочитаемых условий, в том числе, в соленостных градиентах?

“Пассивность” или “активность”. В качестве сравнения характера поведенческого выбора предпочитаемых условий планктонными животными разной таксономической принадлежности приведем сначала результаты экспериментов по влиянию изменений солености на двига-

тельную активность желательных — мелких представителей гидромедуз из Средиземного моря (вид не определяли).

Сокращения купола являются основным двигательным актом реактивного типа перемещения медуз в воде, а скорость движения зависит, в первую очередь, от частоты сокращений. Характер изменений частоты этого двигательного акта при трех уровнях солености воды — 38, 39 и 40 ‰ — характеризовался одновершинной кривой с максимумом при солености 39 ‰ (рис.5.6). Эта величина солености соответствовала солености *in situ* (море Леванта). При изменении солености водной среды в эксперименте на 1‰ в сторону уменьшения или увеличения наблюдалось статистически значимое снижение частоты сокращений купола, а, следовательно, и уровня двигательной активности особей (табл. 5.1; Серегин, 1986а, 1990).

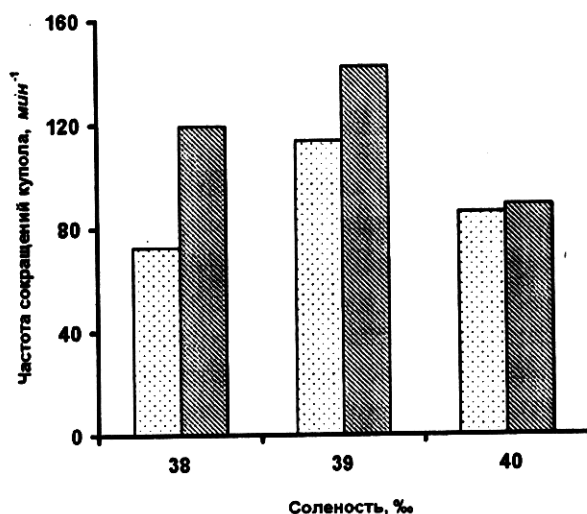


Рис. 5.6. Частота сокращения купола у гидромедуз при разной солености (результаты 2-х опытов)

Таблица 5.1.

Влияние солености на частоту сокращений купола гидромедуз

Соленость, ‰	Температура опытов, °С	Количество особей	Частота сокращений, мин ⁻¹	Пределы варьирования	Критерий отличий Стьюдента
<i>Опыт I</i>					
38	25	8	72,6 ± 18,7	57,9 – 100,0	2,89
39	25	10	113,7 ± 23,9	85,7 – 136,4	—
40	25	10	86,0 ± 15,2	71,4 – 109,1	2,18
<i>Опыт II</i>					
38	25	10	119 ± 6,6	109,1 – 125,0	1,48
39	25	8	142,2 ± 30,5	103,4 – 173,9	—
40	25	8	88,9 ± 15,5	71,4 – 109,1	3,12

По-видимому, направленность изменений двигательной активности гидромедуз присуща и многим другим видам медуз. Во всяком случае, сходное изменение ритма сокращений купола было зарегистрировано у трех исследованных видов сцифомедуз, *Aurelia aurita*, *Cyanea arctica* и *Coryne tubulosa* (Полякова и др., 1978). Замедление ритма сокращений происходило в ответ на резкое опреснение морской воды (на 1/3), в которой содержались животные. Такую же реакцию вызывало воздействие избытка ионов натрия и калия (т.е., увеличение солёности). Авторы работы рассматривают подобное нарушение ритма сокращений как проявление реакций избегания. Действительно, при замедлении частоты или прекращении сокращений в природной обстановке медузы будут погружаться в более глубокие слои воды, т.е., уходить из зоны действия неблагоприятного фактора. Такой тип реакции избегания можно назвать **"пассивным избеганием"**. "Пассивное избегание" не является реакцией лишь на изменение солёности, а носит, вероятно, более универсальный характер. Анализ ряда работ (Bullock, 1955; Arai, 1973; Сви́дерская и др., 1978), проведенных на разных видах медуз, с точки зрения поиска различных видов двигательной активности в предпочитаемых и отклоняющихся от них условиях (в отношении разных факторов) не противоречит выдвинутому предположению. Так, при уменьшении солёности в опыте с 24—28 до 15—19 ‰ резко сокращалось количество "плавающих" и "охотящихся" (формы поведения, выделенные автором) особей гидромедузы *Sarsia tubulosa* и возрастало число особей, опускающихся на дно сосуда (Arai, 1973). У этого же вида наблюдали уменьшение частоты сокращений купола при снижении уровня освещенности, т.е., при условиях менее предпочитаемых по сравнению с ярким освещением (Сви́дерская и др., 1978). При повышении температуры с 20 до 24 °C у *Coryne tubulosa* (*Sarsia tubulosa*) и *Aurelia aurita* наблюдали остановки, нарушения ритма сокращений, возникновение форм движения свойственных для более ранних стадий развития (там же). Популяции *Aurelia aurita*, адаптированные к различным температурам в местах своего обитания, демонстрировали одинаковую зависимость частоты сокращений купола от температуры: она характеризовалась максимальными значениями при адаптационных температурах (Bullock, 1955).

В противоположность "пассивному избеганию", характерному для гидромедуз, закономерность изменений двигательной активности копепод при меняющейся солёности можно охарактеризовать как "активное избегание" или **"активный выбор"**.

Двигательная активность копепод при разной солёности. При исследовании зависимости частоты скачков *Acartia clausi* в аквариумах с различными величинами солёности наименьшая частота скачков наблюдалась в аквариумах с естественным содержанием солей (которое

соответствовало гидрохимическому режиму прибрежной зоны, где отлавливались особи). Минимальным было и количество больших скачков (рис. 5.7).

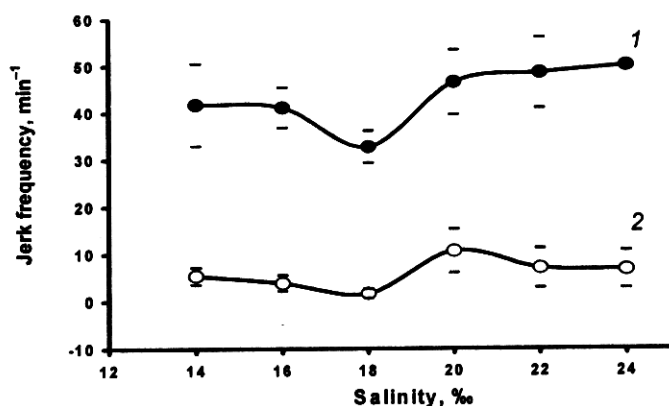


Рис. 5.7. Частота скачков (1) и "больших скачков" (2) у *Acartia clausi* при разной солености

В более "пресной" воде и в более соленой особи были более активны, что отражалось в увеличении частоты скачков обоих типов и в увеличении доли больших скачков в общей активности (табл. 5.2). В целом, форма зависимости оказалась сходной с полученной для *A. clausi* при изменении температуры. Это сходство указывает на некие общие закономерности поведенческих реакций копепод в неоднородной среде обитания (Серегин, 1990). Минимум двигательной активности при предпочитаемых условиях можно интерпретировать как признак "спокойной жизни" (Виленкин, 1977) без вынужденных движений, направленных на изменение пространственного расположения особей.

При попадании животных в зоны с менее предпочитаемыми или избегаемыми условиями активность их может значительно увеличиться. В частности, при повышенной частоте скачков у *A. clausi*, в избегаемых условиях может значительно повышаться и длина отдельных скачков. Как результат, скорость передвижения особей в избегаемых условиях резко возрастает. Это ведет к уменьшению времени, проводимому особями в неблагоприятных условиях и, в конечном итоге, к избеганию их. За счет снижения двигательной активности (уменьшения частоты скачков и их длины у *A. clausi*), а, следовательно, итоговой скорости передвижения в избираемых условиях, увеличивается суммарное время пребывания животных в этих зонах. Происходит концентрирование особей в зонах с благоприятными условиями. Причем, такой "активный выбор" может осуществляться на основе случайным образом ориентированных двигательных актов.

Таблица 5.2

Параметры двигательной активности и распределения *Acartia clausi* Giesbrecht в экспериментальном горизонтальном градиенте солености (Серегин, 1986а, 1990)

Соленость, ‰	Частота скачков, мин^{-1}	Частота больших скачков, мин^{-1}	Средняя длина, см		Средняя скорость, $(\text{см} \cdot \text{мин}^{-1})$:			В градиенте солености, ‰	
			Скачки	Большие скачки	Скачки	Большие скачки	Суммарная	Ожидаемая	Наблюдаемая
14	$41,8 \pm 8,8$	$5,4 \pm 1,8$	0,4	$1,2 \pm 0,1$	14,6	6,5	21,1	16,9	16,7
16	$41,2 \pm 4,3$	$3,9 \pm 1,7$	—“—	—“—	14,9	4,7	19,6	18,2	16,7
18	$32,8 \pm 3,4$	$1,7 \pm 1,0$	—“—	—“—	12,4	2,0	14,4	24,8	23,3
20	$46,6 \pm 6,9$	$10,7 \pm 4,6$	—“—	—“—	14,4	12,8	27,2	13,1	23,3
22	$48,6 \pm 7,5$	$7,1 \pm 4,2$	—“—	—“—	16,6	8,5	25,1	14,2	13,3
24	$50,2 \pm 0,7$	$6,8 \pm 4,0$	—“—	—“—	17,4	8,2	25,6	14,0	6,7

Полученный результат был проверен при других условиях эксперимента. Двигательную активность особей регистрировали не в отдельных опытах с водой разной солености, а непосредственно в процессе выбора предпочитаемых условий в непрерывном вертикальном галоградиенте. Результаты этих измерений подтверждают (табл. 5.3), что двигательная активность в избегаемых условиях солености, — высокая, а в предпочитаемых условиях она значительно ниже. В процессе движения в предпочитаемых зонах (причем, с малой частотой двигательных актов), некоторые особи выходят за их пределы. По-видимому, это происходит под воздействием силы тяжести. В таких случаях, наблюдалось значительное повышение двигательной активности особей: увеличивалась частота скачков и их протяженность в пространстве. В результате, особи поднимались, уходя из зон с избегаемыми значениями повышенной солености. Средняя частота скачков во время таких "компенсирующих" опускание подъемов составляла $58,7 \pm 4,9$ в минуту. Ориентация их была строго вертикальной. В целом, изменения двигательной активности *A. clausi* в вертикальном градиенте солености (плотности) складываются из двух составляющих: одной из них является закономерность изменения двигательной активности в широком диапазоне изменений солености и плотности, включающем предпочитаемые и избегаемые условия. Изменение двигательной активности здесь соответствует описанному выше.

Таблица 5.3.

Частота скачков *Acartia clausi* Giesbr. в разные моменты времени после помещения в вертикальный градиент солености

Временные интервалы процесса выбора предпочитаемых условий	Число измерений ДА в опытах	Частота скачков		Уровень достовер- ности различий <i>P</i>
		средняя	варьирование	
Начальная фаза: движение в зоне избегаемых значений солености (около 1 мин)	11	$60,3 \pm 20,4$	37,0—85,7	< 0,01
Промежуточная фаза: 1—10...15 мин	11	$36,0 \pm 13,2$	19,8—55,8	Различия отсутствуют
Стабильная фаза: после 10...15 мин	22	$34,2 \pm 8,4$	16,8—46,9	—

Второй составляющей является тенденция изменения частоты скачков *A. clausi* в диапазоне предпочитаемых значений солености и плотности. Она заключалась в большей частоте скачков у особей, избирающих более низкую соленость. Мы полагаем, что подобная тенденция изменений двигательной активности связана с некоторым увеличением необходимого количества движений для поддержания особей в воде с меньшей соле-

ностью при условии сохранения средней плотности тела. Известно, что при относительном изменении температуры до 10 °C *Calanus finmarchicus* поддерживает постоянную плотность тела (Степанов, Светличный, 1981). Изменение плотности воды при такой величине температурных флуктуаций соответствует изменению солености более чем на 2 ‰. Диапазон избираемых соленостей у *A. clausi* превышает это значение. Однако, можно предполагать, что в предпочитаемых условиях средняя плотность тела особей этого вида если и изменяется, то незначительно. Таким образом, более высокую частоту скачков у *A. clausi* в избираемых зонах с меньшей соленостью и плотностью можно рассматривать как элемент возможного механизма, компенсирующего пассивное опускание организмов при изменении плотности воды и позволяющего особям оставаться в предпочитаемых условиях. Подобное предположение согласуется с тем фактом, что у этого вида основной способ компенсации пассивного погружения для сохранения постоянного слоя обитания — непрерывно совершаемые небольшие скачки с минимальными паузами между ними (Степанов, Светличный, 1981). Учитывая характер изменения солености в природных водоемах, можно полагать, что такой механизм "тонкой регулировки" вертикального распределения планктона мог бы иметь место в биотопах с резко выраженным градиентом плотности: термо-, гало- и пикноклинах.

Таким образом, в различных условиях экспериментов, был получен однотипный характер изменений двигательной активности копепод при изменении солености. Является ли полученная зависимость, по существу, механизмом выбора предпочитаемых условий и распределения особей в пространстве?

Поведение в условиях горизонтального галоградиента.

На основании полученных закономерностей изменения двигательной активности *A. clausi* в зависимости от солености окружающей среды, можно рассчитать возможное распределение числа копепод в градиенте солености. Располагая данными о частоте скачков и "гребковых движений" — основных двигательных актов *A. clausi*, — и измерив среднюю их длину, мы рассчитали скорости движения особей при разной солености. При этом исходили из предположения, что средняя длина скачков и "гребковых движений" не изменяется при увеличении или уменьшении солености, а остается постоянной. Далее воспользовались формулой В. С. Ивлева (1960) для расчета количества особей (в экспериментах В. С. Ивлева — рыб) в различных зонах температурного градиента. Применив эту формулу для оценки распределения особей в ступенчатом градиенте солености, мы определили теоретически ожидаемое количество животных в различных его зонах. Сравнение полученного в результате расчетов распределения с наблюдаемым в эксперименте показывает достаточно хорошее их соответствие друг другу (табл. 5.2). Это доказывает, что выявленная закономерность изменения двигательной активности действительно является механизмом выбора предпочитаемых условий и распределения особей в пространстве.

В данном типе галоградиента были проведены эксперименты также с личинками Decapoda из Черного моря и средиземноморским видом копепода *Eucalanus attenuatus* (Серегин, 1986а, 1990). В обоих случаях было получено однотипное распределение, характеризующееся концентрированием животных в тех отсеках установки, в которых находилась вода с привычным для каждого из видов значением солености (рис. 5.8 и 5.9). В первом случае концентрирование особей наблюдалось при 39 ‰ — солености поверхностного слоя моря Леванта (работы проведены во время 15-го рейса НИС "Профессор Водяницкий" в Средиземном море). Во втором случае максимум численности животных наблюдался при 16—18 ‰ — солености, обычной для прибрежий Че

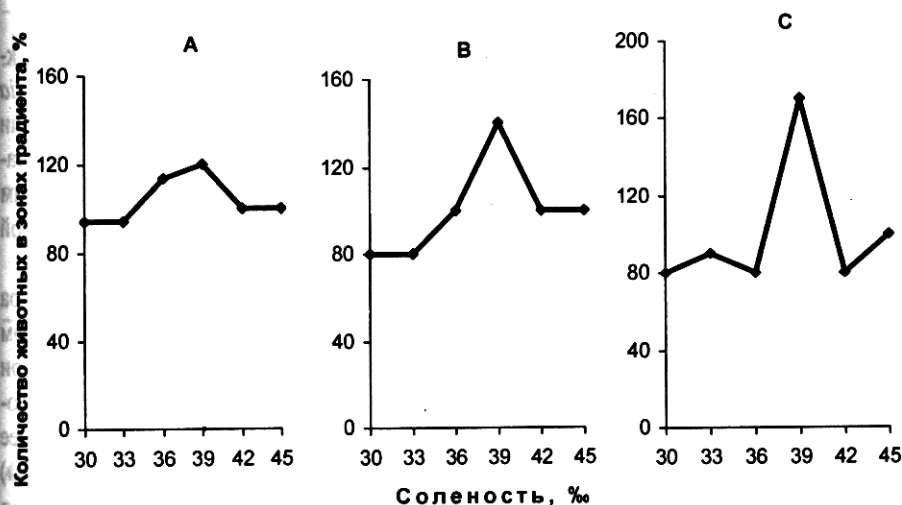


Рис. 5.8. Временная динамика распределения средиземноморского *Eucalanus attenuatus* в горизонтальном градиенте солености: 30 (А), 60 (В) и 120 (С) минут

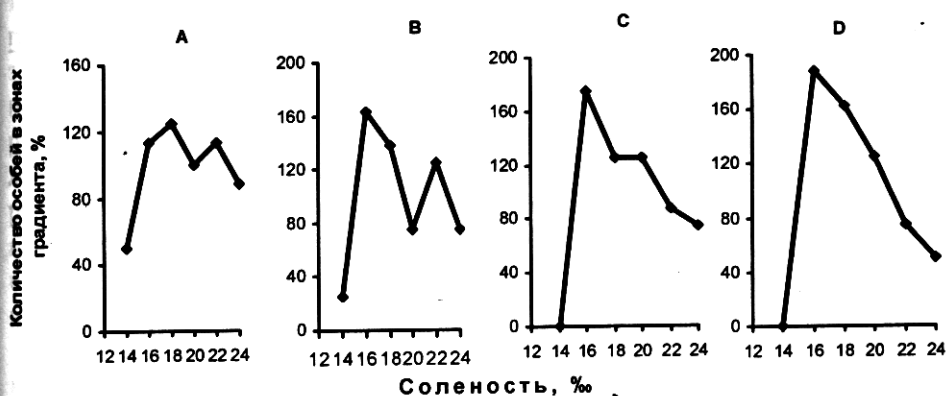


Рис. 5.9. Временная динамика распределения черноморских личинок Decapoda в горизонтальном градиенте солености: 15 (А), 50 (В), 120 (С), и 150 (D) минут

Поведение в условиях вертикального галоградиента. При проведении экспериментов по поведению и распределению копепод в непрерывном вертикальном градиенте солености были получены новые результаты, характеризующие тонкую структуру распределения особей в предпочитаемых условиях (Серегин, 1990; Seregin, Piontkovski, 1998). Выявились и некоторые особенности поведения копепод при выборе предпочитаемых условий в вертикальном градиенте солености. Одной из них является довольно высокая степень ориентированности движения, особенно, в избегаемых зонах градиента. Это приводило к увеличению результирующей скорости движения в нужном направлении, уменьшению времени пребывания особей в неблагоприятных условиях и, в целом, увеличению эффективности процесса "активного выбора" предпочитаемых условий.

Схема и краткая методика опытов была изложена в главе 2. Объектом исследования служили преимущественно половозрелые особи *Acartia clausi*. Крайние значения плотности морской воды в опытах составляли $1,004 \pm 0,0007$ и $1,0282 \pm 0,0016$ ‰. При 18°C это соответствовало перепаду солености в градиенте от 5,8 до 37 ‰. Контрольными условиями к этим опытам являлось распределение особей в однородной среде: черноморской воде с соленостью 18 ‰.

Отслеживая локомоторную активность особей в процессе выбора предпочитаемой солености, мы рассматривали ее динамику во временном и пространственном аспектах. Во временной изменчивости, выделяли три фазы процесса выбора предпочитаемых условий. В начальной фазе, наиболее короткой — от нескольких секунд до 1 минуты, — движение наиболее активно (60 ± 20 скачков в минуту) и представлено большими (10—20 мм) скачками по сложным траекториям, хаотично ориентированным в пространстве (табл. 5.3).

Таблица 5.3.

Частота скачков *Acartia clausi* Giesbr. в разные моменты времени после помещения в вертикальный градиент солености

Временные интервалы процесса выбора предпочитаемых условий	Число замеров ДА в опытах, <i>n</i>	Частота скачков $\pm$ s.d.		Уровень достоверности различий, <i>P</i>
		средняя	варьирование	
Начальная фаза: движение в зоне избегаемых значений солености (около 1 мин)	11	$60,3 \pm 20,4$	37,0 – 85,7	< 0,01
Промежуточная фаза: 1...10—15 мин	11	$36,0 \pm 13,2$	19,8 – 55,8	Различия отсутствуют
Стабильная фаза: после 10—15 мин	22	$34,2 \pm 8,4$	16,8 – 46,9	

В промежуточной фазе особи движутся вниз при значительно меньших частотах скачков, чем первоначальные (36 ± 13 скачков в минуту). Некоторые пассивно опускаются. Конец фазы (выделение ее, в целом, достаточно условно) определен стабилизацией вертикального распределения особей. В стабильной фазе процесса избирания формируется, как уже отмечалось, определенная связь параметров локомоторной активности с пространственным положением особи в конкретной зоне галоградиента: частоты скачков уменьшаются в зоне наиболее предпочитаемой солёности (табл. 5.4).

Таблица 5.4.

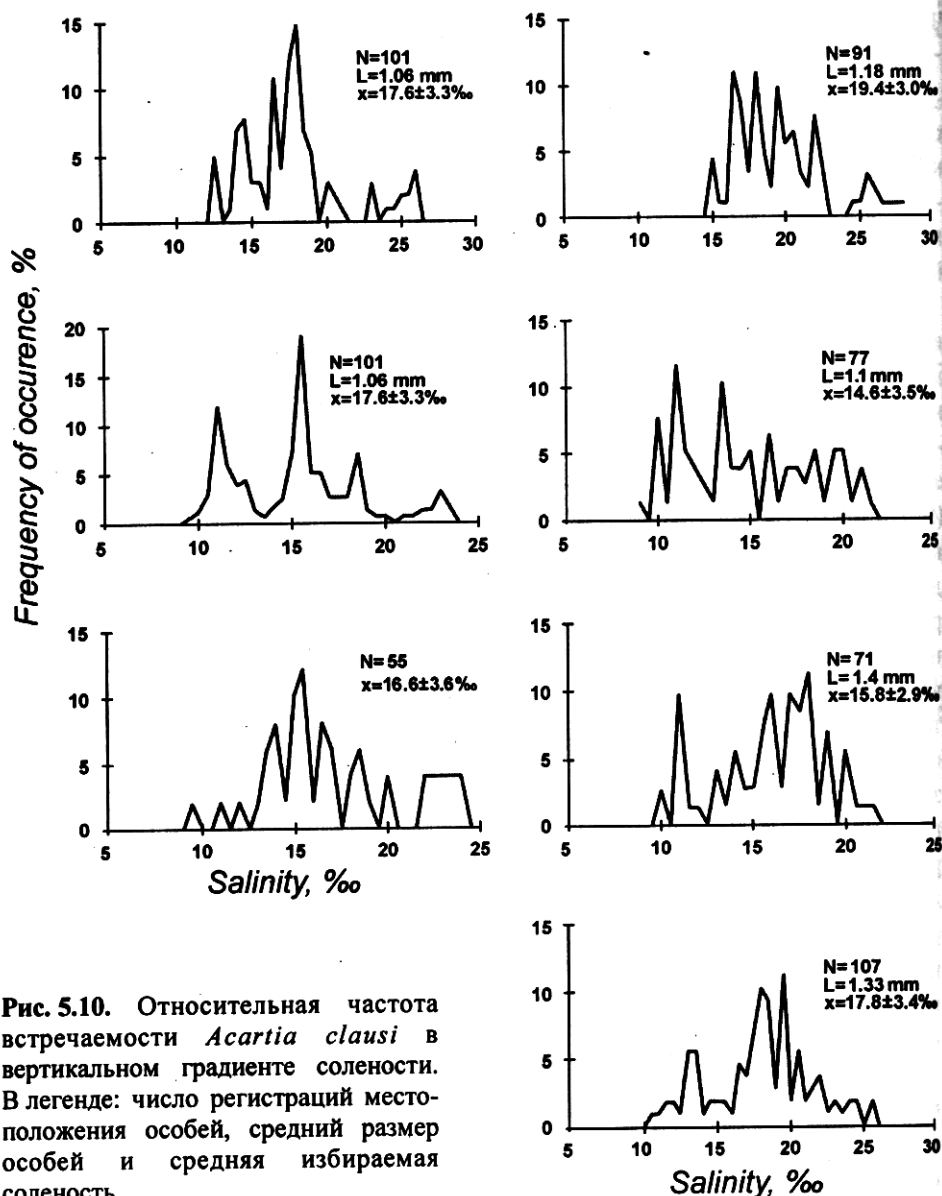
Частота скачков *Acartia clausi* Giesbr. в разных зонах градиента солёности

Опыт 1			Опыт 2		
Зоны градиента солёности, ‰	Частота скачков, мин ⁻¹	Уровень различий	Зоны градиента солёности, ‰	Частота скачков, мин ⁻¹	Уровень различий (P)
< 9,33	$55,6 \pm 12,7$	0,2	10,0 – 13,38	$43,33 \pm 5,2$	0,4
9,33 – 12,67	$46,1 \pm 8,7$	0,05	16,73 – 20,18	$41,0 \pm 5,8$	0,5
16,0 – 19,33	$36,0 \pm 5,7$	0,001	20,18 – 23,58	$38,3 \pm 9,0$	0,2
> 19,33	$51,3 \pm 2,6$	—	23,58 – 27,00	$54,7 \pm 19,5$	—

Описанные временные изменения двигательной активности особей *Acartia clausi* соответствуют определенным пространственным зонам галоградиента. Так, в течение начальной фазы высокой активности передвижения особи быстро покидают избегаемые зоны градиента солёности, распресненные сверх предела толерантности вида. В завершении начальной фазы и переходе к промежуточной, когда происходит концентрирование особей в "неизбегаемых" зонах галоградиента, распределение характеризуется обычно мономодальностью, как и в случае с горизонтальным градиентом солёности. Максимум предпочтения приходится на широкую зону: 15—20 ‰ с пиком чаще при 17—18 ‰. Часто выделяется пик предпочтительности при 10—11 ‰, обуславливающий переход нормального распределения в бимодальное. В последующие 15—30 минут распределение стабилизируется, что сопровождается, во-первых, некоторым расширением, в целом, диапазона избираемых значений солёности и, во-вторых, появлением полимодальности распределения. Явление полимодальности проанализируем позднее. Интерес представляет и сама ширина зоны избираемой солёности.

Общий диапазон солёности, избираемый особями *A. clausi* в экспериментах с вертикальным градиентом, составлял около 18 ‰ и охватывал значения от 9 до 27 ‰ (рис. 5.10). Это соответствует всему диапазону солоноватоводных водоемов, к которым относится и Черное море. Таким образом, эвригалинность *A. clausi* проявляется и на уровне поведенческих

реакций, обуславливающих выбор предпочитаемых зон в галоградиенте. Нижний предел относительного разбавления исходной морской воды, которую еще избирали особи этого вида, равный 50 %, близок к полученному на этом же виде, но обитающем при океанической солености (Lance, 1962). Это определяется, по-видимому, пределом физиологической толерантности *A. clausi* к уменьшению солености, который ограничен 50 %-м уровнем распреснения морской воды в естественной среде обитания (Lance, 1965). Верхняя граница выбора в экспериментах приблизительно соответствует максимальной солености в Черном море.



Динамика распределения и его окончательные параметры в контрольном аквариуме с гомогенной водой были резко отличными от описанной. С первых же минут опыта особи разделялись на две группы. Одни собирались в приповерхностной зоне, другие опускались на дно аквариума. К моменту установления стабильного распределения особей в аквариуме с галоградиентом (рис. 5.11, А) распределение в контрольных сосудах характеризовалось двумя особенностями. Во-первых, основная часть животных опускалась на дно. В результате максимум частоты встречаемости приходился на придонный слой (рис. 5.11, В). Во-вторых, отсутствовало полимодальное распределение, поскольку для остального пространства (столба воды) была характерна равномерная низкая частота встречаемости особей. Модальные значения предпочитаемой глубины местонахождения не выделялись.

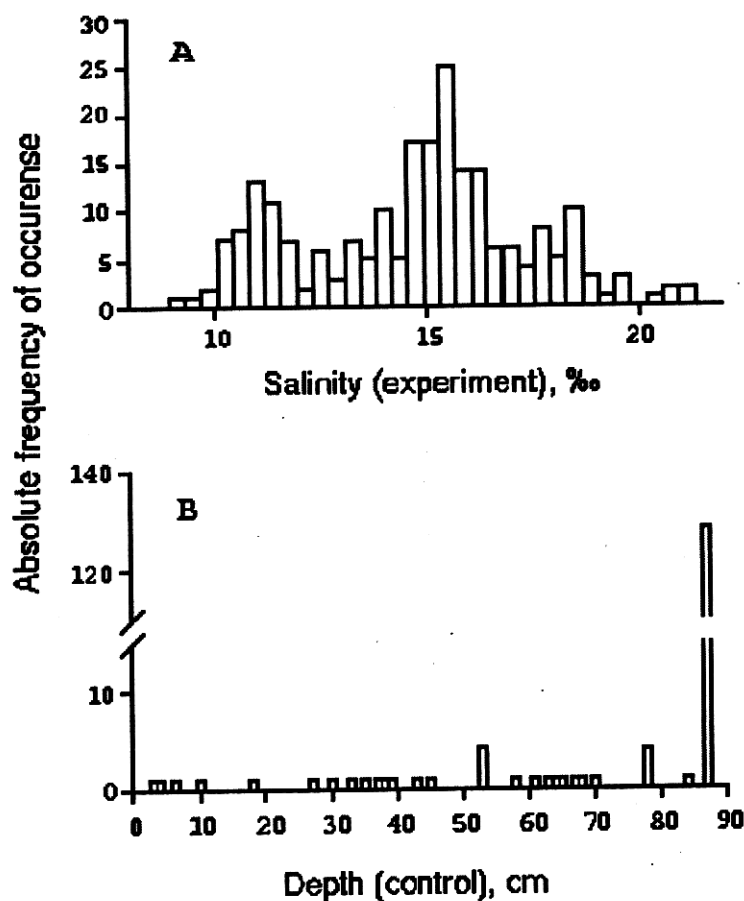


Рис. 5.11. Распределение *Acartia clausi* в вертикальном градиенте солености (А) и в гомогенном столбе воды (В).

Принципиально отличаясь от контроля, распределение копепод в градиенте солености характеризуется активным выбором предпочитаемых условий солености. Выраженные модальные уровни предпочитаемой солености, т. е. максимумы встречаемости, в условиях одного эксперимента чаще всего были представлены одними и теми же особями, устойчиво предпочитавшими те или иные зоны галоградиента. Это принципиально важно, т. к. подтверждает объективный характер явления полимодальности.

Анализ всех проведенных экспериментов позволил отвергнуть предположение о том, что полимодальность является результатом различия параметров особей. Полимодальность наблюдалась как при использовании одноразмерных особей, так и при значительном различии их размеров. Отсутствовала и взаимосвязь среднего размера особей со средней избираемой соленостью (коэффициент корреляции составлял 0,06) или наиболее выраженным модальным значением ее (коэффициент корреляции был менее 0,3).

Несмотря на объективный характер наблюдаемой полимодальности распределения копепод в градиенте солености, усреднение массивов данных по ряду отдельных опытов может приводить к ее затушевыванию и к нивелированию данных о тонкой структуре распределения. Это происходит из-за некоторого варьирования избираемой солености в отдельных наблюдениях. При объединении данных многих наблюдений особенно важен выбранный масштаб осреднения. Если при использовании ширины классового интервала, равного 0,5 ‰, полимодальная структура распределения выделяется еще очень четко (рис. 5.12, А), то при интервале, равном 1,0 ‰, значительно определяются только 2 уровня предпочитаемости, модулирующих теоретическую кривую нормального распределения (рис. 5.12, В). Правда, основные характеристики распределения — коэффициенты асимметрии и эксцесса — при обеих величинах классового интервала свидетельствуют об отличии распределения от нормального (табл. 5.5).

Для более наглядного и объективного выделения общих закономерностей полимодального распределения копепод *A. clausi* в градиенте солености, был применен ранее апробированный способ (Сарвири, 1989). Он заключается в анализе закономерностей распределения частоты встречаемости по наиболее предпочитаемым (модальным) зонам галоградиента. Для этого определяли статистический вес каждой модальной солености (Q_{si}) в отдельных опытах и для всей совокупности данных — средний статистический вес модальных соленостей (Q_s). Полученные Q_s -спектры (т. е. полигоны распределения среднего статистического веса предпочитаемых соленостей) представлен на рис. 5.13. Широкий диапазон изменения солености для *A. clausi* характеризуется достаточно выраженной регулярностью наиболее предпочитаемых значений солености. Интервал между соседними значениями модальных соленостей составлял 2—3 ‰ при классовом интервале 1 ‰. Эта величина характеризует среднюю ширину уровней предпочитаемости для *A. clausi*.

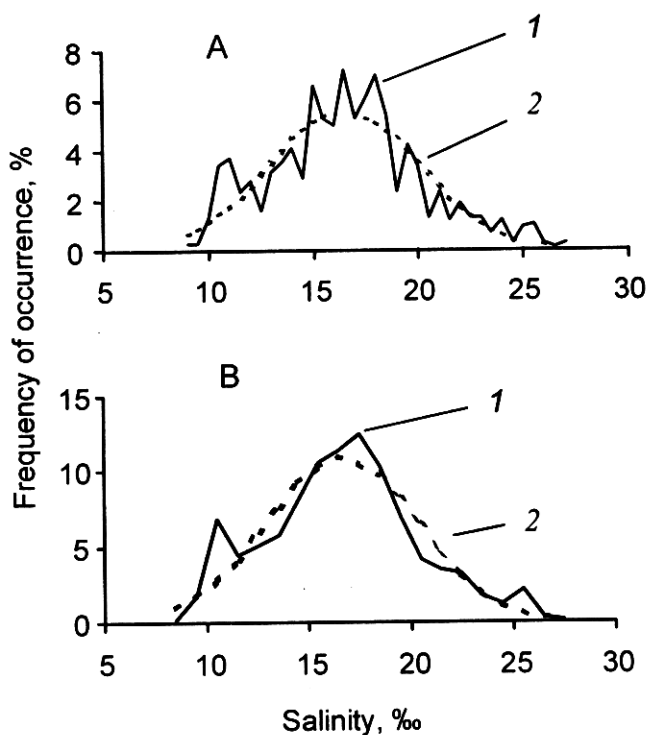


Рис. 5.12. Средняя частота встречаемости особей (1) и теоретическая кривая нормального распределения (2) *Acartia clausi* в вертикальном градиенте солености: классовой интервал (уровень осреднения) 0,5 ‰ (А); классовой интервал 1,0 ‰ (В)

Таблица 5.5.

Характеристики распределения *Acartia clausi* в вертикальном градиенте солености

Параметры распределения:	Классовый интервал (уровень осреднения)	
	0,5 ‰	1,0 ‰
Средняя избираемая соленость, ‰	16,50	16,60
Стандартное отклонение, ‰	3,60	33,70
Коэффициент асимметрии	0,16 ± 0,09	0,24 ± 0,10
Коэффициент эксцесса	-2,38 ± 0,19	-0,20 ± 0,19
Коэффициент Пирсона	107,69	85,13
Уровни достоверности (0,5 — 0,1 — 0,01)	48,6 — 56,0 — 65,2	23,6 — 32,0 — 39,3

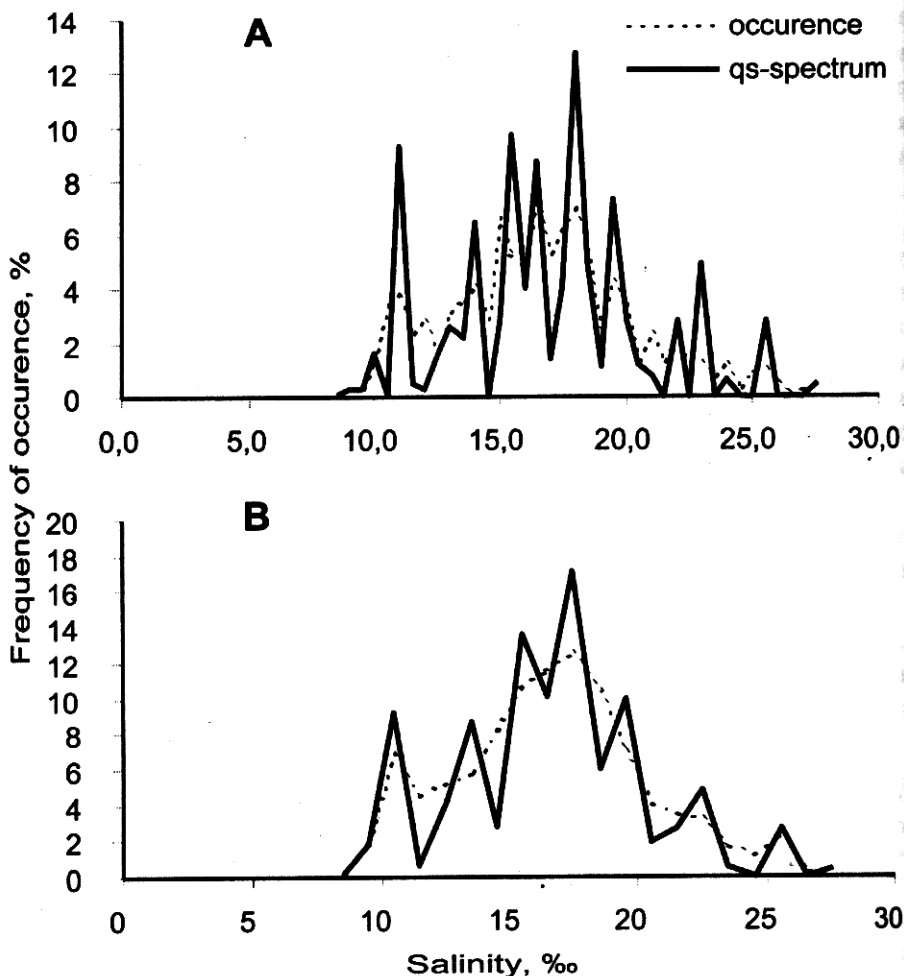


Рис. 5.13. Средняя частота встречаемости особей и Q_s -спектры распределения (т.е. модальных значений солёности, избираемых особями) *Acartia clausi* в вертикальном градиенте солёности: классовые интервалы 0,5‰ (A) и 1,0‰ (B)

Следует отметить, что данный показатель — ширина модальных уровней предпочитаемости — обнаружил свои "внутренние" тенденции изменения в границах зоны встречаемости особей в галоградиенте. При обоих уровнях осреднения видно, что интервалы между соседними модальными солёностями всегда меньше в центре массива распределения и увеличиваются в краевых зонах (см. рис. 5.13). Такая взаимосвязь ширины уровня предпочитаемости с его положением на шкале изменения фактора могла бы объясняться усилением внутривидовой конкуренции в области оптимальных значений и ее ослаблением в краевых зонах избираемого пространства галоградиента.

Сущность поведенческого полиморфизма *A. clausi* в отношении предпочитаемых условий еще требует дальнейших исследований. Возможно, что в полимодальности распределения особей в градиентных условиях среды находит отражение разнородность популяции в генетическом и фенотипическом отношении. Однако, уже сейчас ясно, что полимодальность распределения может служить особой формой приспособления популяции, служащей более полному использованию ресурсов среды, и уменьшению внутри и межвидовой конкуренции.

5.3. Свет

Подобно температуре и солености, свет может оказывать кинетическое воздействие на поведенческие акты планктонных животных. В таких случаях наблюдается функциональная связь между его интенсивностью и двигательной активностью. В частности, скорости движения таких планктонных ракообразных как *Daphnia* (McNaught, Hasler, 1964), личинок *Panopeus herbstii* (Sulkin, 1975) и *Rhithropanopeus harrisi* (Forward, 1974) линейно зависят от освещенности.

В плане анализа поведения копепод при выборе оптимальных условий среды следует различать такие понятия как абсолютная скорость движения животных и скорость перемещения в каком-то из направлений (основном на данный момент времени; назовем ее скоростью прямолинейного движения). Траектории движения могут существенным образом изменяться в различных условиях и, наряду с изменениями абсолютной скорости (см. раздел 5.2), являться одним из механизмов выбора предпочитаемых условий.

Воздействие света часто максимально проявляется именно на пространственной ориентации двигательной активности копепод и зависит от положения источника освещения. Так, при движении к источнику света (фототаксисное движение) особей *Acartia clausi* в 1,5 раза увеличивалась длина скачка и в 4 раза — показатель прямолинейности движения (ППД), что пропорционально увеличило скорость движения в основном направлении (табл. 5.6). Заметные различия ППД были обнаружены у самцов и самок. При равномерном верхнем освещении степень прямолинейности движения у них была одинаковой. При освещении, вызывающем фототаксис (т. е. боковом от точечного источника), траектории самцов становились более прямолинейными, чем самок.

В градиентных условиях среды степень воздействия света на распределение особей зависит от того, в какой плоскости пространства — вертикальной или горизонтальной — наблюдается градиент данного фактора.

Характеристики локомоторной активности *Acartia clausi* при разных режимах освещения

Характеристики локомоторной активности	Освещение верхнее, температура 20—23 °С, N = 21	Освещение боковое, температура 17—18 °С, N = 11
Длина скачка, см	0,25 ± 0,1	0,41 ± 0,2*
Частота скачков, м ⁻¹	38,1 ± 9,4	23,3 ± 5,3
Частота пауз, м ⁻¹	25,3 ± 3,9	—
Длительность пауз, с	2,2 ± 0,4	2,6 ± 0,5
Показатель прямолинейности движения (ППД)	F 0,19 ± 0,11	F 0,59 ± 0,20**
	M 0,20 ± 0,10	M 0,85 ± 0,06
	F+M 0,19 ± 0,10	F+M 0,71 ± 0,20
Скорость движения по траектории, см м ⁻¹	9,7 ± 5,7	9,6 ± 5,2
Скорость движения в основном направлении, см м ⁻¹	1,5 ± 0,7	6,1 ± 2,0

Примечания: F — самки; M — самцы;

* — различия достоверны при $P = 0,05$;

** — различия достоверны при $P = 0,01$

Так, в опытах с горизонтальным градиентом температуры (диапазон 20—28 °С), в режиме равномерного верхнего освещения слабо выраженное концентрирование особей наблюдается в средней части аквариума, где температура составляет 24—25 °С. Она соответствует наблюдавшейся в данное время в прибрежной зоне, где были отловлены животные. В режиме бокового освещения от точечного источника особи концентрируются у той стенки аквариума, где временно расположен источник света, независимо от того, какова температура в этой зоне: высокая (28 °С), или низкая (20 °С). Таким образом, при горизонтальном градиенте температуры и освещенности свет воздействует на распределение *A. clausi* сильнее температуры.

В опытах с вертикальным градиентом солености (диапазон 14,5—25 ‰) выяснилось, что режим верхнего равномерного освещения почти не влияет на распределение особей. При включении света — при резком увеличении освещенности — особи активно смещаются в более глубокие слои за счет строго вертикального движения, однако, через 10—20 минут, исходное распределение восстанавливается.

Следовательно, при вертикальном градиенте солености и равномерном верхнем освещении основное воздействие на выбор предпочитаемых особями условий оказывает соленость. Кратковременный активный уход

A. clausi от света в описанных выше опытах отличается от поведения в таких же условиях другого родственного вида — *A. tonza*, у которой кратковременный уход в более глубокие слои в аналогичных экспериментах происходил за счет пассивного опускания (Stearns, Forward, 1984a, b). Такой тип реакций, в целом, менее типичен для копепод (Latz, Forward, 1977), хотя и в этом, качественно отличном случае, сохраняются два важных элемента стратегии: направленное вертикальное движение вниз и кратковременность поведенческого ответа на стимуляцию (возвращение в исходное состояние). Кратковременное увеличение скорости движения, притом значительное — почти на порядок — может происходить и в ответ на резкое уменьшение освещенности, имитирующее "затенение" копепод дневными хищниками (Buskey et al., 1986, 1987; Buskey, Hartline, 2003). Очевидно, что перечисленные типы реакций адаптивны по своей сущности и направлены не на удержание в предпочитаемых световых условиях, а на избегание опасности.

Сигнальный характер воздействия изменяющейся освещенности проявляется и на больших временных масштабах. Так, ключевыми стимулами суточных вертикальных миграций планктонных организмов являются не абсолютные уровни освещенности, а ее изменения: в частности, — спектрального состава света (Forward, Douglass, 1986; Huiming, 1983; Macquart-Moulin, 1975; Stearns, Forward, 1984b; Sulkin, 1975; Swift, Forward, 1983).

Результаты экспериментов с *A. clausi* в градиентных условиях температуры и солености также показывают, что реакция на свет становится доминантной в условиях, когда естественные сочетания и воздействия факторов нарушены (например, ориентация градиентов абиотических факторов отличается от таковой *in situ*). То же явление отмечено в поведении других организмов планктона, у которых при неестественном (боковом) освещении реакция на свет становится более сильной, чем на градиент плотности вод. В результате, животные концентрируются у источника света (Harder, 1952, 1968). К выводу о том, что свет не является главным ориентиром движения копепод *in situ* пришли также Д. Стернс и Р. Форвард (Stearns, Forward, 1984b). При сравнении углового распределения направленности движения вверх *A. tonza* при снижающейся освещенности и в темноте (имитация условий вертикальных миграций) они обнаружили их сходство: особи почти всегда двигались в направлении ориентации в пространстве оси своего тела, независимо от освещенности.

Вероятно, при нарушении естественного сочетания факторов и их градиентов в среде обитания, изменяется и мотивация двигательной активности. Если в природных биотопах животные стремятся удерживаться в ограниченном пространстве в зонах преферендума, то в искаженных условиях экспериментов могут превалировать реакции избегания. При этом свет может выступать в качестве основного ориентирующего

фактора. В соответствии с такой интерпретацией находится резкое увеличение прямолинейности движения *A. clausi* при боковом освещении по сравнению с верхним равномерным освещением. Показатель прямолинейности движения (ППД), примененный нами и используемый другими авторами, трактуется как показатель тенденции особей к удержанию в определенной зоне путем частых поворотов (Buskey et al., 1987). Таким образом, низкие значения ППД при верхнем равномерном освещении, свидетельствуя о сложности (криволинейности) траекторий, с другой стороны, указывают на степень адекватности условий эксперимента. Высокие же величины ППД, показывая преобладание прямолинейного движения, могут свидетельствовать о неблагоприятности экспериментальных условий. Возможно также, что нарушение адекватности условий, стимулируя реакции избегания, усиливает фотопозитивность копепод (Singarajah, 1975). В этом случае можно ожидать наличия связи между степенью адекватности экспериментальных условий, с одной стороны, и интенсивностью реакций избегания, или степенью фототаксиса, — с другой.

Отражением такой зависимости и, следовательно, подтверждением предположения является, в какой-то мере, описанное выше различие степени прямолинейности движения у самок и самцов *A. clausi*. Известно, что самцы копепод обладают меньшей, по сравнению с самками, толерантностью к действию неблагоприятных факторов среды (Bradley, 1978; Lance, 1962). Тогда одно и то же нарушение условий адекватности должно приводить к более сильной реакции избегания у самцов, проявляющейся, в частности, в более прямолинейном характере движения. Возможно, что именно такая ситуация отражена в изложенных выше результатах наших экспериментов. Сходную трактовку данных по ориентации животных в поляризованном свете предложил В. П. Луферов (1969).

5.4. Давление

Барорецепция копепод имеет в основе механизм ионной диффузии через кутикулу, при которой ионы натрия и хлора, проникая через поры наружу, создают на внутренней стороне кутикулы электроотрицательный потенциал. В результате, на внутренней стороне формируется кислая среда, а на внешней — щелочная (Digby, 1965).

В поведении большинства исследованных видов копепод отмечена единая тенденция увеличения локомоторной активности с ростом давления. При этом, часто наблюдается направленное движение по вертикальной составляющей в верх, что можно объяснить стремлением особей компенсировать возросшее давление и вернуться в зону преферендума (Digby, 1967). Такую баропозитивную реакцию имеют: *Calanus finmarchicus*,

Pseudocalanus elongatus, *Oithona similis*, *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *Temora longicornis*, *Anomalocera patersoni*, *Pontella mediterranea*, *Labidocera wollastoni* (Digby, 1967; Champalbert, 1978). Таким образом, и в данном случае подтверждается свойственный копеподам преимущественно активный тип поведенческих реакций, направленных на избегание неблагоприятных или поиск предпочитаемых условий.

5.5. Турбулентность

Факторы, рассмотренные в предыдущих разделах главы, в большей мере относятся к статическим характеристикам биотопов планктонных сообществ. Однако, известно, что характерной чертой этих биотопов является их динамичность, проявляющаяся, в частности, в форме Турбулентного обмена. Микромасштабная турбулентность влияет на частоту взаимодействий хищника и жертвы, скорость продуцирования яиц и интенсивность метаболизма копепод (Kjørboe, 1997; Kjørboe and Saiz, 1995; Marrasé et al., 1997, 1990). Разнородный характер турбулентных процессов в водной толще (от поверхности в глубинные слои) влияет и на поведение особей при вертикальных суточных миграциях (Incze et al. 2001, Lagadeuc et al. 1997, Visser and Stips 2002).

Исследования поведения в турбулентной среде развиваются как в направлении имитационного моделирования воздействия турбулентности, так и в направлении экспериментальных оценок поведения, питания и роста при различных режимах турбулентности.

В первом случае, для оценки частоты взаимодействия типа "хищник—жертва" используют нелинейные уравнения Навье—Стокса. При этом генерируется стационарное изотропное поле турбулентности, внутри которого при числах Рейнольдса порядка 10—100 и скорости диссипации кинетической энергии порядка 10^{-4} — 10^{-5} рассматривают перемещение группы частиц на пространственных масштабах порядка десятков сантиметров. Каждая из таких групп включает несколько сотен частиц. Когда расстояние между частицами становится менее критического (с которого хищник реагирует на присутствие жертвы), модель регистрирует взаимодействие (Rothschild, Osborn, 1988; Yamazaki et al., 1991).

Расчеты в рамках модели показывают, что частота взаимодействия планктонных хищников и жертв в "безтурбулентной" и турбулентной среде существенно различается: в последней она значительно выше. При этом оказывается, что хищники, поддерживающие постоянные скорости и не изменяющие направления движения, обследуют наибольший объем пространства в турбулентной среде (Yamazaki et al., 1991).

Однако экспериментальные исследования пищевого поведения копепод в турбулентной среде не подтверждают этого. В мезокосмах с поддерживаемым турбулентным режимом суммарная биомасса копепод со временем уменьшается, — в сравнении с ее величиной при безтурбулентном режиме (Alcaraz et al., 1980; Oviatt, 1981). Авторы объясняют это двумя основными причинами: деформацией поля потока пищевых частиц, который создается манипуляторной активностью особей при потреблении клеток водорослей (т. е. турбулентность деформирует этот поток) и возрастанием доли реакций избегания, что ведет к большим энергозатратам и развитию общего метаболического стресса.

Дальнейшие экспериментальные исследования пищевого поведения копепод в турбулентной среде (на примере самцов *Centropages hamatus*) показали, что при создании турбулентного режима, частота реакций избегания действительно резко возрастает: как при низких концентрациях пищи (культура *Gyrodinium fissum*, 70 клеток $\cdot \text{мл}^{-1}$), так и при высоких (300 клеток $\cdot \text{мл}^{-1}$). При этом при низких концентрациях пищи особи большую часть времени проводят в состоянии медленного движения, по сравнению с безтурбулентной средой (Costello et al., 1990). При содержании без пищи в безтурбулентной среде величина активной фазы, расходуемой на медленное плавание, у особей составляет 7 %. При создании турбулентного режима величина активной фазы возрастает в 2,5 раза. Но еще больший рост активной фазы (до 54 %), которую составляет медленное плавание, наблюдается в посттурбулентный период. По мнению исследователей, последнее представляет собой переключение мотивации на поисковое поведение.

Что касается зависимости частоты встреч хищника и жертвы от параметров турбулентности, то в диапазоне скоростей диссипации энергии $0,05\text{--}0,15 \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-3}$ воздействие турбулентных процессов зависит от концентрации пищи (жертв): турбулентный режим способствует увеличению частоты встреч при малых концентрациях пищи и не влияет на эту частоту, когда ее концентрация высока (Marrasé et al., 1990). В целом, при турбулентном режиме при различных концентрациях пищи энергетическая стоимость локомоторных актов возрастает (Marrasé et al., 1990).

Рассмотренные выше предсказания модели и результаты экспериментального подхода выглядят противоречивыми, хотя возможность такого сопоставления тоже сомнительна: модель рассматривает свободно перемещающихся в пространстве особей, а эксперименты выполнены на прикрепленных (к волоску) животных.

Существенное значение, по-видимому, имеет и способ создания турбулентного режима в экспериментах. Получаемые при этом оценки параметров пищевого поведения копепод могут принципиально (количественно и качественно) различаться (Yen, 1982).

6.1. Поведение при потреблении растительного корма

Как уже было отмечено (при рассмотрении общих свойств манипуляторной активности), представление о пищевом поведении копепод при питании растительным кормом существенно изменилось. Классическая концепция пассивного фильтрационного питания служила планктонологам более 50 лет. Она основывалась на результатах визуальных наблюдений за питанием (Cannon, 1928; Lowndes, 1935; и др.), и большинство последующих работ, в которых разрабатывались модели процесса питания (Lam, Frost, 1976), исходили из нее. Однако со временем выяснилось, что копеподы способны отличать фитопланктонные клетки водорослей от пластиковых шариков такого же размера (Donaghay, Small, 1979), ориентируясь, при этом, по метаболитам, выделяемым водорослями (Poulet, Marsot, 1978).

С появлением детальных исследований механизмов питания на основе скоростных кинограмм (Alcaraz et al., 1980; Koehl, Strickler, 1981; Paffenhofen et al., 1982) стало очевидным, что пассивная фильтрация у копепод отсутствует, поскольку в области малых чисел Рейнольдса (< 1) она невозможна. Клетки водорослей отлавливаются по отдельности (при больших концентрациях — с высокой частотой), так что питание, по мнению авторов, не фильтрационное, а прерывистое, дискретное, и в основе его лежат этологические процессы активной регуляции: особи различают градиенты концентрации, размер, форму и физиологическое состояние водорослей, соответственно изменяя свою двигательную активность (Malkiel et al., 2003).

Общие тенденции изменения скорости потребления пищи копеподами в различных диапазонах ее концентрации в настоящее время достаточно хорошо известны и рассмотрены в ряде обобщающих работ. Последние показывают, что в зависимости от условий пищевой обеспеченности питающихся особей, увеличение скорости потребления при увеличении концентрации пищи может быть аппроксимировано либо линейной зависимостью, либо кривой Ивлева или Михаэлиса—Ментена (Cushing, 1959; Frost, 1972; Сушеня, 1975).

На уровне ПА механизмы пищевого поведения особей исследованы значительно слабее, хотя очевидно, что именно они регулируют количественные характеристики питания и пищевую активность в целом. Как изменяются параметры двигательной активности особей при различной концентрации пищи? Для ответа на этот вопрос были выполнены серии экспериментов, где в течение длительных визуальных наблюдений параметры питания и движения изучали одновременно (Пионтковский, Петипа, 1976). Объектом исследования были самки *Acartia clausi*, содержащиеся на монокультуре водоросли *Gyrodinium fissum* (44 мкм) при нескольких уровнях ее концентрации: 0,05—0,5—5,0—15,0 клеток · мл⁻¹.

В указанном диапазоне концентраций водорослей средняя длина скачков и скольжений особей уменьшалась с увеличением концентрации пищи. Одновременно увеличивалась продолжительность пауз (рис. 6.1).

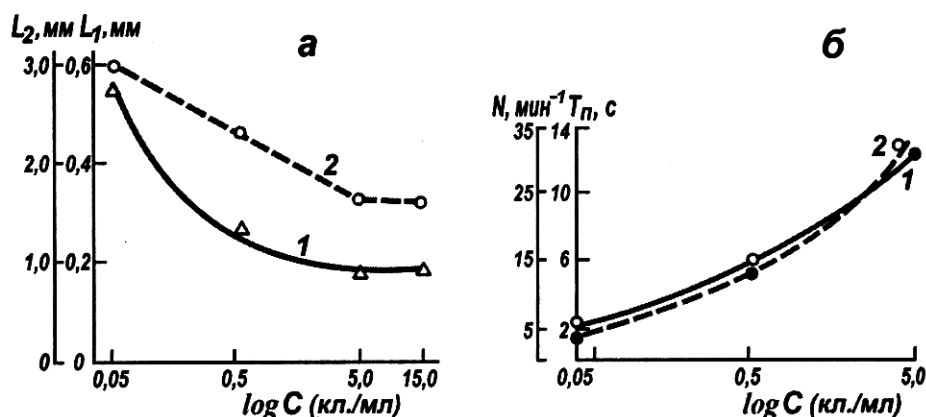


Рис. 6.1 Зависимость количественных характеристик двигательной активности самок *Acartia clausi* от концентрации пищи (Пионтковский, Петипа, 1976): а — длина скольжения L_1 (1) и длина скачка L_2 (2); б — продолжительность паузы (1) и частота серий захватывающих движений ротовых конечностей (2).

В манипуляторной активности происходило возрастание частоты серий захватывающих движений, совершаемых ротовыми конечностями. При минимальной концентрации эта частота невелика (4—5 серий в минуту), варьирует в узких пределах и параметрически не отличается от той, что наблюдается в контрольных сосудах (без пищи). С увеличением концентрации водорослей на два порядка частота выполнения серий захватывающих движений возрастает почти в 10 раз. Одновременно увеличивается вариабельность этой частоты: коэффициент вариации в области максимальных концентраций составляет 33 %. На фоне описанной тенденции возрастания частоты серий захватывающих движений наблюдается ее

короткопериодная изменчивость (рис. 6.2): частота резко возрастает в момент поимки и поедания клеток водорослей и далее уменьшается до первоначального уровня. Отмеченное явление наблюдается во всем диапазоне концентраций водорослей.

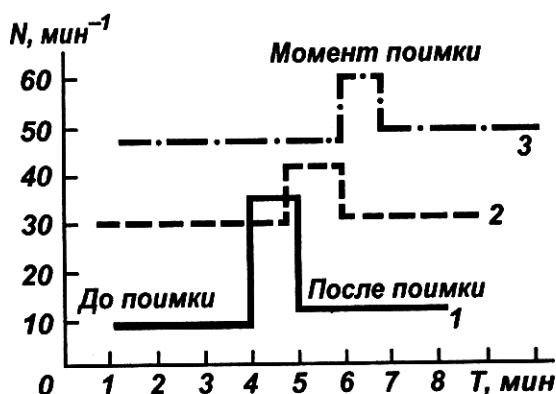


Рис. 6.2. Динамика частоты серий захватывающих движений ротовых конечностей самок *Acartia clausi* при поимке одноклеточных водорослей (Пионтковский, Петипа, 1976): концентрация пищи: 0,5 (1), 5,0 (2) и 15,0 (3) клеток · мл⁻¹; N — частота серий захватывающих движений; T — время непрерывных наблюдений.

Изменчивость концентрации пищи в среде, причем, весьма значительная на временных масштабах от нескольких минут до месяцев, для планктонных копепод является обычной ситуацией. В масштабах микро-распределения такая изменчивость часто является следствием пятнистости распределения пищи в среде. Анализируя в этом аспекте описанную выше динамику локомоторной и манипуляторной активности, можно отметить ряд интересных регуляторных эффектов. С увеличением концентрации (попадая в "пятно" пищи), особи снижают локомоторную активность: уменьшается длина скачков и скольжений и возрастает продолжительность пауз, что должно способствовать более длительному пребыванию в обнаруженной зоне высокой концентрации пищи. При этом возрастает частота серий захватывающих движений ротовыми конечностями, что должно увеличивать вероятность поимок клеток. В итоге, скорость потребления увеличивается по описанным выше зависимостям.

Представленные результаты касаются поведения при питании монокультурами водорослей. Естественно, что в природе существует возможность выбора тех или иных пищевых объектов, в зависимости от экологической ситуации. Это обуславливает избирательный (селективный) характер потребления. Экспериментальные и полевые исследования

селективности, преимущественно на растительном корме, первоначально сформировали функционально-морфологическую концепцию этого явления. Согласно последней, избирательное потребление фитопланктонных водорослей определенного размера диктуется морфологическими особенностями ротовых конечностей: характером их "оперения" и расстоянием между щетинками максилл. Эти свойства могут обуславливать 100 % эффективность улавливания крупных клеток и значительно меньшую — мелкоразмерных (Nival, Nival, 1976). Такие интерпретации представлялись конструктивными, т. к. объясняли, почему скорость потребления и избирательность являются функциями размеров клеток водорослей (Hargrave, Geene, 1970; Frost, 1972).

Однако по мере совершенствования техники экспериментальных исследований, позволившей детально исследовать механизм поимки клеток водорослей, на смену функционально-морфологической концепции пришла этологическая. Она постулировала преимущественно хемосенсорную основу процесса потребления клеток водорослей и активный характер выбора, распознавания пищевых объектов и отбрасывания непищевых (Alcaraz et al., 1980; Paffenhofer et al., 1982; Poulet, Ouellet, 1982; Gill, Poulet, 1988). Следует подчеркнуть, что этологическая концепция активной регуляции избирательности питания ориентирована, преимущественно, на уровень ЭДА. Поведение особей на уровне ПА — следующем более высоком уровне организации поведения — оставалось менее изученным.

Мы наблюдали процесс избирательного питания самок *A. clausi*, содержащихся на трехкомпонентной смеси одноклеточных водорослей (*Ditylum brightwellii*, 100×57 мкм; *Prorocentrum micans*, 30×20 мкм; *Exuviaella cordata*, 10×12 мкм). На протяжении нашего эксперимента *D. brightwellii* не потреблялся вообще, и самки начинали питание с интенсивного потребления *P. micans*. Его выедание происходило до определенной пороговой концентрации и далее прекращалось. По достижению пороговой концентрации избираемого компонента пищевой смеси увеличивалось потребление следующего — наиболее многочисленного, но меньшего по размеру — *E. cordata*. Таким образом, избирательность представляла собой процесс переменного потребления разноразмерных компонентов корма разной концентрации. Математическая модель этого процесса на основе описанных выше экспериментов (Пионтковский, Петипа, 1975) представлена в работе В. И. Беляева и Н. П. Макаровой (1977).

В следующей серии аналогичных экспериментов, наряду с анализом временной изменчивости скорости потребления компонентов пищевой смеси, мы наблюдали за двигательной активностью особей. Опыты продолжались трое суток. Было проведено 3 серии экспериментов, в которых характеристики манипуляторной активности изменялись следующим образом. Эффективность охоты (отношение количества пойманных клеток к сумме пойманных и упущенных) за избираемыми из смеси клетками

P. micans оказалась такой же, как при потреблении монокультуры этой водоросли аналогичной концентрации (рис. 6.3, а). Следовательно, наличие клеток других видов и размеров не влияло на данный параметр.

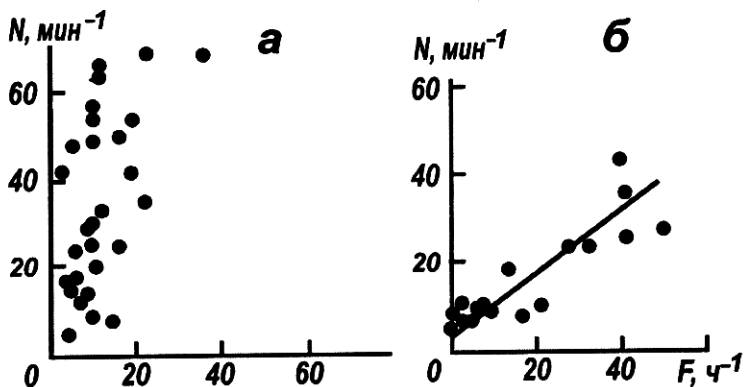


Рис. 6.3 Динамика частоты серий захватывающих движений ротовых конечностей самок *Acartia clausi* при потреблении водорослей *Prorocentrum micans* из пищевой смеси *P. micans* + *Exuviaella cordata*: а — при остаточной концентрации *P. micans* 40—60 клеток·мл⁻¹; б — при остаточной концентрации *P. micans* 10—30 клеток·мл⁻¹. *N* — частота серий захватывающих движений.

Эффективность охоты (*F*) оказалась величиной достаточно постоянной в широком диапазоне концентраций пищевой смеси, поэтому переключение избирательности ее компонентов нельзя объяснить изменением эффективности поимки клеток. В области концентраций избираемого компонента (*P. micans*) выше пороговых частота его поимок и частота серий захватывающих движений ротовыми конечностями слабо связаны (рис. 6.3, б): как при высокой (40—60 в минуту), так и при низкой (2—20 в минуту) частоте серий наблюдалось относительно постоянное количество поимок клеток. В области пороговой концентрации избираемого компонента пищи (10—30 клеток·мл⁻¹), между частотой поимок и частотой серий захватывающих движений устанавливается линейная зависимость с коэффициентом корреляции 0,9 и *P* = 0,05. Это свидетельствует о резком изменении стратегии охоты и существенном повышении ее эффективности. Однако, продолжая потребление все того же компонента смеси, особи сталкиваются с ситуацией его недостаточного (для удовлетворения пищевых потребностей) количества. В этой ситуации, при новой эффективной стратегии охоты (когда количество потребленной пищи и частота серий захватывающих движений линейно связаны), можно было бы ожидать увеличения частоты серий захватывающих движений, что привело бы к увеличению потребления избираемого компонента. Однако этого не происходит: функция плотности распределения показывает, что доминиру-

ющими в манипуляторной активности остается минимальная частота серий захватывающих движений (рис. 6.4, б). Вероятно, это связано и с тем, что в среднем, частота серий захватывающих движений линейно зависит от суммарной концентрации пищевой смеси (рис. 6.4, а). Данные ограничения, по-видимому, приводят к смене потребляемого компонента корма.

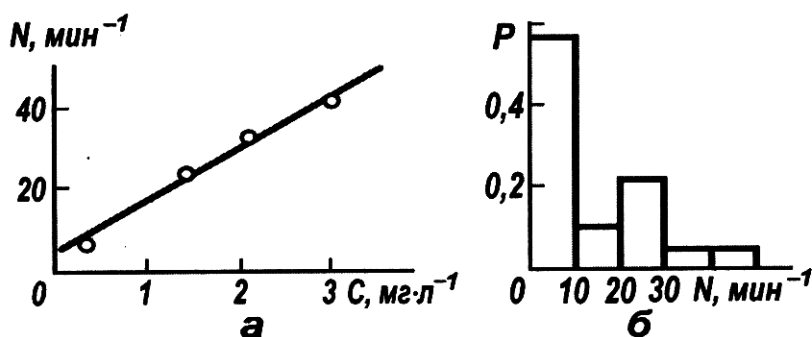


Рис. 6.4. Зависимость частоты серий захватывающих движений от концентрации пищевой смеси (а) и функция распределения их частот (б) в области малых (пороговых) концентраций потребляемого компонента при питании самок *Acartia clausi*: C — концентрация пищевой смеси; P — вероятность события

Скоростная киносъемка пищевого поведения копепод на уровне ЭДА показывает, что при потреблении тех или иных клеток особи могут переключать схемы манипуляторной активности, используя либо активный, либо пассивный механизм питания (Price, Paffenhof, 1984, 1985). В первом случае, при появлении клеток в непосредственной близости к ротовым конечностям, частота движения вторых максилл и максиллипод активно регулируется: изменяется в момент поимки и поедания клетки, что подтверждает данные наших наблюдений (см. рис. 6.2). Во втором случае, клетки поедаются на фоне работы конечностей с неизменной частотой. Например, *Eucalanus elongatus* использует первую схему лишь в 27 % случаев при потреблении клеток *Thalassiosira weissflogii* (11—13 мкм), большую часть времени питаясь "пассивно" (Price, Paffenhof, 1985).

Предлагая эту культуру водорослей разноразмерным видам копепод, авторы также показали, что особи с меньшим линейным размером тела используют преимущественно активный механизм поимки (самки *Paracalanus* sp., *Eucalanus pileatus*) и более эффективно улавливают эти клетки водорослей по сравнению с крупными особями *Neocalanus plumchrus*, *Eucalanus attenuatus*, *E. elongatus*, *Neocalanus cristatus*, которые питаются, в основном, пассивно. Этот факт, по мнению авторов, помогает понять, почему в большинстве описанных случаев (Gamble, 1978; Huntley,

1981; Paffenhofer, 1984) мелкие копеподы более эффективно питаются на мелких клетках водорослей, чем крупные.

Активный выбор определенных компонентов пищевой смеси регулируется также их "вкусовым качеством" — биохимическим составом метаболитов, окружающих клетки (Poulet, Ouelet, 1982). Вероятно, радикальным случаем активной регуляции является резко отрицательная реакция на отдельные токсинсодержащие виды водорослей — такие, как *Gonyaulax grindleyi*. При длительном содержании *Calanus pacificus* на культуре этих водорослей отмечается значительная смертность особей и подавление процесса продуцирования яиц (Huntley et al., 1986). Авторы отмечали извергание через глотку содержимого кишечника, появлявшееся в присутствии *G. grindleyi*. В присутствии других токсинсодержащих видов (*Phyrodiscus brevis*) частота сердцебиения у *Calanus pacificus* возрастает до 400 ударов в минуту, а движения ротовых конечностей становятся беспорядочными (Sykes, Huntley, 1987). После помещения особей в фильтрованную морскую воду, или культуру *Gyrodinium resplendens* их поведение и питание нормализуется.

6.2. Поведение при потреблении животного корма

По стратегии поведения, копепод, потребляющих животный корм, относят к одному из трех типов хищников: засадчиков, обследователей и потребителей суспензии (Tiselius, Jonnson, 1990). Хищники первого типа ожидают попадания жертв в поле действия своих сенсорных систем, после чего нападают. Хищники второго типа совершают длительное, почти непрерывное обследование пространства, в процессе которого жертвы попадают в поле действия сенсорных систем. Хищники третьего типа стараются направить создаваемые ротовыми конечностями (по направлению к ним) токи воды таким образом, чтобы в них попали жертвы, оказавшиеся в поле действия сенсорных систем.

По мнению этих авторов, стратегия обследователей свойственна большинству калянид и наиболее типично представлена в поведении таких видов, как *Euchaeta elongata*, *Labidocera trispinosa*, *Epishura nevadensis* и др. (Kerfoot, 1978; Yen, 1985; Landry, Fagerness, 1988). Представители Cyclopoida демонстрируют, преимущественно, поведение засадчиков (Gerritsen, Strickler, 1977).

Рассмотрим стратегию поведения некоторых наиболее полно изученных в этом плане видов. Одним из них является *A. clausi*, в питании которой животная пища в определенные сезоны года составляет значительную долю. При потреблении животного корма (мелких однородных

Oithona minuta, 0,6 мм), общей тенденцией локомоторной активности самок *A. clausi* является увеличение продолжительности активной фазы с увеличением концентрации пищи от 0,5 до 6,0 мг·л⁻¹. Эта связь линейна, коэффициент корреляции равен 0,98 при $P = 0,05$ (Пионтовский, 1980). Поскольку *A. clausi* перемещается преимущественно скачками, их частота и определяет эту тенденцию.

Скольжения, наблюдаемые при питании растительным кормом, при хищничестве крайне редки, или отсутствуют вовсе. Частота серий захватывающих движений ротовыми конечностями также мала по сравнению с таковой при питании водорослями. В целом, при увеличении концентрации жертв приблизительно на порядок суточная скорость их потребления возрастала лишь в два раза.

У хищника-засадчика *Oithona plumifera* при увеличении концентрации жертв (одноразмерные *Oncaea* sp., 0,5 мм) в том же ее диапазоне (0,5—6,0 мг·л⁻¹), продолжительность активной фазы остается постоянной, хотя продолжительность пауз несколько снижается. Длина скачков и их частота не обнаруживают достоверных изменений. В среднем, продолжительность активной фазы у *O. plumifera* в 3—4 раза меньше, чем у *A. clausi*. Особи большую часть времени неподвижно "парят" в толще и переносятся в различных направлениях конвективными токами. Случаи поимок жертв были единичны даже в области максимальных концентраций корма.

Низкая скорость потребления при значительном (на порядок) увеличении концентрации жертв отмечено и у некоторых других видов. Так, при хищничестве *Euchaeta elongata*, количество нападений, заканчивающихся поимкой и поеданием (полным или частичным) жертв (*Pseudocalanus elongatus*), возрастало лишь в 2 раза при увеличении их концентрации на порядок (Yen, 1982). У *Euchaeta marina*, охотящихся за мелкими *Temora*, число нападений возрастает приблизительно в 1,5 раза при увеличении концентрации почти в 8 раз — от 0,8 до 6 мг·л⁻¹ (Петипа, 1981). При этом тенденции изменчивости основных характеристик двигательной активности нелинейны: при концентрации пищи 3 мг·л⁻¹ наблюдается максимум скачков и максимальная суточная скорость потребления. Частота захватывающих движений ротовыми конечностями увеличивается линейно.

Очевидно, что в отличие от растительного питания, эффективность потребления животного корма существенно зависит от особенностей поведения и морфо-функциональных характеристик особей, выступающих в роли жертв. Размер тела, направленность, скорости их движения, могут быть более значимы для хищников, чем сама концентрация. В таком случае, хищники могут вести активный выбор жертв, обладающих лишь определенными и оптимальными (для потребителя) свойствами. Количество таких особей может находиться в сложных соотношениях с общей

концентрацией жертв и выступать, таким образом, скрытым, но доминирующим фактором в формировании зависимости скорости потребления и других характеристик локомоторной и манипуляторной активности от концентрации корма. Так, у *A. tonsa*, питающихся тремя видами простейших (*Laboea strobila*, *Strombidium reticulatum*, и *Mesodinium rubrum*), эффективность поимок *M. rubrum* вдвое меньше, чем *S. reticulatum*, хотя размеры их клеток близки. Причина таких различий кроется в хорошо развитых реакциях избегания у *M. rubrum*, которые они обнаруживают при появлении хищника. У *S. reticulatum* такой тип оборонительного поведения отсутствует (Jonsson, Tiselius, 1990).

В поведении типичных хищников-обследователей тоже выявляется изменчивость скорости потребления, объяснимая особенностями поведения жертв. При содержании *Euchaeta elongata* на животном корме трех различных видов (1 — *Oithona similis*, 430 мкм; 2 — *Pseudocalanus spp.*, 950 мкм; 3 — *Aetideus devergens*, 1440 мкм) равной концентрации (25 особей на литр), количество нападений на *Pseudocalanus spp.* было приблизительно в 5 раз больше, чем в отношении двух других видов жертв. Таким образом, предпочтение отдается особям среднего размера, что, по мнению автора (Yen, 1982), связано с несколькими причинами:

- 1) более крупные жертвы быстрее перемещаются и более эффективно избегают нападений;
- 2) хищнику затруднительно удерживать и поедать очень крупных жертв;
- 3) перемещения малоразмерных *O. similis* могут оставаться для хищника малозаметными, т. к. эти особи большую часть времени неподвижно прячут в толще, тогда как *Pseudocalanus spp.* перемещается почти непрерывно и его легче обнаружить.

Дальнейшие эксперименты (Yen, 1983, 1985) показали, что в диапазоне размеров жертв 650—1000 мкм, предлагаемых в равной концентрации, скорость их потребления самками *E. elongata* описывается кривой с максимумом в области средних размеров. Явное предпочтение при этом в течение всего годового цикла отдается *Pseudocalanus spp.*, которых *E. elongata* отличает от других видов того же размера (мало потребляемых Cyclopoida) по характеру локомоторной активности.

Длина тела жертвы, которым отдается предпочтение, составляет, в данном случае, 70 % длины базиподита максиллипод *E. elongata*, играющих главную роль в поимке и удержании жертв. По этому соотношению, как считает автор, можно предварительно оценивать возможный предпочитаемый размер пищевых объектов у хищных копепод. Аналогичные по смыслу зависимости были выявлены и у других хищничающих видов. Для *Calanus pacificus*, *Labidocera trispinosa*, *Tortanus discaudatus*, *Oithona spinirostris*, *Euchaeta elongata* установлена значимая регрессия между оптимальным размером потребляемых жертв (L_p) и длиной вторых

максилл хищников (Lm^2): $Lp = -0,05 + 0,79 Lm^2$ при $r = 0,93$ (Landry, Fagerness, 1988). При этом оказалось, что максимальный «осветляемый» (хищником от жертв) объем воды ($F_{\max}$) линейно связан со средней скоростью движения жертв (Vp): $F_{\max} = 0,19 + 0,64 Vp$ при $r = 0,95$.

Очевидно, что данные зависимости действуют в определенном диапазоне соотношений размеров хищника и жертвы. Сводка известных в литературе данных по характерным величинам этих соотношений для копепод дана в работе (Landry, Fagerness, 1988) и расширена нами (табл. 6.1). Из таблицы следует, что в большинстве случаев длина тела жертвы составляет 4—40 % длины тела хищника, или 0,1—8 % его массы. В эти диапазоны не укладываются данные для *Neocalanus* и *Corycaeus*, отличающиеся на порядок величин. Список исключений может быть также продолжен известными описаниями случаев хищничества, когда соотношение размеров хищника и жертвы близко к единице, или же больше единицы: хорошо известно потребление копеподами (*Calanus helgolandicus*, *C. typicus*, *Anomalocera ornata*) личинок рыб, или их частей, а также выгрызание хищными *Oncaea* и *Candacia* кусков тела сагитт и личинок рыб (Петипа, 1981; Wickstead, 1965). Тем не менее, в настоящее время, представляется целесообразным принять за основу указанные выше типичные соотношения и использовать их как эмпирически обоснованные оценки для развития концепции размерных спектров водных сообществ (Sheldon et al., 1986).

Явная селективность в отношении жертв определенных размеров описана и в случаях хищничества у видов, более приспособленных к растительному питанию, когда особям предлагают смесь растительного и животного корма. В таких ситуациях самки *Calanus pacificus*, например, потребляют в первую очередь животный корм (науплиальные и первые копеподитные стадии разных видов копепод). При этом, в диапазоне размеров жертв 100—700 мкм более интенсивно выедаются старшие науплиальные стадии размера 480 мкм (Landry, 1980). Ту же закономерность автор получил в опытах с *Labidocera trispinosa* — хищничающего вида, — при содержании самок на смеси науплиальных стадий копепод. В обоих случаях причину селективного выедания автор видит в способности хищников регистрировать перемещение крупных жертв с более дальних расстояний, чем мелких.

Помимо указанных факторов, существенное влияние на эффективность хищничества и частоту взаимодействия хищника и жертвы оказывает характер взаимной направленности их движения в трехмерном пространстве. Если принять, что "пространство встреч" представляет собой сферу, в которой все направления равнозначны, то частота таких встреч может быть представлена следующим образом (Gerritsen, 1980):

Таблица 6.1

Морфометрические характеристики и соотношения у хищников и их жертв

Виды хищников	Длина тела хищн., мм	Масса тела хищников мг	Длина тела жертв, мм	Масса тела жертв, мг	Соотношение размеров жертв и хищников	Соотношение масс жертв и хищников	Автор данных
<i>Neocalanus cristatus</i> , сор 5	8,3	18	0,2	0,0003	0,02	0,0002	Greene, Landry, 1988
<i>Euchaeta elongata</i> , самки	6,0	1,4	1,4	0,016	0,23	0,01	Yen, 1982, 1983;
<i>Calanus pacificus</i> , самки	3,0	0,2	0,5	0,0022	0,17	0,01	Landry, 1980;
<i>Labidocera trispinosa</i> , самки	2,6	0,08	0,5	0,0022	0,19	0,03	Landry, 1978
<i>Tortanus discaudatus</i> , самки	1,7	0,04	0,5	0,0017	0,29	0,04	Ambler, неопубл.
<i>Oithona spinirostris</i> , самки	1,3	0,002	0,1	0,0001	0,08	0,05	Landry, неопубл
<i>Corycaeus anglicus</i> , самцы	0,8	0,002	1,0	0,004	1,2	2,0	Landry, et.al., 1985
<i>Acartia clausi</i> , самки	1,2	0,005	0,5	0,0039	0,42	0,08	Пионтковский 1985
<i>Oithona plumifera</i> , самки	2,0	0,04	0,5	0,0019	0,25	0,05	Пионтковский, 1985
<i>Calanus helgolandicus</i> , самки	3,42	1,02	0,15—0,20	0,0006—0,0011	0,04—0,06	0,0006—0,0011	Петипа, 1965, 1981
<i>Acartia clausi</i> , самки и самцы	1,2	0,03—0,05	0,2—0,3	0,0014—0,0026	0,17—0,25	0,05	Петипа, 1959, 1981

$$z_p = \frac{\pi R^2 N_b}{3} \left(\frac{u^2 + 3v^2}{v} \right) \quad \text{для } v \geq u, \text{ или:}$$

$$z_p = \frac{\pi R^2 N_b}{3} \left(\frac{v^2 + 3u^2}{u} \right) \quad \text{для } u \geq v,$$

где N_b — концентрация жертв; u, v — средние скорости движения хищника и жертвы. Вероятность встреч за промежуток времени t принимается распределенной по закону Пуассона.

При данных условиях (когда частоты направлений движения распределены по нормальному закону), средняя относительная скорость составляет:

$$\bar{w} = \frac{(u^2 + 3v^2)}{3v},$$

где w — средняя относительная скорость.

Модель чувствительна при $v = u$. Тогда

$$\bar{w} = \frac{4}{3} v.$$

В случае движения хищника и жертвы в одной плоскости с равными скоростями, их средняя относительная скорость составляет:

$$\bar{w} = \sqrt{2} v.$$

В случае движения хищника и жертвы в разных плоскостях (хищника — вертикально, жертвы — горизонтально), все движущиеся особи встретятся, если они имеют направление движения вправо, а их относительная скорость будет составлять:

$$\bar{w} = 2v.$$

Как указывает автор, использовавший в этой модели теорию поиска (Коорман, 1956), последние два уравнения представляют экстремальные ситуации взаимодействия хищника с горизонтально движущимися жертвами. Одним из важных следствий модели является вывод о максимальной частоте встреч жертв теми хищниками, которые движутся вертикально: они имеют преимущество (11 %) перед горизонтально движущимися хищниками. Что же касается жертв, то они имеют минимальную частоту встреч с хищниками в случае движения в одной плоскости (одном направлении) с ними.

Экспериментальная проверка следствий модели была выполнена на популяциях пресноводных ракообразных. Наиболее явно формирование тенденции к преимущественно горизонтальному движению прослеживается в онтогенезе у *Cyclops scutifer* (хищничающего вида). Она фактически отсутствует у науплиальных стадий и младших копеподитных, появляется у третьей копеподитной стадии, но лишь в определенное (дневное) время; сравнительно хорошо различима у четвертой копеподитной стадии и доминирует в движении копеподитов пятой стадии и самок (Gerritsen, 1980).

6.3. Плотность популяции потребителей

Поскольку Соперода активно реагируют на присутствие в окружающем пространстве других планктонных животных и себе подобных (Strickler, Ball, 1973), *a priori* можно предположить, что концентрация (плотность) особей в фиксированном объеме воды может быть значимым фактором, регулирующим их поведение. Вопрос этот остается слабо изученным. В имеющихся исследованиях обнаружены сходные тенденции изменения основных характеристик питания и движения особей разных видов. У *Acartia tonsa* и *Rhincalanus nasutus* скорость потребления фитопланктонных водорослей уменьшается с увеличением концентрации их потребителей, а продолжительность активной фазы (у *R. nasutus*) возрастает. В логарифмическом масштабе обе тенденции аппроксимируются линейными зависимостями

(рис. 6.5). Увеличение частоты некоторых ПА локомоторной активности при увеличении плотности посадки особей было отмечено в поведении *Oithona davisae*, содержащихся на смеси фитопланктона (Uchima, Hirano, 1988). Лейсинг и Йен (Leising, Yen, 1997) исследовали поведение копепод в агрегациях, сформированных в экспериментах воздействием источника света. Они отметили уменьшение среднего расстояния между особями по мере возрастания плотности агрегаций.

Для того, чтобы понять этологические эффекты взаимодействия особей одного и разных видов, мы исследовали характеристики локомоторной активности самок *A. clausi* и *Oithona minuta* (50 особей), помещенных в 100-мл чашки. *O. minuta* обычно перемещается в

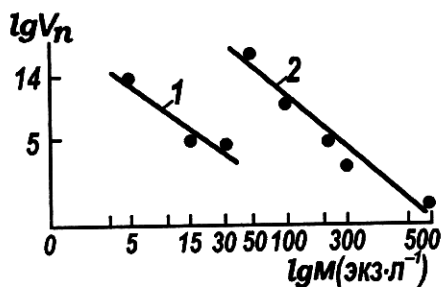


Рис. 6.5. Зависимость скорости потребления пищи и характеристик локомоторной активности *Rhincalanus nasutus* (1) и *Acartia clausi* (2) от плотности посадки особей (Шадрин и др., 1983; Hargrave, Geen, 1970)

пространстве сериями коротких частых скачков, после которых следуют паузы (см. табл. 3.9). Такие последовательности ПА наблюдаются до тех пор, пока особь не приблизится на некоторое "критическое" расстояние к особям своего или другого вида. После такого сближения следует длинный скачок (оборонительная реакция) и длительная пауза ("замирание"). Продолжительность "пауз-замираний", длина скачков — оборонительных реакций и величины "критических" расстояний значимо больше при взаимодействии типа "*Oithona—Acartia*", чем при взаимодействии типа "*Oithona—Oithona*".

В процессе длительных визуальных наблюдений было замечено также, что локомоторная активность особей приводит к формированию их скоплений, существующих до тех пор, пока в это скопление не вторгается особь, совершающая оборонительный скачок. В следующий момент аналогичные скачки в различных (случайных) направлениях выполняют большинство особей скопления. В итоге оно распадается. Распад наблюдается и без "вторженцев", в случае нарушения "критических" расстояний между какими-либо особями. Последние выполняют оборонительные скачки, это приводит, как правило, к нарушению "критических" расстояний с другими особями, и реакция приобретает цепной характер; скопление распадается. В некоторых случаях, мы наблюдали тактильное взаимодействие пассивно парящих особей, после которого следовали оборонительные скачки.

Очевидно, что чем больше плотность особей в единице объема, тем чаще возникают описанные феномены. Вероятно, это приводит к общему увеличению среднего уровня локомоторной активности и продолжительности активной фазы в целом. Соответственно, время, которое остается для манипуляторной активности (в частности, поимки и поедания клеток водорослей), уменьшается. Как следствие, уменьшается и скорость потребления. В справедливости такого предположения убеждают и другие исследования, показавшие, например, что в присутствии хищника (*Euchaeta elongata*), особи *Pseudocalanus minutus* значительно уменьшают скорость потребления фитопланктона (*Thalassiosira weissflogii*). При этом, изменяются и количественные характеристики локомоторной активности *P. minutus*: длительность пауз становится меньше, увеличивается средняя скорость движения особей. Подобные эффекты, однако, не наблюдаются в присутствии других — нехищных видов копепод (Wong, 1988).

Помимо прямых, взаимодействия планктонных хищников и жертв могут носить и опосредованный характер. Пресноводный *Diaptomus tyrrelli*, например, уменьшает скорость потребления корма в присутствии хищной *Epishura locustris*, прижизненные метаболиты которой ингибируют процесс питания (Folt, Goldman, 1981).

6.4. Биolumинесценция

Известно, что одной из функций биolumинесценции у планктонных организмов является защита от выедания. Светящиеся (биolumинесцирующие) виды водорослей выедаются копеподами в меньшей степени, чем не светящиеся (Esaias, Curl, 1972; Porter, Porter, 1979). Исследователи объясняют это тем, что особи со светящимися в кишечниках проглоченными клетками фитопланктона выедались бы хищниками в большей мере. По этой причине *Acartia tonsa*, содержащаяся на сильно светящихся культурах водорослей, сокращает скорость их потребления на 50—70 % по сравнению с таковой на слабосветящихся культурах (White, 1979).

В то же время, интенсивные импульсные вспышки биolumинесценции у самих копепод предохраняют их от выедания хищниками более высокого порядка. Например, *Metridia lucens*, воспроизводящая большое количество вспышек, меньше выедается зуфаузидами, чем другие виды (David, Conover, 1961). Поскольку биolumинесцируют большинство видов копепод, явление их интенсивного импульсного высвечивания может быть одной из важных причин сильной вариабельности характеристик двигательной активности особей, наблюдаемых при различных условиях экспериментов.

Для проверки гипотезы мы изучили локомоторную активность самок *Pleuromamma abdominalis* (опыты выполнены совместно с П. В. Евстигнеевым). Локомоторную активность самок измеряли до и после максимального высвечивания, которое стимулировали слабым электрическим током с длительностью импульса 25 мс. Средние величины частоты скачков, продолжительности скольжений и продолжительности пассивной фазы, в целом, не обнаружили значимых различий (табл. 6.2). В то же время, после высвечивания коэффициенты вариации частот скачков и продолжительности пассивной фазы возросли, приблизительно, вдвое.

Таблица 6.2

Локомоторная активность самок *Pleuromamma abdominalis* до и после биolumинесцентного высвечивания: *N* — объем выборки; *X* — средняя; *V* — коэффициент вариации.

Количественные характеристики	До высвечивания			После высвечивания		
	<i>N</i>	<i>X</i>	<i>V</i> %	<i>N</i>	<i>X</i>	<i>V</i> %
Продолжительность скольжения, с	90	6	81	80	5	68
Продолжительность пассивной фазы, с	68	26	36	61	23	74
Частота скачков в минуту	67	8	81	80	5	68

6.5. Эндогенная мотивация

Локомоторная и манипуляторная активность контролируются внешними и внутренними стимулами. Соотношение этих стимулов регулирует поведение на всех уровнях его организации. В отношении копепод проблема соотношения внешней и внутренней мотивации остается мало изученной, хотя является одной из важнейших в этологии (Хайнд, 1975). Характерно, что само явление эндогенной мотивации поведения многомасштабно и хорошо различимо во временной шкале от нескольких секунд до суточных и сезонных ритмов активности. Так, типичные схемы ПА локомоторной активности особей показывают, что периоды локомоции прерываются периодами полного покоя (см. рис. 3.8 и 3.9). Это же явление хорошо известно на уровне ЭДА, где периоды движения и покоя исчисляются долями секунды (Cowles, Strickler, 1983; Gill, 1987; Poulet, Gill, 1988).

Очевидным примером периодичности мотивации больших временных масштабов являются суточные и полусуточные ритмы двигательной активности, которым посвящены многие полевые и экспериментальные исследования (Петипа, 1981; Рудяков, 1986; Bohrer, 1980; Enright, 1977a, b, c; Simard et al., 1985 и др.). Из недавних исследований этого плана следует отметить работу С. Авент и др. (Avent et al., 2005), в которой поведение особей *Acartia spp.* в больших аквариумах регистрировали с помощью видеокамер в течение двух суток в условиях естественных колебаний света и в полной темноте. Хорошо выраженные миграционные ритмы были получены при обоих режимах содержания и соответствовали периодичности прилива в прибрежных водах, где были отловлены животные.

Многомасштабный характер эндогенных ритмов ставит перед исследователями весьма сложную задачу — количественно оценить различные периодические составляющие и выявить вид спектра в целом. Идеальным способом решения задачи была бы длительная (многომесечная — для охвата масштаба сезонных ритмов) высокочастотная регистрация параметров локомоторной активности особей на уровне ЭДА и ПА. Однако пока такие эксперименты отсутствуют.

Первые удачные попытки выявить частотные спектры двигательной активности копепод предприняты на уровне ЭДА в экспериментах с *Calanus helgolandicus*, *Centropages typicus* и *Temora longicornis* и касаются короткопериодной изменчивости локомоций (Poulet, Gill, 1988). Они подтвердили наличие характерных периодов в движении конечностей (например, мандибулярных пальп и вторых антенн — у *Calanus helgolandicus*) и их различие у исследованных видов. Для уровня ЭДА также показательно, что периодичность работы различных конечностей может совпадать. Так, у *Calanus helgolandicus* наблюдается высокая корреляция между частотой движений абдомена и ротовых конечностей (Светличный, Яркина, 1989).

6.5.1. Голодание

Для исследования соотношения эндогенной и экзогенной мотивации поведения часто используют ситуацию голодания особей, когда отсутствие пищи нивелирует часть воздействующих на поведение биотических факторов. Сама по себе способность особей к голоданию той или иной продолжительности (от нескольких часов до многих суток) характеризует их возможности переносить неоднородные условия обеспеченности пищей *in situ*. Неритические виды копепод, обитающие в богатых пищей водах, менее приспособлены к длительным срокам голодания, чем океанические виды (Dagg, 1977).

Исследуя количественные характеристики основных типов локомоторной активности, мы попытались установить тенденции ее изменения у разных видов (*Scolecithrix danae*, *Euchaeta marina*, *Pleuromamma abdominalis*, *Rhincalanus nasutus*) при многосуточном голодании особей (рис. 6.6).

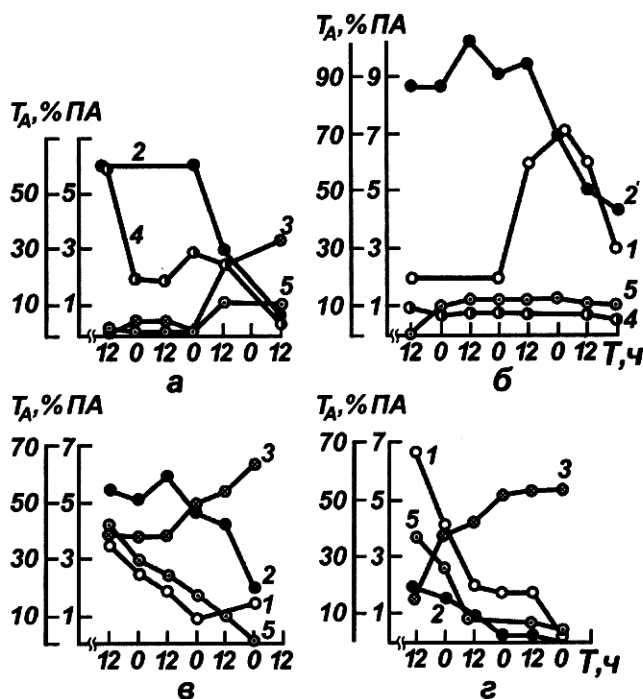


Рис. 6.6. Изменения локомоторной активности самок *Scolecithrix danae* (а), *Euchaeta marina* (б), *Rhincalanus nasutus* (в) и *Pleuromamma abdominalis* (г) при голодании: 1 — частота скачков, $мин^{-1}$; 2 — продолжительность скольжения, с; 3 — продолжительность активного парения, с; 4 — скорость скольжения, $см \cdot с^{-1}$; 5 — продолжительность единичных скольжений, %. T — продолжительность активной фазы; ПА — остальные параметры

Особи названных видов в основном перемещаются скольжением. Его продолжительность остается относительно постоянной у *S. danae* — в течение полутора суток голодания, у *R. nasutus* и *E. marina* — в течение 12 часов голодания. У *P. abdominalis* продолжительность скольжения уменьшается на протяжении всего периода эксперимента с этим видом (2,5 суток). У *R. nasutus* и *E. marina* продолжительность скольжения варьирует при относительно высоком среднем уровне в течение 24—36 часов после начала голодания. Через 36 часов после начала голодания, тенденция монотонного уменьшения продолжительности скольжения устанавливается у всех видов. При этом у *S. danae* и *E. marina*, возрастает продолжительность активного парения. У *P. abdominalis* она уменьшается на протяжении всего эксперимента.

Динамика частоты скачков довольно разнородна. Наиболее резко она уменьшается в первые сутки голодания у *R. nasutus*, *P. abdominalis* и остается стабильной у *E. marina*. В движении *S. danae* скачки отсутствуют.

Наряду с количественными изменениями характеристик локомоторной активности происходят и качественные ее преобразования. У самок *S. danae* на четвертые сутки голодания появляется пауза — состояние полной неподвижности, которое начинает регулярно повторяться между скольжениями. У *R. nasutus* на 2—3 сутки исчезают характерные для скачкообразного движения петли, и оно становится прямолинейным.

Данные наших экспериментов, в целом, показывают, что одни виды (*S. danae*, *E. marina*) могут длительное время (более суток) переносить отсутствие пищи без видимого уменьшения локомоторной активности, другие сокращают долю активных перемещений в среде с первых же часов голодания (*P. abdominalis*).

В динамике манипуляторной активности (в частности, частоты холостых захватывающих движений ротовых конечностей) выявляются две тенденции (рис. 6.7): 1 — сохранение ее относительно постоянной частоты при небольшой вариабельности (*P. abdominalis* и *E. marina*); 2 — сильное варьирование частоты с 2—6 кратным ее увеличением в течение первых полутора—двух суток голодания (*S. danae*, *R. nasutus*).

Стратегия двигательной активности в ситуации длительного отсутствия пищи, вероятно, существенно зависит от величины энергозапасов тех биохимических субстратов, которые расходуются на движение в первую очередь. Например, у *A. clausi* в процессе трехсуточного голодания расходуется весь капельный жир (Ковалева, Шадрин, 1983). При этом, у голодающих особей значительно уменьшаются частоты скачков (основной тип перемещения) и увеличиваются продолжительности пауз. Пятидесятипроцентная смертность особей наблюдается на 5—6-е сутки экспериментов, в то время, как при содержании на пище (*Peridinium trochoideum*, $3 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$), та же смертность наблюдается на 18-е сутки. Тенденция уменьшения локомоторной

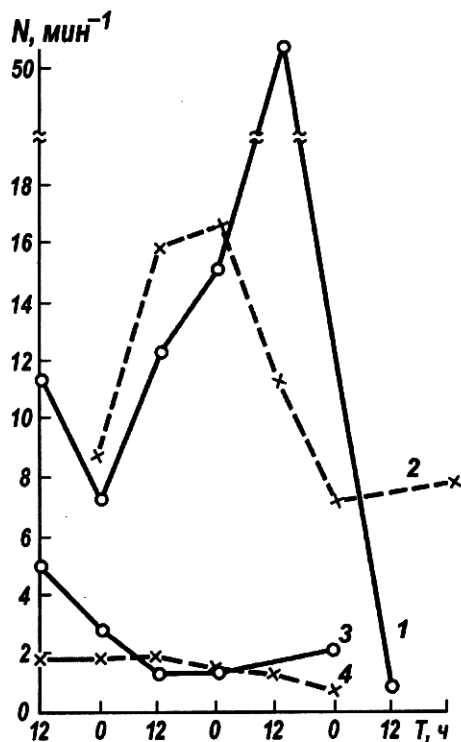


Рис. 6.7. Изменения манипуляторной активности самок *Scolecithrix danae* (1), *Rhincalanus nasutus* (2), *Pleuromamma abdominalis* (3) и *Euchaeta marina* (4) при голодании: N — частота серий холостых захватывающих движений ротовых конечностей; T — время суток

активности при голодании известна и у других видов копепода (Lillelund, Lasker, 1971; Uchima, Hirano, 1988).

Среди ПА манипуляторной активности наиболее удобны для исследования захватывающие движения ротовых конечностей (как правило, вторых максилл). Мы назвали их "холостыми" захватывающими движениями (Пионтковский, 1977а), т. к. большая их доля не приводит к захвату пищевых объектов, а при их отсутствии носит явно "холостой" характер. Это понятие не ново, т. к. инстинктивные стереотипные движения, совершаемые при отсутствии раздражителей известны в этологии как "движения вхолостую" (Lorenz, 1965).

Полемика этологов по поводу механизмов регуляции ПА такого рода не привела к формированию единых взглядов, постулировав, тем не менее, две концепции: 1 — холостые захватывающие движения существуют независимо от внешних воздействий (Eibl-Eibesfeldt, 1958; Shleidt, 1964); 2 — холостые захватывающие движения не зависят от внешних раздражителей, но вызываются ими (Хайнд, 1975).

Результаты наших двухсуточных наблюдений за частотой холостых захватывающих движений у голодавших самок *Acartia clausi* позволяют выделить три характерных явления: 1 — существование этих движений на протяжении всего периода голодания; 2 — повышение среднего уровня частоты на вторые сутки; 3 — суточную периодичность процесса (увеличение частоты в 12—13 часов).

В следующей серии экспериментов голодавшим трое суток особям предлагали корм (культуру водоросли *Gyrodinium fissum*, концентрация 5 клеток $\cdot$ мл⁻¹). После первых же поимок клеток было отмечено скачкообразное увеличение частоты захватывающих движений, которая далее (приблизительно через час) стабилизировалась.

Регуляторные эффекты пищи уже рассматривались ранее (см. раздел 5.1): дальнейшее увеличение концентрации пищи сопровождается увеличением частоты холостых захватывающих движений (см. рис. 6.1). На фоне этого тренда наблюдаются также короткопериодные "всплески" частоты в момент поимки и поедания отдельных клеток (см. рис. 6.2).

Наши эксперименты, как и другие, описанные в литературе, показывают, что голодание той или иной продолжительности снижает порог чувствительности к внешним раздражителям, что находит отражение в гипертрофированных реакциях на их первые предъявления. Так, после внесения корма, скорость его потребления в первые часы может быть в 1,5—3 раза выше той, что демонстрируют неголодавшие особи, питающиеся при той же концентрации корма (Runge, 1980). Затем скорости потребления уравниваются. Вероятно, по этой же причине частота нападений на жертв у голодавших *Mesocyclops edax* больше, чем у неголодавших (Williamson, 1980, 1983).

Интересно отметить также утрачивание способности к хищничеству у некоторых видов *Oithona* после многосуточного голодания (Uchima, Hirano, 1986). Такие особи мало подвижны, их легко собирать пипетками. Экстраполяция этих явлений на экологические ситуации *in situ* может означать, что такие особи утрачивают "нормальный" порог чувствительности, не демонстрируют реакций избегания и должны становиться объектами хищничества в первую очередь (Uchima, Hirano, 1988).

6.5.2. Обеспеченность пищей

Для оценки воздействия такого фактора, как обеспеченность пищей на ритмы двигательной активности особей, было выполнено две серии длительных наблюдений. В первой измеряли параметры локомоторной активности разновозрастных стадий *Euchaeta marina* в среде без пищи, во второй — при содержании особей на культуре водорослей *Gyrodinium fissum* высокой концентрации (3 мг $\cdot$ л⁻¹).

При содержании особей без пищи (рис. 6.8, а) локомоторная активность науплиусов, копепоидов и самок имеет различные тенденции изменчивости в течение суток. При содержании особей на пище (рис. 6.8, б) тенденции суточных изменений локомоторной активности отличны от тех, что имеют место в среде без пищи. Появляются хорошо выраженные

минимумы продолжительности активной фазы, приходящиеся на ночное время суток: 20—21 час у самок и 0—1 час — у копеподитов IV стадии. У науплиусов II стадии развития суточные ритмы локомоторной активности отсутствуют при обоих режимах содержания особей.

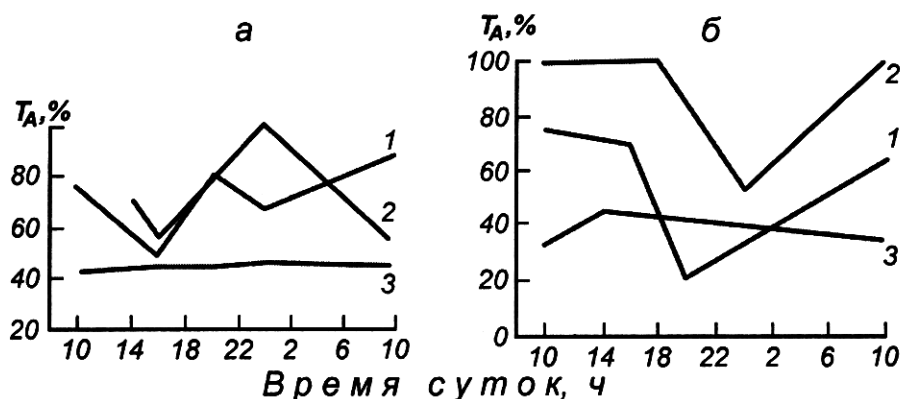


Рис. 6.8. Суточные изменения продолжительности активной фазы T_A самок (1), четвертой копеподитной стадии (2) и второй науплиальной стадии (3) *Euchaeta marina* при кратковременном содержании в среде без пищи (а) и в присутствии пищи (б)

Таким образом, степень обеспеченности пищей влияет на суточные ритмы локомоторной активности особей. Это влияние не затрагивает младшие науплиальные стадии, еще не перешедшие на интенсивное экзогенное питание. Однако, в среде с пищей среднесуточный коэффициент вариации продолжительности активной фазы у науплиусов больше, чем в среде без пищи. Вероятно, это связано не с пищевой, а тактильной стимуляцией: встречи с клетками водорослей вызывают изменения локомоторной активности.

На уровне комплексов поведения убедительные материалы получены в мезокосмах — параметрически контролируемых аквариумах большого объема (десятки тысяч литров). Эксперименты с *Calanus pacificus* в мезокосмах объемом 70 м^3 показали, что особи демонстрируют обычные миграционные ритмы при концентрации хлорофилла в среде более $5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, но изменяют эти ритмы (перестают мигрировать, оставаясь днем у поверхности), когда концентрация пищи (точнее, хлорофилла "а") становится менее $1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ (Huntley, Brooks, 1982).

Эти данные позволяют понять, почему скопления мигрирующих видов, описанные в литературе, иногда встречаются в поверхностных слоях в дневное время. Для объяснения механизма, авторы предложили гипотезу двухуровневой регуляции миграционного поведения, согласно которой, основным фактором регуляции движения является голод (первый

уровень регуляции). Он "перекрывает" действие абиотических факторов (например, света) и эндогенных ритмов, формируя мотивацию поиска слоев с максимальной концентрацией пищи. Если же корма достаточно для удовлетворения пищевых потребностей, особи становятся восприимчивы ко второму уровню регуляции, где доминирующими в мотивации поведения являются факторы с определенной периодичностью действия (типа суточных изменений освещенности). Качественно сходные тенденции миграционного поведения отмечены и у других видов копепод: в Северном море (Dagg, 1985) и зоопланктонных сообществах вод Гольфстрима (Roman et al., 1988).

Весьма существенно, что суточные ритмы миграционной активности и ритмы питания у многих видов копепод контролируются независимо друг от друга (Head et al., 1985; Stearns, 1986; Durbin et al., 1990). Авторы отмечают, что ритмы миграций сильно изменчивы и подвержены влиянию различных факторов биотического и абиотического происхождения. Суточные ритмы питания более консервативны и проявляются как при наличии вертикальных суточных миграций (Bohrer, 1976; Daro, 1980, 1985; Петипа, 1981; Mackas, Stearns, 1986), так и при их отсутствии у немигрирующей части популяции мигрирующих видов (Daro, 1985, 1988; Hattori, 1989; Nicolajsen et al., 1983).

Отчетливая эндогенная мотивация ритмов пищевой активности известна для эврифага *Acartia tonza*, у которой ритмы питания сохраняются при длительном содержании особей в темноте (Stearns, 1986), а также в условиях недостатка пищи (когда начинаются потери в массе тела) и при полном голодании (Durbin et al., 1990). У хищных видов (*Euchaeta elongata*) частота нападений на *Aetideus divergens* в 19 раз выше в темноте, чем на свету, причем, периодичность нападений сохраняется и при длительном (6 суток) содержании особей в темноте (Yen, 1982).

Ритмичность отмечается как в экспериментах с малыми объемами, так и в мезокосмах с естественной пищей (Durbin et al., 1990). Как считают указанные авторы, она, вероятно, может быть объяснена в терминах физиологических процессов: исследования эпителия кишечника копепод показали (Nott et al., 1985), что в клетках эпителия, связанного с функцией усвоения и выведения, должны существовать периоды релаксации, обеспечивающие в течение нескольких часов восстановление их активности. Цикличность релаксации клеток ткани приводит к цикличности пищевой активности особей.

Количество потребленной пищи влияет не только на ритмику локомоторной и пищевой активности, но и на избирательность питания. Эта тенденция хорошо прослеживается в масштабах всего зоопланктонного сообщества, когда имеется возможность оценить и сопоставить синхронно измеренные скорости потребления разноразмерных компонентов пищи и индексы селективности этих компонентов. Такие данные приведены в

работе Р. Годи с соавторами (Gaudy et al., 1990), которые изучали скорость потребления естественного сестона всем сообществом зоопланктона. В последнем, 3 популяции: *Paracalanus sp.*, *Acartia sp.* и *Centropages typicus* составляли основу численности и общей биомассы в поверхностном слое. Используя данные этой работы, мы рассчитали зависимость селективности в потреблении разноразмерных фракций сестона от удельной скорости его потребления всем зоопланктонным сообществом поверхностного слоя. По результатам этих расчетов мы отметили тенденцию возрастания избирательности определенных компонентов сестона (в основном, крупных фракций) по мере роста удельного объема потребленной (в единицу времени) пищи. Количественные характеристики этого тренда варьируют в зависимости от условий, в которых существует зоопланктонное сообщество. Под "условиями" понимается вся многомерность различий среды обитания (по размерному составу сестона как кормовой фракции, физико-химическим характеристикам биотопа и т. д.).

Развитие копепод сопровождается метаморфозом, включающим шесть науплиальных и шесть копеподитных стадий. Весь процесс занимает, в среднем, 20—30 дней (Marshall, Orr, 1972), однако, может значительно варьировать — в зависимости от температуры и обеспеченности пищей (см. например, Сажина, 1975, 1980). Метаморфоз сопровождается качественными и количественными изменениями поведения особей. Ниже мы рассмотрим их на примере двух массовых видов: *Euchaeta marina* Prestandrea и *Acartia clausi* Giesbr.

Прозрачные оболочки яиц последней стадии эмбрионального развития позволяют наблюдать первые ПА двигательной активности будущих науплиусов. Эти ПА представляют собой непродолжительные шевеления внутри яйца, прерываемые длительной паузой. У вылупившихся науплиусов фактически сразу же наблюдаются активные локомоции — скачки за счет ударов вторых антенн и других еще слабо развитых конечностей. Скачки прерываются паузами.

Переход к копеподитным стадиям развития сопровождается существенными морфо-функциональными изменениями особей. Появляется характерная для копепод форма тела, дальнейшее развитие получают ротовые и плавательные конечности. Все это обуславливает появление новых ПА локомоторной и манипуляторной активности. У *E. marina*, например, появляется скольжение и активное парение.

У зрелых особей устанавливаются конечные пропорции тела и заканчивается развитие всех конечностей и систем организма в целом. Вследствие этого развиваются новые комплексы поведения, например репродуктивное, с качественно новым репертуаром ПА.

В целом, онтогенез сопровождается следующими основными качественными изменениями:

- увеличивается разнообразие поведенческих актов и комплексов;
- усложняется структура ПА в связи с возрастанием количества составляющих ЭДА;
- увеличивается количество рабочих конечностей, участвующих в выполнении ПА;
- функция основного образующего элемента может перемещаться на другие рабочие органы;

— количество функций, выполняемых тем или иным рабочим органом, может увеличиваться, т. е. возрастает его мультифункциональность. Все это хорошо укладывается в описанные тенденции онтогенетических процессов (Яблоков, Юсуфов, 1976).

Количественные тренды частично были изложены в разделе 5.1. Для *E. marina* они оказались сходными при различных температурных режимах содержания особей: частота скачков и скольжений увеличивается от копеподитов третьей стадии к взрослым особям (самкам). Средняя длительность скольжения изменяется противоположным образом: от копеподитных стадий к половозрелым она уменьшается. Видимо, такое уменьшение связано с частотой других ПА, прежде всего — скачков. Чем чаще происходит переключение на разные типы движения, тем короче их длительность. Частота переключений со скачков на скольжения у *E. marina* в онтогенезе возрастает. Поскольку продолжительность скачка чрезвычайно мала, основную долю локомоторной активности занимает скольжение, которое может плавно переходить в активное парение (особи "зависают" в толще при работающих конечностях).

Продолжительность активной фазы у *E. marina* увеличивается в 2 раза — от науплиальных стадий к копеподитным (Пионтовский, 1979) и незначительно — от копеподитных к половозрелым. Соотношение активной и пассивной фаз у копеподитных и взрослых стадий составляет 0,8—1,0.

Тенденция возрастания в онтогенезе доли скачкообразного движения согласуется с изменениями пищевых потребностей. Известно, что *E. marina* потребляет смешанную пищу растительного и животного происхождения. При этом, энергетические потребности копеподитов I стадии могут полностью обеспечиваться за счет потребления растительной пищи. Старшим и зрелым стадиям необходима также животная пища. В связи с этим потребление ее в онтогенезе возрастает, составляя у копеподитов IV стадии 80 % суточного рациона, а у самок — более 90 % (Павловская, 1979). Увеличение частотных характеристик локомоторных ПА в онтогенезе может быть связано также с усилением миграционной активности особей.

В отличие от *E. marina*, у *A. clausi* основные ПА локомоторной активности не претерпевают онтогенетических изменений (табл. 7.1, рис. 7.1). Достаточно постоянными остаются частоты скачков и пауз при движении особей. Нет больших различий и устойчивых тенденций в изменении продолжительности пауз. Такая относительная стабильность вероятно связана с тем, что у особей в онтогенезе не наблюдается возрастания удельных затрат на общий энергообмен (Петипа, 1967). Их миграции незначительны по амплитуде и осуществляются (особенно в летнее время) в пределах верхнего 10—15-метрового слоя (Петипа и др., 1963). Увеличение средней длины скачков связано с общим линейным увеличением размеров тела: связь этих параметров аппроксимируется линейной регрес-

сией: $L_{СК} = 0,028 \pm 2,11$. Обе величины даны в сантиметрах. Коэффициент корреляции равен 0,75 при $P = 0,01$.

Таблица 7.1

Характеристики локомоторной активности *Acartia clausi* на различных стадиях развития (температура 18—20 °C)

Стадия, пол	Суммарная частота скачков, мин ⁻¹	Доля больших скачков, %	Средняя длина скачка, мм	Средняя длина большого скачка, мм	Средняя длительность пауз, с	Средняя скорость скачкообразного движения, см мин. ⁻¹	
						1	2
самки	31±8 (29)	9±12 (29)	2±1 (300)	12±2 (60)	3±1 (530)	10	7±2 (16)
самцы	25±12 (22)	9±10 (22)	2±0,1 (300)	12±2 (60)	4±2 (529)	8	6±2 (16)
коп.3-4	25±7 (18)	9±11 (18)	2±0,3 (300)	7±3 (60)	4±1 (563)	6	4±2 (6)
коп.1-2	25±7 (15)	21±19 (15)	1±0,1 (300)	6±2 (120)	3±1 (325)	5	4±3 (16)

Примечание: 1 — расчет на основе данных о частоте и длине скачка; 2 — расчет на основе данных о длине траектории и затраченном времени. В скобках — объем выборки

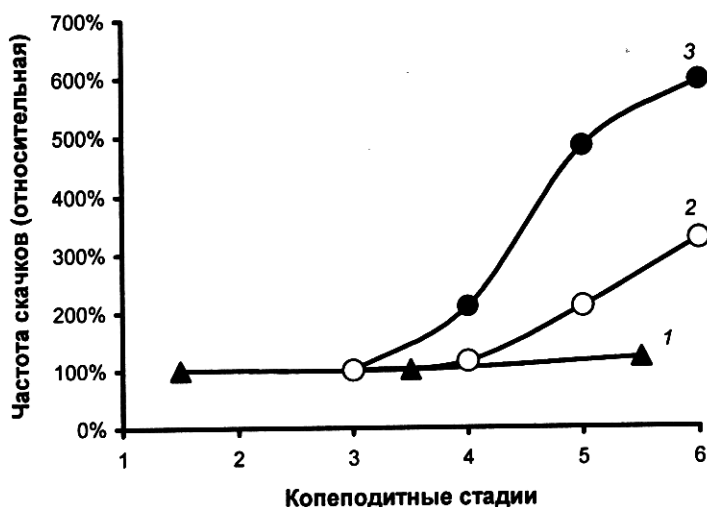


Рис. 7.1. Онтогенетические изменения частоты скачкообразных двигательных актов у *Euchaeta marina* (1 и 2) и *Acartia clausi* (3): температура 25 °C (1), 15 °C (2) и 18—20 °C (3)

Среди характеристик локомоторной активности особей есть, однако, и такие, онтогенетические характеристики которых не связаны с размерами тела. Так, у ранних копеподитных стадий (по сравнению со старшими), вдвое выше доля больших скачков. Возможно, что повышенная мотивация этого вида ПА является адаптивной реакцией, направленной на уменьшение смертности молоди за счет прессы хищников.

У разных онтогенетических стадий *A. clausi* наблюдаются также значимые различия в пространственной ориентации скачков при фототаксисе (рис. 7.2). У самок движение "вперед" составляет 55,5 % от общего количества скачков, у копеподитов III—IV стадии — 73,8 %, у копеподитов I—II стадии — 77,6 % (Серегин, 1986б). Статистически значимые различия существуют в следующих попарно сравниваемых группах: самцы—самки, самки—копеподиты I—II стадии. Таким образом, степень однонаправленности движения уменьшается от копеподитных стадий к половозрелым, что свидетельствует о возрастании сложности траекторий у половозрелых стадий. Возрастание "степеней свободы" в перемещении в пространстве у зрелых особей представляется вполне понятным явлением в аспекте известных данных о том, что сложные траектории локомоторных ПА лежат в основе стайного поведения особей — поддержании целостности их скоплений (Ueda et al., 1983), обеспечивают их удерживание в микроразонах ("пятнах") повышенной концентрации пищи (Williamson, 1980).

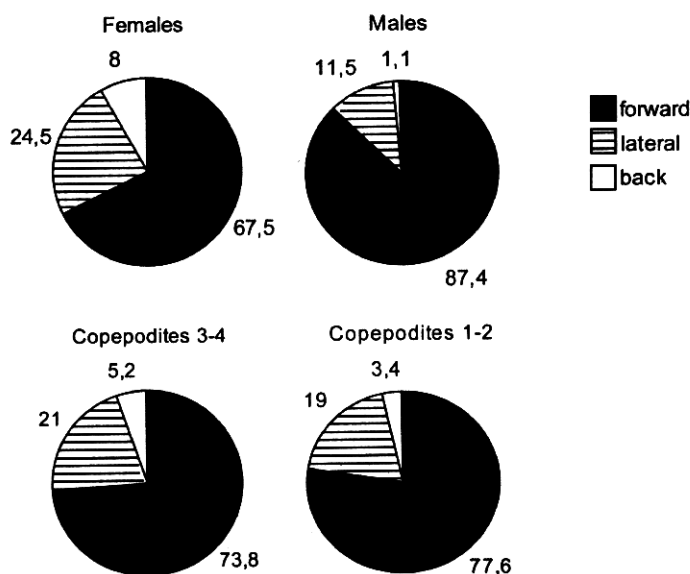


Рис. 7.2. Пространственная ориентация скачков (% от общего количества) у самок, самцов и копеподитов разного возраста *Acartia clausi* при фототаксисе.

Таким образом, в онтогенетических количественных изменениях локомоторной активности можно выделить две основных тенденции: увеличение линейной протяженности отдельных ПА, повышение их частоты (а, следовательно, — и скорости) у некоторых видов. Вторая состоит в усложнении характера локомоций в пространстве.

Описанные тренды дают основание предполагать, что в пространственном микрораспределении различных онтогенетических стадий одного вида должны наблюдаться различия. Это подтверждают наши измерения *in situ*. Высокочастотный сбор проб с пространственной дискретностью 12,5 м был выполнен с помощью насоса в западной части Черного моря в поверхностном слое (Серегин и др., 1985). Обработка проб показала, что агрегированность пространственного распределения особей двух массовых видов: *A. clausi* и *O. minuta* в онтогенезе возрастает. Тенденция, в принципе, качественно сходна у обоих видов: наиболее высокие индексы агрегированности обнаруживают самки, затем — старшие копеподитные стадии, затем — младшие копеподиты. В эту схему не вписывается распределение самцов *O. minuta*, которые обнаруживают минимальные значения индекса агрегированности из всех рассчитанных. Аналогичная тенденция — к возрастанию агрегированности пространственного распределения в онтогенезе — отмечена в пространственном распределении пресноводных *Cyclops strenuus abyssorum* (George, 1989).

Следствием различий частоты и протяженности локомоторных ПА у возрастных стадий одного вида являются различия скоростей их движения при вертикальных миграциях. В результате, более зрелые особи "обгоняют" младшие возрастные стадии (Африкова, 1976) и популяции не перемещаются как единое целое.

Онтогенетические изменения локомоторной активности в экспериментальных условиях описаны и для некоторых других видов. Так, у *Calanus helgolandicus*, *Euchirella curticaudata* и *Pontella mediterranea* отмечена та же основная тенденция увеличения локомоторной активности в онтогенезе (Павлова, 1987). У *Eucalanus pileatus* самки обнаруживают более высокую активность, чем копеподитные стадии, причем, эти различия сохраняются в широком диапазоне концентраций растительного корма (водоросли *Thalassiosira weissflogii*): от 0,1 до 1,0 мм³·л⁻¹ (Paffenhofer, Lewis, 1990).

Онтогенетические изменения происходят и в манипуляторной активности копепод. Средние и максимальные скорости фильтрации возрастают линейно — у *Eurytemora affinis* и *Temora longicornis* и экспоненциально — у *Acartia tonsa* (Harris, Paffenhofer, 1976; Allan et al., 1977). Для *Calanus helgolandicus* известна тенденция экспоненциального увеличения скорости фильтрации и потребления растительного корма особями от четвертой науплиальной к зрелым стадиям (Paffenhofer, 1971).

8.1. Двигательная активность и метаболизм

Проблема оценки влияния двигательной (в основном — локомоторной) активности особей на метаболизм остается одной из наиболее дискутируемых. Это, частично, объясняется трудностью постановки прямых экспериментов, которые позволили бы выявить количественную зависимость между локомоторной активностью и интенсивностью обмена. Поэтому большая часть имеющихся в литературе оценок носит расчетный характер, а их "разброс" весьма широк: констатируются малые энергорасходы на движение копепод (Vlymen, 1970; Hirche, 1987) с незначительным (в 1,25 раза) превышением энерготрат на движение над основным обменом (Кляшторин, 1978; Светличный, 1989) и очень высокая энергостоймость локомоторной активности особей с превышением активного обмена над основным при вертикальных суточных миграциях в несколько сотен раз (Петипа, 1981). Сторонники первой точки зрения исходят, в частности, из результатов наблюдений, показывающих, что выход кривой интенсивности дыхания "на плато" не лимитирует изменчивости двигательной активности исследуемых видов (Hirche, 1987). Сторонники второй точки зрения исходят из результатов расчетов убыли биохимических субстратов (жира, углерода, массы тела в целом) в период суточных вертикальных миграций.

Аргументы дискутирующих сторон достаточно полно изложены в литературе самими авторами (Кляшторин, 1984; Петипа, 1984; Павлова, 1987; Светличный, 1987; Петипа, Островская, 1989;). Следует согласиться с одним из них в том, что "природа многообразна и обычно представляет несколько различных решений одного и того же вопроса" (Петипа, 1984, с. 834). Однако, в решении данного следует заметить, что результаты, полученные на качественно новом техническом уровне экспериментов, заметно усиливают позицию сторонников первой точки зрения. Так, М. Алькараз и Дж. Стриклер (Alcaraz, Strickler, 1988) использовали скоростную киносъемку *Cyclops scutifer*, к дорзальной стороне цефало-

торакса которых приклеивали волосок. Второй конец волоска прикрепляли к чувствительной микропружине, динамические характеристики которой были тщательно выверены. Количественные характеристики движения абдомена, конечностей и пружины регистрировали киносъемкой. Ее анализ показал, что расход энергии на работу конечностей, приводящую к локомоциям по типу скачков (основная форма движения *Cyclops scutifer*), составляет около 0,069 % от общего обмена.

Значительно большую величину дают синхронные измерения интенсивности дыхания и локомоторной активности у морских копепод (Светличный, Уманская, 1991). Но и у них энергозатраты на движение не превышают стандартный обмен более чем в 2 раза, поскольку оказывается, что скорость потребления кислорода (Q) и общие затраты механической энергии на движение (E) связаны степенным уравнением:

$$Q = 0,071 + 0,003 E^{0,29+0,04}.$$

Дискуссия об энергостойкости движения в основном касается энергорасходов, имеющих место при суточных вертикальных миграциях. Однако в поведенческом репертуаре копепод имеется более "дорогой" в энергетическом плане комплекс поведения, по частоте проявления во много раз превосходящий миграционный. Это — оборонительное поведение особей. Его составляют реакции избегания неблагоприятных воздействий: появления хищников, попадания особей в зоны микромасштабных физико-химических градиентов среды, выходящих за пределы толерантности и т. д. При реакциях избегания особи большинства видов используют, как правило, скачкообразное движение по сложным траекториям с максимальными скоростями. У науплиальных стадий средние скорости движения при реакциях избегания составляют около 200 длин тела в секунду (Tiselius, Jonsson, 1990), у зрелых особей — более 300 длин тела в секунду, вместо типичных — нескольких. При этом расход энергии может превышать "норму" в 400 раз (Strickler, 1977).

Детальные исследования реакций избегания у взрослых особей *Calanus helgolandicus* показывают, что их длительность составляет 1 секунду, в течение которой особи выполняют одну или несколько серий, состоящих из десятков скачков убывающей интенсивности. В начале серии мгновенные скорости достигают $750 \text{ мм} \cdot \text{с}^{-1}$, уменьшаясь в 1,5—2 раза к ее завершению. Максимальное отношение активного обмена к стандартному при этом составляет 50 (Светличный, 1987). Из этих данных следует, что комплекс оборонительного поведения является одним из главных и, как правило, неконтролируемых экспериментаторами факторов, определяющих большую вариабельность оценок метаболизма особей.

8.2. Двигательная активность и питание

Хищничество копепод в некоторых ситуациях является значимым фактором в регуляции динамики численности рыб на ранних стадиях их онтогенеза, когда смертность (как результат голодания и пресса хищников) может достигать 95 % (Hunter, 1981). Такие экологические ситуации наиболее часто возникают в поверхностных шельфовых водах северо-западной Атлантики и Мексиканского Залива, где в массовых количествах развиваются ранние личиночные стадии *Brevoortia tyrannus*, *B. patronus*, *Leostomus xanthurus*. Фронтальные зоны поверхностных циркуляций, вызванных ветром, концентрируют в себе как эти личиночные стадии рыб, так и их потребителей — в частности, приповерхностных копепод *Anomalocera ornata*. Личинки рыб и их потребители оказываются сильно сконцентрированными в пределах относительно небольших областей пространства, что приводит к массовой смертности личинок. Часть из них поедается полностью, но многие гибнут в результате частичного повреждения хищничающими *A. ornata* (Hunter et al., 1985).

Значимые экологические последствия на популяционном уровне имеет селективный характер питания копепод. Многие виды активно избегают потребления мелких фитопланктонных водорослей, вызывающих цветение, и тем самым создают условия для развития и поддержания этого процесса, приносящего огромные убытки (Wyatt, Horwood, 1973). Например, в период цветения *Gymnodinium splendens* в прибрежных водах Южной Калифорнии массовые виды Copepoda избегают районы локализации его максимальных концентраций, предпочитая другие, хуже обеспеченные пищей (Fiedler, 1982).

Крупные диатомовые (преимущественно — *Ceratium*), вызывающие весеннее и осеннее цветение в прибрежных водах умеренной зоны, тоже потребляются незначительно, или не потребляются вовсе — как указывают результаты анализов содержимого желудков и экспериментальные исследования процесса питания (Marshall, Orr, 1955; Hargrave, Geen, 1970; Пионтковский, Петипа, 1975; Conover, 1978). Как следствие, основная масса фитопланктона, образовавшаяся при цветении, не потребляется зоопланктоном и оседает на дно (Nicolajsen et al., 1983), определяя детритный характер основного потока вещества. Однако, в некоторых районах могут складываться экологические ситуации (как это было в летне-осенний период 1989 г. у побережья Дании), при которых популяции Cladocera и Copepoda (старшие возрастные стадии *Centropages hamatus* и *C. typicus*) интенсивно потребляют *Ceratium*, выедая до 70 % его суточной продукции (Nielsen, 1991) и фактически переключая поток вещества на пищевую цепь.

8.3. Пресс хищников

Воздействие пресса хищников на динамику и размерный состав популяций планктонных копепод особенно наглядно проявляется в малых водоемах (озерах, рыбоводных прудах), где появление и интенсивное развитие планктоноядных видов рыб довольно быстро изменяет зоопланктонное сообщество, обуславливая доминирование мелких ракообразных вследствие выедания крупных (Brooks, Dodson, 1965). Однако конечные соотношения размерных групп существенно зависят от локомоторной активности ракообразных. В пресноводных сообществах под наибольшим прессом оказываются, как правило, популяции различных крупных видов *Daphnia* — "плохих" пловцов, в то время как взрослые особи *Copepoda* и *Diaphanosoma* выедаются в меньшей степени (Drenner, McComas, 1980).

Более детально регуляторный эффект оборонительного поведения копепод раскрывают экспериментальные исследования. В. Киммерер и А. Мак-Киннон (Kimmerer, McKinnon, 1989) показали, что два близких по размерам вида копепод (*Acartia tranteri* и *Paracalanus indicus*), предлагаемых одновременно и в одинаковой концентрации планктоноядным рыбам, выедаются по-разному. Хищники отлавливают *P. indicus* вдвое больше, чем *A. tranteri*, поскольку последняя демонстрирует более эффективные реакции избегания. Немаловажную роль в этом явлении авторы отводят также различной прозрачности тела копепод. *A. tranteri* менее заметна, что может быть существенным для визуально охотящихся хищников. В совокупности с другими эти факторы приводят к тому, что в прибрежной зоне смертность в популяции *P. indicus* вдвое превосходит таковую у *A. tranteri*.

Сходные тенденции показывают эксперименты с молодью *Clupea harengus* (Checkley, 1982). Малькам в качестве пищи предлагали *Pseudocalanus sp.*, *Oithona sp.* и *Acartia sp.* Последняя выедалась в минимальных количествах, т. к. особи демонстрировали большие скорости реакций избегания. Анализ содержимого желудков *Clupea harengus*, отловленных в море, дал те же качественные соотношения выедания зоопланктона.

Взаимодействия типа "хищник—жертва" на популяционном уровне могут приводить к изменению миграционного поведения жертв. В некоторых случаях эти взаимодействия настолько интенсивны, что могут быть аппроксимированы линейными регрессиями. Характерным примером такого плана является взаимосвязь между "силой" (V) вертикальных миграций *Calanus pacificus* и численностью планктоноядных рыб (F) в поверхностном 50-метровом слое в ночное время (Bollens, Frost, 1989):

$$V = 3,77F + 33,76; \quad \text{при } P < 0,05.$$

Под "силой" авторы понимают степень различия между долями популяции, находящейся ночью в поверхностном слое, а днем — в глубинных слоях относительно средней глубины ее обитания. В связи с прессом хищников, мелкие виды Calanoida (в частности, *Pseudocalanus sp.*) могут изменять обычный ритм суточных вертикальных миграций на противоположный — в зависимости от того, какова концентрация выедающих их хищников — *Sagitta* и *Euchaeta elongata*. При этом устанавливается значимая корреляция между долей самок *Pseudocalanus sp.* в ночное время в глубинных слоях и долей указанных хищников в поверхностных (Ohman, 1983).

При имеющихся многочисленных описаниях такого рода пространственно-временной динамики популяций хищников и жертв, где последними выступают планктонные ракообразные (Narver, 1970; Ohman et al., 1983 и др.), остается слабо изученным этологический аспект этих взаимодействий. Как осуществляется коммуникация между популяциями хищника и жертвы? Предполагается, что ключевым раздражителем, обуславливающим изменения миграционных ритмов жертв, являются метаболиты хищников (Frost, 1988).

8.4. Пространственное распределение

В пространственном распределении копепод хорошо известно явление пространственной дифференциации: существование типично океанических и неритических видов. Среди последних одни встречаются только над шельфом, другие — только в эстуарной зоне и т. д. (Fulton, 1984). У некоторых видов такая дифференциация может опосредованно регулироваться этологическими механизмами.

Анализируя причины, по которым *Acartia tonza* встречается только в эстуарной зоне исследуемого района, а *Paracalanus sp.* — в открытых водах над шельфом, Г. Паффенхофер и Д. Стернс (Paffenhofer, Stearns, 1988) показали, что температура, соленость и пресс хищников не являются лимитирующими факторами. Сопоставление же скоростей осветления объема воды (величина, пропорциональная скорости потребления клеток фитопланктона — см. Frost, 1972) при потреблении самками *A. tonza* и *Paracalanus sp.* растительного корма показало, что *A. tonza* плохо приспособлена к питанию при низких концентрациях (менее $0,25 \text{ мм}^3 \cdot \text{л}^{-1}$). В результате, при одинаковой концентрации пищи самки *A. tonza* получают энергию, достаточную для продуцирования около 2 яиц в сутки, что на порядок меньше продукционных возможностей *Paracalanus sp.* Очевидно, что при таких условиях популяция *A. tonza* не может долгое время существовать в водах над шельфом.

Стратегия пищевого поведения копепод в условиях недостатка пищевого ресурса (т. е. в области критических, пороговых концентраций корма) состоит в уменьшении скоростей осветления пространства. Это уменьшает расходы на существование в неблагоприятных ситуациях (Kirboe et al., 1985; Price, Paffenhof, 1986). В основе данного явления лежит уменьшение частоты движений ротовых конечностей (например, *A. tonza* уменьшает частоту серий захватывающих движений вторых максилл на порядок при уменьшении концентрации корма на 2 порядка; см. рис. 6.1). Но пороговые концентрации в питании *Acartia* и *Paracalanus* различны. Концентрация, являющаяся пороговой для *Acartia*, еще не является таковой для *Paracalanus sp.*, который может обеспечивать суточные энергетические потребности при более низких концентрациях корма, наблюдающихся в открытых водах над шельфом. При концентрациях пищи, пороговых для *Acartia*, *Paracalanus sp.* может увеличивать скорость осветления объема.

С уменьшением концентрации корма чувствительность рецепторов к отдельным пищевым раздражителям должна возрасть (Lorenz, 1965). Вследствие этого, увеличивается расстояние, с которого *Paracalanus sp.* регистрирует приближение пищевых объектов и реагирует увеличением частоты захватывающих движений, а значит — и увеличением скорости осветления объема. Большие расстояния позволяют, также, более удачно ориентировать положение ротовых конечностей относительно движущихся пищевых объектов и регулировать сам поток с частицами. Хемосенсорная система у семейства Acartiidae менее развита. В отличие от *Paracalanus*, *Acartia* не может различать отдельные клетки водорослей и регулировать поток с пищей. По строению ротовых конечностей она более приспособлена к хищничеству. Однако, концентрации животного корма в районе исследований не могут полностью компенсировать суточные пищевые потребности популяции. Перечисленные факторы, как указывают авторы, предопределяют существование и развитие *Acartia* преимущественно в эстуарии.

8.4.1. Пятнистость и микрослоистость

Модели поискового поведения предсказывают в качестве оптимальной стратегии необходимость удерживаться в районах повышенного скопления пищи (Tinbergen et al, 1967), что должно приводить к агрегированию особей. Это, в какой-то мере, подтверждают данные экспериментальных наблюдений. В мезокомах, например, зуфаузиды *Thysanoessa raschii* реагируют на вхождение в фитопланктонные пятна уменьшением частот поворотов и увеличением скорости движения внутри пятна пищи.

Исследования планктонных скоплений ("пятен", агрегаций) на шкале микромасштабов приобрели большую актуальность после работ, показавших, что выживаемость различных планктоноядных видов рыб на личиночной стадии развития существенно зависит от того, насколько эффективно особи находят и выедают микроскопления зоопланктона (преимущественно — копепод), т. к. концентрация пищи, которая может обеспечить нормальное развитие личинок в природных ситуациях встречается в скоплениях. Средние "фоновые" концентрации значительно ниже требуемых (Anraku, 1975; Lasker, 1975; Lasker, Zweifel, 1978). Опубликованные данные показывают, что размер, частота встречаемости пятен зоопланктона и концентрация особей в них существенно варьируют (табл. 8.1).

Пятна могут представлять собой моновидовые скопления исключительно высокой концентрации. Например, *Calanus tonsus* образует скопления размером в несколько сот метров с плотностью особей до $24000 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$. Частота встречаемости таких скоплений составляет 1—5 на 20-километровой трансекте (Kawamura, 1974). Большинство исследованных Copepoda формируют моновидовые скопления (см. табл. 8.1). У *Calanus plumchrus* только особи пятой копеподитной стадии обнаруживают интенсивное агрегирование: концентрации организмов в пятнах почти на порядок больше, чем величины максимальных концентраций других стадий этого вида и прочих видов. Такие скопления играют существенную роль в питании китов (финвалов и сейвалов), которые целенаправленно их выискивают (Kawamura, Hirano, 1985).

Таблица 8.1

Характеристики моновидовых скоплений копепод

Состав скоплений	Концентрация особей в скоплении, $\text{экз} \cdot \text{м}^{-3}$	Характерный размер, форма	Автор данных
<i>Calanus tonsus</i>	$3,3 \cdot 10^2$	несколько сотен м^3	Kawamura, 1974
<i>Calanus plumchrus</i>	$2,4 \cdot 10^4$	—	Kawamura, Hirano, 1985
<i>Calanus pacificus</i>	180	слой, толщина 1 м	Allredge et al., 1984
<i>Calanus finmarchicus</i>	$> 10^7$	объем 30 м^3	Wiborg, 1976
<i>Calanus helgolandicus</i>	$4 \cdot 10^7$	диаметр 0,6—1,0 м	Виноградов, Шушкина, 1982
<i>Calanus helgolandicus</i>	$(2-4) \cdot 10^3$	диаметр $< 0,3 \text{ м}$	Kitou, 1956
<i>Acartia spinata</i>	$2 \cdot 10^4$	0,05—1,0 м	Emery, 1968
<i>Acartia australis</i>	10^5	шаровидные	Hamner, Carleton, 1979
<i>Acartia bispinosa</i>	$(3-6) \cdot 10^5$	0,1—0,3 м	Hamner, Carleton, 1979
<i>Acartia plumosa</i>	$(2-5) \cdot 10^4$	0,1—0,6 м	Ueda et al., 1983
<i>Acartia arythraea</i>	$2 \cdot 10^6$	слой, толщина 1 м	Ueda et al., 1983
<i>Acartia steneri</i>	—	~10 м	Ueda et al., 1983
<i>Acartia clausi</i>	—	диаметр 0,7 м	Anraku, 1975
<i>Acartia clausi</i>	$7 \cdot 10^3$	слой	Anraku, 1975
<i>Oithona oculata</i>	$3,4 \cdot 10^4$	шаровидные	Hamner, Carleton, 1979
<i>Oithona oculata</i>	10^6	0,1—3,0 м	Ueda et al., 1983
<i>Oithona oculata</i>	$4 \cdot 10^5$	—	Ueda et al., 1983

Моновидовые скопления *Calanus pacificus* были обнаружены при визуальных подводных наблюдениях из жестких скафандров (Alldredge et al., 1984). Они представляли собой 20-метровый слой плотно концентрированных особей пятой копеподитной стадии, доминирующей по биомассе в зоопланктоне, "покоящийся" на глубине 450 м (100 метров от дна) у побережья Калифорнии. В этом слое особи находились в состоянии диапаузы, которая наступает в послеапвеллинговый период. Организмы почти не реагировали на дистантные и тактильные раздражители, находясь в оцепенении, а физиологически — в состоянии длительного голодания. Здесь же интенсивно откармливались мезопелагические хищники.

Узкие плотные слои V—VI копеподитных стадий *Eucalanus inermis* наблюдались в водах Коста-Риканского циклонического круговорота в восточной тропической Пацифике на глубинах 300—600 м. Численность особей в них по данным визуальных подводных наблюдений достигала $128 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$ (Виноградов и др., 1991). Положение слоев приурочено к верхней и нижней границе слоя кислородного минимума. Слои максимальной концентрации *E. inermis* как бы подстилаются слоями хищников-планктофагов (в частности, микронектонных рыб), которые "получают возможность непосредственно потреблять опускающихся травмированных или отмирающих, а потому более доступных животных" (Виноградов и др., 1991, с. 767).

Глубинные слои аналогичной природы описаны и для других регионов и видов. По данным визуальных подводных наблюдений у черноморского *Calanus helgolandicus* 1-метровый по толщине слой особей достигает плотности $4000 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$, находясь фактически на нижней границе обитания популяции: более глубокие слои были безжизненными (Виноградов, Шушкина, 1982). Интерпретируя свои наблюдения, авторы первоначально полагали, что в регуляции глубины положения слоя лимитирующим фактором является кислород: особи скапливаются там, где его минимальные концентрации ещё дают возможность выжить. Однако, продолжая эти исследования, они обратили внимание на то, что слой особей формируется, как правило, ниже максимальных вертикальных градиентов кислорода, а его концентрация в зоне положения слоя варьирует в широких пределах. Это побудило искать другие интерпретации и проводить более детальные исследования вертикальной микроструктуры физических и химических характеристик в зоне положения слоя максимальной концентрации калянусов. В результате была выявлена его связь с определенными изопикническими слоями: максимальные концентрации калянуса оказались приуроченными к градиентам плотности ниже слоя сезонного пикноклина. Слой как бы лежит "между двумя сближенными слоями повышенных градиентов, в нише, ограниченной сверху и снизу скачками плотности" (Виноградов и др., 1990, с. 303).

Плотные моновидовые скопления в виде слоев 0,5—2-метровой толщины могут формироваться в прибрежном мелководье (Angraku, 1975).

Каждый из таких слоев, как правило, формируется особями одного вида, что в совокупности образует слоистую структуру их вертикального распределения. Наряду со слоями, особи некоторых видов формируют здесь же скопления в виде отдельных пятен, где плотность особей достигает $35000 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$. Это на порядок превышает таковую в слоях. У *Acartia clausi* слои наблюдаются в дневное время, а формирование пятен (где плотность особей больше, чем в слоях), преимущественно, — в вечернее (Anraku, 1975).

В прибрежной зоне моновидовые скопления копепод могут иметь неправильную шарообразную форму (5—30 см) и состоять, в основном, из половозрелых самок. В дневное время частота встречаемости скоплений весьма высока — до 19 на 10-метровой трансекте. В ночное же время они распадаются (Ueda et al., 1983).

На прозрачных коралловых мелководьях зоопланктонные скопления особенно хорошо различимы. По заключению наблюдателей, в таких скоплениях особи проявляют элементы типичного стайного поведения: стаи передвигаются как единое целое; особи поддерживают определенное (1—2 см) межиндивидуальное расстояние; стая "реагирует" на приближение наблюдателя, может копировать форму рифов, вблизи которых находится. Все это косвенно указывает на эффективную зрительную ориентацию организмов в таких скоплениях (Hamner, 1975; Hamner, Carleton, 1979). В то же время, авторы отмечают, что по поведению зоопланктон коралловых мелководий существенно отличен от океанических форм.

В океанических открытых водах эпипелагические скопления копепод масштаба десятков метров (по горизонтали) имеют поливидовую структуру, где совместная встречаемость видов может быть сильно коррелирована: из приблизительно 1700 возможных комбинаций парной встречаемости разных видов копепод, составлявших скопления, около 70 % пар положительно коррелировали во взаимном пространственном распределении (Haurv, Wiebe, 1982). При столь сильной межвидовой коррелированности распределения, связи с гидрологическими характеристиками среды (температурой, соленостью, глубиной) проявлялись слабо. Физические свойства биотопа, как считают авторы, не были определяющими в формировании пятнистости. Главную роль играли трофодинамические процессы: хищничество, репродуктивное поведение, взаимодействия особей и т. п.

Детальные исследования двухмерных пространственных характеристик пятнистости распределения в открытых океанских водах выполнены П. Виби (Wiebe, 1970), который собирал пробы с помощью модифицированного планктон-регистратора Лонгхурста-Харди. 12 взаимно пересекающихся трансект (6 в северном направлении, 6 — в южном) образовывали почти регулярную пространственную сетку с высокочастотными измерениями на каждой трансекте (пространственное разрешение 11—16 м).

Критерием выделения скоплений было принято наличие отклонений численности особей от медианы. Допуская кругообразную двухмерную форму скоплений и используя результаты двухмерной съемки, автор показал, что скопления имеют приблизительно одинаковый радиус: 14—16 м в дневное время и 38—73 — в ночное. У них поливидовой состав, и они случайно распределены по акватории (ее площадь составляла 500 м²). В ночное время размер скоплений увеличивался в связи с появлением мигрирующих видов (*Pleuromamma gracilis*, *P. abdominalis*). Количество скоплений (пятен) на исследованной акватории было около 200, а плотность особей в них была в 2—5 раз выше фоновой (средней). Сходство размеров, формы скоплений, плотности особей в них позволили автору заключить, что в основе их формирования лежат физические процессы, в частности, лангмюровская циркуляция.

Циркуляционные ячейки Лангмюра (Langmuir, 1938) формируются в поверхностных слоях при воздействии ветра и представляют собой ориентированные по направлению ветра зоны с чередующимися подъемами и опусканиями вод (Okubo, 1980). Пространственный масштаб таких чередующихся циркуляций — от нескольких до сотен метров (Assaf et al., 1971; Weller, Price, 1988). Ширина фронтальных (конвергентных) зон между ячейками достигает 10—40 м, а их протяженность может составлять несколько километров. При этом, вновь образуемые ячейки — меньшего пространственного масштаба — могут формироваться внутри существующих, образуя сложную иерархию конвергентных зон (Weller, Price, 1988). Скорости опускания вод в таких ячейках довольно велики и приблизительно пропорциональны скорости ветра: при его величине 5—10 см·с⁻¹ они составляют 4—8 см·с⁻¹ (Scott et al., 1969; Faller, 1971). Более поздние исследования указали, однако, на значительно большие скорости вертикальных и горизонтальных составляющих течений, которые достигают 27 см·с⁻¹ (Weller, Price, 1988). Это значительно больше средних скоростей движения копепоид. С другой стороны, интенсивность циркуляций зависит от скорости ветра, и при его величинах менее 1,5 м·с⁻¹ ячейки не регистрируются в поле показаний приборов (Weller, Price, 1988).

В циркуляции оказываются вовлеченными и организмы зоопланктона, пространственное распределение которых в конечном итоге определяется соотношением скоростей циркуляций и скоростей и направлением движения особей. При больших скоростях течений организмы концентрируются в зонах подъема и дивергенции вод, при малых — в зонах конвергенции и опускания (Stavn, 1971; George, Edwards, 1973). Концентрирование особей в конвергентных зонах, индуцированных ветром, наглядно прослеживается в популяциях зоопланктона, содержащихся в емкостях большого объема (50—18000 м³) в природных условиях. С увеличением скорости ветра величина индекса пятнистости Ллойда (Lloyd, 1967) в распределении особей уменьшается (George, 1989). С другой стороны, величина индекса

оказывается наименьшей у науплиальных стадий (в данном случае, *Cyclops strenuus abyssorum*) и возрастает в онтогенезе, что автор объясняет увеличением подвижности особей и их возможностей активно противостоять турбулентности.

Наряду с Лангмюровской циркуляцией значительное влияние на распределение особей в данном пространственно-временном масштабе могут оказывать гравитационные внутренние волны приливного происхождения. В серии измерений над океанским шельфом Гвинеи мы попытались оценить их влияние на динамику концентрации зоопланктона. В зимний сезон мелководная часть Гвинейского шельфа занята водами прибрежного течения. В связи с распреснением стоками рек, эти воды имеют пониженную соленость и фактически гомогенный термогалинный слой — от дна до поверхности — за счет перемешивания, создаваемого баротропным приливом. Приливный фронт отделяет морские стратифицированные воды от перемешанных вод приливной зоны. Он и является источником турбулентной кинетической энергии, обуславливающей перемешивание. Периодическое перемещение приливного фронта (дважды в сутки) хорошо заметны на поверхности воды по характерным зонам сликов — областей перед гребнем приливной внутренней волны, где происходит дивергенция, и на поверхности наблюдается "выполаживание" и конвергентная зона, в пределах которой вода на поверхности сильно "рябит". Концентрацию мезопланктона измеряли при прохождении приливного фронта через станцию (каковой являлось, в данном случае, дрейфующее судно). Таксономический состав Copepoda в районе исследований, в основном, формировали представители родов *Corycaeus* и *Oncaea* — среди мелких форм и *Euchaeta*, *Temora* — среди крупных. После обработки проб была получена серия профилей вертикального распределения суммарной численности копепод: до прохождения приливной волны и в момент ее прохождения. Вертикальное распределение численности имело следующий вид:

Таблица 8.2

Вертикальное распределение численности копепод до и после прохождения приливного фронта.

Слой облова, м	До прохождения фронта, экз. · м ⁻³	При прохождении сликовой зоны, экз. · м ⁻³
0—10	60	259
10—20	52	199
20—30	62	194
30—40	338	173

Очевидно, что прохождение приливной волны существенно перестраивает вертикальное распределение. Если представить его как пирамиду (числа в таблице 8.2 позволяют это), то до прохождения фронта приливной волны ее основание находится на глубине 30—40 м (максимум численности особей), а при прохождении фронта приливной волны (сликовой зоны, где происходит дивергенция) эта пирамида переворачивается основанием вверх, т. е. глубинный максимум численности перемещается в верхние слои.

Существенно изменяется и размерная структура зоопланктона. До прохождения фронта максимум в распределении численности особей по размерам приходится в верхних слоях (0—10, 10—20 м) на размерную группу 2—3 мм, и лишь в нижних слоях он смещается в область минимальных размеров (1—2 мм). При прохождении фронта приливной волны (ее сликовой зоны) размерная структура поля численности во всех слоях становится однотипной: она повторяет структуру нижнего слоя, что подтверждает явление перемещения глубинного максимума численности из нижних слоев в поверхностные за счет дивергенции в сликовой зоне, перед гребнем приливной волны. Перестройка вертикального распределения численности зоопланктона и его размерной структуры происходит, вероятно, дважды в сутки — в соответствии с периодичностью перемещения приливного фронта от берега и к берегу.

Как показывают другие данные, концентрирование планктона в сликовых зонах, формируемых приливными внутренними волнами, может быть весьма высоким. Например, концентрация личинок рыб в них в 13—36 раз превосходит таковую вне сликов (Shanks, 1983).

Чтобы получить статистически надежные оценки пространственной структуры полей планктона, внутренних волн и характера их взаимосвязи, мы выполнили ряд комплексных натурных экспериментов в районах с различной интенсивностью динамических процессов соответствующего пространственно-временного масштаба (Пионтовский, 2005). В трех повторных сериях измерений в центральной части Средиземного моря амплитуды внутренних волн были невелики (около 1 м), хотя в отдельные периоды проходили пакеты внутренних волн со средними амплитудами до 1,5—1,8 м. На станциях в Тунисском проливе преобладали большие амплитуды (до 5 м, с периодом 8—10 м) с устойчивой повторяемостью пакетов. В качестве примера, на рис. 8.1 показан фрагмент регистрации изменчивости глубины залегания изотерм и численности мезопланктона по мере затухания пакета короткопериодных внутренних волн. Совместный анализ внутренних волн и скорости течений показал, что при амплитудах более 1 м внутренние волны могут воздействовать на поле скорости в поверхностном слое моря: на функциях спектральной плотности пульсаций скорости течения на горизонтах 1—5 м выделяются статистически значимые локальные максимумы, которые согласуются с частотой основных колебаний внутренних волн в диапазоне 1,5—6,0 циклов в час.

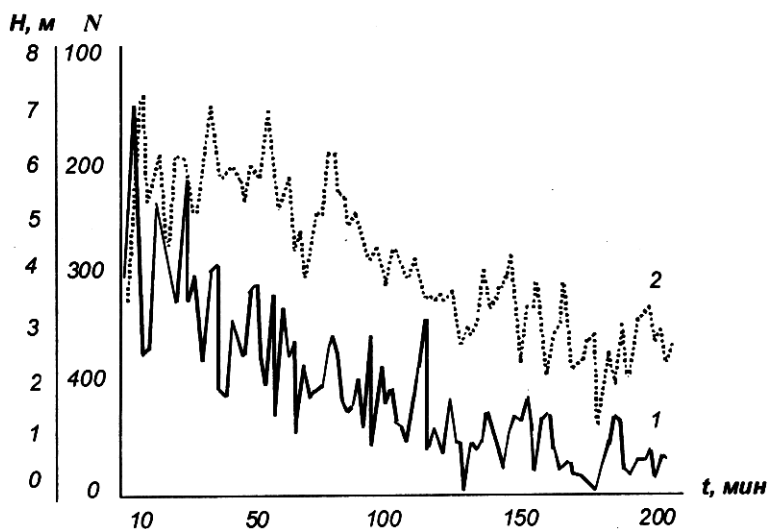


Рис. 8.1. Фрагмент временной изменчивости концентрации зоопланктона (1) в слое термоклина (горизонт 13 м) и уровня возвышений изотерм (2) по мере затухания пакета внутренних волн на многочасовой станции в Средиземном море (Пионтовский, Щербатенко, 1985): N — суммарная численность особей, экз/пробу; H — величина возвышения изотерм относительно нормы; t — время от начала измерений.

На рис. 8.2, б приведены функции пространственной спектральной плотности пульсаций концентрации красителя и концентрации зоопланктона, отборы проб которого выполнены в масштабах того же пятна. В статистической структуре полей концентрации красителя и мезопланктона можно отметить тенденцию к общему спадаанию степени неоднородности поля концентрации (оцениваемой величиной дисперсии) в диапазоне масштабов от 200 до 20 м. На фоне этого спадаания выделяются максимумы плотности дисперсии. Основной максимум в структуре полей концентрации красителя и мезопланктона приходится на составляющую с длиной волны 125 м.

Наблюдения с помощью антенны распределенных датчиков температуры за динамикой изотерм в термоклине позволили Ю. Н. Горячкину и М. С. Немировскому рассчитать длину волны основных колебаний внутренних волн. Она оказалась равной 124,8 м, а направление их перемещения практически совпадало с направлением вытянутости пятна красителя.

Сходство характеристик пространственной структуры полей концентрации красителя и зоопланктона на уровне численности отдельных видов и стадий были получены нами и в западной части Черного моря (Немировский и др., 1990). В подтверждение этого на рис. 8.2, а показаны функции спектральной плотности концентрации красителя и различных видов зоопланктона. Все они весьма близки характеристиками основных максимумов пространственной спектральной плотности.

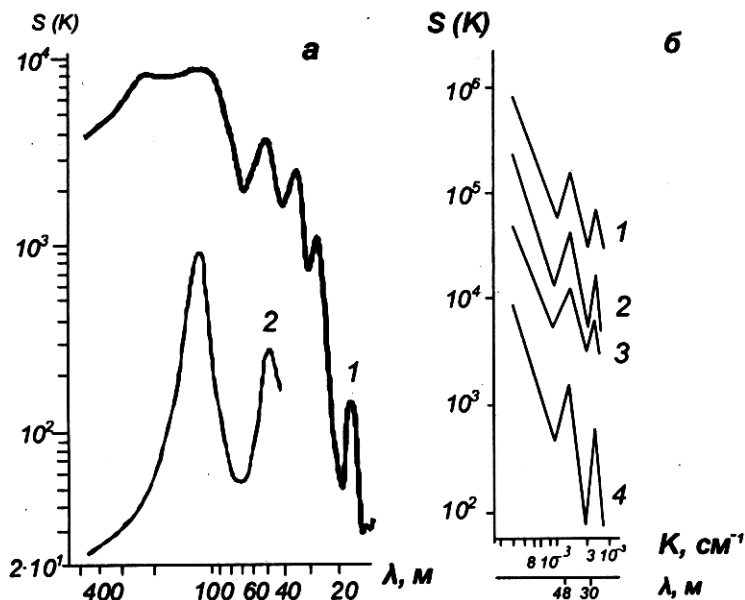


Рис. 8.2. Функции пространственной спектральной плотности дисперсии концентрации красителя и численности зоопланктона в поверхностном слое на полигонах в Средиземном (а) и Чёрном (б) морях: $S(K)$ — плотность дисперсии концентрации, λ — длина волны колебаний в пространстве, K — волновое число; а — концентрация красителя (1) и суммарная численность зоопланктона (2); б — численности самок *Acartia clausi* (1), самок *Oithona minuta* (2) и самцов *A. clausi* (3); концентрация красителя (4), осредненный ряд (Немировский и др., 1990)

Таким образом, совместный анализ полей внутренних волн, скорости течений, концентрации зоопланктона и пассивной примеси (красителя) подтверждает, что короткопериодные внутренние волны могут влиять на формирование неоднородностей полей примеси различной (биологической и небиологической) природы. По результатам всех выполненных измерений можно отметить общую тенденцию к увеличению статистической взаимосвязи в изменчивости полей зоопланктона и внутренних волн по мере увеличения интенсивности последних. Если коэффициент вариации уровня возвышений изотерм в фиксированном слое принять за одну из характеристик интенсивности внутренних волн, то описанную выше тенденцию можно представить количественно (рис. 8.3). При этом следует подчеркнуть, что коэффициенты корреляции взаимных корреляционных функций, использованные нами для оценки степени взаимосвязи, характеризуют осредненную по всем частотам величину корреляции и, таким образом, занижают ее. При расчете величин корреляции в колебаниях отдельно для каждой из составляющих пространственного распределения, т. е. по всему спектру пространственных составляющих (частот) эти корреляции оказываются заметно выше.

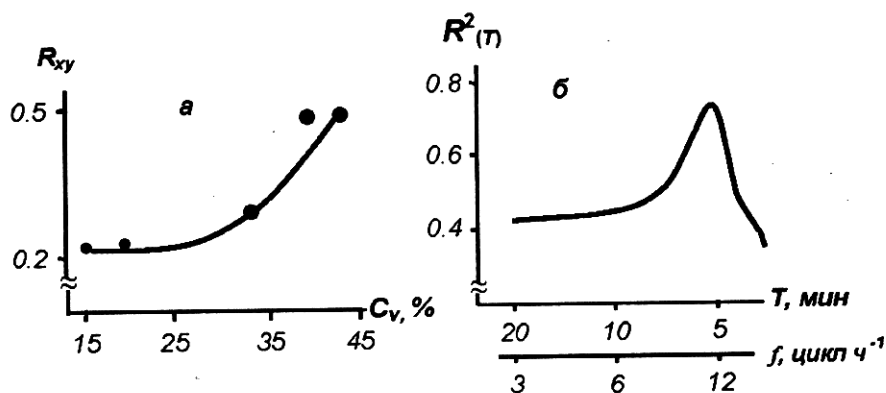


Рис. 8.3. Характеристики взаимосвязи в колебаниях концентрации зоопланктона и уровня возвышений изотерм в слое термоклина (Пионтковский, Щербатенко, 1985): а) R_{xy} — максимальные значения коэффициентов корреляции во взаимных корреляционных функциях параметров; C_v — коэффициенты вариации уровня возвышений изотерм; б) $R^2(T)$ — функция когерентности колебаний концентрации зоопланктона и уровней возвышений изотерм; T — период колебаний; f — частота колебаний

На пассивный характер пространственного распределения зоопланктона под воздействием внутренних волн указывают и другие исследователи. Так, Л. Хаури с соавторами (Hauri et al., 1983), изучавшими горизонтальное распределение концентрации фито- и мезопланктона при прохождении пакетов короткопериодных внутренних волн (периоды 8—10 минут), показал, что параметры распределения численности отдельных видов в моменты прохождения пакетов сильно меняются. При той интенсивности внутренних волн, которая была зарегистрирована в прибрежном заливе (изотермы при прохождении пакетов заглублялись со скоростью 18—38 $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$), колебания численности зоопланктона можно было интерпретировать как перераспределение пассивных частиц, обусловленное динамикой вод. При этом можно отметить, что в более ранних работах по микротянстости зоопланктона были отмечены корреляции между горизонтальным микрораспределением особей и статистическими характеристиками термохалинной структуры — температурой и соленостью в слоях обитания (Barnes, Marshall, 1951; Cassie, 1959, 1963).

Таким образом, в одних случаях микронеоднородности пространственного распределения хорошо объяснимы в рамках трофодинамических взаимодействий, в других они интерпретируются как результат преимущественно гидрофизической динамики вод, в третьих — как следствие взаимодействия гидрофизических и биологических процессов. Обобщение эмпирических данных о характере зависимости частот встречаемости размеров пространственных неоднородностей биомассы и численности мезопланктона показал, что в формировании этой неоднородности лежит

механизм их последовательного дробления (Пионтковский, 2005). Энергетически он обусловлен гидрофизическими процессами различной природы (турбулентной диффузией, инерционно-гравитационными внутренними волнами и др.). В теории гидрофизических процессов (например, морской турбулентности) такие представления реализованы в концепции переноса энергии каскадом вихрей уменьшающегося (вследствие дробления) масштаба (Монин, Озмидов, 1981, Озмидов, 1965).

Если изменение характерного вида функции частот распределения пространственных неоднородностей считать "индикатором" качественной смены природы механизмов, определяющих структуру поля концентрации зоопланктона (появление области "перелома" на рис. 8.4, *а*), то такой перелом указывает на определенный диапазон пространственных неоднородностей с повышенной частотой встречаемости (Пионтковский, 2005). Область пространственных размеров неоднородностей с повышенной частотой встречаемости мы интерпретировали как элементарные скопления (ЭС).

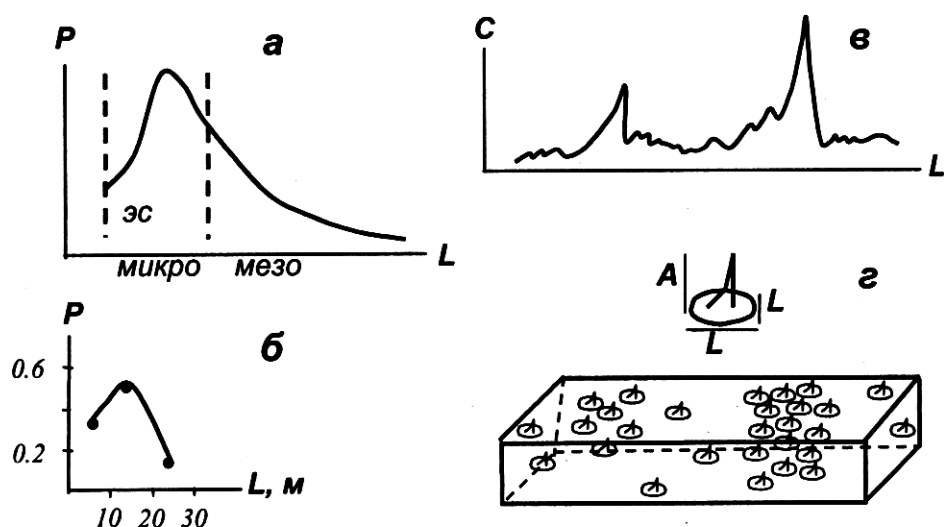


Рис. 8.4. Схема возникновения неоднородностей поля концентрации зоопланктона при наличии элементарных скоплений (ЭС) (Пионтковский и др., 1985): *а* — общий вид функции распределения разномасштабных неоднородностей концентрации в различных участках пространственной шкалы масштабов (данные одномерного сечения поля концентрации); *б* — функция плотности распределения разномасштабных пульсаций концентрации зоопланктона в поверхностном слое на полигоне в Средиземном море; *в* — схема формирования максимумов концентрации; *г* — схема упаковки элементарных скоплений (ЭС) в трехмерном пространстве (объеме воды). *С* — концентрация зоопланктона, *А* — амплитуда ЭС (концентрация зоопланктона в нем), *L* — двухмерный пространственный масштаб.

В ситуациях такого типа процесс дробления крупных неоднородностей на более мелкие имеет, в отличие от гидрофизических процессов (где вихри предельно малых масштабов диссипируют в тепловое движение), некий характерный размер (размер ЭС). Его устойчивая структура может активно поддерживаться и противостоять механизмам гидрофизического дробления. Как уже отмечалось, такие устойчивые скопления копепопод описаны по данным визуальных подводных наблюдений (Emery, 1968; Hamner, Carleton, 1979). К. Дэвис с соавторами, использовавший высокочастотную подводную видеосъемку при буксировке носителя показал, что устойчивые скопления зоопланктона, поддерживаемые локомоторной активностью особей, наблюдаются в турбулентных полях океанских течений (Davis et al., 1991, 1992a, b).

Таким образом, механизм формирования скоплений зоопланктона в ситуациях с этологически поддерживаемыми элементарными скоплениями и при их отсутствии может быть различен. При наличии элементарных скоплений величины колебаний концентрации зоопланктона в пространстве при одномерном или многомерном сечении поля определяются плотностью "упаковки" элементарных скоплений в единице пространства (см. рис. 8.4, в). Образно говоря, при наличии или отсутствии элементарных скоплений гидрофизические процессы "манипулируют", соответственно, либо распределением элементарных, далее неделимых скоплений (ЭС), либо распределением отдельных особей.

8.4.2. Взаимосвязи в пространственном распределении

Активный характер поиска пищевых объектов позволяет предполагать существование определенных связей между пространственным распределением копепопод и их кормом. Поскольку основные пространственные градиенты среды в водных экосистемах сосредоточены в вертикальной составляющей их пространственной структуры, наибольшая изменчивость биотических характеристик пелагических экосистем также сосредоточена в этой компоненте.

Взаимосвязь горизонтальной и вертикальной компонент структуры планктонных сообществ с динамической и термогалинной структурой вод документирована многочисленными публикациями (Виноградов, 1968; Piontkovski et al., 1985, 1997; Рудяков, 1986; Виноградов и др., 1990; Немировский и др., 1990). В то же время, детальные исследования соответствий инфраструктуры вертикальных профилей распределения копепопод и их кормовых объектов единичны. Это вполне объяснимо, т. к. подобные исследования требуют применения методов высокочастотной регистрации

параметров, а не обловов слоев большой протяженности, осредняющих такую инфраструктуру.

Вопрос о взаимосвязи вертикальных профилей фито- и зоопланктона на уровне их инфраструктур стал обсуждаться с появлением приборных комплексов, позволяющих получать профили непрерывных измерений (Herman, Dauphinee, 1980; Herman et al., 1984). Исследования, выполненные с их помощью, показали, что в тропических пелагических экосистемах с хорошо выраженной стратификацией (квазиоднородный слой развит и составляет десятки метров) максимум концентрации зоопланктона наблюдается не в слое максимальной концентрации фитопланктона (точнее — хлорофилла "а"), а расположен выше и находится в слое максимума первичной продукции (Herman, 1989). Такое взаимное положение максимумов зоопланктона и первичной продукции отмечалось и ранее (Longhurst, 1976; McGowan, Walker, 1979; Hopkins, 1982; Sameoto, 1986), хотя вертикальные профили в этих исследованиях были получены на основе более грубых осредненных оценок.

В экосистемах со слабой стратификацией (квазиоднородный слой выражен слабо), где максимум первичной продукции наблюдается в верхних 10—15 метрах, пик зоопланктона локализован у основания максимума хлорофилла и больше коррелирует не с абсолютными величинами первичной продукции, а с ее удельной величиной (Herman, 1989). Вполне вероятно, что такая ситуация может быть объяснена в свете данных о хемосенсорных возможностях копепод. Так, одновременные измерения вертикального распределения концентрации копепод и аминокислот показали, что максимумы численности особей совпадают с локализацией слоев, обогащенных аминокислотами (Poulet et al., 1991). Профили вертикального распределения растворенных аминокислот формируются в результате метаболизма фито и зоопланктонных популяций и разрушении клеток фитопланктона при их поедании копеподами (Poulet et al., 1991). Причем, присутствие в воде аспарагина, глутамина и глицина, известных как внутриклеточных компонентов фитопланктонных клеток, указывает, по мнению авторов, на значительную пищевую активность копепод. Эти же и ряд других аминокислот оказывают агрегирующее воздействие на особей, способствуя формированию скоплений (Poulet, Ouellet, 1982). В количественном плане, соответствия между суммарной численностью копепод в слое (N) и суммарной концентрацией растворенных аминокислот (C) аппроксимируется регрессией (Poulet et al., 1991):

$$N = 1348 + 8,7C; \quad r = 0,63; \quad n = 60; \quad P = 0,01.$$

На уровне отдельных аминокислотных комплексов эти корреляции значительно выше:

$$N = 2112,95 + 180,77C; \quad r = 0,78,$$

где C — относительная (моль%) концентрация комплекса:

аспарагин + глутамин + глутаминовая кислота.

Инфраструктура вертикальных профилей зоопланктона, в свою очередь, определяет стратегию поведения следующего трофического звена — личинок планктоноядных видов рыб, многие из которых питаются селективно, выбирая копепод среди прочих организмов зоопланктона (Checkley, 1982). 10-мм личинки рыб способны воспринимать жертв на расстоянии около 10 мм (Rosenthal, Hempel, 1970) и регулировать локомоторную поисковую активность, снижая ее при возрастании концентрации жертв и, тем самым, регулируя свое нахождение в слое их повышенной концентрации (Wyatt, 1972; Hunter, Thomas, 1974). Личинки рыб могут также активно следовать за вертикальными (масштаба десятков метров) вертикальными смещениями слоев повышенной концентрации жертв, вызванных приливом (Fortier, Leggett, 1983). Такой механизм активного поведения хорошо объясняет наблюдаемые соответствия в пространственном распределении личинок и их кормовых объектов — ранних возрастных стадий копепод (Fortier, Leggett, 1984).

8.4.3. Вертикальные миграции

Проблеме вертикальных миграций копепод полусуточного и суточного периода посвящено множество публикаций и несколько обобщений (Виноградов, 1968; Пионтковский, Гольдберг, 1984; Piontkovski et al., 1999; Rudjakov, 1970; Sameoto, 1984), характеризующих этапное состояние проблемы, поэтому в данной главе мы коснемся не столько очередного всестороннего анализа этого явления, сколько анализа разнообразия миграций как явления в поведении на популяционном уровне.

Поведенческий репертуар мигрирующих популяций весьма разнообразен. Даже в пределах одного района особи из одной популяции могут демонстрировать альтернативные тенденции. Например, популяции разных видов из одного и того же района могут демонстрировать противоположные по характеру векторы миграции: часть видов мигрирует в ночное время вверх, в то время как другая часть движется вниз. В пределах одной популяции часть ее может подниматься в поверхностные слои, в то время как другая ее часть может оставаться на глубине (Lo et al., 2004) и т. д.

На примере *Metridia pacifica* было показано, что причиной внутри-популяционных различий миграционного поведения может быть разный запас жира в теле особей. Так, у особей, обнаруженных ночью в поверхностном слое, размер жировой капли был вдвое меньше той, что имели

особи, оставшиеся на глубине около 170 м. Величина соотношения углерода к азоту у мигрирующих особей также была меньше. Эти данные позволяют предполагать, что в случае больших запасов жира и высоких соотношений углерода к азоту у особей отсутствует необходимость совершать вертикальные миграции к поверхности (Hays et al., 2001). Средние скорости подъема в верхние слои (как и опускания в нижние) у типичных мигрантов, как правило, весьма велики. Например, у *Calanus helgolandicus* они составляют около 10—15 длин тела в секунду (Петипа, 1981)

По мере накопления фактических данных о вертикальных миграциях полусуточного и суточного характера становилась естественной потребность создать типологию факторов, обуславливающих миграционное поведение копепод. В настоящее время выделяют:

- 1) первичные причинные факторы, связанные с суточными колебаниями света;
- 2) вторичные факторы, связанные с присутствием хищников, пищи, адаптации к световым условиям, и т. д.;
- 3) третичные факторы, связанные с градиентами температуры, кислорода, солености, и т. д.

В основе этой типологии (Ringelberg, 1995, 1999) лежит гипотеза о том, что изменения световых условий являются основой для изменения характеристик локомоторной активности особей, а вторичные и третичные факторы управляют этой активностью, причем, третичные могут выступать в качестве барьеров для вертикальных миграций.

Диапазоны расстояний, покрываемых копеподами при вертикальных миграциях, различаются от нескольких до сотен метров. Колебания биомассы и численности особей в поверхностных слоях в связи с вертикальными миграциями достаточно велики и носят глобальный характер в пелагиали океана (Виноградов, 1968; Пионтковский, 2005). По биомассе эти колебания достигают 2—3-кратной величины, а по численности могут превышать порядок.

Результаты наших исследований в различных районах пелагиали показали, что типичным для временной изменчивости концентрации мезозoopланктона (его численности и биомассы) в поверхностном слое является тренд полусуточного периода (рис. 8.5—8.7). Данные послойных обловов свидетельствуют, что увеличение численности или биомассы в поверхностном слое сопровождается их уменьшением в нижних слоях, указывая, тем самым, на миграционную природу такой изменчивости.

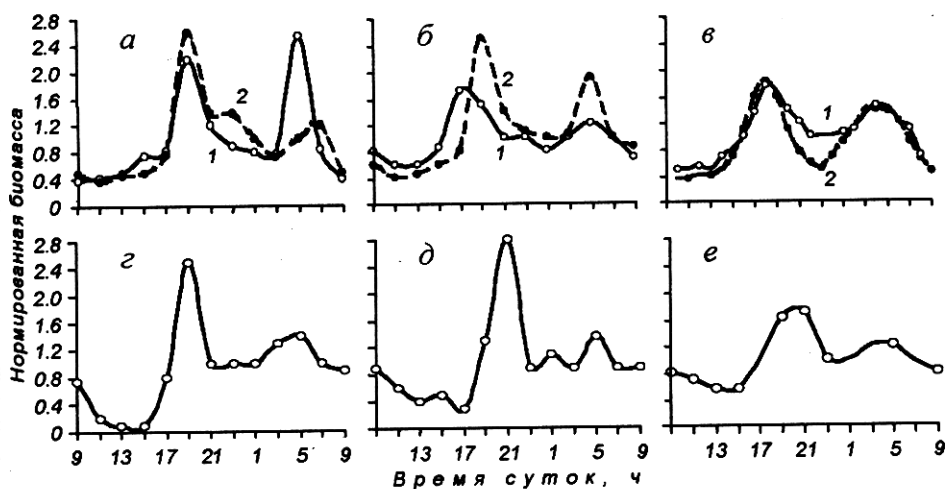


Рис. 8.5. Временные тренды биомассы зоопланктона в поверхностном слое по данным съемок на полигонах (сплошные кривые) и отдельных дрейфовых станций (пунктирные) в тропической зоне Индийского (а, б) и Атлантического (г, д, е) океанов (Пионтковский, Гольдберг, 1984, Пионтковский, Андриюшенко, 1986б). По ординате – нормированная (на среднюю для района) биомасса. Правый верхний график (в) – осредненный для тропической зоны океанов тренд биомассы. Сплошная кривая – по эмпирическим данным, пунктирная – предсказанная моделью.

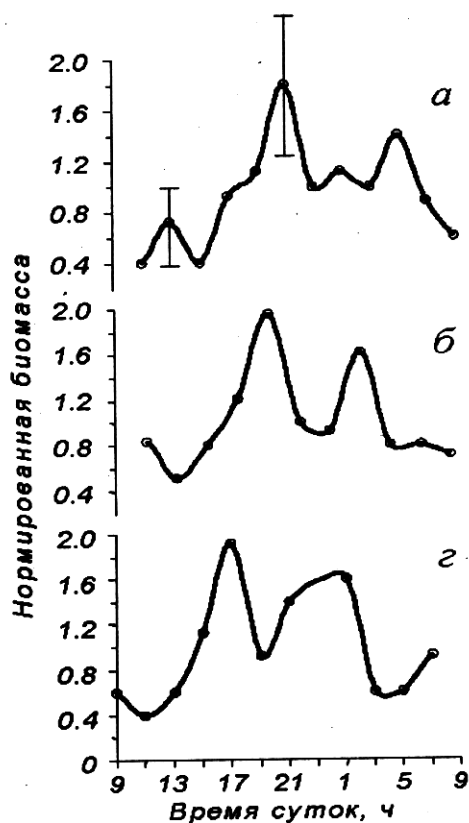


Рис. 8.6. Временные тренды биомассы зоопланктона в континентальных морях: Черном (а, поверхностный слой), Средиземном (б, слой 0—100 м) и Карибском (в, поверхностный слой).

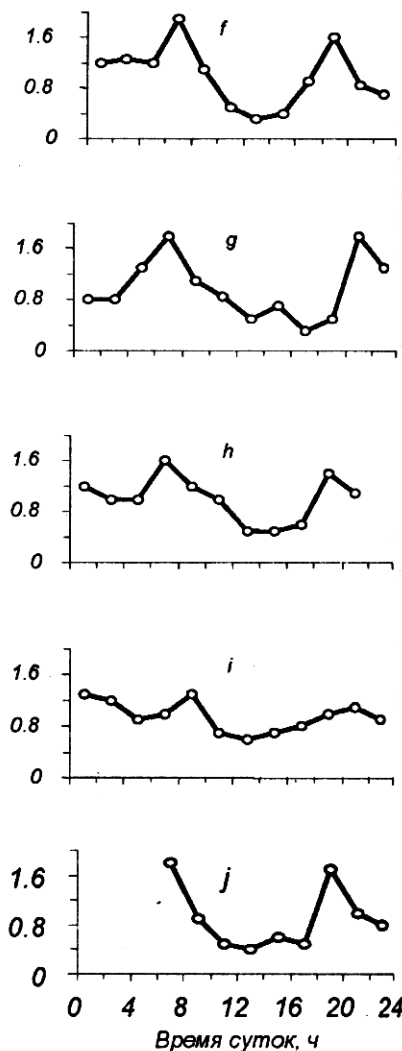
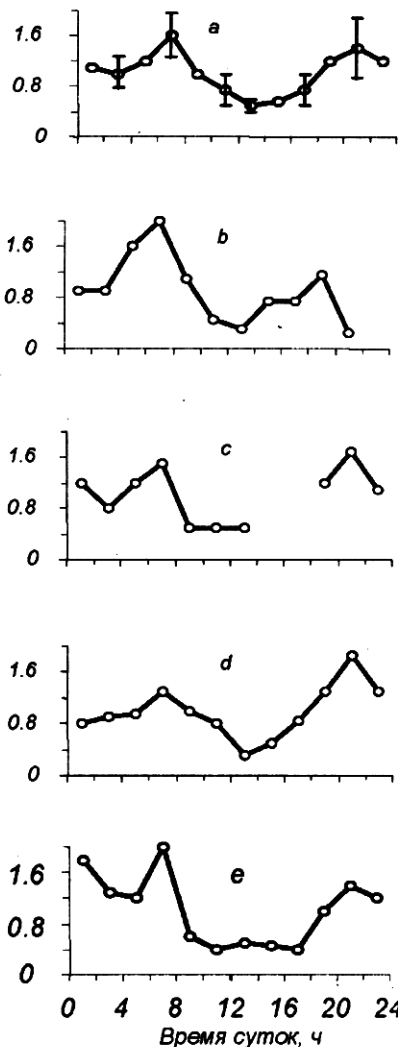


Рис 8.7. Временные тренды биомассы зоопланктона в поверхностном слое на полигоне в тропической зоне Атлантического океана (Пионтковский и др., 1985): средний тренд для полигона (а), тренды на отдельных разрезах (b—f), тренд на многочасовой дрейфовой станции (j)

Механизмы формирования подобных трендов были объектом полевых и экспериментальных исследований *Calanopia americana* (Cohen, Forward, 2005). Самки этого вида поднимаются к поверхности при закате, совершают промежуточное опускание в районе полночи и поднимаются опять к поверхности до рассвета. Анализируя полученные материалы, авторы пришли к выводу о двойственном механизме регуляции кривой численности. Временной градиент уменьшения освещенности до ее пороговой величины в сочетании с эндогенной мотивацией в активной ее фазе обуславливают подъем особей к поверхности. Промежуточное

опускание в полночь находится, преимущественно, под эндогенным контролем, или же насыщением вследствие интенсивного питания. Второй пик численности, обусловленный вторым подъемом к поверхности, также регулируется на основе эндогенной мотивации и связан с голодом. Утреннее погружение является следствием эндогенного ритма в активной его фазе и высоких градиентов возрастающей освещенности.

Если рассматривать миграции на уровне популяции, то и здесь оказывается, что разнообразие миграционных схем весьма велико. Ранние копепоидные стадии могут перемещаться всего на несколько метров, или не мигрировать вообще. У средних возрастных стадий амплитуда миграций выражена достаточно хорошо и, наконец, достигает максимума интенсивности у старших возрастных стадий и половозрелых самок. Одновременно с этим, становится более четким и суточный ритм потребления пищи при подъеме в поверхностный слой (Петипа, 1981).

Заключение

В плане перспективных задач, поставленных Всемирной Ассоциацией Копеподологов (кратко цитировавшихся во Введении), мы попытались дать обзор современного состояния знаний о поведении копепод, основанный на синтезе собственных исследований и других опубликованных данных. Эта попытка способствовала разработке концепции многомасштабной пространственно-временной структуры поведения. В рамках этой концепции обобщены количественные характеристики двигательной активности особей — от элементарных двигательных актов до таких сложных процессов, как формирование скоплений и суточные вертикальные миграции особей и популяций. Количественные характеристики двигательной активности сведены в книге в соответствующие таблицы. Они показали, что в зависимости от иерархической структуры поведения, временные масштабы процессов простираются от долей секунд до суточных циклов, а пространственные — от долей метра до тысяч километров. Эти обобщенные количественные характеристики позволяют теперь более ясно осознавать ту роль, которую играют этологические процессы в формировании многомасштабной пространственно-временной изменчивости распределения копепод. В результате, многомасштабность поведения и распределения нам представляется теперь более комплементарной.

Разрабатывая концепцию поведения как непрерывной последовательности элементарных двигательных актов (их континуума), мы попытались показать, как эти элементарные двигательные акты складывают более сложные формы: например, поведенческие акты, а те, в свою очередь, формируют во времени последовательности этих актов, повторяющихся в виде циклов разной длины.

Выявлены закономерности соотношения активной и пассивной фаз в локомоции особей разных видов. У большинства из них длительность пассивной фазы превосходит активную — как при наличии в среде пищи, так и при ее отсутствии.

Изменения двигательной активности особей рассмотрены как функции температуры, солености, света, давления, турбулентности, плотности популяции, и других абиотических и биотических факторов. В свою очередь, сами факторы рассмотрены как динамические процессы: поведение особей изучено в условиях градиентов температуры, солености, различной плотности посадки особей в экспериментах, и т. д. Сущность перестройки двигательной активности копепод в градиентных условиях температуры и солености заключается в уменьшении частот двигательных актов при условиях, соответствующих предпочитаемым для данного вида в естественной среде обитания. Агрегирование особей в предпочитаемых зонах достигается за счет снижения скорости движения и возрастания продолжительности пассивной фазы.

Синтез полевых и экспериментальных исследований позволил сформулировать гипотезы, дающие этологическую трактовку некоторых известных закономерностей в питании копепод и способствующие более ясному представлению о соотношении роли физических и биологических факторов в формировании их скоплений.

Список литературы

1. Африкова С. Г. 1976. О суточных вертикальных миграциях черноморского *Pseudocalanus elongatus* (Voeck). *Биология моря* (Киев), 37, с. 68—76.
2. Беляев В. И., Макарова Н. П. 1977. Исследование математической модели элективности питания морских организмов. *Биология моря* (Киев), 40, с. 42—46.
3. Богданова А. К. 1971. Характеристика промежуточных левантийских вод по наблюдениям НИС "Академик А. Ковалевский". В кн.: *Океанографические исследования в Тунисском проливе*. Киев: Наук. думка, с. 43—56.
4. Виленкин Б. Я. 1977. Влияние температуры на морских животных. *Океанология. Биология океана*, т. 1, с. 18—26.
5. Виноградов М. Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 320 с.
6. Виноградов М. Е., Мусаева Э. И., Семенова Т. Н. 1990. Факторы, определяющие положение нижнего слоя концентрации мезопланктона в Черном море. *Океанология*, 30, 2, с. 295—305.
7. Виноградов М. Е., Флинт М. В., Шушкина Э. А. 1987. Исследование вертикального распределения мезопланктона с использованием подводного обитаемого аппарата "Аргус". В кн.: *Современное состояние экосистемы Черного моря*. М.: Наука, с. 172—186.
8. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. 1982. Оценка концентрации черноморских медуз, гребневиков и калянуса по наблюдениям из подводного аппарата "Аргус". *Океанология*, 22, 3, с. 473—479.
9. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А., Горбунов А. Е., Шашков Н. Л. 1991. Вертикальное распределение макро и мезопланктона в районе Коста-Риканского купола. *Океанология*, 31, 5, с. 759—769.
10. Вышкварцева Н. В. 1977. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s.l. (Copepoda, Calanoida). III Морфо-функциональные группы видов *Calanus* s.l. IV. Адаптивные черты строения ротового аппарата калянусов. В кн.: *Морской планктон: (Систематика и фаунистика)*. Л.: Наука, с. 96—144.
11. Грезе В. Н. 1963. Зоопланктон Ионического моря. В кн.: *Океанологические исследования: Результаты исследований по программе международного геофизического года*. — М.: , с. 42—59.
12. Грезе В. Н., Павлова Е. В., Шмелева А. А., Делало Е. П. 1982. Зоопланктон и его количественное распределение в восточном Средиземноморье. *Экология моря*, 8, с. 37—46.
13. Заикин А. Н., Рудяков Ю. А. 1976. Скорость движений планктонных ракообразных. *Океанология*, 16, 5, с. 902—907.
14. Ивлев В. С. 1960. Анализ механизма распределения рыб в условиях температурного градиента. *Зоол. журн.*, 39, 4, с. 494—499.
15. Кауфман Б. З. 1987. Преферентное поведение некоторых гидробионтов при изменении среды обитания. *Гидробиол. журн.*, 23, 6, с. 66—70.
16. Кляшторин Л. Б. 1978. Оценка энергетических затрат на активное плавание и вертикальные миграции у планктонных ракообразных. *Океанология*, 18, 1, с. 143—148.
17. Кляшторин Л. Б. 1984. Два разных подхода к оценке энерготрат планктонных ракообразных при вертикальных миграциях. *Океанология*, 24, 5, с. 825—829.
18. Ковалева Т. М. 1983. Влияние биотических факторов на питание *Acartia clausi* Giesbr. и *Pseudocalanus elongates* Voeck. (Crustacea, Copepoda) в Черном море. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Севастополь, 23 с.

19. Ковалева Т. М., Шадрин Н. В. 1983. Изменение двигательной активности и расход жира у *Acartia clausi* Giesbr. при длительном голодании. *Экология моря*, 14, с. 44—49.
20. Луферов В. П. 1969. Поведение водных беспозвоночных в поляризованном свете. Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. *Тр. Инст. биол. внутр. вод*, 19, с. 107—118.
21. Мешкова Т. М. 1953. Зоопланктон озера Севан. *Тр. Севанск. биол. ст.*, 13, с. 26—37.
22. Минкина Н. И. 1982. Исследование методами математического моделирования движения планктонных копепод с оценкой их энергетических затрат: *Афтореф. дис... канд. биол. наук.* — Севастополь, 24 с.
23. Монаков А. В. 1975. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: Наука, 170 с.
24. Монин А. С., Озмидов Р. В. 1981. Океанская турбулентность. Л.: Гидрометеоздат, 320 с.
25. Немировский М. С., Пионтковский С. А., Серегин С. А., Коршенко А. Н. 1990. Микроструктура зоопланктона: адвективно-диффузионные процессы и поведение особей. В кн.: *Рыбохозяйственные исследования планктона*. Ч. 1. М.: ВНИРО, с. 100—110.
26. Озмидов Р. В. 1965. О некоторых особенностях энергетического спектра океанической турбулентности. *Докл. АН СССР*, 161, 4, с. 828—831.
27. Островская Н. А., Пионтковский С. А. 1983. Исследования непрерывных последовательностей поведенческих актов у планктонных копепод. В кн.: *Материалы 3 Всесоюз. конф. по поведению животных*, т. 3. М.: Наука, с. 164—165.
28. Павлова Е. В. 1981. Скорость движения копепод из планктона Индийского океана. *Экология моря*, вып. 5. — С. 61—65.
29. Павлова Е. В. 1987. Движение и энергетический обмен морских планктонных организмов. Киев: Наук. думка, 208 с.
30. Павлова Е. В., Африкова С. Г., Делало Е. П. и др. 1977. К вопросу о вертикальных миграциях копепод в Черном и Эгейском морях. В кн.: *Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод*. Киев: Наук. думка, с. 28—45.
31. Павлова Е. В., Царева Л. В. 1975. Движение *Calanus helgolandicus* Claus по данным киносъемки. *Биология моря* (Киев), 33, с. 64—68.
32. Павлова Е. В., Царева Л. В. 1977. Влияние голода и наличия пищи на двигательную активность *Calanus helgolandicus* Claus. В кн.: *Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод*. Киев: Наук. думка, с. 77—84.
33. Павловская Т. В. 1979. Возрастные особенности потребления и усвоения пищи веслоногим рачком *Euchaeta marina*. *Биология моря* (Киев), 49, с. 92—99.
34. Панов Е. Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука, 304 с.
35. Петипа Т. С. 1959. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. *Тр. Севаст. биол. ст. АН УССР*, 11, с. 42—59.
36. Петипа Т. С. 1965. Избирательная способность в питании *Calanus helgolandicus* (Claus). В кн.: *Исследования планктона Черного и Азовского морей*. Киев: Наук. думка, с. 102—110.
37. Петипа Т. С. 1967. О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней. В кн.: *Структура и динамика водных сообществ и популяций*. Киев: Наук. думка, с. 108—120.
38. Петипа Т. С. 1977. О влиянии пищевого поведения на механизм потребления пищи морскими копеподами. *Биология моря* (Киев), 40, с. 28—36.

39. Петипа Т. С. 1981. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. Киев: Наук. думка, 245 с.
40. Петипа Т. С. 1984. О способах и критериях оценки активного обмена у копепод. *Океанология*, 24, 5, с. 831—835.
41. Петипа Т. С., Островская Н. А. 1989. Новый способ оценки активного обмена и эффективности использования химической энергии на миграцию у копепод. *Экология моря*, 33, с. 54—55.
42. Петипа Т. С., Сажина Л. В., Делало Е. П. 1963. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море. *Тр. Севаст. биол. ст. АН УССР*, 16, с. 119—137.
43. Пионтковский С. А. 1977а. О применимости некоторых концепций классической этологии в изучении пищевого поведения водных беспозвоночных. *Биология моря* (Киев), 42, с. 11—16.
44. Пионтковский С. А. 1977б. Поведение жертвы в системе "хищник—жертва" на примере морских копепод. *Биология моря* (Киев), 42, с. 7—11.
45. Пионтковский С. А. 1977в. Суточные ритмы активности в поведении некоторых копепод. В кн.: *Распределение и поведение планктона в связи с микроструктурой вод*. Киев: Наук. думка, с. 57—65.
46. Пионтковский С. А. 1978. Этологические аспекты питания морских копепод. *Автореф. дисс. ... канд. биол. наук*. Севастополь, 23 с.
47. Пионтковский С. А. 1979. Онтогенетические изменения в поведении *Euchaeta marina* Prestandrea. *Биология моря*, 51. Киев: Наук. думка, с. 37—42.
48. Пионтковский С. А. 1980. Поведение копепод при питании животным кормом различной концентрации. В кн.: *Экология морских организмов*. Киев: Наук. думка, с. 45—49.
49. Пионтковский С. А. 1981. Соотношение продолжительности поведенческих актов у некоторых видов морских копепод. *Журн. общ. биол.*, 4, с. 533—537.
50. Пионтковский С. А. 1985. Экология поведения веслоногих ракообразных. Киев: Наук. думка, 115 с.
51. Пионтковский С. А. 2005. Многомасштабная изменчивость мезопланктонных полей океана. Севастополь: ЭКОСИ—Гидрофизика, 194 с.
52. Пионтковский С. А., Гольдберг Г. А. 1984. Соотношение пространственной и временной изменчивости планктонных полей. *Экология*, 1, с. 2—46.
53. Пионтковский С. А., Петипа Т. С. 1975. Элективность в питании *Acartia clausi* Giesbr. *Биология моря* (Киев), 33, с. 3—11.
54. Пионтковский С. А., Петипа Т. С. 1976. Количественное описание поведения веслоногого рачка *Acartia clausi* при питании водорослями. *Биология моря* (Владивосток), 1, с. 49—57.
55. Пионтковский С. А., Шадрин Н. В. 1978. Этологические аспекты хищничества копепод. В кн.: *3 Всесоюз. симпоз. по поведению водн. беспозвоночных*. Борок: ИБВВ АН СССР, с. 33—34.
56. Полякова Л. Я., Свидерская Г. Е., Бурсиан А. В., Войно-Ясенецкий А. В. 1978. Нарушение ритма сокращений сцифомедуз в среде с измененным содержанием ионов. В кн.: *Экспериментальные исследования поведения водных беспозвоночных. Тез. 3 Всесоюзн. симпоз. по поведению водных беспозвоночных*. Борок, с. 34—36.
57. Рудяков Ю. А. 1986. Динамика вертикального распределения пелагических животных. М.: Наука, 135 с.
58. Сажина Л. И. 1965. Распределение зоопланктона в западной половине Средиземного моря зимой 1960—1961 г. В кн.: *Основные черты геологического строения, гидрологического режима и биологии Средиземного моря*. М.: , с. 175—182.

59. Сажина Л. И. 1975. Развитие и размножение массовых пелагических Copepoda тропической зоны Атлантического океана. В кн.: *Экспедиционные исследования в южной Атлантике и Средиземном море*. Киев: Наук. думка, с. 209—216.
60. Сажина Л. И. 1980. Плодовитость, скорость роста и удельная продукция некоторых копепод Атлантического океана. *Биология моря* (Владивосток), с. 56—61.
61. Сарвио В. С. 1989. Полимодальный характер распределения ракообразных в экспериментальных градиентах и гипотеза многосвязной экологической ниши. Институт экологии Волжского бассейна. *Деп. в ВИНТИ* 11. 04. 89, №. 2333-В89.
62. Светличный Л. С. 1987. Скорость, сила и энергозатраты при движении копепод. *Океанология*, 27, 4, с. 662—669.
63. Светличный Л. С. 1989. Влияние температуры на локомоторную активность *Calanus helgolandicus*. *Океанология*, 24, 3, с. 502—508.
64. Светличный Л. С., Уманская А. В. 1991. Кислородная цена локомоции *Calanus helgolandicus* (Crustacea, Copepoda). *Океанология*, 31, 5, с. 770—777.
65. Светличный Л. С., Яркина И. Я. 1989. Ритмы двигательной активности *Calanus helgolandicus* (Crustacea, Copepoda). *Зоол. журн.*, 68, 6, с. 50—55.
66. Свидерская Г. Е., Полякова Л. Я., Бурсиан А. В., Войно-Ясенецкий А. В. 1978. Изменения двигательной активности медуз в разных условиях освещенности и температуры. В кн. *Экспериментальные исследования поведения водных беспозвоночных. Тез. 3 Всесоюз. симпоз. по поведению водных беспозвоночных*. Борок, с. 40—41.
67. Серегин С. А. 1986а. Влияние солености среды на двигательную активность и распределение мезопланктонных животных в экспериментальных условиях. Ин-т биол. южн. морей АН УССР, Севастополь, 15 с. *Деп. в ВИНТИ* 1.07.86, № 4747.
68. Серегин С. А. 1986б. Изменения двигательной активности у некоторых видов морских копепод в онтогенезе. Ин-т биол. южн. морей АН УССР, Севастополь, 16 с. *Деп. в ВИНТИ* 10.04.86, № 2579.
69. Серегин С. А. 1990. Двигательная активность планктонных животных в градиентных условиях среды. *Дис... канд. биол. наук*. Ин-т биол. южн. морей НАНУ, Севастополь, 162 с.
70. Серегин С. А., Коршенко А. Н., Пионтковский С. А. 1985. Характеристики микрораспределения *Acartia clausi* и *Oithona minuta* и их изменения в онтогенезе. *Экология моря*, 20, с. 77—79.
71. Степанов В. Н., Светличный Л. С. 1981. Исследования механических характеристик планктонных копепод. Киев.: Наук. думка, 126 с.
72. Сушеня Л. М. 1975. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 208 с.
73. Фабри К. Э. 1976. Основы зоопсихологии. М.: Изд. Моск. ун-та, 152 с.
74. Хайнд Р. 1975. Поведение животных, синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир, 855 с.
75. Шадрин Н. В., Мельник Т. А., Пионтковский С. А. 1983. Влияние температуры на двигательную активность и скорость облавливания пространства самками *Acartia clausi* Giesbr. (Copepoda). *Экология моря*, 12, с. 62—67.
76. Шмелева А. А. 1963. Состояние кормовой базы планктоноядных рыб в южной Адриатике в 1958 году. *Тр. Севаст. биол. ст. АН УССР*, 17, с. 138 — 152.
77. Шулейкин В. В., Лукьянова В. С., Стась Н. Н. 1989. Сравнительная динамика морских животных. *Докл. АН СССР*, 22, 7, с. 424—429.

78. Яблоков В. А., Юсуфов А. Р. 1976. Эволюционное учение. М.: Высш. школа, 335 с.
79. Яшнов В. А. 1969. Практикум по гидробиологии. М.: Высш. школа, 128 с.
80. Alcaraz M., Paffenhofer G.A., Strickler J.R. 1980. Catching the algae: a first account of visual observations on filter feeding calanoids. In: *Evolution and ecology of zooplankton communities*. W. C. Kerfoot (ed.).— Hanover: Univ. Press of New England, p. 241—248.
81. Alcaraz M., Strickler J. R. 1988. Locomotion in copepods: pattern of movements and energetics of Cyclops. *Hydrobiologia*, 167/168, p. 409—414.
82. Allan J. D., Richman S., Hainle D. R., Haff R. 1977. Grazing in juvenile stages of some estuarine calanoid copepods. *Mar. Biol.*, 43, 4, p. 317—331.
83. Alldredge A. L., Robinson B. H., Fleminger A., Torres J. J., King J. M., Hammer W. M. 1984. Direct sampling and situ observation of a persistent copepod aggregation in the mezopelagic zone of the Santa Barbara Basin. *Mar. Biol.*, 80, 2, p. 75—81.
84. Ambler J. W., Frost B. W. 1974. The feeding behavior of a predatory planctonic copepod *Tortanus discaudatus*. *Limnol. and Oceanogr.*, 19, N 2, p. 446—451.
85. Andrews J. C. 1983. Deformation of the active space in the low Reynolds number feeding current of calanoid copepods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, p. 1293—1302.
86. Anraku M. 1975. Microdistribution of marine copepods in a salinity inlet. *Mar. Biol.*, 30, 1, p. 79—87.
87. Arai M. N. 1973. Behaviour of the planktonic coelenterates, *Sarsia tubulosa*, *Phialidium gragarium* and *Pleurobrachia pileus* in salinity discontinuity layers. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30, p. 1105—1110.
88. Assaf G., Gerard R., Gordon A. L. 1971. Some mechanism of oceanic mixing revealed in aerial photographs. *J. Geophys. Res.*, 76, p. 6550—6572.
89. Avent S., Bollens S. M., Troia S. 2005. Diel Vertical Migration in Zooplankton: Experimental Investigations Using Video-Microscopy and Plankton Mini-Towers. *Romberg Tiburon Center for Environmental Studies*. Unpublished.
90. Barnes H., Marshall S. M. 1951. On the variability of replicate plankton samples and some application of "contagions" series to the statistical distribution of catches over restricted periods *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 30, p. 233—263.
91. Bettison J. C., Davenport J. 1976. Salinity preference in Gammarid amphipods with special reference to *Marinogammarus marinus* (Leach). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 56, 1, p. 135—142.
92. Biology of Copepods. 1988. In: Proc. 3 Intern. Conf. on Copepoda. G. A. Boxshall, H. K. Schminke (eds). Kluwer Academ. Publ., 640 pp.
93. Blades P. I. 1977. Mating behaviour of *Centropages xipicus* (Copepoda: Calanoida). *Mar. Biol.*, 40, 1, p. 57—64.
94. Bohrer R. N. 1980. Experimental studies on diel vertical migration. *Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp.*, 3, p. 111—121.
95. Bollens S. M., Frost B. W. 1989. Zooplanktivorous fish and variable diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, 34, p. 1072—1083.
96. Bradley B. P. 1978. Increase in range of temperature tolerance by acclimation in the copepod *Eurytemora affinis*. *Biol. Bull.*, 154, 2, p. 177—187.
97. Brooks J. L., Dodson S. I. 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science*, 150, p. 28—35.
98. Bullock T. H. 1955. Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilotherms. *Biol. Rev.*, 30, p. 311—342.

99. Buskey E. J., Coulter C., and Strom S. 1993. Locomotory patterns of microzooplankton: Potential effects on food selectivity of larval fish. *Bul. Mar. Sci.*, 53, p. 29—43.
100. Buskey E. J., Hartline D. K. 2003. High speed video analysis of the escape responses of the copepod *Acartia tonsa* to shadows. *Biol. Bull.*, 204, p. 28—37.
101. Buskey E. J., Mann Ch. G., Swift E. 1986. The shadow response of the estuarine copepod *Acartia tonsa* (Dana). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 103, 1, p. 65—75.
102. Buskey E. J., Mann Ch. G., Swift E. 1987. Photophobic responses of calanoid copepods: possible adaptive value. *J. Plankt. Res.*, 9, 5, p. 857—870.
103. Buskey, E. J. 1984. Swimming pattern as an indicator of the roles of copepod sensory systems in the recognition of food. *Mar. Biol.* 79, p. 165—175.
104. Cannon H. G. 1928. On the feeding mechanism of the copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. *Brit. J. Exp. Biol.*, 6, 2, p.131—144.
105. Cassie R. M. 1959. Micro-distribution of plankton. *New Zeal. J. Sci.*, 2, p. 398—409.
106. Cassie R. M. 1963. Microdistribution of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 1, p. 233—252.
107. Champalbert G. 1978. Natatory activity rhythms of some hyponeustonic copepods, *Anomalocera patersoni* Templeton, *Pontella mediterranea* Claus, *Labidocera wollastoni* Lubbock, as a function of pressure and illumination. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 35, 3, p. 233—249.
108. Checkley D. M. 1982. Selective feeding by Atlantic herring (*Clupea harengus*) larvae on zooplankton in natural assemblages. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 9, p. 245—253.
109. Cohen J. H., Forward R. B. Jr. 2005. Diel vertical migration of the marine copepod *Calanopia Americana*. II. Proximate role of exogenous light cues and endogenous rhythms. *Mar. Biol.*, 147, p. 399—410.
110. Conover R. 1978. Feeding interactions in the pelagic zone. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, 173, p. 66—76.
111. Conover R. J. 1966. Feeding on large particles by *Calanus hyperboreus* (Kroyer). In: *Some contemporary studies in marine Science*. H. Barnes (ed.). Allen and Unwin, p. 187—194.
112. Coombs S. H. 1981. A density-gradient column for determining the specific gravity of fish eggs, with particular reference to eggs of the *Mackerel scomber scombrus*. *Mar. Biol.*, 63, 1, p. 101—106.
113. Costello J. H., Strickler J. R., Marrase C., Trager G., Weiller R., Freise A. J. 1990. Grazing in a turbulent environment: behavioral response of a calanoid copepod *Centropages hamatus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87, p. 1648—1652.
114. Cowles T. J., Olson R. J., Chisholm S. W. 1988. Food selection by copepod: discrimination on the basis of food quality. *Mar. Biol.*, 100, p. 41—49.
115. Cowles T. J., Strickler J. R. 1983. Characterization of feeding activity patterns in the planktonic copepod *Centropages typicus* Kroyer under various food conditions. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 1, p. 106—115.
116. Cushing D. H. 1959. On the nature of production in the sea. *Fish. Invest. Coud. Ser.*, 22, 6. p. 1—40.
117. Dagg M. J. 1977. Some effects of patchy food environments on copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 22, p. 99—107.
118. Dagg M. J. 1985. The effects of food limitation on diel migratory behaviour in marine zooplankton. *Arc. Hydrobiol. Beih.*, 21, p. 247—255.
119. Daro M. H. 1985. Feeding rhythms and vertical distribution of marine copepods. *Bull. Mar. Sci.*, 37, p. 487—497.

120. Daro M. H. 1980. Field study of the diel feeding of a population of *Calanus finmarchicus* at the end of phytoplankton bloom, FLEX'76, 22 May—5 June. *Meteor. Forsch. Ergebnisse*, 22A, p. 123—132.
121. Daro M. H. 1988. Migratory and grazing behaviour of copepods and vertical distribution of phytoplankton. *Bull. Mar. Sci.*, 43, p. 710—729.
122. David C. N., Conover R. J. 1961. Preliminary investigation on the physiology and ecology of luminescence in the copepod *Metridia lucens*. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 121, p. 92—107.
123. Davis A. D., Weatherby T. M., Hartline D. K. and Lenz P. H. 1999. Myelin-like sheaths in copepod axons. *Nature*, 398, p. 571.
124. Davis C. S., Flierl G. R., Wiebe P. H., Franks P. J. S. 1991. Micropatchiness turbulence and recruitment in plankton. *J. Mar. Res.*, 49, p. 109—152.
125. Davis C. S., Gallagher M. B., Solow A. R. 1992b. Micro-aggregation of oceanic plankton observed by towed video microscopy. *Science*, 257, p. 230—232.
126. Davis C. S., Gallagher S. M., Berman M. S., Haurly L. R., Strickler J. R. 1992a. The video Plankton Recorder (VPR): design and initial results. *Adv. Limnol.*, 356, p. 67—81.
127. Digby P. S. B. 1965. Semi-conduction and electrode processes in biological material. I. Crustacea and certain soft-bodied forms. *Proc. Roy. Soc. Edinburg*, 22, 6, p. 1—40.
128. Digby P. S. B. 1967. Pressure sensitivity and its mechanism in the shallow marine environment. *Symp. Zool. Soc. London*, 19, 1, p. 159—188.
129. Doall M., Colin S. P., Strickler J. R., and Yen J. 1998. Location a mate in 3D: the case of *Temora longicornis*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 353, p. 681—689.
130. Donaghay P. L., Small L. F. 1979. Food selection capabilities of the estuarine copepod *Acartia clausi*. *Mar. Biol.*, 52, 1, p. 137—146.
131. Drenner R. W., McComas S. R. 1980. The roles of zooplankton escape ability and fish size selectivity in the selective feeding and impact of planktivorous fish. In: *Evolution and ecology of zooplankton communities*. Z. C. Kerfoot (ed.). Univ. Press of New England. Hanover, p. 587—593.
132. Dürbaum J. 1995. Discovery of postcopulatory mate guarding in Copepoda Harpacticoida (Crustacea). *Mar. Biol.*, 123, 1, p. 81—88.
133. Durbin A. G., Durbin E. G., Włodarczyk E. 1990. Diel feeding behaviour in the marine copepod *Acartia tonsa* in relation to food availability. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 68, p. 23—45.
134. Eibl-Eibesfeldt J. 1958. Das Verhalten der Nagetiere. *Hand. Zool.*, 8, p. 10—12.
135. Elofsson K. 1966. The nauplius eye and frontal organs of the nonmalacostraca (Crustacea). *Sarsia*, 21, 6, p. 823—830.
136. Elofsson K. 1971. The ultrastructure of a chemoreceptor organ in the head of copepod crustaceans. *Acta Zool.*, 52, 1, p. 299—315.
137. Emery A. R. 1968. Preliminary observations on coral reef plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 13, 2, p. 293—304.
138. Enright J. T. 1977c. Copepods in a hurry: sustained high-speed upward migration. *Limnol. Oceanogr.*, 22, p. 118—125.
139. Enright J. T. 1977a. Problems in estimating copepod velocity. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 1, p. 160—162.
140. Enright J. T. 1977b. Diurnal vertical migration: adaptive significance and timing. Pt. 1. Selective advantage: a metabolic model. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 5, p. 856—873.
141. Esaias W. E., Curl H. C. 1972. Effect of dinoflagellate bioluminescence on copepod ingestion rates. *Limnol. Oceanogr.*, 17, 6, p. 901—906.

142. Faller A. J. 1971. Oceanic turbulence and the Langmuir circulations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2, 1, p. 201—236.
143. Fiedler P. 1982. Zooplankton avoidance and reduced grazing responses to *Gymnodinium splendens* (Dinophyceae). *Limnol. Oceanogr.*, 27, p. 961—965.
144. Fields D. M., Yen J. 1996. The escape behavior of *Pleuromamma xiphius* in response to a quantifiable fluid mechanical disturbance. In: *Zooplankton: Sensory Ecology and Physiology*. Vol. 1, Lenz P. H., Hartline D. K., Purcell J. E., MacMillan D. L. (eds.), Amsterdam, Gordon and Breach Publ., p. 323—339.
145. Fields D. M., Yen J. 2002. Fluid mechanosensory stimulation of behaviour from a planktonic marine copepod, *Euchaeta rimana* Bradford. *J. Plankton Res.*, 24, 8, p. 747—755.
146. Fivizzani A. J., Spieler R. E. 1978. Modified Staaland device with automatic recording techniques for determining salinity preference in fishes. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 35, 6, p. 910—912.
147. Fleminger A. 1967. Taxonomy, distribution and polymorphism in the *Labidocera jollae* group with remarks on evolution within the group (Copepoda: Calanoida). *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 120, p. 1—61.
148. Folt C., Goldman C. R. 1981. Allelopathy between zooplankton: a mechanism for interference competition. *Science*, 213, p. 1133—1135.
149. Fortier L., Legget W. C. 1983. Vertical migrations and transport of larval fish in a partially mixed estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, p. 1543—1555.
150. Fortier L., Legget W. C. 1984. Small-scale covariability in the abundance of fish larvae and their prey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, p. 502—512.
151. Forward R. B. 1974. Negative phototaxis in crustacean larvae: possible functional significance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 16, 1, p. 11—17.
152. Forward R. B. 1976. Light and diurnal vertical migration: photobehavior and photophysiology of plankton. In: *Photochemical and photobiological reviews*. K. C. Smith (ed.), New York, Plenum Press, 1, p. 157—209.
153. Forward R. B., Douglass J. K. 1986. Crustacean larval visual sensitivity during diel vertical migration. In: *21st European Marine Biology Symposium*. Abstracts. Gdansk, p. 19.
154. Fraenkel G., Gunn D. L. 1961. Orientation of animals. New York, Dover Publ., 215 pp.
155. Friedman M. M., Strickler J. R. 1975. Chemoreceptors and feeding in calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 72, 10, p. 4185—4188.
156. Frost B. W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, 17, 6, p. 806—815.
157. Frost B. W. 1988. Variability and possible adaptive significance of diel vertical migration in *Calanus pacificus*, a planktonic marine copepod. *Bull. Mar. Sci.*, 43, p. 675—694.
158. Fryer G. 1957. The feeding mechanism of some freshwater cyclopoid copepods. *Proc. Zool. Soc. London*, 129, 1, p. 1—25.
159. Fulton R. S. 1984. Distribution and community structure of estuarine copepods. *Estuaries*, 7, p. 38—50.
160. Gamble J. C. 1978. Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the Northern North Sea. *Mar. Biol.*, 49, p. 303—315.
161. Gaudy R., Pagano M., Lochet F. 1990. Zooplankton feeding on seston in the Rhone River plume area (NW Mediterranean Sea) in May, 1988. *Hydrobiologia*, 207, p. 241—249.
162. Gauld D. T. 1957. Copulation in calanoid copepods. *Nature*. London, 180, 4, p. 510—512.

163. Gauld D. T. 1964. Feeding in planktonic copepods. Growing terrestrial and marine environments. Dorking: Adlard, p. 239—245.
164. Gauld D. T. 1966. The swimming and feeding of planktonic copepods. In: *Some contemporary studies in marine science*. H. Barnes (ed.). London, Allen and Unwin, p. 313—334.
165. George D. G. 1989. Zooplankton patchiness in enclosed and unenclosed areas of water. *J. Plankton Res.*, 11, 2, p. 173—184.
166. George D. G., Edwards R. W. 1973. Daphnia distribution within Langmuir circulation. *Limnol. Oceanogr.*, 18, 5, p. 798—800.
167. Gerritsen J. 1980. Adaptive responses to encounter problems. In: *Evolution and ecology of zooplankton communities*. W. C. Kerfoot (ed.). Univ. Press of New England, Hanover, p. 52—62.
168. Gerritsen J., Strickler J. R. 1977. Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 34, p. 73—82.
169. Gerritsen, D. 1998. Voornamen. Onderzoek naar een aantal aspecten van naamgeving in Nederland. Proefschrift Universiteit van Amsterdam.
170. Gill C. W. 1986. Suspected mechano- and chemosensory structure of *Temora longicornis* (Copepoda: Calanoida). *Mar. Biol.*, 93, p. 449—457.
171. Gill C. W. 1987. Recording the beat patterns of the second antennae of calanoid copepods with a micro-impedance technique. *Hydrobiologia*, 148, 1, p. 73—78.
172. Gill C. W., Crisp D. J. 1985a. Sensitivity of intact and antennule amputated copepods to water disturbance. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 21, p. 221—227.
173. Gill C. W., Crisp D. J. 1985b. The effect of size and temperature on the frequency of limb beat of *Temora longicornis* Muller (Crustacea: Copepoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 86, p. 185—196.
174. Gill C. W., Poulet S. A. 1986. Utilization of a computerized micro-impedance system for studying the activity of copepod appendages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 101, p. 193—198.
175. Gill C. W., Poulet S. A. 1988. Responses of copepods to dissolved free amino acids. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 43, p. 269—276.
176. Gophen C. W., Harris R. P. 1981. Visual predation by marine Cyclopoid copepod *Corycaeus anglicus*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 61, 3, p. 391—398.
177. Greene C. H. 1988. Foraging tactics and prey-selection patterns of omnivorous and carnivorous calanoid copepods. *Hydrobiologia*, 167/168, p. 295—302.
178. Greene C. H., Landry M. R. 1988. Carnivorous suspension feeding by the subarctic calanoid copepod *Neocalanus cristatus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45, p. 1069—1074.
179. Griffiths A. M., Frost B. W. 1976. Chemical communication in the marine planktonic copepods *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.* *Crustaceana*, 30, 1, p. 1—8.
180. Hamner W. M. 1975. Underwater observations of blue-water plankton: logistics, techniques and safety procedures for divers at sea. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 6, p. 1045—1052.
181. Hamner W. M., Carleton J. H. 1979. Copepod swarms: attributes and role in coral reef ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, 24, 1, p. 1—14.
182. Harder W. 1952 Über das Verhalten von Zooplankton in geschichtetem Wasser. *Kurse Mitt. Fischbiol. Abt. Max-Planck-Inst. Meeresbiol. Wilhelms*, 1, p. 28—43.
183. Harder W. 1968. Reactions of plankton organisms to water stratification. *Limnol. Oceanogr.*, 13, 1, p. 156—168.
184. Hardy A. C., Bainbridge R. 1954. Experimental observations on the vertical migrations of planktonic animals. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 33, 2, p. 409—448.
185. Hargrave B. T., Geen G. H. 1970. Effects of copepod growing on two natural phytoplankton populations. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 27, p. 409—448.

186. Harris R. P., Paffenhofer G. A. 1976. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis* Muller. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 56, 5, p. 675—690.
187. Haskin H. H. 1964. The distribution of oyster larvae. *Univ. R. I. Mar. Publ. Ser.*, Grad. School Oceanogr. Occas. Publ., 2, p. 76—80.
188. Hattori H. 1989. Bimodal vertical distribution and diel migration of copepods *Metridia pacifica*, *M. okhotensis* and *Pleuromamma scutellata* in the western North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 103, p. 39—50.
189. Haury L. R., McGowan J. A., Wiebe P. H. 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In: *Spatial Pattern in plankton communities*: Proc. of NATO Conf. on Mar. Biol. New York, p. 277—327.
190. Haury L. R., Wiebe P. H. 1982. Fine-scale multi-species aggregations of oceanic zooplankton. *Deep-Sea Res. A.*, 29, 7, p. 915—921.
191. Haury L. R., Wiebe P. H., Orr M. H., Briscoe M. G. 1983. Tidally generated high-frequency internal wave packets and their effects on plankton in Massachusetts Bay. *J. Mar. Res.*, 41, 1, p. 65—112.
192. Hays G. C., H. Kennedy, B. W. Frost. 2001. Individual variability in diel vertical migration of a marine copepod: Why some individuals remain at depth when others migrate. *Limnol. Oceanogr.*, 46, 8, p. 2050—2054.
193. Head E. J. H., Harris L. R., Abon D. C. 1985. Effect of daylength and food concentration on in situ diurnal feeding rhythms in Arctic copepods. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 24, p. 281—288.
194. Herman A. W. 1989. Vertical relationships between chlorophyll production and copepods in the eastern tropical Pacific. *J. Plankton Res.*, 11, 2, p. 243—261.
195. Herman A. W., Dauphinee T. M. 1980. Continuous and rapid profiling of zooplankton with an electronic counter mounted on a Batfish vehicle. *Deep-Sea Res.*, 27, p. 79—96.
196. Herman A. W., Mitchell M. R., Young S. W. 1984. A continuous pump sampler for profiling copepods and chlorophyll in the upper oceanic layers. *Deep-Sea Res.*, 31, p. 439—450.
197. Hirche H. J. 1987. Temperature and plankton. Effect on respiration and swimming activity in copepods from Greenland Sea. *Mar. Biol.*, 94, 3, p. 347—357.
198. Hopkins T. L. 1982. The vertical distribution of zooplankton in the eastern Gulf of Mexico. *Deep-Sea Res.*, 29, p. 1069—1083.
199. Hughes D. A., Richard J. D. 1973. Some current-directed movements of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann 1836) (Decapoda, Palaemonidae) under laboratory conditions. *Ecology*, 54, 4, p. 927—929.
200. Huiming L. 1983. The effect of light on the diurnal vertical migration of copepod *Calanus sinicus* (Brodsky). *J. Xiamen Univ. Nat. Sci.*, 22, 1, p. 82—97.
201. Hunter J. R., Lo N. C. H., Leong R. J. H. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. In: *An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish application to the northern anchovy, Engraulis mordax* (R. Lasker, ed.), p. 67—77. U.S. Dep. Commer., NOAA Technical Report NMFS 36.
202. Hunter J. R., Thomas G. L. 1974. Effect of prey distribution and density on the searching and feeding behavior of larval anchovy *Engraulis mordax* Girard. In: *The early life history of fish*. J. H. S. Blaxter (ed.). N.Y., Springer Verlag.
203. Hunter, J. R. 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: *Marine Fish Larvae*. Lasker, R. (ed.), Univ. Washington Press, Seattle, p. 33—77.
204. Huntley M. 1981. Nonselective, nonsaturated feeding by three calanoid copepod species in the Labrador Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 26, p. 831—842.

205. Huntley M. E., Sykes P., Marin V., Rohan S. 1986. Chemically-mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus*: mechanisms, occurrence and significance. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 28, p. 105—120.
206. Huntley M., Brooks E. R. 1982. Effects of age and food availability on diel vertical migration of *Eucalanus pacificus*. *Mar. Biol.*, 71, 1, p. 23—31.
207. Incze L. S., Hebert D., Wolff N., Oakey N., Dye D. 2001. Changes in copepod distributions associated with increased turbulence from wind stress. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 213, p. 229—240.
208. Jonsson P. R., Tiselius P. 1990. Feeding behaviour, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 60, p. 35—44.
209. Katona S. K. 1973. Evidence for sex pheromones in planktonic copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 18, 4, p. 574—584.
210. Katona S. K. 1975. Copulation in the copepod *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880). *Crustaceana*, 28, 1, p. 89—95.
211. Kawamura A., Kawano H. 1985. The spatial scale of surface swarms of *Calanus plumchrus* Marukawa observed from consecutive plankton net catches in the north western North Pacific. *Bull. Mar. Sci.*, 32, 2, p. 626—633.
212. Kawamura A. 1974. Food and feeding ecology in the southern sei whale. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 26, p. 25—144.
213. Kerfoot W. C. 1978. Combat between predatory copepods and their prey: Cyclops, Epuschura and Bosmina. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 6, p. 1089—1103.
214. Kimmerer W. J., McKinnon A. D. 1989. Zooplankton in a marine bay. 3. Evidence for influence of vertebrate predation on distribution of two common copepods. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 53, p. 21—35.
215. Kjørboe T., Saiz E. 1995. Planktivorous feeding in calm and turbulent environments, with emphasis on copepods. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 122, p. 135—145.
216. Kjørboe T. 1997. Small-scale turbulence, marine snow formation, and planktivorous feeding. *Sci. Mar.*, 61, p. 141—158.
217. Kirboe T., Mohlenberg F., Hamburger V. 1985. Bioenergetics of the copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration and composition of specific dynamic action. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 26, p. 85—97.
218. Kitou M. 1956. Swarms of *Calanus helgolandicus* (Claus). *Inform. Bull. Plankton Japan*, 3, 41.
219. Koehl M. A. R., Strickler J. R. 1981. Copepod feeding currents: food capture at low Reynolds number. *Limnol. Oceanogr.*, 26, 6, p. 1062—1073.
220. Koopman B. O. 1956. The theory of search. I. Kinematic Bases. *Oper. Res.*, 4, p. 324—346.
221. Lagadeuc Y., Boule M., Dodson J. J. 1997. Effect of vertical mixing on the vertical distribution of copepods in coastal waters. *J. Plankton Res.*, 19, p. 1183—1204.
222. Lam R. K., Frost B. W. 1976. Model of copepod filtering response to changes in size and concentration of food. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 4, p. 490—500.
223. Lance J. 1965. Respiration and osmotic behavior of the copepod *Acartia tonsa* in diluted sea water. *Comp. Biochem. Physiol.*, 14, p. 155—165.
224. Lance J. 1962. Effects of water of reduced salinity on the vertical migration of zooplankton. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 42, 2, p. 131—154.
225. Landry M. R. 1978. Predatory feeding behavior of a marine copepod, *Labidocera trispinosa*. *Limnol. Oceanogr.*, 23, p. 1103—1113.
226. Landry M. R. 1980. Detection of prey by *Calanus pacificus*: implications of the first antennae. *Limnol. Oceanogr.*, 25, 3, p. 545—549.

227. Landry M. R., Fagerness V. L. 1988. Behavioral and morphological influences on predatory interactions among marine copepods. *Bull. Mar. Sci.*, 43, 3, p. 509—529.
228. Landry M. R., Lehner-Fournier J. M., Fagerness V. L. 1985. Predatory feeding behavior of the marine cyclopoid copepod *Corycaeus anglicus*. *Mar. Biol.*, 85, p. 163—169.
229. Langmuir I. 1938. Surface motion of water induced by wind. *Science*, 87, p. 119—123.
230. Lasker R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relationship between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull. U.S.*, 73, p. 453—462.
231. Lasker R., Zweifel J. R. 1978. Growth and survival of first-feeding northern anchovy larvae (*Engraulis mordax*) in patches containing different proportions of large and small prey. In: *Spatial pattern in plankton communities*. J. H. Steele (ed). Plenum Press. N.Y.
232. Latz M. I., Forward R. B. 1977. The effect of salinity upon phototaxis and geotaxis in a larval crustacean. *Biol. Bull.*, 153, 1, p. 163—179.
233. Leigier-Visser M. F., Mitchell J. G., Okubo A., Fuhrman J. A. 1986. Mechano-reception in calanoid copepods. A mechanism for prey detection. *Mar. Biol.*, 90, p. 529—537.
234. Leising A. W., Yen J. 1997. Spacing mechanisms within light-induced copepod swarms. *Mar. Ecol. Progress Ser.*, 155, p. 127—135.
235. Lenz P. H., Hartline D. K., Davis A. D. 2000. The need for speed. I. Fast reactions and myelinated axons in copepods. *J. Comp. Physiol.*, 186, p. 337—345.
236. Leydig F. 1851. Über *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*. *Z. Wiss. Zool.*, 3, 2, p. 280—307.
237. Lillelund K., Lasker R. 1971. Laboratory studies of predation by marine copepods on fish larvae. *Fish. Bull. U.S.*, 69, p. 655—667.
238. Lloyd M. 1967. Mean crowding. *J. Anim. Ecol.*, 36, p. 1—30.
239. Lo W. T., Shih C. T., Hwang J. S. 2004. Diel vertical migration of the planktonic copepods at an upwelling station north of Taiwan, western North Pacific. *J. Plankton Res.*, 26, 1, p. 89—97.
240. Longhurst A. R. 1976. Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the eastern tropical Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.*, 23, p. 729—754.
241. Longhurst A. R. 1985. The structure and evolution of plankton communities. *Prog. Oceanogr.*, 15, p. 1—35.
242. Lorenz K. 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 4, p. 221—268.
243. Lorenz K. 1965. Evolution and modification of behaviour. Chicago, Univ. Press, 311 pp.
244. Lowndes A. G. 1935. The swimming and feeding of certain Calanoid Copepods. *Proc. Zool. Soc. London*, 3, 5, p. 607—715.
245. Lyster I. H. J. 1965. The salinity tolerance of polychaeta larvae. *J. Anim. Ecol.*, 34, p. 517—527.
246. Mackas D., Bohrer R. 1976. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 25, p. 77—85.
247. Macquart-Moulin C. 1975. Les reactions photocinetiques des peracarides du plancton nocturne. Fraction planctonique: *Gastrosaccus lobatus* et *Gastrosaccus armatus*. *Tethys*, 7, 4, p. 339—348.
248. Malkiel E., Sheng J., Katz J., Strickler J. R. 2003. The three-dimensional flow field generated by a feeding calanoid copepod measured using digital holography. *J. Exp. Biol.*, 206, p. 3657—3666.
249. Marine Zooplankton Colloquium. 1988. Future marine zooplankton research. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 55, p. 197—206.

250. Marrasé C, Saiz E, Redondo J. M. (eds.). 1997. Lectures notes on plankton and turbulence. *Sci. Mar.*, 61, p. 1—238.
251. Marrasé C., Costello J. H., Granata T., Strickler J. R. 1990. Grazing in a turbulent environment: energy dissipation, encounter rates, and efficacy of feeding currents in *Centropages hamatus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 87, p. 1653—1657.
252. Marshall S. M., Orr A.P. 1972. The biology of a marine copepod. *Springer*, Berlin, 196 pp.
253. Marshall S. M., Orr A. P. 1955. On the biology of *Calanus finmarchicus*. 8. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V Calanus. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 34, p. 495—529.
254. Mauchline J. 1977. The integumental sensilla and glands of pelagic Crustacea. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 57, 7, p. 973—994.
255. Mauchline J. 1998. The Biology of Calanoid Copepods, Blaxter, Academic Press, London.
256. McGehee D., Jaffe J. S. 1996. Three-dimensional swimming behavior of individual zooplankters: observations using the acoustical imaging system FishTV. *ICES Journ. Mar. Sci.*, 53, p. 363—369.
257. McGowan J. A. 1974. Oceanic biogeography of the Pacific. *Micropaleontology. Oceans. Cambridge*, Acad. Press, 326 pp.
258. McGowan J. A., Walker P. W. 1979. Structure in the community of the north Pacific central gyre. *Ecol. Monogr.*, 49, p. 195—226.
259. McNaught D. C., Hasler A. D. 1964. Rate of movement of populations of *Daphnia* in relation to changes in light intensity. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 21, 3, p. 291—318.
260. Mullin M. M. 1979. Differential predation by the carnivorous marine copepod, *Tortanus discaudatus*. *Limnol. Oceanogr.*, 24, 6, p. 774—777.
261. Nakaoka Y., Oosawa F. 1977. Temperature-sensitive behavior of *Paramecium caudatum*. *J. Protozool.*, 24, 4, p. 575—580.
262. Narver D. W. 1970. Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and the limnetic zooplankton in Babine Lake British Columbia. *J. Fish Res. Bd. Can.*, 27(2). p. 281—316.
263. Newbury T. K. 1972. Vibration perception by Chaetognatha. *Nature*, 236, 3, p. 459—460.
264. Nicolajsen H., Mohlenberg F., Kirboe T. 1983. Algal grazing by the planktonic copepods *Centropages hamatus* and *Pseudocalanus sp.*: diurnal and seasonal variation during the spring phytoplankton bloom in the Oresund. *Ophelia*, 22, p. 15—31.
265. Nielsen T. G. 1991. Contribution of zooplankton grazing to the decline of a *Ceratium* bloom. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 6, p. 1091—1106.
266. Nival P., Nival S. 1976. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): effects on grazing. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 1, p. 24—38.
267. Nott J. A., Corner E. D. S., Mavin L. J., O'Hara S. C. M. 1985. Cyclical contributions of the digestive epithelium to faecal pellet formation by the copepod *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.*, 89, p. 271—279.
268. Ohman M. D. 1983. The effects of predation and resource limitation on the copepod *Pseudocalanus sp.* in Dabob Bay, a temperate fiord. *Ph. D. Thesis*. Univ. Wash., Seattle, 249 pp.
269. Ohman M. D., Frost B. W., Cohen E. B. 1983. Reverse diel vertical migration: an escape from invertebrate predators. *Science*, 220, p. 1404—1407.
270. Okubo A. 1980. Diffusion and ecological problems: mathematical model. In: *Biomathematics Berlin etc.*, Springer, 10. p. 1—255.

271. Oviatt C. A. 1981. Effects of different mixing schedules on phytoplankton, zooplankton and nutrients in marine microcosms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 4, p. 57—67.
272. Paffenhofer G. A. 1971. Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodites and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Mar. Biol.*, 11, 1, p. 286—298.
273. Paffenhofer G. A. 1984. Calanoid copepod feeding: grazing on small and large particles. Trophic interactions within aquatic ecosystems. *AAAS selected symposium*, 85, p. 75—95. D. G. Meyer and J. R. Strickler (eds.). Westview Press, Colorado.
274. Paffenhofer G. A., Lewis K. 1990. Perceptive performance and feeding behaviour of calanoid copepods. *J. Plankton. Res.*, 12, 5, p. 933—946.
275. Paffenhofer G. A., Stearns D. E. 1988. Why is *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments? *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 42, p. 33—38.
276. Paffenhofer G. A., Strickler J. R., Alcaraz M. 1982. Suspension-feeding by herbivorous calanoid copepods: a cinematographic study. *Mar. Biol.*, 67, p. 193—199.
277. Parker C. H. 1902. The reaction of copepods to various stimuli and the bearing of them on daily depth migration. *Bull. U.S. Fish. Comm.*, 21, p. 103—123.
278. Pingree R. D., Holligan P. M., Mardell G. T., Htad R. N. 1976. The influence of physiscal stability on spring, summer and autumn phytoplankton blooms in the Celtic Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 56, 6, p. 845—873.
279. Piontkovski S. A., Scherbatenko P. V., Melnik T. A. 1985. Spatial-temporal characteristics of horisontal and vertical zooplankton distributu in the Indian Ocean. *Pol. Arch. Hydrobiologia*, 32, 3/4, p. 385—393.
280. Piontkovski S. A., van der Spoel S., and Prusova I. 1999. Diurnal rhythm of biodiversity in a zooplankton community of a macroscale anticyclonic gyre. *Crustaceana*, 72, 1, p. 1—15.
281. Piontkovski S. A., Williams R. 1995. Multiscale variability of tropical ocean zooplankton biomass. *ICES Journ. Mar. Sci.*, 52, p. 643—656.
282. Piontkovski S. A., Williams R., Peterson W. T., Yunev O. A., Minkina N. A., Vladimirov V. L., Blinkov V. 1997. Spatial heterogeneity of the planktonic fields in the upper mixed layer of the open ocean. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 148, p. 145—154.
283. Porter K., Porter J. 1979. Bioluminescence in marine plankton: a coevolved antipredation system. *Amer. Natur.*, 114, 3, p. 458—461.
284. Poulet S. A., Gill C. W. 1988. Spectral analyses of movements made by the cephalic appendages of copepods. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 43, p. 259—267.
285. Poulet S. A., Marsot P. 1978. Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda; Crustacea). *Science*, 200, 4348, p. 1403—1405.
286. Poulet S. A., Ouellet G. 1982. The role of amino acids in the chemosensory swimming and feeding of marine copepods. *J. Plankton Res.*, 4, 2, p. 341—361.
287. Poulet S. A., Williams R., Conway D. V. P., Videau C. 1991. Co-occurrence of copepods and dissolved free amino acids in shelf sea waters. *Mar. Biol.*, 108, p. 373—385.
288. Price H. J., Paffenhofer G. A. 1984. Effects of feeding experience in the copepod *Eucalanus pileatus*: a cinematographic study. *Mar. Biol.*, 84, p. 35—40.
289. Price H. J., Paffenhofer G. A. 1985. Perception of food availability by Calanoid copepods. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 21, p. 115—124.
290. Price H. J., Paffenhofer G. A. 1986. Effects of concentration on the feeding of marine copepod in algal monocultures and mixtures. *J. Plankton Res.*, 8, p. 119—128.

291. Price H. J., Paffenhofer G. A., Boyd C. M., Cowles T. J., Donagay P. L., Hamner W. M., Lampert W., Quetin L. B., Ross R. M., Strickler J. R., Youngbluth M. J. 1988. Future of zooplankton behavior: questions and technological developments. *Bull. Mar. Sci.*, 43, 3, p. 853—872.
292. Price H. J., Paffenhofer G. A., Strickler J. R. 1983. Modes of cell capture in calanoid copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 1, p. 116—123.
293. Reynolds W. W., Casterlin M. E. 1979. Behavioral thermoregulation and activity in *Homarus americanus*. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 64, 1, p. 25—28.
294. Ringelberg J. 1995. Changes in light intensity and diel vertical migration: a comparison of marine and freshwater environments. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 75, p. 15—25.
295. Ringelberg J. 1999. The photobehavior of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton. *Biol. Rev.*, 74, p. 397—423.
296. Roberts M. H. J. 1971. Larval development of *Pagurus longicarpus* Say reared in the laboratory. 3. Behavioral response to salinity discontinuities. *Biol. Bull.*, 140, 3, p. 489—501.
297. Roman M. R., Ashton K. A., Gauzens A. L. 1988. Day/night differences in the grazing impact of marine copepods. *Hydrobiologia*, 167/168, p. 21—30.
298. Rosenberg G. 1980. Filmed observations of filter feeding in the marine planktonic copepod *Acartia clausi*. *Limnol. Oceanogr.*, 14, 1, p. 79—83.
299. Rosenthal H., Hempel G. 1970. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.). In: *Marine food chains*. J. H. Steele (ed.). Univ. Calif. Press. Berkley C. A., p. 344—364.
300. Rothschild B. J., Osborn T. R. 1988. Small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, 10, p. 465—474.
301. Rudjakov J. A. 1970. The possible causes of diel vertical migrations of planktonic animals. *Mar. Biol.*, 6, p. 98—105.
302. Runge J. A. 1980. Effects of hunger and season on the feeding behavior of *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, 25, 1, p. 134—145.
303. Sameoto D. D. 1984. Environmental factors influencing diurnal distribution of zooplankton and ichthyoplankton. *J. Plankton Res.*, 6, p. 767—792.
304. Sameoto D. D. 1986. Influence of the biological and physical environment on the vertical distribution on mesozooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.*, 93, 2, p. 263—281.
305. Saraswathy M., Bradford J. M. 1980. Integumental structures on the antennule of the copepod *Gaussia*. *N. Z. J. Mar. Fresh. Res.*, 25, 1, p. 79—83.
306. Schroder R. 1967. Verhalten von *Cyclops abissorum* in der stromung. *Arch. Hydrobiol.*, 33, 1, p. 84—91.
307. Scott J. T., Meyer G. E., Stewart R., Walter E. G. 1969. On the mechanism of Langmuir circulation and their role in epilimnion mixing. *Limnol. Oceanogr.*, 14, 2, p. 493—503.
308. Seregin S. A., Piontkovski S. A. 2003. Diversity and variability of the copepod behaviour in environmental gradients: an overview. *Mar. Ecol. Journ.*, II, p. 32—45.
309. Seregin S., Piontkovski S. 1998. Behavior of *Acartia clausi* Giesbrecht (Copepoda) in a salinity gradient. *Oebalia*, 24, p. 145—159.
310. Shanks A. L. 1983. Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 13, p. 311—315.
311. Sheldon R. W., Nival P., Rassoulzadegan F. 1986. An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis. *Limnol. Oceanogr.*, 31, p. 131—142.
312. Shleidt W. M. 1964. Über die spontaneität von erbkoordinationen. *Z. Tierpsychol.*, 21, 2, —P. 235—256.

313. Simard Y., Lacroix G., Legendre L. 1985. In situ twilight grazing rhythm during diel vertical migrations of a scattering layer of *Calanus finmarchicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 30, 3, p. 598—606.
314. Singarajah K. V. 1975. Escape reactions of zooplankton: effects of light and turbulence. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 55, 3, p. 627—639.
315. Staaland H. A. 1969. Divide for the study of salinity preference in mobile marine animals. *Comp. Biochem. Physiol.*, 29, 4, p. 853—857.
316. Stavn R. H. 1971. The horizontal-vertical distribution hypothesis: Langmuir circulations. *Limnol. Oceanogr.*, 16, 2, p. 453—466.
317. Stearns D. E. 1986. Copepod grazing behavior in simulated natural light and its relation to nocturnal feeding. *Mar. Biol. Progr. Ser.*, 30, p. 65—76.
318. Stearns D. E., Forward R. B. 1984a. Photosensitivity of the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Mar. Biol.*, 82, p. 85—89.
319. Stearns D. E., Forward R. B. 1984b. Copepod photobehavior in a simulated natural light environment and its relation to nocturnal vertical migration. *Mar. Biol.*, 82, p. 91—100.
320. Stewart G. L., Beers J. R. 1973. Application of holographic techniques to the study of marine plankton in the field and in the laboratory. In: *Developments in laser technology. Proc. Soc. Photoopt. Instrum. Eng.*, 41, p. 183—188.
321. Storch O. 1929. Die Schwimmbewegung der copepoden, anf Grund von Mikro-Zeitlupe aufnahmen analysiert. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 33, 1, p. 183—188.
322. Strickler J. R. 1969. Über das Schwimmverhalten von Cyclopoiden bei Verminderungen der Bestrahlungsstärke. *Schweizer. Z. Hydrol.*, 31, 2, p. 150—180.
323. Strickler J. R. 1975. Intra and interspecific information flow among planktonic copepods: receptors. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Vern.*, 19, 11, p. 2951—2958.
324. Strickler J. R. 1977. Observation of swimming performances of planktonic copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 1, p. 165—170.
325. Strickler J. R. 1982. Calanoid copepods, feeding currents and the role of gravity. *Science*, 218, 4568, p. 158—160.
326. Strickler J. R., Ball A. K. 1973. Setae of the first antennae of the copepod *Cyclops scutifer* (Sars): their structure and importance. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 70, 9, p. 139—146.
327. Suchman C. L. 2000. Escape behavior of *Acartia hudsonica* copepods during interactions with scyphomedusae. *Journ. Plankton Res.*, 22, 12, p. 2307—2323.
328. Sulkin S. D. 1975. The influence of light in the depth regulation of crab larvae. *Biol. Bul.*, 148, 3, p. 333—343.
329. Swift M. C., Fedorenko A. Y. 1973. Some aspects of prey capture by Chaoborus larvae. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 3, p. 418—425.
330. Swift M. C., Forward R. B. 1983. Photoresponses of the copepod *Mesocyclops edax*. *J. Plank. Res.*, 5, 3, p. 407—415.
331. Sykes P. F., Huntley M. E. 1987. Acute physiological reactions of *Calanus pacificus* to selected dinoflagellates: direct observations. *Mar. Biol.*, 94, p. 19—24.
332. Tinbergen N. 1951. The study of instinct. Oxford, Oxford Univ. Press, 346 p.
333. Tinbergen N. 1952. "Derived" activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *Quart. Rev. Biol.*, 27, 1, p. 1—32.
334. Tinbergen N. 1965. Animal behavior. New York Time, 415 pp.
335. Tinbergen N., Impekoven M., Frank D. 1967. An experiment on spacing-out as a defense against predation. *Behaviour*, 28, p. 307—321.
336. Tiselius P., Hansen B., Jonsson P., Kiorboe T., Nielsen T. G., Piontkovski S., Saiz E. 1995. Can we use laboratory reared copepods for feeding experiments? A comparison of behavior between a field and a laboratory population of *Acartia tonsa*. *ICES Journal Mar. Sci.*, 52, p. 369—376.

337. Tiselius P., Jonsson P. R. 1990. Foraging behaviour of six calanoid copepods: observations and hydrodynamic analysis. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 66, p. 23—33.
338. Titelman J. 2001. Swimming and escape behavior of copepod nauplii: Implications for predator-prey interactions among copepods. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 213, p. 203—213.
339. Titelman J., Kiørboe T. 2003. Motility of copepod nauplii and implications for food encounter. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 247, p. 123—135.
340. Turner J. T., Tester P. A., Hetter W. F. 1985. Zooplankton feeding ecology: a laboratory study of predation on fish eggs and larvae by the copepods *Anomalocera ornata* and *Centropages typicus*. *Mar. Biol.*, 90, p. 1—8.
341. Uchima M., Hirano R. 1986. Predation and cannibalism in neritic copepods. *Bull. Plankton Soc. Jap.*, 33, p. 147—149.
342. Uchima M., Hirano R. 1988. Swimming behaviour of the marine copepod *Oithona davisae*: internal control and search for environment. *Mar. Biol.*, 99, 1, p. 47—56.
343. Ueda H., Kuwahara A., Tanaka M., Azeta M. 1983. Underwater observations on copepod swarms in temperate and subtropical waters. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 11, 2, p. 165—171.
344. Visser A. W., Stips A. 2002. Turbulence and zooplankton production: Insights from PROVESS. *J. Sea Res.*, 47, p. 317—329.
345. Vlymen W. J. 1970. Energy expenditure of swimming copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 2, p. 348—356.
346. Weatherby T. M., Lenz P. H. 2000. Mechanoreceptors in calanoid copepods: designed for high sensitivity. *Arthropod Struct. Dev.*, 29, p. 275—288.
347. Weller R. A., Price J. F. 1988. Langmuir circulation within the oceanic mixed layer. *Deep-Sea Res.*, 35, 5A, p. 711—748.
348. White H. H. 1979. Effects of dinoflagellate bioluminescence on the ingestion rates of herbivorous zooplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 36, 3, p. 217—224.
349. Wiborg K. F. 1976. Fishery and commercial exploitation of *Calanus finmarchicus* in Norway. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 36, p. 251—258.
350. Wickstead J. H. 1965. An introduction to the study of tropical plankton. Hutchinson and Co., London, 160 pp.
351. Wiebe P. H. 1970. Small-scale distribution in oceanic zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 2, p. 205—218.
352. Wiebe P. H., Hulburt R. M., Carpenter E. L., Jahn A. E., Kurpp G. P., Boyd S. H., Ortner P. B., Cox J. L. 1976. Gulf Stream cold core rings: large scale interaction sites bar open ocean planktonic communities. *Deep-Sea Res.*, 23, p. 695—710.
353. Williamson C. E. 1980. The predatory behavior of *Mesocyclops edax*: predator preferences, prey defenses and starvation induced changes. *Limnol. Oceanogr.*, 25, p. 903—909.
354. Williamson C. E. 1983. Behavioral interactions between a cyclopoid copepod predator and its prey. *J. Plankton Res.*, 5, p. 701—711.
355. Wilson R. S., Greaves J. O. B. 1979. The evolution of the bug-system: recent progress in the analysis of bio-behavioral data. In: *Advances in marine environmental research*. F. S. Jacoff (ed.). Proc. Symp. U.S. EPA (EPA-600/9-79-035), p. 251—272.
356. Wolken J. J., Florida R. G. 1969. The eye structure and optical system of the crustacean copepod, *Copilia*. *J. Cell Biol.*, 40, 1, p. 283—299.
357. Wong C. K. 1988. Effects of competitors, predators, and prey on the grazing behavior of herbivorous calanoid copepods. *Bull. Mar. Sci.*, 43, 3, p. 573—582.
358. Worthington E. B. 1931. Vertical movements of fresh-water macroplankton. *Int. Rev. Gesa; Hydrobiol. Hydrogr.*, 25, 2, p. 299—283.

359. Wyatt T. 1972. Some effects of food density on the growth and behaviour of plaice larvae. *Mar. Biol.*, 14, p. 210—216.
360. Wyatt T., Horwood J. 1973. Model which generates red tides. *Nature*, London, 244, p. 238—240.
361. Yamazaki H., Osborn T., Squires K. 1991. Direct numerical simulation of planktonic contact in turbulent flow. *J. Plankton Res.*, 13, 3, p. 629—643.
362. Yen J. 1982. Sources of variability in attack rates of *Euchaeta elongata* Esterly, a carnivorous marine copepod. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 63, p. 105—117.
363. Yen J. 1983. Effects of prey concentration, prey size, predator life stage, predator starvation and season on predation rates of the carnivorous copepod *Euchaeta elongata*. *Mar. Biol.*, 75, p. 69—77.
364. Yen J. 1985. Selective predation by the carnivorous marine copepod *Euchaeta elongata*: laboratory measurements of predation rates verified by field observations of temporal and spatial feeding patterns. *Limnol. Oceanogr.*, 30, p. 577—597.
365. Yen J., Fields D. M. 1994. Behavioral response of *Euchaeta rimana* to controlled fluid mechanical stimuli. *EOS Trans. Am. Geophys. Union*, 75, p. 184.
366. Yen J., Lenz P. H., Gassie D. V., Hartline D. K. 1992. Mechanoreception in marine copepods. Electrophysiological studies on the first antennae. *J. Plankton Res.*, 14, p. 495—512.
367. Yen J., Prusak A. C., Caun M., Doall M., Brown J., Strickler J. R. 2003. Biomimicry: signaling during mating in the pelagic copepod, *Temora longicornis*. In: *Handbook of Scaling Methods in Aquatic Ecology*. Seuront and Strutton (eds.), CRC Press, p. 149—159.
368. Yen J., Weissburg M. J., Doall M. H. 1998. The fluid physics of signal perception by mate-tracking copepods. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 353, p. 787—804.
369. Yule A. B., Crisp D. J. 1983. A study of feeding behaviour in *Temora longicornis* (Muller) (Crustacea: copepoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 71, p. 271—282.

Об авторах

Пионтковский Сергей Александрович

Старший научный сотрудник Института Биологии южных морей Национальной академии наук Украины, доктор биологических наук, профессор Университета Нью-Йорка, автор и соавтор четырех монографий и около 100 научных публикаций в области морской биологии.

Серегин Сергей Александрович

Старший научный сотрудник Института Биологии южных морей Национальной академии наук Украины, кандидат биологических наук, автор и соавтор более двадцати научных публикаций в области морской биологии и биофизики.

Научное издание

Пионтковский Сергей Александрович
Серегин Сергей Александрович

ПОВЕДЕНИЕ КОПЕПОД

Монография
(на русском языке)

Ответственный редактор *профессор В. Д. Федоров*

© Фотография на обложке: *Neocalanus sp.*: <http://oceanexplorer.noaa.gov>.

Подписано к печати 10.07.2006. Формат 70×108 1/8. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная.
Объем печ. л. – 18,50 уч.-изд. л. 25,90. Тираж 200 экз. Заказ № 69

НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика», 99011, Севастополь, ул. Ленина, 28.
Свидетельство о госрегистрации № 914 Серия ДК от 16.02.02 г.