



**Н. В. Шадрин**, к. б. н., ст. н. с.

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

### АГРЕГАЦИИ ПЛАНКТОННЫХ КОПЕПОД: ГИПОТЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ФЛУКТУИРУЮЩЕГО ОБЛАКА

В дискуссионной статье предложена ментальная модель формирования и динамики скоплений планктонных копепод. Модель базируется на полученных ранее экспериментальных и опубликованных данных по влиянию концентрации пищи на поведение планктонной копеподы *Acartia clausi*.

**Ключевые слова:** Соперода, планктон, скопления, поведение, модель.

Пространственная неоднородность распределения планктонных организмов – одна из фундаментальных особенностей организации планктонных сообществ на различных пространственных масштабах. Причины такой неоднородности распределения различны на разных пространственно-временных масштабах. Изучению и истолкованию этого посвящено достаточно много работ [18, 28], и данная работа не ставит целью их обобщать или анализировать. Существуют различного характера подтверждения того, что плотные пятна-скопления планктонных животных на масштабах десятки сантиметров – десятки метров имеют биологическую природу, т. е. обусловлены закономерностями поведения животных, образующих скопления [12, 13, 17, 19]. Как показывают данные полевых исследований по сравнению морфометрических характеристик рачков, существуют небольшие, но статистически достоверные различия среднего облика рачков из разных скоплений [14]. В частности это обнаружено и для *Acartia clausi* в акватории Севастополя [Корнийчук, Шадрин, неопубл. данные]. Для того чтобы у рачков разных скоплений могли образоваться такие различия, те должны существовать достаточно долго, сопоставимо со временем развития од-

ной генерации. Такие скопления наблюдаются в водоёмах самых различных типов от прудов до морей [17, 29, 32]. Обобщение собственных и литературных данных по питанию и поведению планктонных копепод привело к созданию концептуальной модели, объясняющей, по нашему мнению, механизм формирования и поддержания таких скоплений.

Предложенную модель автор назвал «моделью флуктуирующего облака»; её описанию и обоснованию посвящена данная работа. Замечу, что в основных деталях данная модель сформировалась давно. Она не раз обсуждалась с Т. С. Петипа, и эти обсуждения очень помогли мне в её совершенствовании. Модель не могла бы сформироваться без экспериментов в сотрудничестве с Т. М. Ковалёвой. Памяти этих двух удивительных женщин – учёных автор и посвящает данную статью.

Кратко рассмотрим данные, на которых базируется модель. В её основу положены, в основном, закономерности, полученные при изучении поведения и питания копеподы *Acartia clausi* [2, 3, 5, 7 – 12, 32].

**Влияние концентрации пищи на характер двигательной активности рачков.** В ряде экспериментов убедительно показано, что характеристики двигательной активности

рачков меняются с изменением концентрации кормовых объектов – микроводорослей. Эти изменения с уменьшением концентрации пищи обобщённо можно охарактеризовать следующим образом:

1. Увеличивается длина скачка (расстояние свободного пробега в одном направлении). Зависимость средней длины скачка и концентрации водорослей, полученная в экспериментах в диапазоне концентраций от 0.05 до 5000 кл мл<sup>-1</sup>, может быть аппроксимирована уравнением [7]:  $L = 2.23 - 0.25 \lg n$ ,

где L – длина скачка (мм); n – концентрация клеток водорослей (кл мл<sup>-1</sup>).

Количество скачков в минуту практически не менялось (55 – 60), поэтому средняя скорость движения рачков также уменьшалась с ростом концентрации пищевых объектов. Уменьшение двигательной активности в скоплениях водорослей отмечено и для других видов планктонных копепод [2, 4, 15, 33].

2. Увеличивается прямолинейность движения, т.е. если при высоких концентрациях пищевых объектов характер движения практически хаотичен, то при низких концентрациях он более прямолинеен, имеется преобладающее направление [9, 16, 34].

Это легко интерпретируется в понятиях биологической целесообразности: при высоких концентрациях пищи рачкам невыгодно покидать пищевое пятно, а при низких – необходимо быстрее найти новое скопление пищи. Феномен реакции рачков на метаболиты, выделяемых микроводорослями, достаточно известен [25, 30, 36]. В скоплении водорослей их метаболиты не могут задавать направления поиска отдельных клеток, а при поиске скопления клеток микроводорослей рачки могут в определённой степени ориентироваться по градиенту их метаболитов. Очевидно, что рачки используют разные механизмы поиска отдельного пищевого объекта и их скопления. В скоплениях они используют тактику случайного блуждания, подобную броуновскому движению, а при поиске скопления – более сложную тактику, как бы смесь броуновского движения и Морський екологічний журнал, № 2, Т. X, 2011

движения, направленного, вероятно, по градиенту метаболитов. Подобные изменения в пищевом поведении – уменьшение двигательной активности и степени прямолинейности движения с увеличением концентрации пищи – отмечены у самых разных подвижных организмов – от бактерий до птиц и млекопитающих [1, 15, 18, 20, 21, 23, 26 – 28, 31, 34 и др.]. Это не случайно, и определяется, видимо, эффективностью такой стратегии пищевого (поиск пищи) поведения – переключения с одной тактики на другую в зависимости от концентрации пищевых объектов [28, 33].

В последнее время опубликованы результаты длительных наблюдений в природе, продемонстрировавшие подобное переключение с одной поисковой тактики на другую в зависимости от концентрации пищевых объектов (жертв). В частности, длительное слежение за представителями 14 видов морских рыб, черепах и пингвинов с использованием меток-радиопередатчиков показало, что в скоплениях жертв те двигались, используя тактику случайного блуждания, а при низких концентрациях жертв – тактику полёта Леви (Lévy flight/walk). [28]. Суть этой тактики в отличие от броуновского движения заключается в том, что не все участки прямолинейного движения имеют примерно одинаковый размер, отдельные прямолинейные пробеги значительно длиннее, но тоже не направлены.

Рассматривая зарисовки траекторий движения копепод при низких концентрациях водорослей, полученные Т. М. Ковалёвой [9], приходишь к выводу, что в данном случае большие скачки происходят далеко не во всех направлениях, как того требует полёт Леви, а в довольно узком секторе. Логика полёта Леви основана на том, что движущийся объект не имеет/не получает никакой информации о нахождении скопления пищевых объектов. В случае планктонных копепод это неверно, т.к. дистанции их свободного перемещения сопоставимы с таковыми распространения метаболитов от скопления водорослей [30, 36].

**Влияние рачков друг на друга: эффект массы и эффект группы, механизм агрегирования.** Внутри популяции/в группе организмов выделяются два типа взаимодействий/взаимовлияний: непосредственное влияние особей друг на друга через какие-либо информационные каналы (эффект группы) и опосредованные через ресурсы (эффект массы). У копепод достаточно выражены оба типа взаимовлияний [8]. При построении любой модели скопления копепод ими пренебрегать нельзя, оба эффекта, вероятно, играют определённую роль в поддержании и динамике агрегаций животных. Скорость выедания, а, следовательно, и начало разбегания скопления обусловлены, прежде всего, эффектом массы, а агрегирование рачков – эффектом группы. Сейчас вряд ли мы готовы достаточно корректно количественно описать эту роль. Эксперименты с различными водными животными показали, что во время питания выделяются некие вещества, которые привлекают других особей данного вида [22, 30, 36 и др.]. Кто их выделяет – питающиеся хищники или поедаемые жертвы? – вопрос, на который однозначного ответа пока нет. Подобный механизм образования скоплений через усиление случайных флуктуаций численности хорошо изучен на примере личинок жука *Dendroctonus micans* [6]. Показано, что при первоначально случайном распределении личинок начинается их агрегирование. Концентрирование личинок происходит под влиянием конкуренции двух факторов: случайных движений личинок и их реакции на особое химическое вещество феромон, синтезируемое личинками из терпенов, содержащихся в дереве, которым они питаются. Личинки испускают феромоновые сигналы с частотой, зависящей от степени насыщения, т.е. концентрации пищи. Феромон диффундирует в пространстве, и личинки перемещаются в направлении, задаваемом градиентом его концентрации. Подобное отмечали и для морских организмов [16, 30, 36]. Чем выше локальная плотность личинок и концентрация пищи в данной области, тем выше градиент концентрации феромона; как ре-

зультат, сильнее и тенденция других личинок двигаться к образовавшемуся скоплению. Используя численное моделирование, И. Пригожин и И. Стенгерс [6], показали, что критические размеры скопления возрастают с эффективностью механизмов диффузии, связывающих между собой все области системы. «Чем быстрее передается сигнал по «каналам связи» внутри системы, тем выше процент безрезультатных флуктуаций и, следовательно, тем устойчивее система. Этот аспект проблемы критического размера означает, что в подобных ситуациях «внешний мир», т. е. всё, что окружает флуктуирующую область, всегда стремится погасить флуктуации. Затухнут ли флуктуации или усилятся, зависит от эффективности «канала связи» между флуктуирующей областью и внешним миром». В данном контексте затухание флуктуаций – распад скоплений. Относительно копепод можно сказать, что, с одной стороны, это определяется тем, насколько развиты у них хемосенсорные механизмы (развиты достаточно хорошо, о чём, к примеру, свидетельствует и наличие у копепод половых феромонов [24, 35]), с другой – их способностью ассимилировать информацию о состоянии среды (концентрации пищи) и откликаться на неё своим поведением.

**Ментальная модель.** Не будем касаться вопроса, что было сначала – скопление/пятно микроводорослей или агрегация в нём копепод. Начнём с того, что есть скопление водорослей и в нём агрегация копепод. Если скорость выедания водорослей не превышает скорости их воспроизводства, то такая ситуация будет устойчивой и практически бесконечной во времени. В ситуации, когда водоросли выедаются быстрее, чем воспроизводятся, их концентрация будет прогрессивно уменьшаться. Следовательно, броуновское движение водорослей будет переходить в полёт Леви, что приведёт к расползанию пятна рачков во всех направлениях. Продолжаться такое абсолютно ненаправленное движение будет до тех пор, пока отдельные рачки не наткнутся на градиент метаболитов водорослей, распростра-

няющийся от зон с их повышенной концентрацией. Двигаясь по градиенту метаболитов водорослей, часть рачков достигнет их скопления, начнёт питаться и выделять метаболиты, привлекая сюда других рачков. Начнётся формирование нового пятна рачков. Иными словами, весь цикл можно представить следующим образом: плотное скопление рачков, расплываясь, начинает напоминать как бы сферу с увеличивающимся диаметром; в какой-то момент сфера касается нового скопления водорослей, вскоре начинается стягивание сферы к этой точке касания, и образуется новое плотное скопление копепод. Такой групповой механизм поиска пищи намного эффективнее, чем поиск одиночками, соответственно тратится и меньше энергии на поиск пищи. Этим, вероятно, объясняется снижение интенсивности питания у насекомых и копепод с увеличением их групп [11].

В связи с этим отметим, что в безветренную погоду в гиперсолёных водоёмах Крыма и Индии автор наблюдал плотные шарообразные рои – скопления артемий. Эти скопления постоянно флуктуировали в размерах, смещаясь по горизонтали, что очень напоми-

нало описанную выше гипотетическую картину. Однако, такой механизм, как и любой, связанный с пространственно-временной неоднородностью потребления водорослей [10], ещё и стабилизирует систему фито- – зоопланктон. Максимизируются как общая первичная продукция, так и многодневный рацион копепод. Простейшие числовые эксперименты [10], когда сравнивались две ситуации на 6-камерном поле, равномерное распределение питающихся рачков по всем камерам и такое же количество рачков, перемещающихся между камерами, показали, что в случае агрегированного распределения, если переход из камеры в камеру происходил при выедании большей части клеток водорослей, но не до нуля, рацион был значимо выше и никогда, как в случае равномерного распределения, все водоросли не выедались, а рачки не вымирали.

Предложенная модель может быть проверена с использованием подхода «individual based model». Численные эксперименты с моделью внесут новое в понимание формирования устойчивой неоднородности распределения копепод и её экологической роли.

1. *Ивлев В. С.* Время охоты и проходимость хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы // Зоол. журн. – 1944. – 23, 4. – С. 139 – 145.
2. *Ковалева Т. М.* Влияние размеров и морфологических особенностей водорослей на потребление их копеподами // Биология моря. – 1977. – Вып. 42. – С. 28 – 32.
3. *Ковалева Т. М., Шадрин Н. В.* Изменение двигательной активности и расход жира у *Acartia clausi* Giesbr. при длительном голодании // Экология моря. – 1983. – Вып. 14. – С. 44 – 50.
4. *Павлова Е. В., Царева Л. В.* Влияние голода и наличия пищи на двигательную активность *Calanus helgolandicus* (Claus) / Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. – К.: Наук. думка, 1977. – С. 77 – 83.
5. *Петина Т. С.* Влияние пищевого поведения на механизм потребления пищи морскими копеподами // Биол. моря. – 1977. – Вып. 40. – С. 28 – 35.
6. *Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. — М.: Прогресс, 1986. – 432 с.
7. *Шадрин Н. В.* Некоторые теоретические аспекты питания копепод / Экология морских организмов. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 38 – 44.
8. *Шадрин Н. В.* Популяционные механизмы регуляции энергетического баланса и численности поколений копепод // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев, 1990. – Гл. 2. – С. 102 – 109.
9. *Шадрин Н. В., Ковалёва Т. М.* Некоторые особенности пищевого поведения копепод // Механизмы поведения: Мат. 3 Всесоюз. конф. по поведению животных. – М., 1983. – 1. – С. 93 – 99.
10. *Шадрин Н. В., Ковалёва Т. М., Акинина И. Б.* Суточные ритмы в питании и поведении копепод // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. – Л., 1983. – С. 84 – 89.
11. *Шадрин Н. В., Мельник Т. А.* Влияние плотности популяции веслоногих рачков на величину их рациона // Основы изучения пресноводных экосистем. – Л., 1981. – С. 65 – 71.
12. *Шадрин Н. В., Пионтковский С. А., Мельник Т. А.* Поведение и образование скоплений копепод в условиях эксперимента // 2-й Всесоюз. съезд океанологов: Тез. докл. (Ялта, 10 - 17 дек. 1982).

- Севастополь, 1982. – Вып. 6. – С. 80 – 81.
13. *Ambler J. W., Ferrari F. D., Fornshell J. A.* Population structure and swarm formation of the cyclopoid copepod *Dioithona oculata* near mangrove cays // *J. Plankton Res.* – 1991. – **13**, № 6. – P. 1257 – 1272.
  14. *Baldi E.* Phenomenes de microevolution dans les populations planctiques d'eau douce // *Vierteljah. Naturf. Ges. Zurich.* – 1950. – **95**. – P. 89 – 114.
  15. *Boyd I. L., Arnould J. P. Y., Barton T., Croxall J. P.* Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance // *J. Animal Ecology.* – 1994. – **63**, №3. – P. 703 – 713.
  16. *Buskey E. J.* Swimming pattern as an indicator of the roles of copepod sensory systems in the recognition of food // *Mar.* – 1984. – **79**. – P. 165 – 175.
  17. *Byron E. R., Whitman P. T., Goldman C. R.* Observations of copepod swarms in Lake Tahoe // *Limnol. Oceanog.* – 1983. – **28**, No. 2. – P. 378 – 382.
  18. *Evans H. F.* The searching behaviour of *Anthocoris confusus* (Reuter) in relation to prey density and plant surface topography // *Ecol. Entomol.* – 1976. – **1**, 3. – P. 163–169.
  19. *Folt C. L., Burns C. W.* Biological drivers of zooplankton patchiness // *Trends in Ecology & Evolution.* – 1999. – **14**, 8. – P. 300 – 305.
  20. *Formanowicz D. R.* Foraging tactics of larvae of *Dytiscus verticalis* (Coleoptera: Dytiscidae): The assessment of prey density // *J. Animal Ecology.* – 1982. – **51**, 3. – P. 757 – 767.
  21. *Formanowicz D. R. Jr., Bradley P. J.* Fluctuations in prey density: effects on the foraging tactics of scolopendrid centipedes // *Animal Behaviour.* – 1987. – **35**, 2. – P. 453 – 461.
  22. *Gul'bin V. V., Shadrin N. V.* Feeding ecology of the predatory Gastropod *Nucella heyseana* in Peter the Great bay, Sea of Japan // *Asian Mar. Biol.* – 1991. – No. 8. – P. 95 – 102.
  23. *Herfindal I., Linnell J. D. C., Odden J.* Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) // *J. Zoology.* – 2005. – **265**, 1. – P. 63 – 71.
  24. *Katona S. K.* Evidence for sex pheromones in planktonic copepods // *Limnol. Oceanog.* – 1973. – **18**, 4. – P. 574 – 583.
  25. *Moore P. A., Fields D. M., Yen J.* Physical constraints of chemoreception in foraging copepods // *Limnol. Oceanog.* – 1999. – **44**, 1. – P. 166 – 177.
  26. *Munk P., Kierboe T.* Feeding behaviour and swimming activity of larval herring (*Clupea harengus*) in relation to density of copepod nauplii // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1985. – **24**. – P. 15 – 21.
  27. *Puvanendran V., Leader L.L., Brown J.A.* Foraging behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*) larvae in relation to prey concentration // *Can. J. Zool.* – 2002. – **80**, 4. – P. 689 – 699.
  28. *Sims D. W., Southall E. J., Humphries N. E.* Scaling laws of marine predator search behaviour // *Nature.* – 2008. – **451**. – P. 1098 – 1102.
  29. *Spatial pattern in plankton communities.* Ed. J.H. Steele / NATO Conf. on Marine Biology, Erice, Italy, 1977. – N.Y.: Plenum Press, 1978. – 467 p.
  30. *Steinke M., Stefels J., Stamhuis E.* Dimethyl sulfide triggers search behavior in Copepods // *Limnol. Oceanog.* – 2006. – **51**, 4. – P. 1925 – 1930.
  31. *Temple S., Cerqueira V. R., Brown J. A.* The effects of lowering prey density on the growth, survival and foraging behaviour of larval fat snook (*Centroponomus parallelus*, Poey 1860) // *Aquaculture.* – 2004. – **233**, 1-4. – P. 205 – 217.
  32. *Tiselius P.* Behavior of *Acartia tonsa* in patchy food environments // *Limnol. Oceanog.* – 1992. – **37**, 8. – P. 1640 – 1651.
  33. *Viswanathan G. M., Buldyrev S. V., Havlin S.* Optimizing the success of random searches // *Nature.* – 1999. – **401**. – P. 911 – 914.
  34. *Williamson C. E.* Foraging behavior of a freshwater copepod: Frequency changes in looping behavior at high and low prey densities // *Oecologia.* – 1981. – **50**. – P. 330 – 336.
  35. *Yen J., Weissburg M. J., Doall M. H.* The fluid physics of signal perception by mate-tracking copepods // *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B Biol Sci.* – 1998. – **353**, 1369. – P. 787 – 804.
  36. *Zimmer R. K., Butman C. N.* Chemical Signaling Processes in the Marine Environment // *Biol. Bull.* – 2000. – **198**. – P. 168 – 187.

Поступила

**Агрегації планктонних копепод: гіпотетична модель хмари, що флукутує. М. В. Шадрин.** У дискусійній статті запропонована вербальна модель формування і динаміки агрегацій планктонних копепод. Модель базується на раніше експериментально отриманих і опублікованих даних по впливу концентрації їжі на поведінку планктонної копеподи *Acartia clausi*.

**Ключові слова:** копеподи, планктон, скупчення, поведінка, модель.

**Aggregations of planktonic copepods: hypothetical model of fluctuating cloud. N. V. Shadrin.** The verbal model of forming and dynamics of planktonic copepod aggregations is offered in the debatable article. A model is based on before than the experimentally got and published data on influence of concentration of food on behavior of planktonic copepod *Acartia clausi*.

**Key words:** copepods, plankton, aggregation, behavior, model.