

УДК 574.583

## Экосистемная роль пространственно-временной неоднородности в питании планктонных ракообразных

*Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В.*

*Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН  
Севастополь, Россия  
snickolai@yandex.ru, lena\_anufrieva@mail.ru*

Агрегированное распределение планктонных ракообразных и наличие у них суточных ритмов питания – феномены хорошо известные. В то же время значение пространственной неоднородности и временной изменчивости в питании рачков в устойчивом функционировании системы «фитопланктон – зоопланктон» недостаточно изучено. Используя многочисленные данные полевых и экспериментальных исследований, на основе описанных ранее ментальных и численных моделей авторы проанализировали возможную экосистемную роль пространственно-временной неоднородности питания планктонных ракообразных. Наличие суточных ритмов питания максимизирует продуктивность микроводорослей и рачков, стабилизируя устойчивость системы «фитопланктон – зоопланктон» и понижая вероятность ее вырождения. Формирование агрегаций животными определяется их двигательными реакциями на концентрацию водорослей, при определенном алгоритме поведения скоплений пространственная неоднородность их питания также ведет к максимизации продукции микроводорослей и рачков, стабилизации системы «фитопланктон – зоопланктон».

*Ключевые слова:* планктон, суточные ритмы питания, трофические отношения, агрегированность распределения.

### ВВЕДЕНИЕ

Основная первичная продукция на планете создается в гидросфере фитопланктоном (Пиневиц, 2005), обеспечивая функционирование всех вышележащих трофических уровней. Зоопланктон, животные и протисты вместе играют фундаментальную и многогранную роль в использовании первичной продукции в функционировании водных экосистем (Steinberg, Landry, 2017). Одним из важных звеньев в передаче энергии и органического вещества от первичных продуцентов к консументам второго и выше порядков являются планктонные животные: копеподы, кладоцеры, эуфаузиды, сальпы, аппендикулярии, птероподы и др. (Кушинг, 1979; Frederiksen et al., 2006; Steinberg, Landry, 2017). Обобщение данных по всему Мировому океану показывает, что суммарно 12 % океанической первичной продукции потребляется мезозоопланктоном, при этом выедаемая доля в разных районах колеблется от 2 до 100 % (Calbet, 2001). Для понимания функционирования морских и озерных экосистем, как правило, ключевую роль играет знание взаимоотношений в системе «микроводоросли – зоопланктон» (МЗ) и факторов, на нее влияющих. Множественность компонент и связей в этой системе порождает «проклятье многомерности», что ведет к невозможности понимания сложности систем. Для теоретического анализа и понимания различных закономерностей и механизмов реальную систему необходимо мысленно упростить, рассматривая лишь отдельные ее аспекты.

Пространственная и временная неоднородность распределения зоопланктона является важной экосистемной особенностью, влияющей на структуру и динамику трофических отношений, циклы биогенов и функционирование экосистем в целом (Petipa, Makarova, 1969; Pinel-Alloul, 1995). Однако несмотря на большое число исследований многие аспекты взаимоотношений в системе «фитопланктон – зоопланктон» все еще нельзя считать достаточно изученными и понятными. Среди них вопросы оценки роли пространственной неоднородности и временной изменчивости в устойчивом функционировании системы МЗ, важность которых осознана учеными-гидробиологами и интенсивно изучается (Ивлев, 1955;

Petipa, Makarova, 1969; Steele, 1978; Ambler, 2002; Михеев, 2006), но от целостной картины мы все еще далеки.

Цель данной работы – на основе имеющихся в литературе данных полевых и экспериментальных исследований проанализировать влияние пространственно-временной изменчивости на трофические отношения в мысленно упрощенной системе МЗ.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

**Суточные ритмы планктонных ракообразных и их экологическая роль.** Наличие суточных ритмов пищевого поведения и интенсивности питания показано у большинства видов планктонных копепод, в том числе и не совершающих протяженные вертикальные миграции (Петипа, 1958, 1964; Шадрин и др., 1983; Head et al., 1985; Ishii, 1990; Pasternak, 1995; Calbet et al., 1999, 2007), а также у представителей других групп ракообразных (Haney, 1985; Makinol et al., 1996; Nakagawa et al., 2003). Широкая распространенность этих ритмов в природе позволяет считать их важным элементом функционирования водных экосистем (Petipa, Makarova, 1969; McAllister, 1970). В данной работе авторы коснутся лишь некоторых аспектов возможной экосистемной роли этих ритмов.

Первичная продукция фитопланктона в водоеме определяется не только абиотическими факторами (освещенность, температура, концентрация биогенов и т. д.), но и существующими биотическими взаимодействиями, среди которых можно отметить выедание микроводорослей и регенерацию биогенных элементов зоопланктоном (Кушинг, 1979; Frederiksen et al., 2006). Ранее было проанализировано влияние ритмов питания зоопланктона на первичную продукцию (Petipa, Makarova, 1969; McAllister, 1970). Показано, что наличие ритмов питания по сравнению с постоянным выеданием способно вести к увеличению первичной продукции фитопланктона. Особенно сильно это положительное влияние выражено в том случае, когда питание зоопланктона начинается вечером и завершается в предутренние часы, что, как правило, и наблюдается в природе. Подобная закономерность отмечена у морских и пресноводных планктонных ракообразных (Петипа, 1958, 1964; McAllister, 1970; Черепнина, 1980; Haney, 1985; Makinol et al., 1996). Наиболее часто у копепод отмечается преобладание ночного питания над дневным, но бывают и другие случаи (Tiselius, 1988; Dagg et al., 1989; Atkinson et al., 1992). В районе Чесапикского залива (США) показано, что на прибрежных станциях интенсивность питания копепод часто выше ночью, а в центральном районе дневная и ночная скорости бывают одинаковыми или интенсивность дневного питания даже выше (Roman et al., 1988).

С помощью численных экспериментов на максимально упрощенной модели можно проанализировать не только характер влияния режима питания на фитопланктон и его продуктивность, но и на суммарный рацион рачков за несколько суток. Такие эксперименты были проведены и описаны ранее (Шадрин и др., 1983), поэтому здесь вкратце приведена их методология и основные выводы. Скорость потребления водорослей копеподами от критического значения до 500–1000 кл/мл прямо пропорциональна концентрации водорослей (Петипа, Тен, 1971; Ковалева, 1977). Исходя из этого, можно представить мгновенную скорость изменения концентрации водорослей в виде дифференциального уравнения, где учтены мгновенные скорости деления клеток водорослей, их смертности и выедания рачками. Было рассмотрено два примера с разным соотношением величин (концентрация водорослей, концентрация рачков, скорость деления клеток и режима их выедания), но постоянной скоростью питания. Результаты интегрирования этого уравнения для случаев непрерывного и периодического выедания (оба варианта) представлены на рисунке 1. Как видно из рисунка, ход концентрации фитопланктона был разным при двух режимах выедания в обоих примерах, но через несколько дней концентрация водорослей при периодическом питании рачков была выше в обоих случаях. В первом примере концентрация при постоянном питании на 7 день составила 1,5 кл/мл, а при периодическом – 80 кл/мл, во втором примере на 5 день – 61 кл/мл и 500 кл/мл соответственно. Исходя из этих кривых изменения концентрации клеток, рассчитан суммарный рацион среднего рачка за несколько дней. В первом примере суммарный рацион рачков за 7 суток был в два раза выше в случае периодического питания, а во втором – за 5 дней почти в три раза выше. Следует заметить, что в случае первого примера

падение концентрации водорослей почти до нуля не позволило бы генерации рачков закончить развитие.

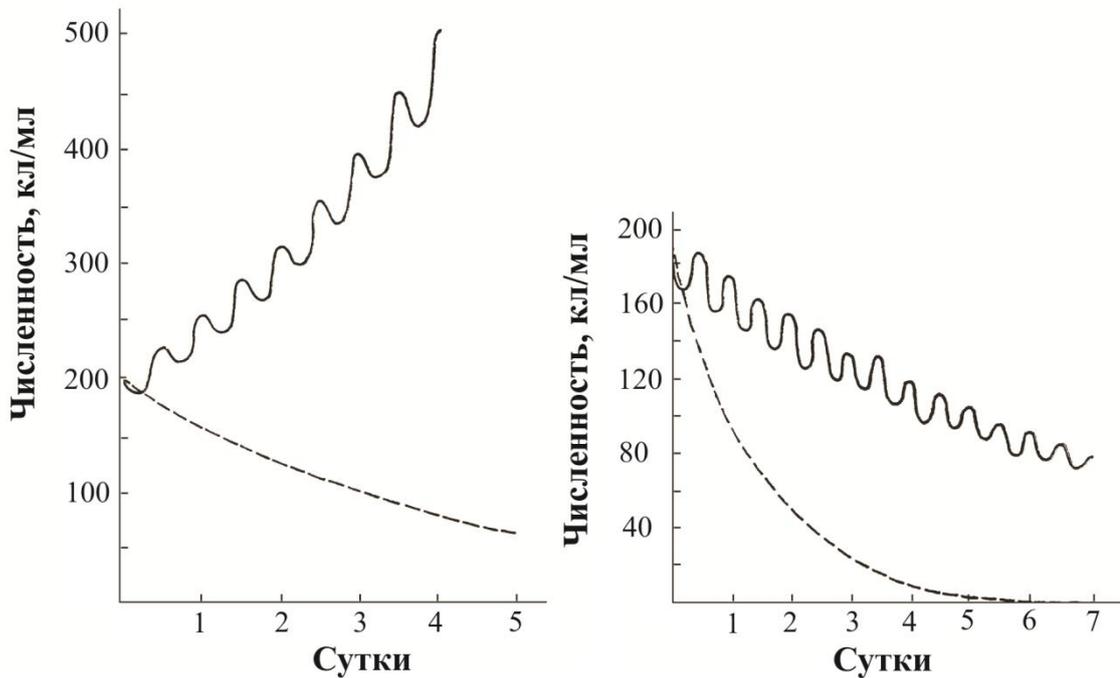


Рис. 1. Изменение численности клеток микроводорослей при разных режимах их выедания рачками в двух численных экспериментах: сплошные линии – периодическое выедание, пунктирные – постоянное (Шадрин и др., 1983)

Все вышеприведенное позволяет сделать предварительные выводы:

1. При определенных условиях наличие суточных ритмов питания рачков может стабилизировать и увеличивать первичную продукцию микроводорослей.
2. Питаясь периодически, рачки могут максимизировать свой многодневный рацион и понижать вероятность своей смерти от голода.
3. Временная неоднородность питания рачков в некоторых ситуациях может стабилизировать систему МЗ, понижая вероятность ее вымирания.

Говоря о суточных ритмах питания, нельзя не задаться вопросом, насколько они устойчивы. В настоящее время показано влияние многих факторов на их выраженность (Шадрин и др., 1983; Head et al., 1985; Ishii, 1990; Pasternak, 1995; Calbet et al., 1999, 2007). Важно отметить, что с уменьшением концентрации водорослей в природе и эксперименте выраженность ритмов обычно уменьшается (Шадрин и др., 1983; Head et al., 1985; Ishii, 1990; Calbet et al., 1999). Можно предположить, что при низких концентрациях водорослей стабилизирующая роль ритмов питания уменьшается.

**Агрегированность распределения планктонных ракообразных.** Неоднородное распределение планктонных организмов – широко известный феномен, причины которого различаются на разных пространственных масштабах (Steele, 1978; Folt, Burns, 1999; Ambler, 2002; Васечкина, Ярин, 2005). С уменьшением пространственного масштаба скоррелированность физико-химических и биологических полей уменьшается, биологические факторы начинают доминировать. Показано, что характерный масштаб изменчивости гидрофизических полей составляет километры и десятки километров, фитопланктона – сотни метров и километры. Из этого можно заключить, что формирование пятен фитопланктона обусловлено как характеристиками гидрофизических полей, так и биологическими причинами: выедание зоопланктоном, биологическая регенерация биогенов

и др. (Steele, 1978; Folt, Burns, 1999; Ambler, 2002; Васечкина, Ярин, 2005). Характерные размеры пятен скоплений планктонных ракообразных, как и других животных, на масштабах десятки сантиметров и десятки метров обусловлены, в первую очередь, размером гидробионтов и закономерностями их поведения (Шадрин и др., 1982; Byron et al., 1983; Ambler et al., 1991; Folt, Burns, 1999; Васечкина, Ярин, 2005; Шадрин, 2011; Anufriieva, Shadrin, 2014). Сравнение морфометрических характеристик рачков из разных скоплений в одновременно взятых пробах показало, что существуют небольшие, но статистически достоверные различия средних параметров рачков из разных скоплений (Baldi, 1950; Шадрин, 2011). Для того чтобы в скоплениях могли сформироваться различия средних характеристик, скопления должны существовать достаточно долго, не менее времени развития одной генерации. Существование подобных скоплений наблюдали у разных групп ракообразных в различных водоемах – от прудов до морей (Steele, 1978; Byron et al., 1983; Серегин и др., 1985; Anufriieva, Shadrin, 2014). Наличие плотных скоплений размером от 0,2 м до 2,0 м отмечено в популяциях *Artemia* spp. (Anostraca) в озерах разных регионов (Mason, 1966; Lenz, 1980; Sanchez et al., 2012; Anufriieva, Shadrin, 2014), концентрация рачков в скоплениях может быть в 1–3 тыс. раз больше, чем их средняя численность в водоеме. Скопления копеподы *Leptodiptomus tyrrelli* (Porre, 1888) в калифорнийском озере имели подобные размеры (Byron et al., 1983). С применением гидроакустических методов обнаружили, что критический размер пятен зоопланктона в Атлантическом океане составляет 50–70 м (Токарев и др., 1995). Характерный размер пятен криля в южной части Атлантического океана составляет 13–15 м (Weber et al., 1986). Средний размер однородных пятен копепод *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 и *Oithona minuta* Scott T., 1894 в Черном море составлял 30–40 м (Серегин и др., 1985). Предложены разные причины и механизмы образования таких скоплений (Ambler, 2002; Васечкина, Ярин, 2005; Шадрин, 2011). Не сравнивая различные модели формирования и динамики скоплений, так как причины и механизмы агрегирования рачков могут различаться, ниже рассмотрим ранее предложенную концептуальную модель, связывающую питание рачков и динамику их скоплений (Шадрин, 2011) и возможные следствия из нее.

**Концентрация пищи и характер двигательной активности рачков.** Рассмотрим данные и закономерности, полученные при экспериментальном изучении питания и поведения копеподы *A. clausi* (Ковалева, 1977; Петипа, 1977; Шадрин, 1981, 1990; Шадрин, Мельник, 1981; Ковалева, Шадрин, 1983; Шадрин, Ковалева, 1983; Шадрин и др., 1983; Tiselius, 1992). В выше процитированных работах показано, что двигательная активность рачков меняется с изменением концентрации микроводорослей. Обобщенно эти изменения можно охарактеризовать следующими закономерностями:

1. Длина скачка (расстояние свободного пробега в одном направлении) уменьшается с ростом концентрации водорослей, и в диапазоне от 0,05 до 5000 кл/мл зависимость может быть аппроксимирована логарифмическим уравнением (Шадрин, 1981):

$$L = 2,23 - 0,25 \lg n,$$

где  $L$  – длина скачка, мм;  $n$  – концентрация клеток водорослей, кл/мл.

При этом количество скачков за минуту практически не менялось, составляя 55–60. Следовательно, средняя скорость движения рачков также уменьшалась с ростом концентрации пищевых объектов. У других видов планктонных рачков отмечено уменьшение двигательной активности при более высокой концентрации водорослей (Ковалева, 1977; Павлова, Царева, 1977; Williamson, 1981; Buskey, 1984; Price, 1989; Gulbrandsen, 2001; Seuront et al., 2004; Anufriieva, Shadrin, 2014).

2. Прямолинейность движения (пробег без смены направления) увеличивается с уменьшением концентрации водорослей. Характер движения при высоких концентрациях практически хаотичен (случайное блуждание), а при низких концентрациях – более прямолинейно, часто можно выделить преобладающее направление. Подобная закономерность проявляется и у других видов планктонных ракообразных (Williamson, 1981; Buskey, 1984; Price, 1989; Gulbrandsen, 2001; Seuront et al., 2004).

3. Существует критическая концентрация водорослей, ниже которой копеподы перестают питаться. При концентрации ниже критической рачки, даже «наталкиваясь» на клетки водорослей, не реагируют на них. Это отмечено для различных видов копепод (McAllister, 1970; Ковалева, 1977). Величины критической концентрации различаются от вида к виду. Например, у *A. clausi*, обитающей в продуктивных водах, критическая концентрация выше, чем у *Pseudocalanus minutus elongatus* (Voesck, 1865) из менее продуктивных биотопов (Ковалева, 1977; Ковалева, Шадрин, 1983; Шадрин, Ковалева, 1983; Шадрин и др., 1983). Целесообразность наличия критических концентраций при питании легко понять, исходя из балансово-энергетического подхода (Ивлев, 1944, 1961). Чем меньше концентрация пищевых объектов, тем больший путь приходится проходить животному для поиска пищевого объекта и тратить больше энергии. Если затраты энергии на поиск одной клетки водорослей больше энергии, которую может получить рачок, съев ее, то энергетически выгодней заблокировать пищевое поведение.

Подобные закономерности, по мнению авторов, легко интерпретировать в понятиях биологической целесообразности: рачкам невыгодно покидать пищевое пятно (высокая концентрация пищевых объектов), а при существенном уменьшении концентрации водорослей (до критического значения) – рачкам необходимо быстрее найти новое скопление пищи. Микроводоросли выделяют различные метаболиты, на которые рачки могут реагировать (Moore et al., 1999; Zimmer, Butman, 2000; Steinke et al., 2006). При поиске скопления микроводорослей рачки в определенной степени могут ориентироваться по градиенту их метаболитов, в то время как в скоплении метаболиты водорослей не помогают рачкам искать отдельные клетки. Рачки используют разные механизмы поиска скоплений и пищевых объектов в них. Они используют тактику случайного блуждания, подобную броуновскому движению, при поиске отдельной водорослевой клетки в скоплении, при поиске скопления – более сложную тактику, в некотором роде комбинацию броуновского движения и движения, направленного по градиенту метаболитов. Подобные изменения в пищевом поведении при изменении концентрации пищи присущи не только копеподам, они найдены у самых разных подвижных водных и наземных организмов – от бактерий до птиц и млекопитающих (Ивлев, 1944; Evans, 1976; Formanowicz, 1982; Munk, Kierboe, 1985; Formanowicz, Bradley, 1987; Gul'bin, Shadrin, 1991; Boyd et al., 1994; Viswanathan et al., 1999; Puvanendran et al., 2002; Temple et al., 2004; Sims et al., 2008; Humphries et al., 2012). Переключение с одной тактики на другую в зависимости от концентрации пищевых объектов является наиболее эффективной стратегией поиска пищи в крайне неоднородной среде (Viswanathan et al., 1999; Sims et al., 2008; Humphries et al., 2012).

Результаты длительных наблюдений в природе обнаружили подобное переключение с одной поисковой тактики на другую в зависимости от концентрации жертв. Длительное слежение с использованием меток-радиопередатчиков за представителями 14 видов морских рыб, морских черепах и пингвинов обнаружило, что в скоплениях жертв хищники двигались, используя тактику случайного блуждания, а при низких концентрациях жертв – тактику полета Леви (Lévy flight/walk) (Sims et al., 2008). Подобное отмечено и для питания альбатросов (Humphries et al., 2012). Отличие полета Леви от случайного блуждания заключается в том, что не все участки прямолинейного движения имеют примерно одинаковый размер, отдельные прямолинейные пробеги значительно длиннее, но тоже не демонстрируют определенной направленности. Анализ траекторий движения копепод *A. clausi* и *P. elongatus* при низких концентрациях водорослей (Ковалева, Шадрин, 1983) приводит к выводу, что большие скачки не наблюдаются равновероятно во всех направлениях, как при полете Леви, а только в довольно узком секторе. Логика полета Леви основана на том, что ищущий объект не получает никакой информации о нахождении скопления пищевых объектов. В случае планктонных копепод это может быть неверно, так как дистанция их свободного перемещения одного порядка с радиусом распространения метаболитов от скопления водорослей (Zimmer, Butman, 2000; Steinke et al., 2006).

**Влияние рачков друг на друга: эффект массы и эффект группы.** В любых скоплениях особи влияют друг на друга, при этом можно выделить два принципиально разных механизма взаимовлияния (Ивлев, 1955; Шадрин, 1990): эффект группы –

непосредственное влияние особей друг на друга через какие-либо информационные каналы и эффект массы – взаимовлияние опосредовано через ресурсы среды. Оба эффекта выражены у планктонных копепод (Шадрин, Мельник, 1981; Шадрин, 1990) и играют определенную роль в формировании, поддержании и динамике агрегаций животных. Эффект массы обуславливает суммарную скорость выедания водорослей, следовательно, и начало разбегания скопления, а агрегирование рачков, некоторая координация активности определяется эффектом группы. Экспериментально показано, что во время питания у различных водных животных выделяются вещества, которые могут привлекать других особей (Gul'bin, Shadrin, 1991; Zimmer, Butman, 2000; Steinke et al., 2006). В настоящее время сложно однозначно определить, кто синтезирует и выделяет эти вещества: питающиеся хищники или поедаемые жертвы. На примере личинок жука *Dendroctonus micans* (Kugelann, 1794) экспериментально изучен и объяснен подобный механизм образования скоплений через усиление случайных флуктуаций численности (Пригожин, Стенгерс, 1986). При первоначально случайном распределении личинок начинается их агрегирование, которое происходит под влиянием конкуренции двух факторов: случайных перемещений личинок и их реакции на особый феромон, синтезируемый личинками из терпенов, содержащихся в древесине, которой они питаются. Интенсивность выделения феромона личинками зависит от степени насыщения, то есть концентрации пищи. Выделенный феромон диффундирует в пространстве, создавая градиент своей концентрации, и личинки перемещаются в направлении, задаваемом градиентом. Чем выше плотность личинок и концентрация пищи в данной области, тем сильнее выражен градиент концентрации феромона, а следовательно, сильнее и тенденция других личинок двигаться к образовавшемуся скоплению. И. Пригожин и И. Стенгерс (Пригожин, Стенгерс, 1986) с помощью численного моделирования показали, что чем выше эффективность механизмов диффузии, связывающих между собой все области системы, тем больше критические размеры скопления. «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”, то есть все, что окружает флуктуирующую область, всегда стремится погасить флуктуации. Затухнут ли флуктуации или усилятся, зависит от эффективности “канала связи” между флуктуирующей областью и внешним миром» (Пригожин, Стенгерс, 1986, стр. 248). В таком контексте затухание флуктуаций означает распад скопления. Для скоплений копепод, с одной стороны, это определяется высоким уровнем развития у них хемосенсорных механизмов (Yen et al., 1998; Steinke et al., 2006), с другой – их способностью ассимилировать информацию о состоянии среды (концентрации пищи) и откликаться на нее своим поведением.

**Временная динамика и экосистемная роль агрегаций копепод.** Все вышеизложенное привело к разработке ментальной модели формирования и поддержания агрегаций копепод, которая названа моделью флуктуирующего облака (Шадрин, 2011). Ниже кратко рассмотрим модель и некоторые следствия из ее анализа. Что было исходным: пятно микроводорослей или агрегация копепод? Не будем этого касаться. Примем за исходное, что есть скопление микроводорослей и в нем агрегация копепод. Случай, когда скорость выедания водорослей не превышает скорости их воспроизводства, – неинтересен, в такой ситуации система МЗ может быть устойчивой бесконечно во времени, если регенерация биогенов происходит с достаточной скоростью. Если водоросли выедаются быстрее, чем происходит их воспроизводство, то их концентрация будет прогрессирующе уменьшаться. Как результат, будет меняться двигательная активность копепод. От случайного блуждания рачки будут переходить к движению, близкому к полету Леви, начнется расплзание агрегации рачков во всех направлениях. Ненаправленное движение будет продолжаться до тех пор, пока отдельные особи не «наткнутся» на градиент метаболитов водорослей, направленный к областям с их высокой концентрацией. Рачки переходят к движению, которое является суперпозицией направленного движения и полета Леви. Суперпозиция направленного движения и случайного блуждания при реакции на свет ранее описана у копеподы *A. clausi* (Шадрин и др., 1982). Наконец, некоторые рачки достигают пятна водорослей и начинают питаться. При питании в среду выделяются вещества,

экстрагируемые рачками или высвобождающиеся из разрушенных водорослевых клеток, которые начинают привлекать других особей. Это ведет к формированию новой агрегации рачков. Временную динамику агрегации копепод можно представить следующим образом: плотное пятно рачков, разбегаясь в разные стороны, начинает напоминать сферу с увеличивающимся диаметром; в какой-то момент скопление в виде сферы касается скопления водорослей, рачки из разных частей сферы начинают агрегироваться в область этой точки касания, и образуется новое плотное скопление копепод. Налицо групповой механизм поиска пищи, который намного эффективнее, чем поиск одиночками. Таким образом, суммарные траты энергии агрегацией на поиск пищи меньше, чем сумма трат того же количества особей, которые независимо друг от друга искали бы пищу. Вероятно, этим можно объяснить снижение интенсивности питания у насекомых и копепод с увеличением их групп (Шадрин, Мельник, 1981; Шадрин, 1990, 2011).

Как и в случае суточных ритмов, пространственная неоднородность/гетерогенность питания в определенных ситуациях может обуславливать максимизацию продукции микроводорослей и рачков, а также стабилизацию системы МЗ. Это иллюстрируют и численные эксперименты, которые подобны тем, что описаны выше (Шадрин и др., 1983). Сравнивали две ситуации на шестикамерном поле, равномерное распределение питающихся рачков по всем камерам и скопление того же количества рачков, перемещающихся между камерами. В случае агрегированного распределения, если переход из камеры в камеру происходил при выедании большей части клеток водорослей, но не до нуля, средняя численность водорослей и рацион рачков был значимо выше и никогда все водоросли не выедались, как в случае равномерного распределения, а рачки не вымирали.

В безветренную погоду в гиперсоленых водоемах Крыма и Индии авторы наблюдали плотные (близкие к шарообразным) рои – скопления жаброногих рачков артемий (Anufrieva, Shadrin, 2014). Флуктуируя в размерах, эти скопления постоянно перемещались по горизонтали, что очень напоминало описанную выше гипотетическую картину. В водоемах при развитии популяций артемий происходит резкое падение концентрации фитопланктона, следовательно, скорость выедания микроводорослей намного больше скорости их воспроизводства (Wurtsbaugh, Berry, 1990; Балужкина и др., 2009; Jia et al., 2015). В такой ситуации стабилизирующая роль агрегированности питающихся рачков проявляется в максимальной степени.

Разумеется, многие из вышеизложенных рассуждений в значительной мере гипотетичны и требуют дальнейшей проверки в экофизиологических и численных экспериментах. Агрегированность распределения и суточные ритмы питания животные не являются единственными механизмами стабилизации планктонных сообществ. Пространственная и временная неоднородность питания определяется сама по себе многими факторами, как и ее роль в водных экосистемах. Предложенная вербальная модель не дает окончательного ответа на поставленные вопросы, но может помочь лучше понять сложность внутриэкосистемных взаимодействий. Желательно, чтоб она была реализована таким образом, чтобы с ней можно было проводить разнообразные численные эксперименты, приближающие к пониманию реальных экосистем. Вероятно, для моделирования целесообразней всего использовать подход «individual based model».

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственная и временная неоднородность выедания фитопланктона зоопланктоном может рассматриваться как общий механизм стабилизации планктонных сообществ и максимизации их продукции. Анализ трофических отношений и продукционных процессов, исходя из средних по времени и пространству величин, будет, как правило, приводить к неадекватным выводам. На это неоднократно указывал и В. С. Ивлев (1955, 1961). В настоящее время ученые еще весьма далеки от адекватного понимания роли пространственно-временной гетерогенности процессов питания зоопланктона в функционировании планктонных сообществ. Необходимы как дальнейшие

полевые и экспериментальные исследования в этом направлении, так и моделирование с проведением численных экспериментов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (регистрационный номер АААА-А18-118021490093-4).

### Список литературы

- Балушкина Е. В., Голубков С. М., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф., Шадрин Н. В. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма // Журн. общ. биологии. – 2009. – Т. 70, № 6. – С. 504–514.
- Васечкина Е. Ф., Ярин В. Д. Затраты на энергетический обмен как один из факторов формирования пространственной неоднородности распределения планктона // Мор. экол. журн. – 2005. – Т. 4, № 2. – С. 39–50.
- Ивлев В. С. Время охоты и проходимость хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы // Зоол. журн. – 1944. – Т. 23, № 4. – С. 139–145.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. – М.: Пищепромиздат, 1955. – 252 с.
- Ивлев В. С. Об утилизации пищи рыбами-планктонофагами // Тр. Севастоп. биол. станции. – 1961. – Т. 14. – С. 188–201.
- Ковалева Т. М. Влияние размеров и морфологических особенностей водорослей на потребление их копеподами // Биол. моря. – 1977. – Вып. 42. – С. 28–32.
- Ковалева Т. М., Шадрин Н. В. Изменение двигательной активности и расход жира у *Acartia clausi* Giesbr. при длительном голодании // Экол. моря. – 1983. – Вып. 14. – С. 44–50.
- Кушинг Д. Х. Морская экология и рыболовство. – М.: Пищевая промышленность, 1979. – 288 с.
- Михеев В. Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. – М.: Наука, 2006. – 192 с.
- 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. – Киев: Наук. думка, 1977. – С. 77–83.
- Петипа Т. С. О суточном ритме в питании веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. // ДАН СССР. – 1958. – Т. 120, № 4. – С. 896–899.
- Петипа Т. С. Суточный ритм в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* Claus в Черном море // Тр. Севастоп. биол. станции. – 1964. – Т. 15. – С. 69–93.
- Петипа Т. С. Влияние пищевого поведения на механизм потребления пищи морскими копеподами // Биол. моря. – 1977. – Вып. 40. – С. 28–35.
- Петипа Т. С., Тен В. С. Использование культур водорослей для изучения питания животных и выяснения взаимосвязи между процессами элиминации и продуцирования // Экологическая физиология морских планктонных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 168–189.
- Пиневиц А. В. Микробиология железа и марганца. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2005. – 374 с.
- Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: новый диалог человека с природой. – М.: Прогресс, 1986. – 432 с.
- Серегин С. А., Коршенко А. Н., Пионтковский С. А. Характеристики микрораспределения *Acartia clausi* и *Oithona minuta* и их изменения в онтогенезе // Экол. моря. – 1985. – Вып. 20. – С. 77–79.
- Токарев Ю. Н., Битюков Э. П., Соколов Б. Г. Мелкомасштабная пространственная структура акустического поля верхнего продуктивного слоя Атлантического океана // Гидробиол. журн. – 1995. – Т. 31, № 1. – С. 79–86.
- Черепнина Г. И. Потребление фитопланктона *Diaptomus salinus* Dad. и *Daphnia magna* Straus в озере Беле // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. – Л.: ЗИН АН СССР, 1980. – С. 37–40.
- Шадрин Н. В. Агрегации планктонных копепод: гипотетическая модель флуктуирующего облака // Мор. экол. журн. – 2011. – Т. 10, № 2. – С. 78–82.
- Шадрин Н. В. Некоторые теоретические аспекты питания копепод. – Экология морских организмов. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 38–44.
- Шадрин Н. В. Популяционные механизмы регуляции энергетического баланса и численности поколений копепод // Биоэнергетика гидробионтов. – Киев: Наук. думка, 1990. – С. 102–109.
- Шадрин Н. В., Ковалева Т. М. Некоторые особенности пищевого поведения копепод // Поведение животного в сообществах: Материалы 3 Всесоюз. конф. По поведению животных. – 1983. – Т. 1. – С. 93–95.
- Шадрин Н. В., Ковалева Т. М., Акинина И. Б. Суточные ритмы в питании и поведении копепод // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. – Л.: ЗИН АН СССР, 1983. – С. 84–89.
- Шадрин Н. В., Мельник Т. А. Влияние плотности популяции веслоногого рачка на величину их рациона // Основы изучения пресноводных экосистем. – Л.: ЗИН АН СССР, 1981. – С. 65–71.
- 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: МГИ АН УССР. – 1982. – Вып. 6. – С. 80–81.
- Ambler J. W. Zooplankton swarms: characteristics, proximal cues and proposed advantages // Hydrobiologia. – 2002. – Vol. 480, N 1. – P. 155–164.

- 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. – Vol. 13, N 6. – P. 1257–1272.
- Anufrieva E. V., Shadrin N. V. The swimming behavior of *Artemia* (Anostraca): new experimental and observational data // Zoology. – 2014. – Vol. 117, N 6. – P. 415–421.
- Atkinson A., Ward P., Williams R., Poulet S. A. Feeding rates and diel vertical migration of copepods near South Georgia: comparison of shelf and oceanic sites // Mar. Biol. – 1992. – Vol. 114, N 1. – P. 49–56.
- Baldi E. Phenomenes de microevolution dans les populations planctiques d'eau douce // Vierteljah. Naturf. Ges. Zurich. – 1950. – Vol. 95. – P. 89–114.
- 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. – V. 63, N 3. – P. 703–713.
- Buskey E. J. Swimming pattern as an indicator of the roles of copepod sensory systems in the recognition of food // Mar. Biol. – 1984. – Vol. 79. – P. 165–175.
- Byron E. R., Whitman P. T., Goldman C. R. Observations of copepod swarms in Lake Tahoe // Limnol. Oceanogr. – 1983. – Vol. 28, N 2. – P. 378–382.
- Calbet A. Mesozooplankton grazing effect on primary production: a global comparative analysis in marine ecosystems // Limnol. Oceanogr. – 2001. – Vol. 46, N 7. – P. 1824–1830.
- Calbet A., Carloti F., Gaudy R. The feeding ecology of the copepod *Centropages typicus* (Kröyer) // Prog. Oceanogr. – 2007. – Vol. 72, N 2. – P. 137–150.
- Calbet E., Saiz A., Irigoien X., Alcaraz M., Trepal I. Food availability and diel feeding rhythms in the marine copepods *Acartia grani* and *Centropages typicus* // J. Plankton Res. – 1999. – Vol. 21. – P. 1009–1015.
- Dagg M. J., Frost B. W., Walser W. E. Copepod diel migration, feeding, and the vertical flux of pheopigments // Limnol. Oceanogr. – 1989. – Vol. 34, N 6. – P. 1062–1071.
- Evans H. F. The searching behavior of *Anthocoris confusus* (Reuter) in relation to prey density and plant surface topography // Ecol. Entomol. – 1976. – Vol. 1, N 3. – P. 163–169.
- Folt C. L., Burns C. W. Biological drivers of zooplankton patchiness // Trends Ecol. Evol. – 1999. – Vol. 14, N 8. – P. 300–305.
- Formanowicz D. R. Foraging tactics of larvae of *Dytiscus verticalis* (Coleoptera: Dytiscidae): The assessment of prey density // J. Anim. Ecol. – 1982. – Vol. 51, N 3. – P. 757–767.
- Formanowicz D. R. Jr., Bradley P. J. Fluctuations in prey density: effects on the foraging tactics of scolopendrid centipedes // Anim. Behav. – 1987. – Vol. 35, N 2. – P. 453–461.
- Frederiksen M., Edwards M., Richardson A. J., Halliday N. C., Wanless S. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels // J. Anim. Ecol. – 2006. – Vol. 75, N 6. – P. 1259–1268.
- 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. N 8. – P. 95–102.
- Gulbrandsen J. *Artemia* swarming—mechanisms and suggested reasons // J. Plankton Res. – 2001. – Vol. 23. – P. 659–669.
- Haney J. F. Regulation of cladoceran filtering rates in nature by body size, food concentration, and diel feeding patterns // Limnol. Oceanogr. – 1985. – Vol. 30, N 2. – P. 397–411.
- Head E. J. H., Harris L. R., Debs C. A. Effect of daylength and food concentration on in situ diurnal feeding rhythms in Arctic copepods // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1985. – Vol. 24, N 3. – P. 281–288.
- Humphries N. E., Weimerskirch H., Queiroz N., Southall E. J., Sims D. W. Foraging success of biological Lévy flights recorded in situ // P. Natl. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109, N 19. – P. 7169–7174.
- Ishii H. In situ feeding rhythms of herbivorous copepods, and the effect of starvation // Mar. Biol. – 1990. – Vol. 105, N 1. – P. 91–98.
- Jia Q., Anufrieva E., Liu X., Kong F., Shadrin N. Intentional introduction of *Artemia sinica* (Anostraca) in the high-altitude Tibetan Lake Dangxiong Co: the new population and consequences for the environment and for humans // Chin. J. Oceanol. Limnol. – 2015. – Vol. 33. – P. 1451–1460.
- Lenz P. Ecology of an alkali-adapted variety of *Artemia* from Mono Lake, California, U.S.A. // The brine shrimp *Artemia*. Vol. 3. Ecology, culturing. Use in aquaculture. – Wetteren, Belgium: Universa Press, 1980. – P. 79–96.
- Makinol W., Haruna H., Ban S. Diel vertical migration and feeding rhythm of *Daphnia longispina* and *Bosmina corexoni* in Lake Toya, Hokkaido, Japan // Hydrobiologia. – 1996. – Vol. 337, N 1–3. – P. 133–143.
- Mason D. T. Density-current plumes // Science. – 1966. – Vol. 152, N 3720. – P. 354–356.
- McAllister C. D. Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production // Marine food chains. – Berkeley: University of California Press, 1970. – P. 419–457.
- Moore P. A., Fields D. M., Yen J. Physical constraints of chemoreception in foraging copepods // Limnol. Oceanogr. – 1999. – Vol. 44, N 1. – P. 166–177.
- 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. – Vol. 24. – P. 15–21.
- Nakagawa Y., Endo Y., Sugisaki H. Feeding rhythm and vertical migration of the euphausiid *Euphausia pacifica* in coastal waters of north-eastern Japan during fall // J. Plankton Res. – 2003. – Vol. 25, N 6. – P. 633–644.
- Pasternak A. F. Gut contents and diel feeding rhythm in dominant copepods in the ice-covered Weddell Sea, March 1992 // Polar Biol. – 1995. – Vol. 15, N 8. – P. 583–586.
- Petipa T. S., Makarova N. P. Dependence of phytoplankton production on rhythm and rate of elimination // Mar. Biol. – 1969. – Vol. 3, N 3. – P. 191–195.

- Pinel-Alloul P. Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community // *Hydrobiologia*. – 1995. – Vol. 300, N 1. – P. 17–42.
- Price H. J. Swimming behavior of krill in response to algal patches: a mesocosm study // *Limnol. Oceanogr.* – 1989. – Vol. 34, N 4. – P. 649–659.
- 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. – Vol. 80, N 4. – P. 689–699.
- Roman M. R., Ashton K. A., Gauzens A. L. Day/night differences in the grazing impact of marine copepods // *Hydrobiologia*. – 1988. – Vol. 167, N 1. – P. 21–30.
- Sanchez M. I., Rode N. O., Flaven E., Redón S., Amat F., Vasileva G. P., Lenormand T. Differential susceptibility to parasites of invasive and native species of *Artemia* living in sympatry: consequences for the invasion of *A. franciscana* in the Mediterranean region // *Biol. Invasions*. – 2012. – Vol. 14, N 9. – P. 1819–1829.
- Seuront L., Hwang J. S., Tseng L. C., Schmitt F. G., Souissi S., Wong C. K. Individual variability in the swimming behavior of the sub-tropical copepod *Oncaea venusta* (Copepoda: Poecilostomatoida) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2004. – Vol. 283. – P. 199–217.
- Sims D. W., Southall E. J., Humphries N. E. Scaling laws of marine predator search behaviour // *Nature*. – 2008. – Vol. 451. – P. 1098–1102.
- Steele J. H. Spatial pattern in plankton communities. – New York: Plenum Press, 1978. – 470 p.
- Steinberg D. K., Landry M. R. Zooplankton and the ocean carbon cycle // *Ann. Rev. Mar. Sci.* – 2017. – Vol. 9. – P. 413–444.
- Steinke M., Stefels J., Stamhuis E. Dimethyl sulfide triggers search behavior in Copepods // *Limnol. Oceanogr.* – 2006. – Vol. 51, N 4. – P. 1925–1930.
- 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 (*Centropomus parallelus*, Poey 1860) // *Aquaculture*. – 2004. – Vol. 233, N 1–4. – P. 205–217.
- Tiselius P. Effects of diurnal feeding rhythms, species composition and vertical migration on the grazing impact of calanoid copepods in the Skagerrak and Kattegat // *Ophelia*. – 1988. – Vol. 28, N 3. – P. 215–230.
- Tiselius P. Behavior of *Acartia tonsa* in patchy food environments // *Limnol. Oceanogr.* – 1992. – Vol. 37, N 8. – P. 1640–1651.
- Viswanathan G. M., Buldyrev S. V., Havlin S. Optimizing the success of random searches // *Nature*. – 1999. – Vol. 401. – P. 911–914.
- Weber L. H., El-Sayed S. Z., Hampton I. The variance spectra of phytoplankton, krill and water temperature in the Antarctic Ocean south of Africa // *Deep Sea Res. PT I*. – 1986. – Vol. 33, N 10. – P. 1327–1343.
- Williamson C. E. Foraging behavior of a freshwater copepod: Frequency changes in looping behavior at high and low prey densities // *Oecologia*. – 1981. – Vol. 50. – P. 330–336.
- Wurtsbaugh W. A., Berry T. S. Cascading effects of decreased salinity on the plankton chemistry, and physics of the Great Salt Lake (Utah) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1990. – Vol. 47, N 1. – P. 100–109.
- 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. – Vol. 353, N 1369. – P. 787–804.
- Zimmer R. K., Butman C. N. Chemical signaling processes in the marine environment // *Biol. Bull.* – 2000. – Vol. 198. – P. 168–187.

**Shadrin N. V., Anufrieva E. V. An ecosystem role of spatial and temporal inhomogeneity in feeding of planktonic crustaceans** // *Ekosistemy*. 2018. Iss. 14 (44). P. 120–129.

The aggregated distribution of planktonic crustaceans and the presence of diurnal feeding rhythms of them are well known phenomena. At the same time, the significance of spatial heterogeneity and temporal variability in the feeding of crustaceans in the stable functioning of the system «phytoplankton – zooplankton» can not be considered sufficiently understood. Using numerous data from field and experimental studies, on the basis of mental and numerical models, the authors analyzed the possible ecosystem role of the spatial and temporal heterogeneity of feeding of planktonic crustaceans. The presence of diurnal feeding rhythms maximizes the productivity of microalgae and crustaceans, stabilizing the «phytoplankton – zooplankton» system and reducing the probability of its extinction. The formation of crustacean aggregation in plankton is determined by their motor reactions of animals to the concentration of algae. With a certain algorithm of the behavior of the crustaceans aggregation, the spatial heterogeneity of their feeding also leads to the maximization of the production of microalgae and crustaceans, and the stabilization of the «phytoplankton – zooplankton» system.

*Key words:* plankton, diurnal feeding rhythms, trophic relations, zooplankton aggregation distribution.

*Поступила в редакцию 25.01.2018*