

GYÖRGY ABRUSÁN

Zakład Hydrobiologii, Instytut Zoologii  
Uniwersytet Warszawski  
Stefana Banacha 2. 02-097 Warszawa  
e-mail: abrusan@hydro.biol.uw.edu.pl

## HYDROMECHANIKA INTERAKCJI MIĘDZY ZWIERZĘTAMI PLANKTONOWYMI

### WSTĘP

W interakcjach drapieżca-ofiara zasadniczą kwestią jest lokalizacja lub znalezienie drugiego osobnika — potencjalnego drapieżnika albo ofiary. Kręgowce wodne lub polujące w wodzie (ryby i ptaki) posługują się do takich celów przede wszystkim wzrokiem oraz sygnałami chemicznymi, u bezkręgowców natomiast podstawową rolę odgrywa mechanorecepcja i częściowo chemorecepcja. Postrzeganie obecności innego osobnika poprzez mechanorecepcję nie musi oznaczać bezpośredniego kontaktu pomiędzy osobnikami, ponieważ ruch zwierząt w wodzie pozostawia po sobie zakłócenia w przepływie w postaci zmian prędkości, deformacji oraz zawirowań w strumieniu nadążającym (ślądzie). Zakłócenia te są uzależnione od wielkości, kształtu i sposobu poruszania się zwierzęcia, więc mogą być charakterystyczne nawet dla poszczególnych gatunków zooplanktonu (YEN i STRICKLER 1996).

Jednym z podstawowych parametrów charakteryzujących przepływ płynów jest bezwymiarowa liczba Reynoldsa ( $Re$ ), składająca się z czterech zmiennych: prędkości przepływu ( $u$ ), gęstości ( $\rho$ ), lepkości dynamicznej płynu ( $\mu$ ), oraz z „wymiaru charakterystycznego” ( $l$ ) (w przypadku obiektów płynących zwykle oznacza on długość ciała).

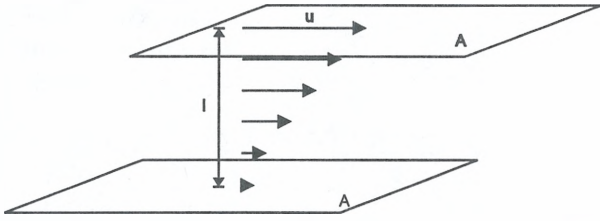
$$Re = lu\rho/\mu \quad (1)$$

Liczba ta jest miarą stosunku dwóch sił działających podczas przepływu: siły bezwładności oraz siły tarcia (lepkości). Siła bezwładności ( $F_I = \rho A u^2$ ), związana z ruchem płynącego organizmu, jest podstawową siłą wymuszającą ruch płynu ( $A$  oznacza przekrój czołowy ciała) i opisuje ruch „porcji” płynu, która dzięki swojej bezwładności nie zmienia swojego ruchu, póki

nie zadziała jakaś inna siła. Drugą siłę, siłę tarcia, można zademonstrować jako siłę potrzebną do przeciągnięcia z prędkością  $u$  jednej z dwóch równoległych płyt (o zerowej grubości) zanurzonych w płynie, których powierzchnia  $A$ , a odległość między nimi to  $l$  (Ryc. 1). Tarcie płynu pomiędzy płytami sprawia, że ruch taki wymaga siły — wprost proporcjonalnej do wielkości powierzchni płyt, prędkości ruchu i lepkości dynamicznej płynu oraz odwrotnie proporcjonalnej do odległości między płytami ( $F_V = \mu Au/l$ ). Siła ta jest siłą przeciwdziałającą płynięciu cieczy i wszelkim nieregularnościami w przepływie. Liczbę Reynoldsa można wyznaczyć jako iloraz tych dwóch sił:

$$Re = F_I / F_V = (\rho Au^2) / (\mu Au/l) = \rho lu/\mu \quad (2)$$

Przy wysokich jej wartościach przepływ jest zdominowany przez  $F_I$  i jest turbulentny, to znaczy, że elementy płynu zachowują się niezależnie i nieregularnie (elementem płynu można nazwać objętość płynu o wymiarze znacznie mniejszym niż wymiar ciał opływanych, ale znacznie większych od molekuł płynu, o rozmiarze pozwalającym na traktowanie płynu jako ośrodka ciągłego). Przy niskich wartościach liczby Reynoldsa dominują siły lepkości, które powodują że elementy płynu są jakby przywarte do siebie i tworzą warstwy przemieszczające się obok siebie, nie mieszając się, więc przepływ charakteryzuje się wyraźną strukturą linii prądu, jest laminarny. O charakterze przepływu decydują wzajemne relacje tych sił, a nie któreś z ich składników: dziesięciokrotne zmniejszenie wymiaru charakterystycznego powoduje takie samo zwiększenie względnego znaczenia siły lepkości, jak bezpośredni dziesięciokrotny wzrost lepkości. „Jeśli w naturze małe rozmiary



Ryc. 1. Lepkość płynu powoduje, że między płytami wytwarza się gradient prędkości, z zerową prędkością przy dolnej płycie i prędkością  $U$  przy górnej.

oznacza powolność, a duże rozmiary dużą prędkość to oznacza, że w środowisku małych zwierząt decydujące są siły lepkie, a w środowisku dużych — siły bezwładności, choć bakterie pływają w tej samej wodzie, co wieloryby” (VOGEL 1994).

Opór, jaki woda stawia pływającym organizmom oznacza konieczność przewyższenia obu tych sił związku z czym można wyznaczyć dwa rodzaje oporu: opór ciśnieniowy oraz tarcie powierzchniowe. Tarcie powierzchniowe wynika bezpośrednio z lepkości i jego względne znaczenie wzrasta przy malejących liczbach  $Re$ . Opór ciśnieniowy (choć też jest powodowany lepkością płynu) reprezentuje przede wszystkim siły bezwładności i dominuje przy wysokich wartościach liczby  $Re$ . Opór ten jest właściwie „oporem” jaki stawia woda na przykład podczas wiosłowania i pływania, które to aktywności charakteryzują się wysokimi liczbami Reynoldsa. Opór, niezależnie od tego czy ciśnieniowy czy tarcie powierzchniowe (zawsze wystę-

pują razem, tylko ich względne znaczenie się zmienia) może być wyrażony wzorem:

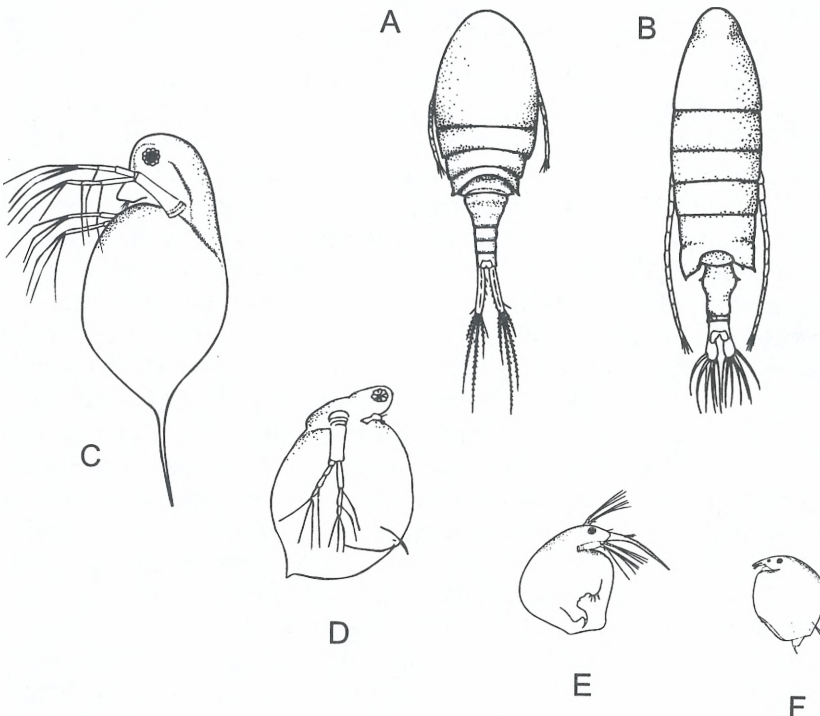
$$D = C_d A (1/2) \rho u^2 \quad (3)$$

gdzie  $A$  oznacza powierzchnię odniesienia obiektu — przy średniej lub wysokiej liczbie  $Re$  przekrój ciała prostopadły do kierunku przepływu (przy niskich wartościach liczby  $Re$  — całkowita powierzchnia obiektu, która lepiej opisuje rzeczywistość),  $C_d$  oznacza współczynnik oporu o zmiennej wartości, zwykle ustalonej empirycznie na podstawie pomiarów oporu. Wyznacza on właściwie „oporność” jakiegoś kształtu i jest uzależniony od liczby Reynoldsa. Może być wyrażony wzorem:

$$C_d = k (Re)^{-n} \quad (4)$$

gdzie wartości  $k$  oraz  $n$  są stałe, zależne od kształtu. Wartość  $C_d$  nie jest z góry znana (szczególnie w przypadku obiektów biologicznych o skomplikowanych kształtach) i w różnych sytuacjach pływowych ten sam obiekt charakteryzują się różnymi wartościami współczynnika oporu.

Oba rodzaje oporu istnieją w każdych warunkach przepływu, przy czym ze zmianą liczby  $Re$  zmienia się ich względne znaczenie. Pokonanie oporu wymaga różnych adaptacji morfologicznych w zależności od tego, jakim zakresem zmienności liczby Reynoldsa charakteryzuje się pływający organizm. Przy wysokich liczbach  $Re$  idealny jest opływowy kształt organizmów, skutecznie zmniejszający opór ciśnieniowy (warunkiem efektywności, a zarazem największą wadą



Ryc. 2. Plan budowy ciała widłonogów oraz niektórych wioślarek (Cladocera)

A — *Cyclops* sp. (Cyclopoida), B — *Eudiaptomus* sp. (Calanoida), C — *Daphnia* sp., D — *Ceriodaphnia* sp., E — *Bosmina* sp., F — *Chydorus* sp. Pokonanie oporu wymaga różnych adaptacji morfologicznych w zależności od tego jakim zakresem zmienności liczby Reynoldsa charakteryzuje się pływający organizm. Przy wysokich liczbach  $Re$  idealny jest opływowy kształt organizmów, skutecznie zmniejszający opór ciśnieniowy (widłonogi). Ze zmniejszeniem się liczby  $Re$ , opływowy kształt ciała staje się coraz mniej korzystny, ponieważ wraz ze zwiększeniem się znaczenia siły lepkości wzrasta znaczenie oporu tarcia, bezpośrednio uzależnionego od wielkości powierzchni ciała. W takich warunkach lepiej zdają egzamin zaokrąglone formy, o zredukowanej proporcji powierzchni do objętości ciała (wioślarki).

takiego kształtu jest konieczność, by oś organizmu była równoległa do kierunku przepływu). Ze zmniejszeniem się liczby  $Re$  (co przeważnie oznacza mniejsze rozmiary ciała oraz mniejszą prędkość), opływowy kształt ciała staje się coraz mniej korzystny, ponieważ wraz ze zwiększeniem się znaczenia siły lepkości wzrasta znaczenie oporu tarcia, bezpośrednio uzależnionego od wielkości powierzchni ciała. W takich warunkach lepiej zdają egzamin zaokrąglone formy, o zredukowanej proporcji powierzchni do objętości ciała (Ryc. 2).

Większość organizmów wodnych nie porusza się ze stałą prędkością, lecz skokowo, często przyspieszając oraz zmieniając kierunek ruchu. Ciała przyspieszające muszą pokonać nie tylko opór wody, ale muszą one przezwyciężyć także siły wywodzące się z samego przyspieszenia. Podczas przyspieszenia organizmów w płynie działają na nie równoległe trzy siły, przeciwdziałając zmianie prędkości (DANIEL 1984):

$$F = D + ma + C_a \rho V \quad (5)$$

Pierwszą z nich jest opór ( $D$ ), który jest uzależniony od aktualnej prędkości ruchu, a nie od jej zmiany. Drugą jest siła potrzebna do przyspieszenia masy zwierzęcia ( $m$  – masa organizmu,  $a$  – przyspieszenie). Trzecią jest siła potrzebna do przyspieszenia płynu przepływającego wokół organizmu, w odwrotnym kierunku w stosunku do kierunku ruchu ( $C_a$  – współczynnik przyspieszenia,  $V$  – objętość organizmu); jest to tak zwana masa związana. Wielkość tej masy, podobnie jak opór, zależy w dużej mierze od kształtu: wartość  $C_a$  dla kształtów opływowych jest znacznie mniejsza niż dla zaokrąglonych. (Szerokie i jasne omówienie roli mechaniki płynów w zjawiskach biologicznych można znaleźć w: VOGEL 1994 i DENNY 1993, wprowadzenie do problemów biologicznych związanych z niskimi wartościami liczby  $Re$  – u PURCELLA 1977.)

#### LOKOMOCJA SKORUPIAKÓW PLANKTONOWYCH ORAZ ICH MORFOLOGICZNE PRZYSTOSOWANIA DO WARUNKÓW PRZEPLYWU

Zakres zmienności liczby Reynoldsa pływających organizmów sięga 14 rzędów wielkości, od bakterii ( $Re = 10^{-5}$ ) do walenia ( $Re = 3 \cdot 10^9$ ) (VOGEL 1994). Skorupiaki planktonowe podczas pływania znajdują się w warunkach o liczbie  $Re$  zwykle nie wykraczającej poza zakres 0.2–2000, zależnie od gatunku i behawioru zwierząt (ZARET 1980, DODSON i RAMCHARAN 1991, YEN i STRICKLER 1996). Kształt zwierząt pływających przy wysokich ( $Re > 10^3$ ) lub niskich ( $Re < 10^{-3}$ ) liczbach Reynoldsa jest zwykle ujednoczony przez działanie dominującego rodzaju oporu, natomiast przy średnich wartościach  $Re$ , charakteryzujących pływanie zooplanktonu, obie siły (bezwładności i lepkości) są znaczące w podobnym stopniu. Oznacza to, że czynniki ekologiczne, takie na przykład jak mechanizmy obronne w relacjach drapieżca–ofiara mogą mieć bardziej znaczący wpływ na kształt i behawior zwierząt, niż u organizmów żyjących w warunkach charakteryzowanych wysokimi lub niskimi wartościami liczbami  $Re$  (KERFOOT i współaut. 1980).

Wioślarki planktonowe pływają wykorzystując pracę drugiej pary czułków, odnóża są zredukowane lub biorą udział w procesie pobierania pokarmu (filtracji), a pancerz jest nieruchomy. Pojedyncza para „wioseł” używanych do lokomocji sprawia, że ruch wioślarek podczas aktywnego pływania jest zawsze skokowy (choć osobniki małych gatunków, np. *Bosmina* sp.

obserwowane „gołym” okiem sprawiają wrażenie, jakby ich ruch był ciągły), przy czym osiągają stosunkowo niewielkie prędkości. Przeciętna prędkość osobników *Daphnia* sp. wynosi 2–4 mm · sec<sup>-1</sup> przy liczbie  $Re$  zmieniającej się w zakresie od 0.6 do 15 (DODSON i RAMCHARAN 1991, GORSKI i DODSON 1996); maksymalne prędkości wynoszą u *Bosmina longirostris* 5–15 mm · sec<sup>-1</sup> (ZARET i KERFOOT 1980) i osiągane są w następstwie silnego uderzenia anten (ang. power stroke).

Widłonogi, w przeciwieństwie do wioślarek, używają do lokomocji czterech par odnóży tułowiowych; ruch jest wspierany przez giętkie ciało, a zwłaszcza ruchomy tułów. Behawior pływania widłonogów jest znacznie bardziej złożony niż wioślarek, obejmuje on bowiem powolne pływanie ze stałą prędkością (charakterystyczne dla *Calanoida*), niewielkie skoki (charakterystyczne dla *Cyclopoida*) oraz szybką skokową ucieczkę w razie niebezpieczeństwa. Stosując odmienne sposoby lokomocji widłonogi mogą znajdować się w zasadniczo odmiennych warunkach przepływu. Pływając powoli osiągają one przeciętną prędkość zbliżoną do wioślarek, rzędu 1–10 mm · sec<sup>-1</sup> ( $Re$  pomiędzy 1–50, STRICKLER 1975), natomiast podczas ucieczki maksymalna ich prędkość może wynosić aż 300–1000 mm · sec<sup>-1</sup>, przy czym wartość  $Re$  może sięgać 1000 (YEN i STRICKLER 1996). Ponieważ podczas ucieczki (skoków) prędkość ta

jest osiągana w ciągu kilku milisekund (MORRIS i współaut. 1985, 1990), przyspieszenie, jakie towarzyszy ucieczce też jest ogromne.

Wioślarki, które nie są zdolne do szybkiej lokomocji i ucieczki, charakteryzują się dużą zmiennością morfologiczną, służącą jako alternatywny mechanizm obronny przed drapieżnictwem (porównaj artykuł RUTKOWSKIEJ i PIJANOWSKIEJ w tym numerze KOSMOSU). Na koszt struktur obronnych, poza jednorazowymi wydatkami energetycznymi na dodatkowe wytworzenie tkanki, składa się także koszt hydrodynamiczny — wioślarki z silnie rozwiniętym hełmem (*Daphnia cucullata*, *D. cristata*) lub „garbem” (*Bosmina* sp.) mają znacznie większą powierzchnię ciała niż ich nie zmienione formy. Przy małych liczbach  $Re$  o wielkości oporu decyduje przede wszystkim całkowita powierzchnia ciała, więc osobniki przebudowane morfologicznie ponoszą wyraźny koszt w związku z większym nakładem energii potrzebnej do pływania, powolniejszym pływaniem oraz utrudnionym pobieraniem pokarmu (LAGERGREN i współaut. 1997). Wyraźna sezonowość w przebiegu zmian morfologicznych może być powodowana z jednej strony sezonowymi zmianami natężenia presji drapieżców, a z drugiej strony sezonową zmianą czynników powodujących koszt indukowanej obrony. Jednym z takich czynników może być lepkość wody, w dużym stopniu uzależniona od temperatury. Woda o wysokiej temperaturze ma znacznie mniejszą lepkość niż chłodna; różnica lepkości między wodą o temperaturze 22°C i 5°C wynosi aż 60%, więc koszt utrzymywania obronnych struktur morfologicznych w chłodnej (bardziej lepkiej) wodzie może być znacznie większy niż w cieplej. Warto dodać, że hydrodynamiczne koszty obron morfologicznych zostały udokumentowane także u ryb (*Carassius carassius*) oraz mszywiółów (*Membranipora membranacea*). Obecność szczupaka (*Esox lucius*) powoduje wzrost powierzchni przekroju ciała karasia, co utrudnia połknięcie go przez drapieżcę, natomiast zmiana ta powoduje wzrost oporu podczas pływania — karasie pływa w warunkach o wysokiej liczbie  $Re$ , zatem zmniejszenie oporu może być osiągnięte przede wszystkim poprzez zmniejszenie oporu ciśnieniowego i większą opływowość (BRÖNMARK i MINER 1992, BRÖNMARK i współaut. 1997). W kolonii morskiego mszywiół *Membranipora membranacea* obecność drapieżnego ślimaka *Doridella stembergae* powoduje pojawienie się kolców obronnych, utrudniających odżywianie się *Doridella* (HARVELL 1992). *Membranipora* odżywia się filtrując, a obecność kolców ogranicza przepływ wody wokół filtrów, a więc tym samym proces pobierania pokarmu. GRÜNBAUM (1997)

wykazał eksperymentalnie, że podstawowym kosztem wytwarzania kolców, manifestującym się w powolniejszym tempie wzrostu, jest właśnie ograniczony dostęp do pokarmu, a nie energia potrzebna do wyprodukowania dodatkowej tkanki.

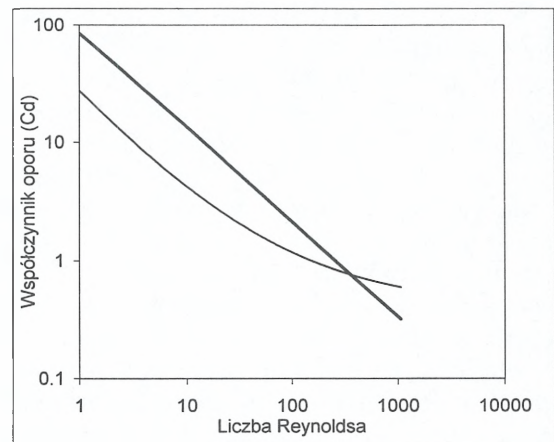
Widłonogi, w odróżnieniu od wioślarek, charakteryzują się wysoce „monolitycznymi”, opływowymi kształtami, które uznać można jako przystosowanie do warunków przepływu w trakcie szybkich skoków uciekającego zwierzęcia (STRICKLER 1975). W warunkach szybkiego przepływu oraz dużego przyspieszenia opływowy kształt ciała jest potrzebny z dwóch powodów: zmniejsza opór (współczynnik oporu) oraz zmniejsza masę związaną (współczynnik przyspieszenia). Empirycznie uzyskany współczynnik oporu ( $C_d$ ) dla widłonoga *Labidocera trispinosa* opisany został przez VYLMENA (1970) funkcją:

$$C_d = 85.2 Re^{-0.8} \quad (6)$$

Dla porównania, współczynnik oporu kuli może być w zakresie liczb  $Re$  od 1 do 10 000 opisany funkcją (VOGEL 1994):

$$C_d = 24/Re + 6/(1+Re^{1/2}) + 0.4 \quad (7)$$

$C_d$  kuli jest mniejszy od współczynnika oporu widłonoga, aż do liczb  $Re$  zbliżonych do 360 (Ryc. 3), co oznacza, że kształt ciała widłonogów jest korzystny tylko podczas ucieczki lub ataku, gdy doświadczają one znacznie większych wartości liczby  $Re$  niż podczas powolnego pływania (np. przy  $Re = 1$  współczynnik



Ryc. 3. Zmiana wartości współczynnika oporu widłonoga *Labidocera trispinosa* (wg równania 6, VYLMENA 1970) w zależności od liczby  $Re$ , w jakiej się znajduje — gruba linia oraz kuli w tym samym zakresie liczby  $Re$  (wg równania 7, VOGEL 1994) — cienka linia. Współczynnik oporu widłonoga jest mniejszy od współczynnika oporu kuli dopiero przy  $Re > 361$ , więc jego opływowy kształt jest korzystny tylko podczas ucieczki.

oporu ciała widłonoga jest 2.5 razy większy niż kuli). Drugi współczynnik — masy związanej ( $C_a$ ) dla *L. trispinosa* wynosi 0.12 (VYLMEN 1970, MORRIS i współaut. 1985), natomiast dla kuli  $C_a = 0.5$ , czyli opływowy kształt widłonoga zmniejsza masę związaną ciała o 76% w stosunku do kuli. Konieczność zredukowania oporu ciała oraz masy związanej podczas ucieczki mogą być

na tyle silnym imperatywem, że uniemożliwiają pojawienie się wszelkich morfologicznych struktur obronnych, podobnych do tych jakie znane są u wioślarek, a niekorzystnych przy opływowym kształcie ciała. Prowadzi to w efekcie do ogromnego ujednoczenia morfologii (KERFOOT i współaut. 1980).

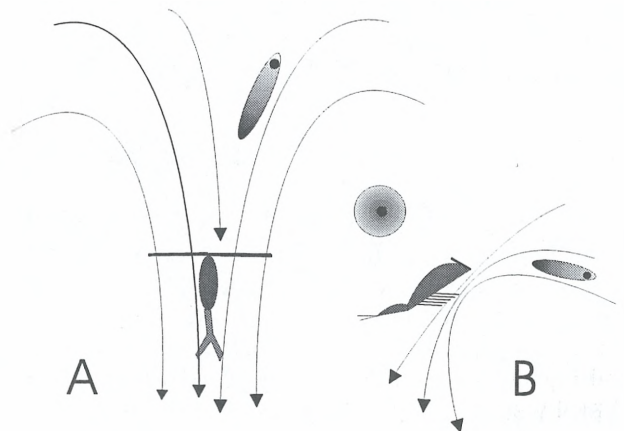
#### HYDROMECHANICZNE ASPEKTY MECHANORECEPCJI WIDŁONOGÓW

Czynniki fizyczne odgrywają zasadniczą rolę nie tylko w kształtowaniu optymalnej morfologii ciała, ale również w bezpośrednich interakcjach drapieżca-ofiara, wyznaczając granice możliwości dostrzegania ofiary przez drapieżcę, lub drapieżcy przez potencjalną ofiarę. Odgrywają one także zasadniczą rolę w percepcji sygnałów chemicznych, których znaczenie jest dobrze udokumentowane przede wszystkim w poszukiwaniu partnerów do rozrodu, a ściślej samic przez samce (YEN i współaut. 1998).

Widłonogi, żyjąc w trójwymiarowej przestrzeni otwartej wody, pozbawione są możliwości chowania się do kryjówek lub wykorzystania jakichkolwiek punktów orientacyjnych (więcej o warunkach życia w pelagialu w artykule GLIWICZA w tym numerze KOSMOSU). Odnajdywanie ofiar przez drapieżców z jednej strony, a z drugiej unikanie drapieżników przez potencjalne ofiary oraz odnajdywanie samic przez samce jest tym bardziej skuteczne, im większy jest dystans, z którego osobniki potrafią zarejestrować obecność innych organizmów oraz im dokładniejsze informacje mogą zdobyć o napotkanym „obiekcie” pływającym. Większość drapieżnych widłonogów wybiera ofiary, kierując się wielkością ich ciała (ZARET 1980), natomiast charakter i tempo ruchu ofiar mają zasadnicze znaczenie dla skuteczności ataków (KERFOOT 1978). Pływające zwierzęta pozostawiają zakłócenia i nieregularności w ruchu wody — wielkość i energia strumienia nadążającego zależy od wielkości, kształtu i prędkości pływającego zwierzęcia — od składowych liczby  $Re$ . Jeśli drapieżnik kieruje się podczas poszukiwania ofiary mechanorecepcją, to wybiórczość pokarmowa w zależności od wielkości ciała (ang. size dependent feeding, ZARET 1980) sprowadza się właściwie do odżywiania się w zależności od liczby  $Re$  (ang. Reynolds number dependent feeding, STRICKLER i TWOMBLY 1975), ponieważ postrzegany jest na dobrą sprawę strumień nadążający, a wielkość ciała jest tylko jednym z kształtujących go parametrów. Jeśli sygnał ten, generowany przez przepływający obiekt, jest za słaby, widłonóg go ignoruje, jeśli jest za silny —

reaguje ucieczką; sygnały o innym natężeniu mogą inspirować natomiast do ataku. Wrażliwość na bodźce hydromechaniczne umożliwia gromadzenie takich szczegółowych informacji o cechach płynącego organizmu, jak przynależność gatunkowa, wiek i płeć (YEN i STRICKLER 1996).

W procesie rozpoznawania sygnałów hydromechanicznych widłonogi posługują się czułkami I pary, bogato obsadzonymi mechanoreceptorami oraz tak zwanym „prądem pokarmowym” (ang. feeding current, STRICKLER 1982, 1984, Ryc. 4) wytwarzanym ciągłą pracą odnóży podczas powolnego pływania. Prąd ten stanowi właściwie obszar wokół widłonoga, w którym przepływ jest przez niego kontrolowany — w przypadku *Eucheta rimana* liczba  $Re$  w takim prądzie wynosi 0.75 (FIELDS i YEN 1997), więc przepływ jest laminarny. Objętość wody w obszarze prądu pokarmowego może przekraczać objętość ciała widłonoga nawet i 175 razy (FIELDS i YEN 1997), a tempo przepływu osiąga w nim maksymalnie kilka  $\text{mm} \cdot \text{sec}^{-1}$  (*Eucheta rimana*, YEN i STRICKLER 1996). Na skutek laminarnego przepływu obszar ten ma wyraźną strukturę linii prądu, w które przecinają czułki wyposażone w mechanoreceptory. Laminarny



Ryc. 4. Schemat linii prądu w prądzie pokarmowym widłonoga oraz zmiana kształtu plamy zapachowej glonów w prądzie pokarmowym i poza nim (A — widok z góry, B — z boku).

przepływ powoduje, że wszelkie zakłócenia hydrodynamiczne (gradienty prędkości) powodowane ruchem jakiegoś zwierzęcia są „transportowane” do mechanoreceptorów (YEN i FIELDS 1992). Pływający widłonóg razem z prądem pokarmowym może być, podobnie jak pająk wraz ze swoją siecią, traktowany jako jedność (STRICKLER 1985). Sygnały transmitowane przez vibracje sieci informują pająka o pozycji ofiary w podobny sposób, jak sygnały hydromechaniczne transportowane przez linie prądu w obrębie prądu pokarmowego widłonoga. W ten sposób prąd pokarmowy stanowi obszar, w którym mogą być postrzegane wszelkie zmiany w przepływie. Ruch elementów płynu w laminarnym gradientie prędkości można rozdzielić na trzy składniki: a) ruch postępowy w kierunku przepływu, b) ruch rotacyjny wokół osi i c) deformacja elementów płynu. Badania KJØRBOE i współaut. (1999) wykazują, że spośród wymienionych składników ruchu płynu, widłonogi (*Acartia tonsa*) reagują ucieczką przede wszystkim na deformacje w przepływie, chociaż postrzegają one także zmiany w ruchu postępowym i rotacji. Drapieżniki natomiast prawdopodobnie wymagają kilku składników ruchu w gradientie prędkości, aby zainicjować atak (KJØRBOE i VISSER 1999). Prąd pokarmowy informuje o ruchu ofiary, natomiast nie dostarcza informacji o nieruchomej ofierze. Większość potencjalnych ofiar (często mniejsze drapieżniki) jest czuła na zmiany w przepływie wody wokół siebie, więc potrafi wyczuć także pole pokarmowe zbliżającego się drapieżnika, co może prowadzić do obronnych reakcji behawioralnych (YEN i FIELDS 1992, FIELDS i YEN 1997), na przykład ucieczki gwałtownymi skokami. Tymczasem jednak zwierzęta podczas ucieczki przebywają w warunkach o względnie wysokiej liczbie *Re*, powodujących lokalne zawirowania w strumieniu nadążającym, które mogą informować drapieżnika o uciekającej ofierze i są łatwe do „wytropienia”.

Dlatego uciekające skokami zwierzęta mogą być odnalezione ponownie (YEN i STRICKLER 1996). Przykładem ilustrującym tę hipotezę mogą być eksperymenty na dwóch gatunkach widłonogów, *Diaptomus oregonensis* i *D. sicilis*, morfologicznie bardzo podobnych, natomiast zasadniczo różniących się behawiorem obronnym (RAMCHARAN i SPRULES 1991). Na obecność drapieżnego widłonoga *Limnocalanus macrurus*, *D. oregonensis* reaguje gwałtownymi skokami i wzmożoną aktywnością, natomiast *D. sicilis* zmniejsza liczbę skoków, znacznie więcej czasu spędzając na powolnym pływaniu. *Limnocalanus macrurus* znacznie skuteczniej poluje na *D. oregonensis* niż na *D. sicilis*, więc strategia ucieczki za pomocą szybkich skoków w przypadku tego drapieżnika nie jest opłacalna, ponieważ może on na podstawie sygnałów mechanicznych śledzić i ponownie odnaleźć uciekającą ofiarę. Może ona być efektywna wobec mniej skutecznego drapieżnika (o mniejszym polu pokarmowym), kiedy to skok oznacza ucieczkę poza pole, w którym drapieżnik jest w stanie „dostrzec” lub oszacować pozycję ofiary. Paradoksalnie oznacza to, że osobnik nie uciekający przed drapieżnikiem może mieć większą szansę na przeżycie, niż aktywnie uciekający. Filtrujące wioślarki nie są zdolne do równie szybkiej ucieczki jak widłonogi, więc szansa na uniknięcie zjedzenia w przypadku spotkania drapieżnika polegającego na mechanorecepcji wzrasta, gdy zwierzę zapada w bezruch (KERFOOT 1978). Poza całkowitym bezruchem, również pływanie ze stałą prędkością w laminarnych warunkach może zmniejszyć szansę dostrzeżenia przez drapieżcę, o czym świadczy także fakt, że poruszająca się skokowo wioślarka *Daphnia pulex* jest wykrywana z większej odległości przez drapieżne larwy *Chaoborus* (także kierującej się mechanorecepcją podczas polowania) niż pływający ze stałą prędkością widłonóg *Diaptomus hepersus* (KIRK 1985).

#### HYDROMECHANICZNE ASPEKTY CHEMORECEPCJI U WIDŁONOĞÓW

Obok mechanorecepcji, drugim ważnym mechanizmem odnajdywania pokarmu przez widłonogi jest chemorecepcja: roślinożerne widłonogi potrafią wyczuwać „zapach” lokalnych skupień glonów (POULET i MARSOT 1978) oraz odnajdywać osobniki drugiej płci (KATONA 1973, YEN i współaut. 1998) za pomocą śladów zapachowych. Sygnały chemiczne, w porównaniu z sygnałami hydromechanicznymi, są bardziej trwałe, a ich zanik związany jest z mikrobiologicznym rozkładem, mieszaniem wody oraz dyfuzją. Rozkład tych substancji może trwać od

kilku godzin do kilku dni (LARSSON i DODSON 1993), natomiast dyfuzja i mieszanie działają znacznie szybciej, rozmywając strukturę przestrzenną sygnałów w ciągu kilku sekund. Trójwymiarowa struktura „plam zapachowych” (ang. odour patches) i umiejętność ich rozpoznawania może być nieoceniona dla osobników polujących lub poszukujących partnera, ponieważ trwałość tych sygnałów przewyższa trwałość sygnałów mechanicznych, umożliwiając tym detekcję pokarmu lub partnera ze znacznie większej odległości niż umożliwia to mecha-

norecepcja (YEN i współaut. 1998). Efektywność detekcji sygnałów chemicznych widłonogi zwiększają wykorzystując to samo pole pokarmowe, które przynosi sygnały mechaniczne. Przemieszczając się wolniej niż tempo przepływu w polu pokarmowym, „zapach” wydzielany przez glony jest „transportowany” przez pola pokarmowe do chemoreceptorów (ANDREWS 1983) osadzonych, podobnie jak mechanoreceptory, na czułkach. Podczas przemieszczania się „chmury” sygnałów jej kształt się zmienia, wydłużając się wzdłuż długiej osi ciała widłonoga, natomiast z powodu laminarnych warunków przepływu nie rozcieńcza się w większej objętości wody (Ryc. 4). W ten sposób detekcja obiektów wydzielających substancje zapachowe (przeważnie glonów) jest możliwa znacznie wcześniej niż bez deformacji „chmury”, kiedy tylko dyfuzja wyznacza dystans percepcji (MOORE i współaut. 1999).

Zaskakująca skuteczność chemorecepcji manifestuje się podczas poszukiwania samic przez samce: samiec *Temora longicornis* odnajdując sygnał pochodzący od samicy potrafi podążać jego tropem na odcinku kilkudziesięciu milimetrów, a czas który upłynął od chwili przepłynięcia samicy przez dane miejsce do momentu odebrania sygnału przez samca może wynosić 10 sekund (DOALL i współaut. 1998). Ślady chemiczne samicy „zachowują” się dobrze tylko wtedy, gdy płynąc znajduje się ona w laminarnych warunkach. Gdy samce tropiące samicę docierają do miejsca, gdzie wykonała ona nagły „skok”, gubią jej ślad (DOALL i współaut. 1998). Powodem tych różnic są inne warunki przepły-

wu, w jakich znajduje się samica podczas ucieczki oraz powolnego pływania. W warunkach laminarnych strumień nadszający nie jest mieszany i substancje chemiczne wydzielane przez samicę pozostają w cienkiej smudze; rozcieńcza je tylko dyfuzja. Ucieczce natomiast towarzyszy turbulencja, która miesza wodę za płynącym widłonogiem, rozcieńczając substancje zapachowe nawet do 10000 razy (YEN i współaut. 1998). Tym samym ich koncentracja spada poniżej poziomu detekcji, uniemożliwiając dalsze tropienie. Taka zależność między sygnałami chemicznymi oraz mechanicznymi może być istotna także w relacjach drapieżca-ofiara. Dwa rodzaje sygnałów mogą determinować dwie zasadniczo różniące się strategie: ponieważ jednoczesne uniknięcie drapieżników kierujących się mechanorecepcją oraz chemorecepcją jest niemożliwe, wybór jednej z obu strategii oznacza narażenie się na drapieżnictwo innego rodzaju. Zmniejszenie intensywności śladów mechanicznych (poprzez zachowanie laminarnych warunków przepływu podczas pływania) może oznaczać pozostawienie wyraźnych sygnałów chemicznych, a ich „zacieranie” zwiększać może z kolei zagrożenie ze strony drapieżników kierujących się mechanorecepcją (udokumentowane przykłady nie są wszakże znane).

Serdecznie dziękuje dr hab. Joannie Pijanowskiej, dr hab. Piotrowi Dawidowiczowi oraz dr hab. Markowi Mitoskowi za cenne uwagi i krytyczny przegląd maszynopisu. Podczas pisania artykułu korzystałem ze wsparcia grantu KBN 6 P04F 047 17.

## HYDROMECHANICS OF INTRA- AND INTERSPECIFIC INTERACTIONS IN ZOOPLANKTON

### Summary

The flow conditions around planktonic animals are dominated by forces and phenomena different from those that dominate the flow around larger and faster animals. The differences are mainly caused by low and intermediate Reynolds numbers ( $Re$ ) experienced by zooplankton, which means that water flow around them is usually laminar, and forces are dominated by viscous forces. The dominance of viscous phenomena affects many aspects of intra- and interspecific interactions, like swimming behaviour and morphology, mating and predator-prey relationships. The morphology of a swimming animal is a result of trade-off between the necessity of drag reduction, and other biological factors, like defence against predators. Cladocerans are characterised by a uniform swimming behaviour at low and intermediate  $Re$  (0.2-20), and rely mainly on a variety of morphological defences, like helmets and spines, that reduce predator efficiency. On the contrary copepods, with highly uniform morphology, have a rather complex swimming behaviour. To reduce predator efficiency, they apply mainly behavioural strategies, e. g. quick escape, while  $Re$  approaches 1000. Under such flow conditions, their morphology is driven to a uniform (tear-drop) streamlined shape, to reduce pressure drag and added mass. Besides

shaping the body form, fluid mechanical phenomena are important in mechanoreception, which is the main sense used to locate other individuals. Swimming animals leave hydromechanical wakes (trails of velocity gradients) in the surrounding water. These wakes carry detailed information on the organism that leaves them, and may be used by predators, potential prey or mates in locating the other individual. The magnitude of wakes depends on individual size, swimming speed and swimming mode, so the term "Reynolds number dependent feeding" describes the mechanism of prey (or mate) selection more precisely than "size dependent feeding", because usually it is not the animal itself that is perceived, but the hydromechanical wake it creates. To collect information from the surrounding water, copepods use the "feeding current", a current of water around the animal, in which flow is controlled, and characterised by laminar conditions. These flow conditions allow the transport of wakes of the swimming animals to the receivers mechanoreceptors located (in copepods) on the first antennae, significantly extending the perception distance. The feeding currents are also useful in chemoreception, because laminar conditions do not mix the "chemical patches" of algae or signals left by females with surrounding

water but transport them to the chemoreceptors (also located on the first antennae). Thus, the effectiveness of chemoreception is improved, enabling the detection of an-

other individual from a long distances, e.g. locating females by males from distances exceeding hundreds of times their body length.

## LITERATURA

- ANDREWS C. J., 1983. *Deformation of the active space in the low Reynolds number feeding current of calanoid copepods*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40, 1293-1302.
- BRÖNMARK C., MINER J. G., 1992. *Predator induced phenotypic change in body morphology in crucian carp*. Science 258, 1348-1350.
- BRÖNMARK C., PETTERSON L. B., NILSSON P. A., 1997. *Predator induced defense in crucian carp*. [W:] *The ecology and evolution of inducible defenses*. TOLLRIAN R., HARVELL C. D. (Red.). Princeton University Press.
- DANIEL T. L., 1984. *Unsteady aspects of aquatic locomotion*. Amer. Zool. 24, 121-134.
- DENNY M. W., 1993. *Air and Water: the biology and physics of life's media*. Princeton University Press.
- DOALL M. H., COLIN S. P., STRICKLER J. R., YEN J., 1998. *Locating a mate in 3D: the case of Temora longicornis*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 353, 681-689.
- DODSON S., RAMCHARAN C., 1991. *Size-specific swimming behavior of Daphnia pulex*. J. Plankt. Res. 13, 1367-1379.
- FIELDS D. M., YEN J., 1997. *The escape behavior of marine copepods in response to a quantifiable fluid mechanical disturbance*. J. Plankt. Res. 19, 1289-1304.
- GORSKI P. R., DODSON S. I., 1996. *Free-swimming Daphnia can avoid following Stokes law*. Limnol. Oceanogr. 41, 1815-1821.
- GRÜNBAUM D., 1997. *Hydromechanical mechanisms of colony organization and cost of defense in an encrusting bryozoan, Membranipora membranacea*. Limnol. Oceanogr. 42, 741-752.
- HARVELL C. D., 1992. *Inducible defenses and allocation shifts in a marine bryozoan*. Ecology 73, 1567-1576.
- KATONA S. K., 1973. *Evidence for sex pheromones in planktonic copepods*. Limnol. Oceanogr. 18, 574-583.
- KERFOOT W. C., 1978. *Combat between predatory copepods and their prey: Cyclops, Epsichura, and Bosmina*. Limnol. Oceanogr. 23, 1089-1102.
- KERFOOT W. C., KELLOGG D. L. Jr., STRICKLER J. R., 1980. *Visual observations of live zooplankters: evasion, escape, and chemical defences*. [W:] *Evolution and ecology of zooplankton communities*, KERFOOT W. C. (Red.), 10-27.
- KJØRBOE T., VISSER A. 1999. *Predator and prey perception in copepods due to hydromechanical signals*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 179, 81-95.
- KJØRBOE T., SAIZ E., VISSER A. 1999. *Hydrodynamic signal perception in the copepod Acartia tonsa*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 179, 97-111.
- KIRK K. L., 1985. *Water flows produced by Daphnia and Diaptomus: Implications for prey selection by mechanosensory predators*. Limnol. Oceanogr. 30, 679-686.
- LAGERGREN R., HELLSTEN M., STENSON J. A. E. 1997. *Increased drag thus lower speed: a cost for morphological defence in Bosmina (Eubosmina) (Crustacea: Cladocera)*. Funct. Ecol. 11, 484-488.
- LARSSON P., DODSON S., 1993. *Chemical communication in planktonic animals*. Arch. Hydrobiol. 129, 129-155.
- MORRIS M. J., GUST G., TORRES J. J., 1985. *Propulsion efficiency and cost of transport for copepods: a hydro-mechanical model of crustacean swimming*. Mar. Biol. 86, 283-295.
- MORRIS M. J., KOHLHAGE K., GUST G., 1990. *Mechanics and energetics of swimming in the small copepod Acanthocyclops robustus (Cyclopoida)*. Mar. Biol. 107, 83-91.
- MOORE P. A., FIELDS D. M., YEN J., 1999. *Physical constraints of chemoreception in foraging copepods*. Limnol. Oceanogr. 44, 166-177.
- POULET S. A., MARSOT P., 1978. *Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea)*. Science 200, 1403-1405.
- PURCELL E. M., 1977. *Life at low Reynolds number*. Am. J. Phys. 45, 3-11.
- RAMCHARAN C. W., SPRULES W. G., 1991. *Predator induced behavioral defense and its ecological consequences for two calanoid copepods*. Oecologia 86, 276-286.
- STRICKLER J. R., 1975. *Swimming of planktonic Cyclops species (Copepoda, Crustacea): pattern, movements and their control*. [W:] *Swimming and flying in nature*, WU T. Y.-T., C. J. BROKAW, BRENNEN, C. (Red.), Plenum press, 559-613.
- STRICKLER J. R., 1982. *Calanoid copepods, feeding currents, and the role of gravity*. Science 218, 158-160.
- STRICKLER J. R., 1984. *Sticky water: A Selective Force in Copepod Evolution*. [W:] *Trophic interactions within aquatic ecosystems*, Inc. AAAS Symp. 85, Meyers D. G., STRICKLER J. R. (Red.), BOULDER, CO, Westview Press 187-239.
- STRICKLER J. R., 1985. *Feeding currents in calanoid copepods: two new hypotheses*. Soc. Exp. Biol. 1985, 459-485.
- STRICKLER J. R., TWOMBLY S., 1975. *Reynolds number, diapause and predatory copepods*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19, 2943-2950.
- VOGEL S., 1994. *Life in moving fluids — the physical biology of flow*. Princeton University Press.
- VYLMEN W. J., 1970. *Energy expenditure of swimming copepods*. Limnol. Oceanogr. 15, 348-356.
- YEN J., FIELDS D. M., 1992. *Escape responses of Acartia hudsonica nauplii from the flow field of Temora longicornis*. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 36, 123-134.
- YEN J., STRICKLER R., 1996. *Advertisement and concealment in the plankton: what makes a copepod hydrodynamically conspicuous?* Invert. Biol. 115, 191-205.
- 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, 787-804.
- ZARET R. E., KERFOOT W. C., 1980. *The shape and swimming technique of Bosmina longirostris*. Limnol. Oceanogr. 25, 126-133.
- ZARET T. M., 1980. *Predation and freshwater communities*. Yale University Press.