

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203—4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



33

1989

ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ И ПЕРВИЧНАЯ И ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ

УДК [581.526.325+581.526.323+594.1]:591.13

М.-Р. ПЛАНТ-КЮНИ, А. БОДУА

ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МИКРОФИТОВ (ПЛАНКТОНА И БЕНТОСА) И ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

Введение. Два вида двустворчатых фильтрующих моллюсков являются объектом любительского лова в окрестностях Марселя (Франция). Они составляют часть бентосной макрофауны. *Ruditapes decussatus* живет, зарываясь, довольно глубоко в песчаное дно спокойной зоны, *Donax trunculus* («теллина») чаще располагается в верхних слоях мелкопесчаного осадка, перемешиваемого волнами. В береговой полосе залива Фос мы исследовали величину и сезонные изменения популяции бентосных и планктонных микрофитов состояние популяций двух видов двустворчатых моллюсков, возможных потребителей этих микрофитов.

Цель настоящей работы — установить, существуют ли положительные и прямые зависимости между обилием бентосных или планктонных микрофитов, составляющих первый уровень этих биотопов, и ростом или метаболическим состоянием двустворчатых, обитающих в грунтах (т. е. вторым уровнем).

Материалы и методы. Работа проводилась с февраля 1979 г. по июль 1980 г. при ежемесячном режиме наблюдений.

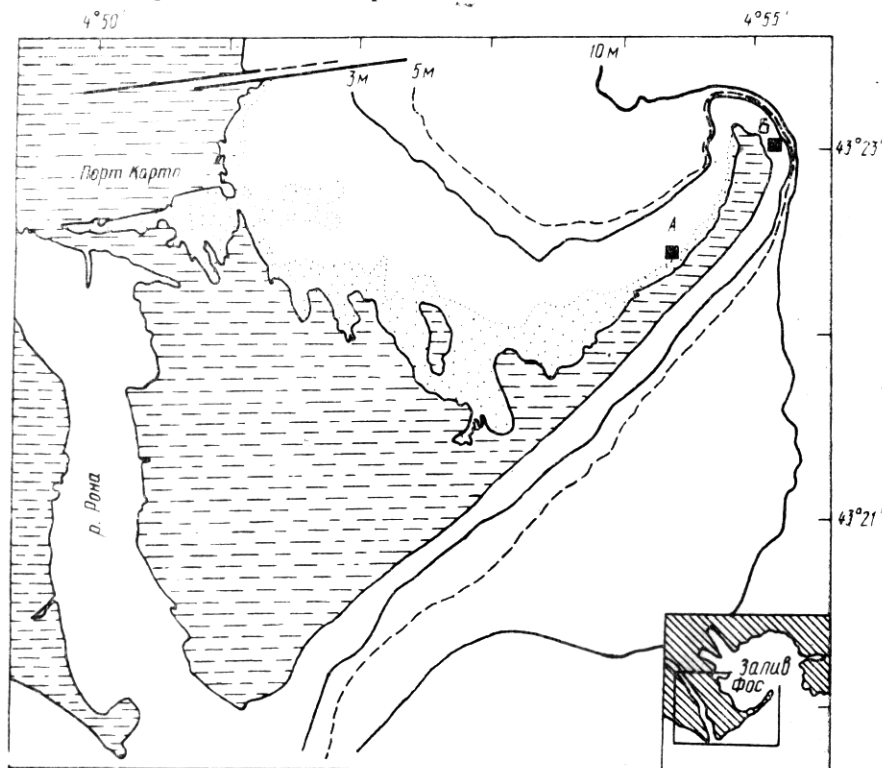


Рис. 1. Места изучения моллюсков:

А — точка в местообитании *Ruditapes decussatus*, Б — то же *Donax trunculus*; указаны изобаты, пунктиром — средняя граница уреза воды

Изучавшиеся станции. Места исследований располагались по обе стороны песчаной косы (рис. 1) в заливе Фос. У западного берега косы (или станция, точка А) не наблюдаются глубины более 10 м, тогда как у восточного (точка Б) глубина довольно резко возрастает. Наблюдения в обеих зонах проводились на глубине около 0,5 м.

Зона обитания *R. decussatus* (точка А) защищена от господствующих ветров и зыби, имеет режим лагуны. В зоне обитания *D. trunculus* (точка Б) отмечается значительная гидродинамика — прибой со стороны моря, по направлению господствующих ветров. Гранулометрия грунта в обеих зонах местообитания довольно однотипна. Это пески с частицами средних размеров (около 220—240 мкм), не содержащие «тонкой фракции» (мельче 63 мкм). Между обеими станциями наблюдаются небольшие различия по физико-химическим показателям воды.

Средняя температура воды в 1979 г. составила в точке А 17°C, в Б — 15,6°C. В обеих станциях регистрируются значительные колебания температуры воды в течение года, более выраженные в А (5,5°C зимой, до 27°C в начале июня). Весной вода прогревается одновременно. Соленость воды также более изменчива в точке А, чем в Б (вариации от 2,7 в октябре до 4,0‰ в июле в точке А), чем подтверждается полулагунный характер станции А. Среднегодовая соленость и в той и в другой зоне местообитания составляет примерно 3,4‰.

Окислительно-восстановительный потенциал отчетливо различен в обоих типах грунтов (первый сантиметр от поверхности). Он всегда оказывался выше в Б вследствие лучшего насыщения кислородом, связанного с повышенной гидродинамикой и распространяющегося на глубину нескольких десятков сантиметров. В точке А наблюдается, напротив, насыщение на глубину всего нескольких сантиметров (с сезонными вариациями), а далее находится восстановленный слой (серого или черного цвета).

Видовой состав бентосных микрофитов, изучение которых продолжается, в Б довольно беден: мелкие перистые диатомеи, прочно фиксированные на зернах песка. В точке А, напротив, бентосное микрофитное население богато видами и особями, подчас свободно обитающими на поверхности грунта: диатомеи, синезеленые водоросли, жгутиковые. Эта станция расположена недалеко от многочисленных зарослей *Zostera pampa* и *Cymodocea nodosa*, а среди фитопланктона наблюдается много диатомей, эпифитов этих явноточных, оторвавшихся от своего субстрата и перемещенных в среду планктона.

Измерение показателей и методики. Мы приводим здесь только те параметры, анализ которых позволяет обнаружить связи между первым и вторым уровнями экосистемы.

Первый уровень. Фитопланктон. У поверхности воды (на глубине около 0,5 м) определяли концентрацию функционального хлорофилла *a* при экстракции ацетоном и спектрофотометрическим измерении до и после окисления [12], а также первичную продукцию при измерении концентрации кислорода, растворенного в воде, *in situ* и в сосудах из светлого и темного стекла после инкубации в течение 4 ч (с 10 до 14 ч) *in situ*.

Микрофитобентос. Функциональный хлорофилл *a* экстрагировался из первого сантиметра влажного осадка модифицированным методом, основанным на методе Лоренцена [14]. Первичную продукцию бентоса определяли на основе выполненных *in situ* измерений содержания кислорода (датчик «Орбисфер» с побудителем) в прозрачных и темных плексигласовых цилиндрах, погруженных в осадок. Продукцию планктона в воде, расположенной над грунтом с цилиндрами, определяли расчетным методом. Определяли также общую первичную продукцию как сумму планктонной и бентосной. Все показатели первого уровня рассчитывали на 1 м² поверхности грунта в зоне наблюдения.

Второй уровень. Чтобы охарактеризовать этот уровень, т. е. рост и биохимический состав двустворчатых моллюсков, необходимо ввести

понятия, которые кратко определим ниже. Дополнительные материалы по этому вопросу можно найти в работах [4—7]. Для *R. decussatus* и *D. trunculus* выбрали две разные категории особей, использовавшиеся затем при интерпретации различных показателей.

Стандартная особь — модель, часто используемая в работах, посвященных моллюскам [1, 16], отличающаяся тем, что с самого начала для всех анализов принимают постоянную длину (25 мм в нашем исследовании). Партии стандартных особей, изучавшиеся ежемесячно, позволяли сопоставлять изменения массовых и биохимических показателей, отражающих метаболические вариации у животных одного размера. Тем самым удается абстрагироваться от вариаций, связанных с ростом. Модальная особь — особь, отражающая развитие когорты особей, причем длина рассматривается как основной признак этой группы [5]. Длина и масса особи обычно с ходом времени увеличиваются.

Для этих типов особей определяли следующие биометрические показатели: длину тела и ежедневный прирост длины для модальной особи, общую массу тела (раковина + мягкие ткани + мантийная жидкость), прирост количества мантийной жидкости, массу сухого вещества и ее прирост, сухую беззольную массу и ее прирост.

Из биохимических параметров определяли содержание в органических тканях общих углеводов [10], липидов [3] и белков (метод Къельдаля) для определения общего азота, переводимого затем в количество белка при умножении на классический коэффициент (6,25). Рассчитывали также приросты во времени этих показателей.

Предполагаемые связи между биометрическими и биохимическими параметрами, характеризующими двустворчатых, и параметрами, характеризующими первый уровень, исследовали методами прямой или перекрестной корреляции, если сравнение производили после смещения во времени одного из двух параметров.

Результаты. Сезонные и среднегодовые вариации показателей первого уровня. Содержание хлорофилла фитопланктона в обеих точках в среднем довольно низкое (табл. 1). Сезонные колебания слабо выражены: лишь в точке *Б* наблюдались пики хлорофилла в мае и конце октября 1979 г. (до 7 мг хл·м⁻²). Среднегодовые показатели для обеих точек эквивалентны (1,40 и 1,94).

Содержание хлорофилла в бентосе постоянно выше, чем в планктоне (в точке *А* — в 30, в *Б* — в 2 раза). В среднем для года хлорофилла в бентосе в точке *А* в 11 раз больше, чем в *Б* (42,89 против 3,87 мг хл·м⁻²). Сезонные изменения также сильнее в точке *А*: пики — в мае (64 мг хл·м⁻²), начале июня (65), конце июля (68), начале сентября 1979 г. (76), падение уровня — в июле (37). В точке *Б* небольшой пик отмечен в июле 1979 г. (4 мг хл·м⁻²), более выраженный — в июне 1980 г. (13,7).

Результаты изучения первичной продукции значительно различаются (для планктона и бентоса, а также для двух местообитаний), хотя средняя продукция планктона (мг С·м⁻²·ч⁻¹) сходна (19,60 в *А*, и 20,29 в *Б*). Пики продукции не синхронны: в *А* максимум приходится на сентябрь, в *Б* отмечено два равноценных пика — в мае и сентябре. Первичная продукция бентоса в *А* только в 4 раза выше, чем в *Б*, несмотря

Таблица 1. Среднегодовое содержание хлорофилла (мг·м⁻²) и первичная продукция (мг С·м⁻²·ч⁻¹) на двух станциях

Сообщество	Станции		Сообщество	Станции	
	<i>А</i>	<i>Б</i>		<i>А</i>	<i>Б</i>
Хлорофилл			Продукция		
Планктон	1,40 ± 0,56	1,94 ± 7,08	Планктон	19,60 ± 11,09	20,29 ± 8,45
Бентос	42,89 ± 6,86	3,87 ± 1,84	Бентос	19,94 ± 6,13	4,77 ± 3,12
Всего	42,97	6,17	Всего	39,54	25,06

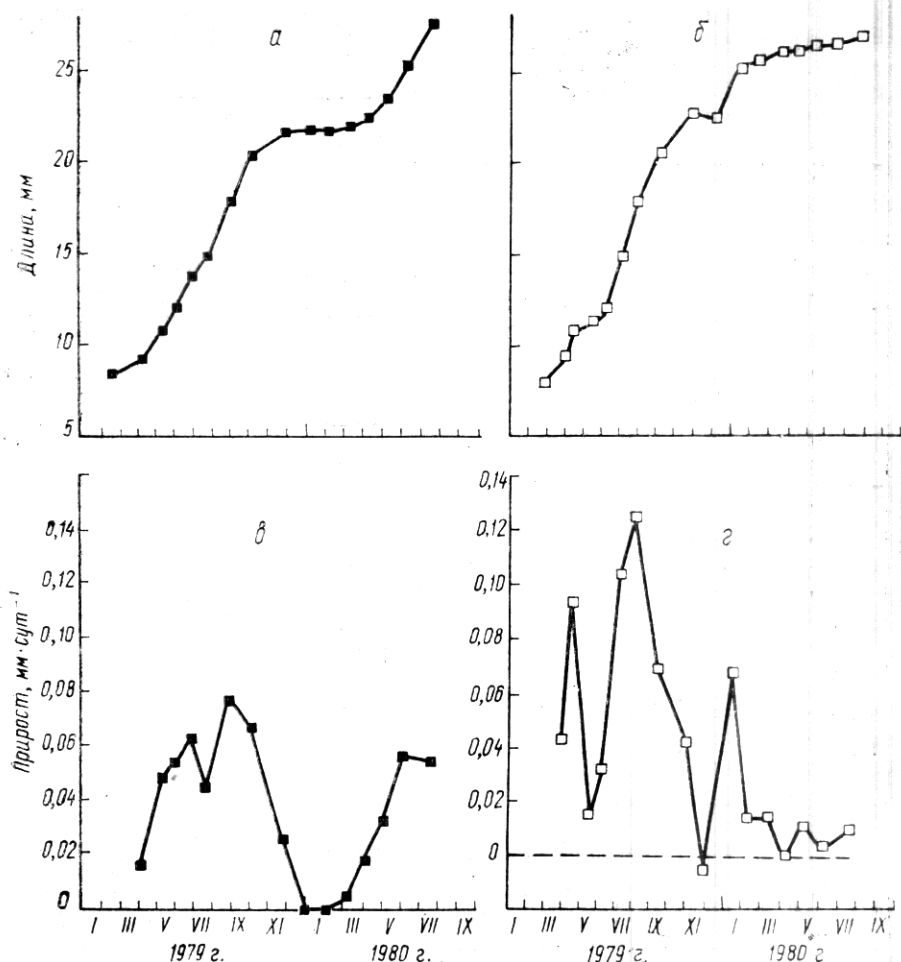


Рис. 2. Кривые линейного роста и приростов модальных особей двух видов моллюсков в период исследований:

а, в — *R. decussatus*; б, г — *D. trunculus*

на различие содержания хлорофилла в 11 раз. Сезонных изменений бентосной продукции не обнаружили, лишь в точке А отмечены пики в июне и конце сентября.

Средние значения первичной продукции планктона и бентоса в А одинаковы ($19,60$ и $19,94 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$), но в Б продукция планктона в 4 раза выше ($20,29$ против $4,77 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ для бентоса). Общая первичная продукция в А дает особенно выраженный осенний пик ($116 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$), тогда как в Б вследствие низкой продукции бентоса выделяются пики общей продукции в мае (45) и сентябре (54).

Сезонные вариации биометрических и биохимических параметров у моллюсков. Рост моллюсков. Приводим графики роста модальной особи из репрезентативной группы для каждого из видов моллюсков и вариации роста во времени (рис. 2).

Длина модальной особи *R. decussatus* была от $8,4$ (февраль 1979 г.) до $27,5$ мм (июль 1980 г.). За 1,5 года наблюдений график роста модальной особи не достиг асимптоты. Плато, наблюдавшееся при длине $1,6$ мм, отражает зимнее замедление роста. Этот вид растет еще 3—4 года, при благоприятных условиях достигая размеров до 55 мм. Кривая роста в течение 5 лет отражает постепенное снижение скорости его.

В сезонном аспекте более высокая скорость роста наблюдается весной (рис. 2) — в мае и июне 1979 г. (линейные приросты $0,054$ и

Таблица 2. Коэффициенты линейной положительной корреляции между параметрами первого уровня и показателями роста и метаболического состояния

Параметр	Модальная особь							
	Линейный прирост	То же со сдвигом	Прирост мантийной жидкости	Прирост сухой беззольной массы	То же со сдвигом	Прирост углеводов	Прирост липидов	Прирост протеинов
<i>R. decussatus</i>								
Хлорофилл планктона	0—0,1	—	0—0,1	—	0,1—0,4	0,1—0,4	—	—
Продукция планктона	0,6—0,8	0,6—0,8	—	—	0,4—0,6	0,4—0,6	—	—
Хлорофилл бентоса	0,1—0,4	0,6—0,8	—	—	0,1—0,4	0,1—0,6	0,4—0,6	—
Продукция бентоса	0,4—0,6	0,4—0,6	—	0,1—0,4	0,1—0,4	0,1—0,4	0,1—0,6	—
Общая продукция	0,6—0,8	0,6—0,8	—	0—0,1	0,4—0,6	—	—	—
<i>D. trunculus</i>								
Хлорофилл планктона	0—0,1	0,1—0,4	0,4—0,6	0—0,1	—	0,1—0,4	—	0—0,1
Продукция планктона	0—0,1	0,1—0,4	0,1—0,4	0,4—0,6	—	0,1—0,4	—	0,1—0,4
Хлорофилл бентоса	0—0,1	—	0—0,1	—	—	0—0,1	0,4—0,6	0—0,1
Продукция бентоса	—	—	0—0,1	0—0,1	—	—	—	—
Общая продукция	0—0,1	0,1—0,4	0,1—0,4	0,4—0,6	—	0,1—0,4	—	0,1—0,4

Протеины	Прирост протеинов	Сухая масса	Прирост сухой массы	Сухая беззольная масса	То же, прирост	Углеводы	То же со сдвигом	Прирост углеводов	Липиды	Прирост липидов	Протеины	Прирост протеинов
<i>R. decussatus</i>												
—	—	—	—	—	—	0,1—0,4	0,1—0,4	—	—	—	—	—
—	—	0,1—0,4	—	0,1—0,4	—	0,4—0,6	—	—	0,1—0,4	—	0,1—0,4	—
0,1—0,4	—	—	—	—	—	0,1—0,4	0,6—0,8	—	0,1—0,4	—	—	—
—	—	—	—	—	—	0,4—0,6	0,4—0,6	—	—	—	—	—
—	—	—	—	0,1—0,4	—	0,4—0,6	0—0,1	—	0,1—0,4	—	0,1—0,4	—
<i>D. trunculus</i>												
0,6—0,8	0,6—0,8	0,4—0,6	0,1—0,4	0,4—0,6	0,1—0,4	0,4—0,6	—	0,4—0,6	—	—	0,4—0,6	0—0,1
0—0,1	0,1—0,4	0,1—0,4	0,4—0,6	0,1—0,4	0,4—0,6	0—0,1	—	0,1—0,4	0—0,1	—	0,4—0,6	0,1—0,4
0—0,1	0,1—0,4	0—0,1	—	0—0,1	0—0,1	0—0,1	—	—	0,4—0,6	0—0,1	0—0,1	0—0,1
0—0,1	0,1—0,4	—	—	—	—	—	—	0—0,1	—	0—0,1	—	—
0—0,1	0,4—0,6	0,1—0,4	0,4—0,6	0,1—0,4	0,4—0,6	0—0,1	—	0,1—0,4	0—0,1	0—0,1	0,4—0,6	0—0,1

0,062 мм·сут⁻¹), в мае и июне 1980 г. (0,057 и 0,055), но особенно — в августе и сентябре 1979 г. (0,077 и 0,071) после замедления в июле (0,046 мм·сут⁻¹).

В местообитании А отмечен сдвиг примерно на месяц между пиками хлорофилла бентоса, общей первичной продукции и периодами усиленного роста моллюсков, рассматриваемых в качестве возможных потребителей микрофитов [8]. Можно предположить, что если потребление микрофитов существует, то на росте моллюсков оно отразится лишь через некоторое время. Это побудило провести расчеты перекрестной корреляции, сопоставив параметры первого уровня с показателями по моллюскам за следующий месяц. Результаты рассмотрены ниже.

D. trunculus растет несколько иначе (рис. 2). Юная модальная особь длиной 7,9 мм (февраль 1979 г.) к зиме достигает 22,6 мм. Зимнее замедление роста менее продолжительно и длина 26,8 мм, почти равная размеру взрослой особи, достигается уже к июню 1980 г. Скорость роста этого вида в последующие два года очень снижается [6] и модальная особь достигает размера 34 мм только к концу 3-го (и последнего) года жизни.

Скорость роста «модальной особи» *D. trunculus* в общем более высока, чем *R. decussatus*. Фазы быстрого роста приходятся на 1-й год: в апреле (0,093 мм·сут⁻¹), июне (0,104), июле (0,125), августе (0,069), что отражено в существенном увеличении длины. Зависимость от параметров первого уровня менее очевидна, причем температурный фактор, вероятно, играет решающую роль, если условия питания не лимитируют рост.

Вариации биометрических и биохимических параметров. У *R. decussatus* при исследовании вариаций сухой беззольной массы модальной особи, особенно содержания углеводов стандартной особи выявляется корреляция между максимумами этих параметров и пиками величин, относящихся к первому уровню (главным образом к осеннему пику).

У *D. trunculus* параметры модальной особи обнаруживают слабую связь с показателями первого уровня даже после сдвига во времени. Напротив, для стандартной особи длиной 25 мм наблюдаются корреляции, например, пики приростов мантийной жидкости и общих углеводов в мае и конце октября 1979 г. оказались синхронными с пиками хлорофилла планктона, пики в мае и конце сентября по приросту сухой беззольной массы и содержанию белка коррелировали с пиками первичной продукции планктона.

Положительные корреляции между показателями первого и второго уровней системы. В табл. 2 представлены схематически градиенты линейной корреляции, простой или перекрестной (после сдвига во времени), между показателями первого уровня и показателями модальной и стандартной особей длиной 25 мм у двух видов моллюсков. Цель состояла не столько в выявлении существенных статистических связей, сколько в сопоставлении вклада разных показателей первого уровня в объяснение показателей второго уровня.

Для *R. decussatus* обнаружена существенная положительная корреляция между планктонной, бентосной и особенно суммарной первичной продукцией и линейным приростом модальной особи, причем степень корреляции возрастает после сдвига на месяц. Существенная положительная корреляция между линейными приростами и бентосным хлорофиллом выявляется только после сдвига во времени.

Несколько менее существенные корреляции проявляются между общей первичной продукцией и приростом сухой беззольной массы после сдвига на месяц, а также между приростом липидов и бентосным первым уровнем. Для стандартной особи (табл. 2) только содержание углеводов тесно связано с показателями первого уровня, особенно с бентосной и общей первичной продукцией. Сдвиг на месяц позволяет обнаружить важную роль бентосного хлорофилла для содержания углеводов, что отражает питание *R. decussatus* донными микрофитами.

Для *D. trunculus* единственными существенными корреляциями являются те, что связывают некоторые показатели стандартной особи с планктонным первым уровнем, прежде всего увеличение общей массы особи длиной 25 мм и хлорофилла планктона. Это относится и к таким компонентам общей массы, как сухое, сухое беззольное вещество, содержание углеводов, прирост углеводов и содержание белков. Также представляются связанными с планктонной продукцией прирост сухой и сухой беззольной массы, содержание белков.

Обсуждение и заключение. Из приведенных результатов следует, что в обоих биотопах первый уровень отличается по средним значениям показателей для планктона и бентоса, сезонным колебаниям.

Этот уровень, по-видимому, играет неодинаковую роль в отношении обоих видов моллюсков. У *R. decussatus* рост, характеризуемый показателями, относящимися к модальной особи, и непосредственно связанный с поступлением пищи, состоящей из бентосных микрофитов (или совокупности фитопланктон+фитобентос). У *D. trunculus* параметры роста менее тесно связаны с показателями первого уровня, позволяя полагать, что пищевые факторы не являются определяющими и что, вероятнее всего, вариации роста связаны, как у многих видов [2, 17], с колебаниями температуры воды.

Однако у *D. trunculus* результаты, полученные на основе параметров, характеризующих метаболические модификации (стандартная особь), указывает на наличие определенных связей между показателями массы (общая, сухая беззольная масса) или биохимического состава (углеводы, белки) и планктонного первого уровня (хлорофилл и первичная продукция), а связи с бентосным первым уровнем, по-видимому, отсутствуют. Разница очевидна, так как у *R. decussatus*, напротив, единственными существенными связями между показателями стандартной особи и первого уровня являются четкие положительные корреляции между содержанием углеводов и бентосной или общей первичной продукцией и (особенно после временного сдвига на месяц) между содержанием углеводов и бентосным хлорофиллом. Тот факт, что обилие этого «корма» связано у *R. decussatus* с возрастанием содержания углеводов, стоит подчеркнуть особо, так как углеводы представляют собой первую форму энергетических резервов, трансформация которых путем гликолиза позволяет обеспечивать потребности гаметогенеза [11]. Другие исследователи [9] также сообщают о наличии тесной корреляции между планктонной биомассой хлорофилла и содержанием углеводов в тканях устриц.

В биотопе, где мы проводили наблюдения, пищевая связь между массой *R. decussatus* и бентосными микрофитами представляется достаточно установившейся, хотя добавление или смена фитопланктона приводит к выявлению глобальной роли первого уровня в целом.

Теллиновые (*D. trunculus*) представляются, но только по метаболическим вариациям более связанными с фитопланктоном, хотя эти связи остаются довольно слабыми. Расположение обоих видов моллюсков в донном грунте подтверждает эти выводы: *R. decussatus* погружены в грунт довольно глубоко, их дыхательные сифоны слегка поднимаются над поверхностью дна. Поэтому можно думать, что основную часть их пищи составляют микрофиты, находящиеся в донной пленке и (в меньшей степени) непосредственно прилегающем ко дну слое воды. Ранее выполненные исследования, в которых изучали содержимое желудков [15], показали, что пищеварительный тракт *R. decussatus* заполнен большим количеством бентосных диатомей и синезеленых водорослей, *D. trunculus*, напротив, обитает под поверхностью грунта, его сифоны достигают лежащих выше слоев воды. Содержимое их пищеварительного тракта очень бедно оформленными образованиями. Отмечается лишь присутствие некоторого количества фрустул планктонных диатомей. Пищевой режим этого вида пока изучен недостаточно [13]. Не исключено питание путем прямого всасывания растворенного органи-

ческого вещества. Возможно также, что у *D. trunculus* — вида с повышенным уровнем метаболизма (неопубликованные данные) — невозможно доказать наличие тесной связи с углеводами. Мы должны изучить основательнее, в том числе с учетом суточного цикла, содержащее желудков обоих видов и понаблюдать за их пищевой стратегией при культивировании.

1. Ansell A. D. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Nucula sulcata* from the Clyde Sea Area // Mar. Biol. — 1974. — 25. — P. 101—108.
2. Ansell A. D., Bodoy A. Comparison of Events in the Seasonal cycle for *Donax vittatus* and *D. trunculus* in European Waters O Naylor E., R. G. Hartnoll (eds) Cyclic phenomena in marine Plants and Animals // Pergamon press, Oxford; New York, 1979. — P. 191—198.
3. Bligh E. G., Dyer W. J. A rapid method of total lipids extraction and purification // Can. J. Biochem. Physiol. — 1959. — 37. — P. 911—917.
4. Bodoy A. Croissance de *Spisula subtruncata* dans le golfe de Marseille // Haliotis. — 1978. — N 9 (1). — P. 27—30.
5. Bodoy A. Croissance et variations de la composition biochimique du bivalve *Spisula subtruncata* (Da Costa) dans le golfe de Marseille // Tethys. — 1980. — N 9 (4). — P. 345—354.
6. Bodoy A. Croissance saisonniere du bivalve *Donax trunculus* (L.) en Mediterranee nord-occidentale (France) // Malacologia. — 1982. — N 22 (1—2). — P. 353—358.
7. Bodoy A., Masse H. Quelques parametres permettant de suivre la production organique d'un mollusque au cours d'un cycle saisonnier // Publ. Sci. Tech. CNEXO: Actes Colloq. — 1979. — N 7. — P. 753—766.
8. Bodoy A., Plante-Cuny M. R. Relations entre l'evolution saisonniere des populations de palourdes (*Ruditapes decussatus*) et celle des microphytes benthiques et planctoniques (golfe de Fos, France) // Haliotis. — 1984. — N 14. — P. 71—81.
9. Deslous-Paoli J. M., Heral M., Zanette Y. Problemes poses par l'analyse des relations trophiques huitres-milieu // Publ. Sci. Tech. CNEXO: Actes Colloq. — 1982. — N 14. — P. 335—340.
10. Dubois M., Gillies K. A., Hamilton J. K. et al. Colorimetric method for the determination of sugars and related substance // Analyt. Chem. — 1956. — 28. — P. 350—356.
11. Gabbott P. A. Storage cycles in marine Bivalve Molluscs. A hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis // Barnes H. (ed.). Proc. Ninth Europ. mar. Biol. Symp.: 191—21 Aberdeen univ. press. — 1976. — 760 p.
12. Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and Pheo-pigments: Spectrophotometric Equations // Limnol. Oceanogr. — 1967. — N 12 (2). — P. 343—346.
13. Moueza M. Contribution a l'etude de la biologie de *Donax trunculus* L. (Mollusque Lamellibranche), dans l'Algerois. Ethologie en baie de Boumail // Tethys. — 1972. — N 4 (3). — P. 745—756.
14. Plante-Cuny M. R. Evaluation par spectrophotometrie des teneurs en chlorophylle a fonctionnelle et en pheopigments des substrat meubles marins // Doc. Sci. Mission O. R. S. T. O. M. Nosy-Be. — 1974. — 45. — P. 1—76.
15. Plante-Cuny M. R. Consommation de diatomees par deux especes de pelecypodes filtreurs vivant dans les sables fins marins // Cryptogamie-Algologie. — 1981. — N 2 (2). — 147 p.
16. Trevallion A. Studies on *Tellina tenuis* da Costa. 3. Aspects of general biology and energy flow // J. exp. mar. Biol. Ecol. — 1971. — N 7 (17). — P. 95—122.
17. Wilde P. A. W. J. de. Influence of temperature on behaviour, energy metabolism and growth of *Macoma balthica* L. // Barnes H. (ed.). Proc. Ninth Europ. mar. Biol. Symp.: 239—256. Aberdeen Univ. press. — 1975. — 760 p.

Марсельский океанологический центр,
Морская станция Андум, Франция
Лаборатория морского культивирования,
Ифремер, Ла-Трамблад, Франция

Получено 10.02.88

M. R. PLANTE-CUNY, A. BODOV

FOOD RELATIONS BETWEEN MICROPHYTES (PLANKTON AND BENTHOS) AND BIVALVED MOLLUSCS

Summary

Variations of indices characterizing the first level of the ecosystem (chlorophyll *a* and primary production of phytoplankton and microbenthos) in two sandy biotopes considerably differing in hydrodynamic conditions and inhabited by bivalved filtering molluscs — *Ruditapes decussatus* in the protected zone and *Donax trunculus* in the zone

open to waves have been studied for a year and a half. The growth parameters and variations of the biochemical composition of tissues have been determined in these species. Growth in length of *R. decussatus* depends on characteristics of the first benthic level (chlorophyll *a* and primary production), total primary production, on the content of carbohydrates and benthic chlorophyll biomass of the previous month. Relations in *D. trunculus* proved to be not so close.

УДК 581.526.323:581.13

И. КОЛЛО

ОДНОВРЕМЕННОЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ ЧЕТЫРЕХ ВЕЩЕСТВ — ИСТОЧНИКОВ АЗОТА МИКРОФИТОБЕНТОСОМ В КАНАЛЕ ДЕ-ЛОЗЬЕР (ПРИМОРСКАЯ ШАРАНТА, ФРАНЦИЯ) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Несмотря на большое число работ, посвященных изучению одновременного потребления источников азота микрофитобентосом, взаимовлияние различных веществ — источников азота при его ассимиляции одноклеточными водорослями до сих пор детально не исследовалось [1, 2, 5] или полученные результаты оказывались противоречивы [3, 4].

Значительное скопление микрофитобентосной биомассы в зоне взаимодействия суши и моря в летнее время года позволяет одновременно измерить химическими методами потребление различных азотных веществ за разумное время. Цель данного исследования состоит в следующем: с одной стороны, оценить потребление азота микрофитобентосом, выстилающим канал, по которому поступает вода к устрицеразводным прудам канала Де-Лозьер, с другой — изучить взаимовлияние различных источников азота, содержащихся в воде и ассимилируемых водорослями.

Методы. Пробы морской воды отбирались у Пор-дю-Пломб во время прилива и хранились в пластиковых бидонах объемом 20 л; ковровый слой бентосных диатомей получали при отливе в начале Лозьер-

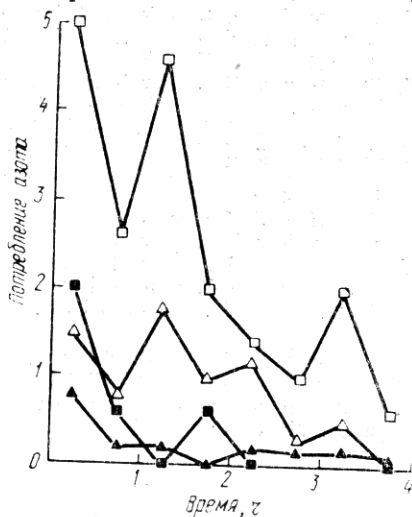
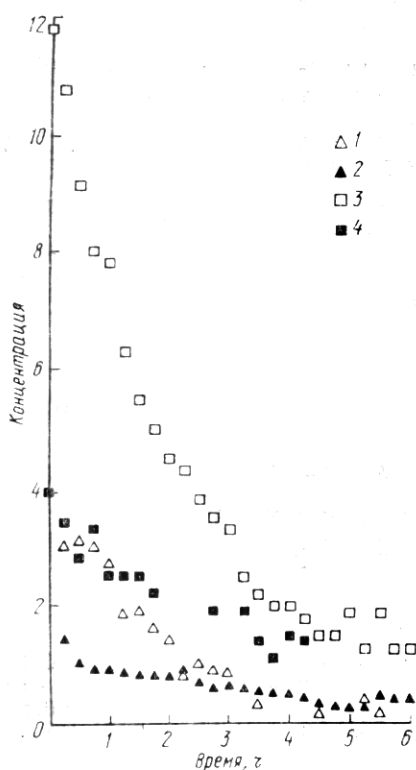


Рис. 1. Изменение концентрации азотных питательных солей ($\text{мкг-ат N} \times \text{л}^{-1}$) во времени (ч) в канале Де-Лозьер (24.VII 1984 г.) после добавления морской воды к пробе микрофитобентоса. Здесь и на рис. 2 и 4 1 — нитраты, 2 — нитриты, 3 — аммоний, 4 — мочевина

Рис. 2. Изменение скорости потребления четырех азотных питательных солей $\text{мкг-ат N} \cdot \text{л}^{-1}$ во времени (ч)