

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

**ПЕРВИЧНАЯ
И ВТОРИЧНАЯ
ПРОДУКЦИЯ
МОРСКИХ
ОРГАНИЗМОВ**

31237

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1982

34. Taylor W.R., Gebelsin C.D. Plant pigments and light penetration in intertidal sediments. - Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch., 1966, 13, S. 229-237.
35. Van Raaite C.D., Valiela I., Teal J.M. Production of epibenthic salt marsh algae: light and nutrient limitation. - Limnol. and Oceanogr., 1976, 21, p. 862-872.
36. Wetzel R.G. Primary productivity of periphyton. - Nature, 1963, 197, p. 1026-1027.
37. Wetzel R.G. A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phytoplankton in a large, shallow lake. - Int. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1964, 49, S. 1-61.

УДК 595.132:595.34:577.472:577.486(26)

В.Е.Заика, Н.П.Макарова

Институт биологии южных морей им. А.О.Ковалевского АН УССР,
Севастополь

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОРСКОГО МЕЙОБЕНТОСА

Мы обсуждаем продукцию различных групп морских организмов для обмена новой информацией и согласования общих методологических подходов к изучению продуктивности, пытаемся выявить общие закономерности, определяющие уровни продуцирования. В этом отношении может принести пользу рассмотрение любого конкретного объекта не как изолированной системы, а как части некоторой большей системы.

Если четко обозначить границы системы и выбранную степень детализации, появляется возможность ответить на некоторые методологические вопросы: почему выбран именно этот объект, что мы хотим знать о продуктивности объекта и какая точность необходима для достижения поставленной общей цели.

Например, чтобы сравнивать отдельные виды водорослей, их продукция должна быть изучена с высокой точностью. В то же время при оценке первичной продукции планктона в целом роль отдельных видов можно игнорировать.

Мы обсуждаем также взаимодействие между фито- и зоопланктоном, что соответствует следующему "уровню увеличения". Наконец, можно рассмотреть продуктивность всей прибрежной экосистемы, при этом планктон, бентос и рыбы окажутся субсистемами.

При исследовании столь больших систем невозможно измерить или рассчитать вклад каждого из видов, тем более рассчитать с большой точностью. Наши знания о таких звеньях прибрежных экосистем, как микро- и мейобентос и микропланктон, в настоящее время недостаточны. Глубокое изучение продуктивности каждого экологиче-

ски важного вида практически нереально, поэтому ориентировочная оценка продукционных свойств может быть полезной для таких задач.

Как было показано ранее [2, 9], удельную продукцию ($C = P/V$) следует считать главным показателем при исследовании продуктивности, так как она дает возможность определять продукцию (P), используя относительно многочисленные и доступные сведения о биомассе (V). Удельная продукция не столь вариабельна, как биомасса; величина C относительно строго зависит от таких характерных для вида свойств, как размеры особей, удельная скорость роста и плодовитость.

В настоящем сообщении даются обобщенные оценки удельной продукции для основных групп мейобентоса.

Удельная продукция морских нематод

Используя литературные данные о биологии морских нематод, мы оценили среднюю удельную продукцию этих животных при различной температуре среды [10]. Анализ был основан на данных о времени генерации (τ_0), средней продолжительности жизни (τ_m) и общему числу яиц, откладываемых одной самкой (N_{ov}). Для расчета удельной продукции использовали уравнение

$$C = \frac{\log N_2 - \log N_1}{t_2 - t_1}, \quad (I)$$

где N_1 и N_2 — число особей в моменты t_1 и t_2 при условии неограниченного роста популяции, т.е. N_2 рассчитывали по геометрической прогрессии потенциального роста популяции.

Экспериментальные данные позволили в качестве средних величин выбрать следующие: отношение самцов и самок 1 : 1; $N_{ov} = 20$; τ_m лишь незначительно превышает τ_0 . Отсюда численность модельной популяции возрастает по закону 2-20-200-2000 с шагом, равным τ_0 . Для этого случая уравнение (I) дает

$$C = \frac{2,3}{\tau_0}. \quad (2)$$

Эмпирические материалы позволили также выразить зависимость от температуры воды уравнением

$$\tau_0 = a T^b, \quad (3)$$

где T — температура ($^{\circ}\text{C}$); a , b — константы.

Подставив в уравнение (2) τ_0 в соответствии с уравнением (3), получаем

$$C = \frac{2,3}{a} T^{-b}. \quad (4)$$

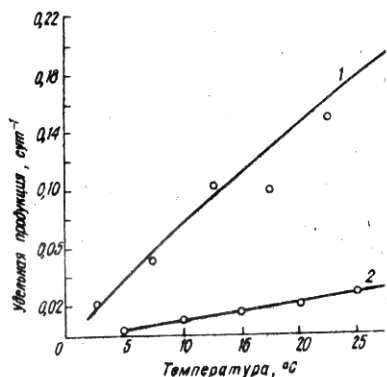


Рис. 1. Связь между суточной удельной продукцией и температурой для морских нематод [10]: 1 - средние значения для всех изученных видов. Кривая по уравнению $C = 0,008T^{0,96}$; 2 - *Oncholaimus* sp.

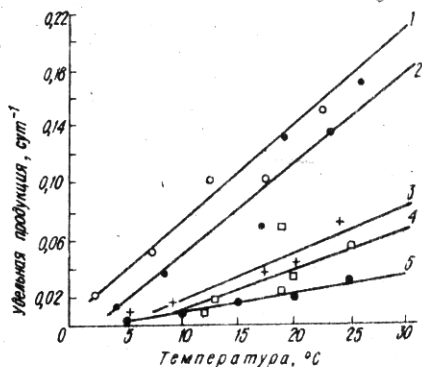


Рис. 2. Семейство кривых $C = f(T)$ для некоторых морских беспозвоночных: 1 - нематоды, 2 - *Acartia clausi*, 3 - *Calanipeda aquaedulcis*, 4 - *Orchestia bottae*, 5 - *Oncholaimus* sp. (2 - 4 по [2]).

Применение метода наименьших квадратов к эмпирическим данным позволило выразить уравнение в численном виде:

$$C = 0,008 \cdot T^{0,96}, \quad (5)$$

где C - суточная удельная продукция.

Результирующие кривые показаны на рис. 1, точки отражают средние эмпирические значения C для соответствующих температур. Данные по *Oncholaimus* sp. [6] представлены отдельно, так как величины C у этого вида значительно меньше, чем у других видов нематод. В то же время обращает внимание то, что характер зависимости C от T тот же. Поскольку уравнение (5) дает почти прямую линию, эмпирические точки для *Oncholaimus* sp. на рис. 1 были аппроксимированы прямой. Видно, что обе кривые принадлежат одному семейству. На рис. 2 сравниваются эти кривые с данными по некоторым морским ракообразным; можно заметить, что выявленный характер зависимости имеет не случайный вид, так как все кривые однотипны.

Уравнение (5) и соответствующий график дают возможность приблизительно оценивать удельную продукцию морских нематод в смешанных популяциях для различных морских биотопов и различных темпера-

тур. Затем, если известна биомасса, легко рассчитать продукцию по

$$P_t = Cbt \quad (6)$$

Удельная продукция морских гарпактицид

Ранее была проведена оценка удельной продукции гарпактицид Черного моря [2], основанная на экспериментальных кривых роста *Tisbe furcata* и *Dactyloporidia* sp. при температуре 19 – 20°C. Позднее линейный рост черноморской *T. furcata* был исследован А.Ф.Пастернак [3]. Из данных А.Ф.Пастернак следует, что первая копепоидитная стадия растет с большей скоростью.

Как и ранее [2], мы по удельной скорости линейного роста (q_l), средней для науплиусов, копепоидитов и взрослых, определили удельную скорость роста массы (q_w), используя уравнение $q_w = 3q_l$. Величины q_w сопоставляются в таблице.

Т а б л и ц а. Удельная скорость роста массы гарпактицид (сут⁻¹)

Стадия	<i>Tisbe + Dactyloporidia</i> [2]	<i>Tisbe</i> [3]	
	19 – 20°C	22 – 24°C	25 – 26°C
Науплиусы	0,85 – 1,00	0,70	1,20
Копепоидиты	0,40 – 0,90	0,50	0,80
Взрослые особи	0,10 – 0,15	–	–

Используя данные об удельной скорости роста массы и о возрастной структуре смешанной популяции гарпактицид в зарослях черноморской цистозир, получаем $C = 0,15 + 0,30$ (в среднем 0,25) при 19 – 26°C. Ранее [2] было получено $C = 0,2 : 0,4$.

Подойдем к оценке удельной продукции гарпактицид с иных позиций. Основываясь на данных разных авторов [1, 3, 8], для модельной популяции гарпактицид при 22 – 26°C, примем: отношение числа самцов к самкам 1 : 1; самки достигают половозрелости в возрасте 10 сут, затем откладывают по 10 яиц каждые 1,5 сут – всего 40 яиц. Для упрощения предположим, что все яйца откладываются одновременно, в возрасте 13 сут, так что $\tau_0 = 13$, $N_{00} = 40$. Отсюда, используя тот же метод расчета C , что и для нематод, получим $C = 0,23$ при 22 – 26°C.

Полученные средние величины удельной продукции гарпактицид (0,23 – 0,25) велики по сравнению с C нематод при 22 – 26°C. В то же время обнаруживается, что C у изученных видов снижается при уменьшении температуры быстрее, чем у нематод. Например, *T. furcata* имеет $\tau_0 = 19$ при 17 – 18°C [3]. Прибавив 4 сут на производство двух кладок, получаем $\tau_0 = 23$ и $C = 0,13$. Из длительных опытов с

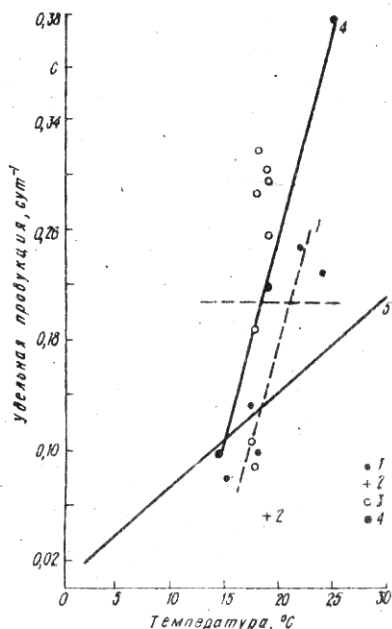


Рис. 3. Связь между удельной продукцией и температурой для гарпактид по сравнению с таковой для нематод: 1 - наши данные (см. текст), 2 - данные [5], 3 - данные Gaudy, Guérin, 1977, 4 - данные [4], 5 - нематоды.

T. clodiensis известно [7], что $\tau_0 = 25$ при 18°C и $\tau_0 = 33$ при 15°C . Рассматриваемая модель дает $C = 0,10$ и $C = 0,08$ соответственно.

Все рассчитанные величины C представлены на рис. 3.

На этом коллоквиуме мы получили возможность впервые ознакомиться с некоторыми статьями французских коллег [5, 4]. Соответствующие ("новые") данные по C гарпактид также представлены на рис. 3.

Значение C , по данным одной из работ [5], было рассчитано нами по кумулятивной кривой продукции (рис. 1 цит. работы) как среднее для экспериментального интервала от 50 до 80 сут. Мы считаем, что эта величина низка, что связано с неоптимальными для жизни видами условиями эксперимента. Для оценки C в других случаях [4] нами использованы данные по $r(m)$. Как было показано ранее [2], r_m обычно ниже, чем C , но может быть использовано для оценки величин удельной продукции.

В результате наше предварительное заключение подтверждается: удельная продукция гарпактид изменяется с изменением температуры

очень резко. Вероятно, больше информации следует получить для определения количественной зависимости между С и Т для этой группы мейобентоса. В качестве оптимального решения вопроса мы предполагаем в соответствии с имеющимися данными принять, что при температуре 15 - 20°C средняя удельная продукция гарпактицид составляет 0,21 (горизонтальная прерывистая линия на рис. 3).

Таким образом, средние, обобщенные величины удельной продукции для основных групп морского мейобентоса не имеют универсального значения, но могут быть полезны для тех исследований, в которых приблизительные оценки продуктивности различных субсистем достаточны для решения поставленной задачи.

1. Грига Р.Е. Развитие некоторых Harpacticoida Черного моря. - Тр. Севастоп. биол. ст., 1960, 13, с. 68 - 77.
2. Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. - Киев : Наук. думка, 1972. - 147 с.
3. Пастернак А.Ф. Некоторые данные о росте и размножении *Tisbe furcata* (Copepoda, Harpacticoida) в Черном море. - Зоол. журн., 1976, 10, с. 1455 - 1462.
4. Gaudy R., Guerin J.P. Etude expérimentale de la respiration, de la croissance et de la fécondité de *Tisbe holothuriae* (Copepode: Harpacticoidae) élevée à des températures différentes. - In: *Physiol. Behaviour marine organisms* / Ed. D.S. McLasky, A.J. Berry, Oxford; New York; Pergamon press, 1978, p. 31-38.
5. Gillet D., Guerin J.P. Etude de la production de *Tisbe holothuriae* Humes dans diverses conditions d'élevage. - Proc. 10th Europ. Sympos. Mar. Biol. Ostend, Belgium, 1975, vol. 1, p. 161-170.
6. Heip C., Smol N., Absillis V. Influence of temperature on the reproductive potential of *Oncholaimus oxyuris* Nematoda : Oncholaimidae). - Mar. Biol., 1978, 45, 13, p. 255-260.
7. Fava G. Effetti selettivi della temperatura in *Tisbe clodiensis* (Copepoda, Harpacticoida). Atti Acad. Naz. dei Lincei, 1972, 8, N 1 2, p. 22-27.
8. Fava G., Luparelli R. Effetto dell'innocroci sul rapporto sessi in *Tisbe clodiensis* (Copepoda : Harpacticoida). - Atti Inst. Veneto Sci., 1972, 130, p. 147-160.
9. Zaika V.E. Community productivity and optimum exploitation of biological resources. - Proc. First Intern. Congr. Ecology, Pudoc, Wageningen, 1974, p. 60-61.
10. Zaika V.E., Makarova N.P. Specific production of free-living marine nematodes. - Mar. Ecol. Progr. Ser., 1, 1979, p. 153-158.