

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203—4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



33

1989

STUDIES OF TROPHIC MESOPLANKTON CHARACTERISTICS
UNDER CONDITIONS SIMILAR TO NATURAL ONES

Summary

A high-sensitive method is suggested which permits revealing (taking certain individuals) nutrition selectivity in zooplanktoners, their significance in eating-away and transformation of the substance as well as in regeneration of mineral phosphorus. Data on the microplankton consumption rate and efficiency of its utilization in copepods of the Indian and Atlantic Oceans are presented.

УДК 595.34:591.13(262)

Р. ГОДИ, М. ПАГАНО

ПИТАНИЕ ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ
В СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ЛАГУНЕ
КАК ФУНКЦИЯ КОНЦЕНТРАЦИИ ЧАСТИЦ ПИЩИ
И ТЕМПЕРАТУРЫ

Введение. Пищевая цепь лагунных систем обычно менее сложна, чем в чисто морских системах. Разнообразие видов здесь обычно ниже, что ограничивает количество возможных взаимодействий в пищевой сети. Поскольку эти системы имеют значительную биологическую продуктивность, их изучение может оказаться подходом к лучшему пониманию механизмов трофического взаимодействия и факторов, благоприятствующих оптимизации продуктивности.

Недавно исследовали пруд Бер, расположенный вблизи Марселя в лагунной зоне и действующий как бассейн-разбавитель (приток пресной воды превышает испарение), для установления структуры и функций зоопланктонного сообщества. В данном сообщении представлены первые результаты, полученные в ходе работы, прежде всего количественный и качественный аспекты питания, а также его эффективность в рамках энергетического баланса у основного вида в связи с температурным фактором.

Описание места проведения исследований. Пруд Бер — обширный неглубокий (средняя глубина 6 м) водоем, сообщающийся с морем (залив Фос) каналом и питаемый пресной водой от многочисленных мелких рек, но в основном через отводной канал одного из притоков Роны (Дюранс), который течет к северу от залива, предварительно обеспечивая работу электростанции (рис. 1). С тех пор как эта электроцентральный была пущена в 1966 г., канал вызвал значительное понижение солености, составлявшей вначале в среднем около 33 ‰, сейчас — 10—16 ‰, причем нередко наблюдаются еще более значительные падения уровня солености [12, 15].

Температура воды в заливе в разные сезоны колеблется более заметно, чем в открытом море (от 5 до 25 °C на протяжении изученного периода против 10—22 °C в прибрежных водах). Содержание питательных солей очень высокое (в среднем 25 N и 1 мкг X л⁻¹ P, что приблизительно

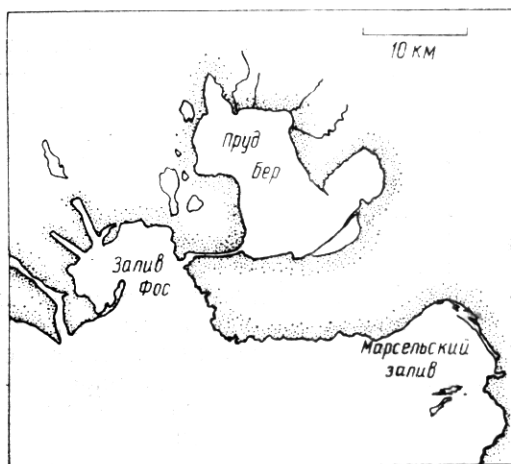


Рис. 1. Карта изучавшейся местности

в 10 раз выше, чем в заливе Фос, и в 100, чем в Марсельском заливе). Численность фитопланктона очень велика: $100\text{--}150 \cdot 10^6$ кл·л⁻¹ (в среднем 20—30), а хлорофилла *a* — 12 мг·л⁻¹. Однако первичная продуктивность не достигает тех высоких значений, которых можно было бы ожидать, так как она ограничена в основном поверхностным слоем из-за высокой мутности воды [12, 15].

Зоопланктон почти полностью представлен одним веслоногим — *Acartia tonsa* — эстуарным видом, широко распространенным в теплых водах, но впервые обнаруженным в бассейне Средиземного моря именно в пруду Бер [10]. Из других видов веслоногих эпизодически появляются некоторые каланоидные (*Acartia clausi*, *A. latisetosa*, *Calanipeda aquae-dulcis*), один циклопоидный (*Mesocyclops* sp.) и один гарпактикоидный вид, который не идентифицирован. Остальная часть зоопланктона представлена личинками двусторчатых моллюсков, полихет и усоногих; ветвистоусый рачок *Podon poliphemoides* встречается очень редко, но коловратки в течение ограниченного периода могут достигать высокой численности. С учетом обилия и размера индивидуальной биомассы *A. tonsa* можно считать наиболее характерным представителем зоопланктонной экосистемы, вследствие чего его взяли для проведения опытов в качестве типичного вида.

Материалы и методы. Взрослые и ювенильные формы веслоногих разделяли с помощью сита, а нежелательные особи удаляли пипеткой. Для питания использовали частицы из естественной среды, полученные при пропускании воды через шелковое сито с диаметром отверстий около 80 мкм для удаления крупного детрита и животных.

Питание изучали в склянках объемом 300 мл, заполненных водой из среды обитания, часть оставляли для контроля, а в остальные вносили группы из 100—200 особей. После 24-часовой инкубации в темноте при необходимой температуре в склянки добавляли 1 мл отфильтрованного формалина для прекращения опыта и предотвращения развития бактерий; сосуды сохраняли после этого 1—3 дня на холоде до момента, когда исследовали частицы разных классов и размеров по количеству и объему с помощью электронного счетчика („Counter Coulter“ TA II), оснащенного зондами с величиной отверстия от 70 до 200 мкм, чтобы перекрыть более широкий спектр частиц [13]. Данные, полученные с помощью самых узких каналов (1 и 2 у зонда поперечником 70 мкм) и самых больших (15 и 16 у зонда 200 мкм), были исключены из анализа, так как с ними связаны ошибки, зависящие от фонового электронного шума (малые каналы) или статистически недостаточного числа подсчитанных частиц (большие каналы). Пищевые рационы, определявшиеся по объему, рассчитывали по различиям между каналами соответствующего размера в контрольных и экспериментальных сосудах.

В одних экспериментах дыхание животных измеряли при голодании (отфильтрованная вода), а в других — при наличии пищи. По окончании инкубации в склянках полярографически (электрод Кларка) определяли содержание кислорода, уровень дыхания рассчитывали на основе данных о различии в содержании кислорода, числе особей и объеме склянок.

Формирование яиц в ходе экспериментов и число выделенных фекальных частиц определяли прямым подсчетом с последующим сопоставлением с числом имеющихся особей. Для составления энергетического баланса полученные в единицах объема значения пищевого рациона были переведены в углеродный эквивалент. С этой целью предварительно выявляли отношение хлорофилла *a*/объем частиц в одной и той же пробе, причем объем определяли с помощью счетчика „Coulter Counter“, а количество хлорофилла *a* — методом флуориметрии [27]. Мы установили соотношение

Хлорофилл *a* = $0,001502 V - 0,0206$ ($r = 0,978$), где хлорофилл *a* — в мкг·л⁻¹, *V* — в мкм³·л⁻¹.

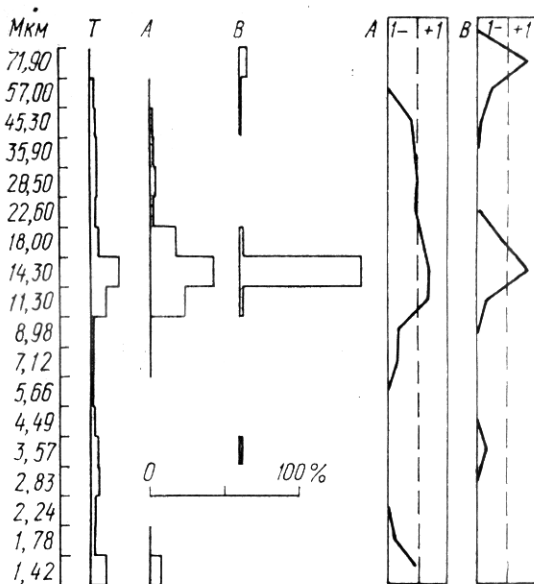


Рис. 2. Спектр частиц (T), присутствующих и используемых *Acartia tonsa* (взрослые): A — при низкой концентрации ($4,5 \cdot 10^6$ мкм³ · мл⁻¹), B — при высокой концентрации ($38,5 \cdot 10^6$ мкм³ · мл⁻¹), % используемого объема по отношению к наличному. Здесь и на рис. 4 справа — коэффициенты селективности (масштаб — от -1 до $+1$; пунктир указывает на отсутствие отбора) (14. I 1984 г.)

Отношение углерод/хлорофилл a одновременно не определялось, но М. Минас [15] установил для пруда Бер средние величины, колеблющиеся от 100 (что соответствует значениям, приведенным О. Холм-Хансен [11]) до 300. Если принять величину 100, то объем 10^6 мкм³ микропланктона соответствует 0,15 мг углерода, что близко к значениям, рассчитанным Т. Смайда [23] (0,12). В пруду Бер [12] отношение хлорофилл a /клеточный объем всегда равняется 0,00215; эта величина превышает полученную нами, но ее установили в другое время и с использованием другой методики (расчет клеточных объемов на основе микроскопических измерений). Б. Р. Берлян и др. [4] нашли, определяя углерод

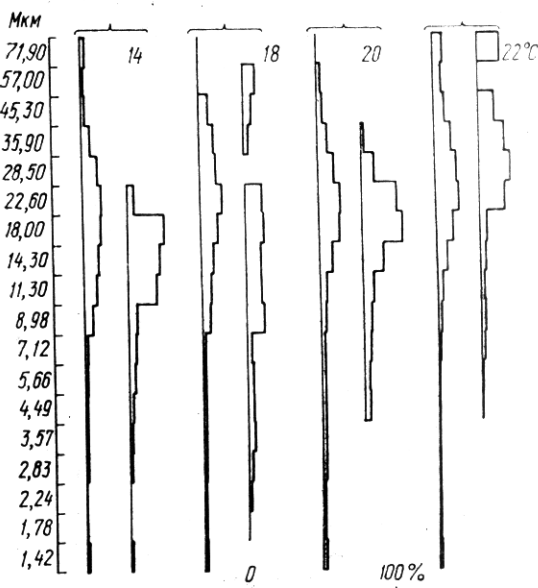


Рис. 3. Спектр пищевых частиц, используемых *Acartia tonsa* (взрослые) при различных температурах, % используемого объема по отношению к наличному (25. VI 1984 г.)

с помощью автоанализатора, а объем с помощью „Coulter Counted“, что отношение C/V равняется $0,2 \text{ мг С} \cdot 10^6 \text{ мкм}^3$ для *Chlamydomonas*, $0,12$ — для *Tetraselmis* и $0,35 \text{ мг С} \cdot 10^6 \text{ мкм}^3$ для *Heterothrix*. С учетом различий между отдельными опытами углеродный эквивалент для 10^6 мкм^3 микропланктона был принят в пределах $0,15—0,22$.

Углеродный эквивалент продукции яиц был рассчитан исходя из средней массы ($0,06 \text{ мкг С}$) для зимних яиц (диаметр 80 мкм) и $0,035 \text{ мкг С}$ для летних (диаметр 65 мкм), полученных при введении в автоанализатор CHN (Perkin Elmer 240) партий обезвоженных яиц: углерод составил 60% сухой и 40% сырой массы. Дыхательные энергозатраты переводили в углеродный эквивалент, приняв дыхательный коэффициент равным $0,8$ (питание смешанного типа).

Результаты. 1. Спектр используемых размеров пищевых частиц.

Спектр частиц природного планктона обнаруживает почти всегда два пика — один в зоне малых размеров, другой — в области объемов, эквивалентных сферам со средним диаметром $14—22 \text{ мкм}$ (рис. 2).

В различных экспериментах, проводившихся в течение года, установлено, что веслоногие могут использовать в пищу частицы всех размерных классов ($1,5—72 \text{ мкм}$ в поперечнике), но предпочитают частицы тех размеров, которые встречаются наиболее часто. Это установлено при расчете индексов элективности для каждого канала, которые сравнивались с соотношениями частиц разного размера в рационе и источнике пищи (рис. 2, 3). Показатель равен 0 , когда эти соотношения равны (отсутствие предпочтения), варьирует от 0 до 1 при наличии предпочтения и от 0 до -1 в случае отказа от захвата частиц. Этот выбор может быть выражен сильнее или слабее в зависимости от ряда факторов — обилия частиц или температуры.

Влияние общего количества частиц изучали в опыте, где природный фитопланктон предварительно концентрировали, а затем из него серийными разведениями готовили гамму концентраций, включая естественные, сохраняя исходные соотношения частиц разного размера. Оказалось, что избирательность при низких концентрациях выражена слабее и распространяется, в частности, на планктон малых размеров, при высоких концентрациях пищи веслоногие проявляют избирательность в отношении более узкого размерного спектра частиц (рис. 2).

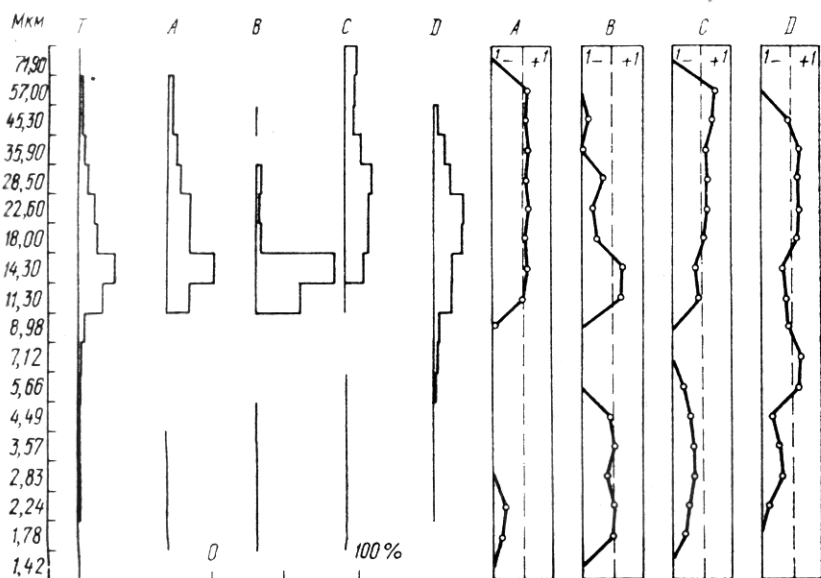


Рис. 4. Спектр пищевых частиц, присутствующих в среде (Т) и используемых взрослыми *Acartia tonsa* (А и В) и ювенильными (С и D), % используемого объема к общему наличному. Справа: соответствующие коэффициенты селективности (31. VIII 1984 г.)

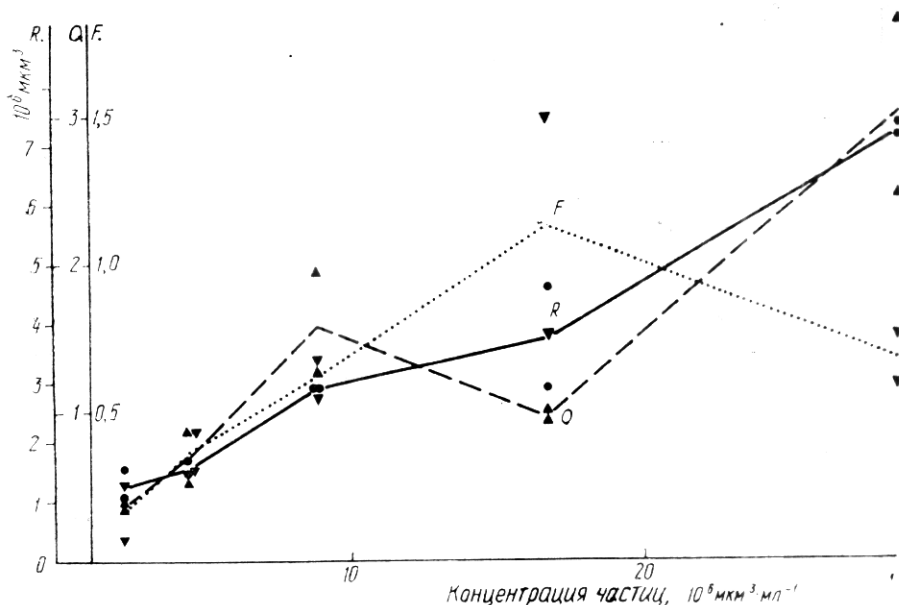


Рис. 5. Соотношение между пищевым рационом (R), числом яиц (O), числом фекальных пеллет (F) и концентрацией частиц (14.1.1984 г.).

Температура также влияет на селективность. После предварительной 24-часовой адаптации выполняли эксперименты при разных температурах, показавшие, что избирательность захвата частиц при повышении температуры смещается в сторону более крупных частиц (рис. 3).

Ювенильные стадии (науплиусы и колеподиты, 1—3) обычно используют столь же широкий спектр размеров пищевых частиц, что и взрослые особи (рис. 4). Главная особенность, наблюдаемая у молоди, заключается в отсутствии предпочтения пика со средним диаметром частиц около 14 мкм, частицы более крупных размеров могут удерживаться избирательно.

Природу частиц разного размера до сих пор систематически не изучали, за исключением частиц, соответствующих пику со средним диаметром 11—22 мкм, которому отвечает популяция *Proocentrum minimum*, всегда присутствовавшая при исследованиях и, по-видимому, составляющая в заливе важную часть биомассы фитопланктона. Пик в области малых диаметров (1,5—3 мкм), вероятно, соответствует мелким зеленым водорослям и скоплениям бактерий.

2. Суточное потребление пищи. Объем потребленной пищи прямо зависит от обилия частиц в среде вплоть до очень высоких concentra-

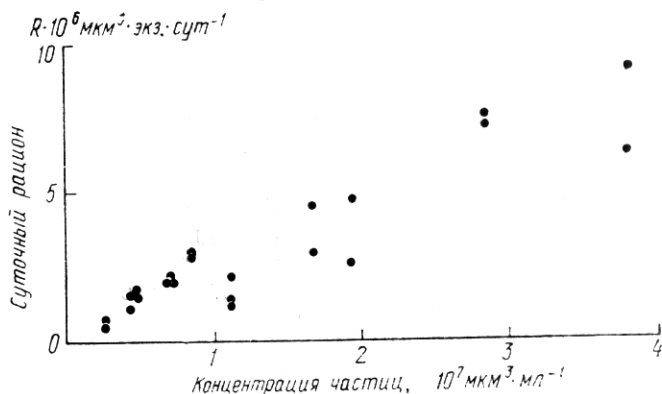


Рис. 6. Соотношение между суточным рационом (R) питания *Acartia tonsa* (взрослые) и концентрацией частиц в среде в разные периоды года (экспериментальные температуры ниже 13 °C)

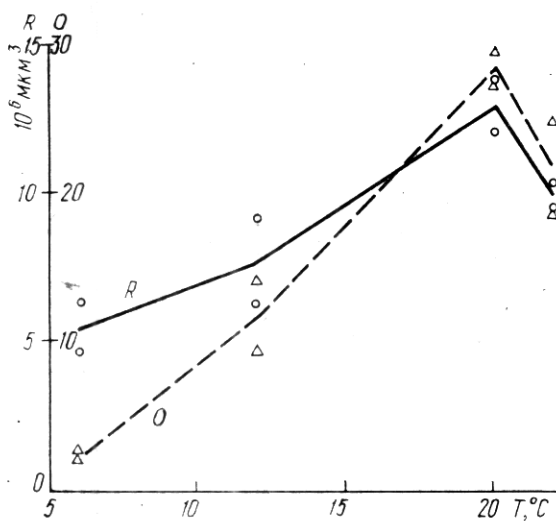


Рис. 7. Соотношение между суточным рационом (R) питания, суточным количеством отложенных яиц (O) *Acartia tonsa* (взрослые) и температурой (8. V 1984 г.)

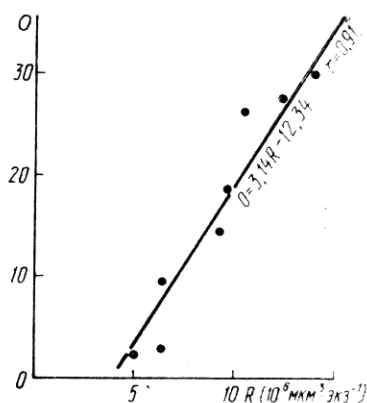


Рис. 8. Корреляция между продукцией яиц (O) и суточным рационом (R) питания *Acartia tonsa* (самки) (8. V 1984 г.)

ций фитопланктона. Этот результат установлен экспериментально для популяции, питающейся более или менее плотной суспензией микропланктона одного и того же качественного состава (рис. 5), и представляется одинаковым, когда анализируются данные, полученные в различные сезоны для аналогичных интервалов температуры, например ниже 17°C (рис. 6). Судя по этим данным, по-видимому, нет отчетливой тенденции к формированию плато на кривой, отражающей захват частиц, до концентраций порядка $30 \cdot 10^6 \text{ мкм}^3 \cdot \text{мл}^{-1}$ (т. е. в среднем около $4,5 \text{ мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$).

Температура активизирует питание и другие физиологические функции. В эксперименте в каждый сезон кривая потребления пищи поднимается до максимума для определенного температурного интервала, за пределами которого питание становится менее активным (рис. 7).

3. Судьба захваченной пищи. Часть вещества микропланктона, не поддающаяся ассимиляции, выделяется в виде фекалий. Обычно наблюдается прямая пропорциональность между количеством захваченной пищи и числом извергнутых фекалий. Однако уравнения регрессии различаются в зависимости от сезона года, что свидетельствует о независимости эффективности ассимиляции от количества захватываемой взвеси и зависимости от качества пищи: обе особенно сильно варьируют от опыта к опыту в связи с содержанием неорганического вещества или качеством органического субстрата.

Таблица 1. Влияние температуры и условий питания на дыхание *Acartia tonsa* (взрослые особи)

Температура, $^{\circ}\text{C}$	Концентрация частиц, $10^6 \text{ мкм}^3 \times \text{мл}^{-1}$	Дыхание, $\text{мкл O}_2 \times \text{экз.}^{-1} \times \text{ч}^{-1}$
10	—	0,0087
10	—	0,0076
10	2,53	0,0155
10	2,53	0,0124
14	10,90	0,0691
18	—	0,0971
18	11,40	0,1207
20	—	0,0770
20	7,90	0,1279
22	—	0,1688
22	11,80	0,2604

Энергия, полученная в процессе ассимиляции, обеспечивает метаболические потребности, а также рост и воспроизведение. У сытых особей дыхание в среднем на 60% выше по сравнению с голодными (табл. 1). С другой стороны, оно прямо зависит от температуры в пределах изучаемого интервала ($10\text{--}22^{\circ}\text{C}$) при Q_{10} от 2 до 3 в разных опытах.

В данной работе образование органического вещества исследовали только у взрослых особей. Оно заключалось главным

образом в формировании половых продуктов и оценивалось у самок на уровне закладки яиц. Число отложенных за день яиц прямо пропорционально количеству поглощенной пищи (рис. 8), а последнее зависит от обилия корма и температуры среды. В данных экспериментах установлено, что кривые, отражающие питание и формирование яиц, зависящие от этих параметров, претерпевают сходную эволюцию (рис. 5, 7). Соотношения между питанием и отложением яиц, выраженные графиками уравнений регрессии, варьируют в экспериментах, выполненных в разные сезоны, по-видимому, вследствие различий температуры, количества и качества пищи, возраста или размеров самок.

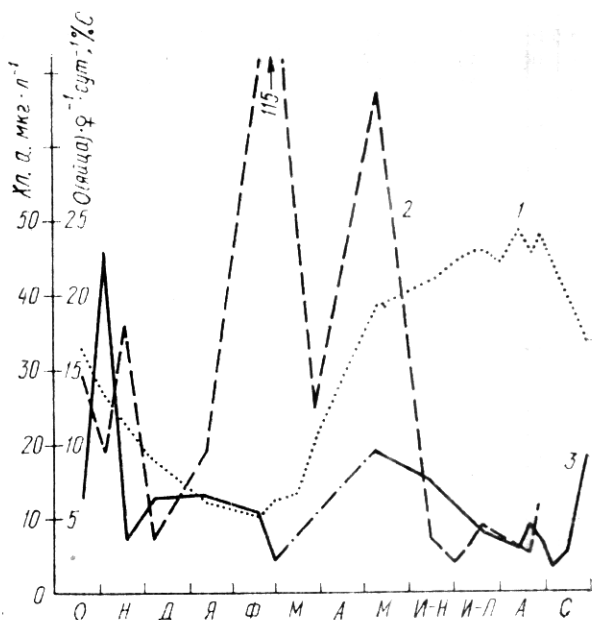


Рис. 9. Годовой ход температуры, содержания хлорофилла а и числа яиц в расчете на самку *Acartia tonsa* в пруду Бер (октябрь 1983 г. — сентябрь 1984 г.)

В течение года суточное количество откладываемых яиц в расчете на одну самку, определенное *in situ*, колеблется от 1,5 до 46, в среднем около 10 (рис. 9). Эти сезонные изменения отражают совместное влияние количественных колебаний корма (хлорофилл а) и температуры. Откладка яиц бывает значительной только тогда, когда она соответствует периоду высокой концентрации пищи в среде, низкой в период, когда температура невысокая. Из наблюдений за размножением при 15 °C в условиях обильного питания следует, что самка на протяжении взрослой жизни (28 дней) откладывает в среднем 170 яиц, т. е. примерно 6 яиц в день.

4. Энергетический баланс у взрослых самок. Основываясь на расчетном количестве поглощенной пищи, в некоторых экспериментах одновременно определяли показатели дыхания и формирования яиц, что позволило оценить эффективность чистой продукции (K_2) (частное от деления показателя отложенных яиц на показатель дыхания + показатель отложенных яиц) и теоретический уровень ассимиляции (А) (показатель дыхания + показатель отложенных яиц, деленные на показатель поглощения пищи) (табл. 2).

В зимний период, соответствующий довольно низким концентрациям частиц, пищевой рацион явно или относительно недостаточен для удовлетворения пищевых и репродуктивных потребностей. Показатель K_2 повышен, но, по-видимому, отражает лишь мгновенное состояние процесса репродукции, так как дефицит доступной энергии не допускает дальнейшего развития, поскольку резервы животного истощены. Летом, напротив, поглощенный корм позволяет обеспечить эти потребности при уровне ассимиляции от 53 до 99%. Показатель K_2 , рассчитанный для этого сезона, возрастает в интервале 12—20 °C, но при последующем повышении температуры уменьшается вследствие относительного снижения скорости отложения яиц по отношению к скорости дыхания.

Обсуждение. Избирательность, проявляемая взрослыми особями *Acartia* в отношении частиц, размеры которых соответствуют пику биомассы, согласуется с ранее выполненными наблюдениями других авторов, проведенными на веслоногих (в частности, С. Пуле [19] и С. Рич-

Таблица 2. Энергетический баланс, выраженный в углеродных эквивалентах, чистая эффективность роста (K_2) и теоретическая интенсивность ассимиляции (А) в зависимости от различий температуры и обилия частиц, установленные на *Acartia tonsa*

Температура, °С	Концентрация частиц, $10^6 \text{ мкм}^3 \times \text{мл}^{-1}$	Питание	Дыхание, $\text{мкг С} \cdot \text{день}^{-1} \times \text{экз}^{-1}$	Отложение яиц	K_2	А, %
Зима						
10	2,5	0,10—0,15	0,15	0,44	0,74	—
10	5,9	0,20—0,29	0,15	0,16	0,61	100
Лето						
12	38,1	1,16—1,74	0,52	0,41	0,44	53—80
20	38,1	1,95—2,90	0,88	1,02	0,53	65—96
25	19,4	0,71—1,07	0,54	0,17	0,24	66—99

ман и др. [21]). Следовательно, захват пищевых частиц у этого веслоногого нельзя объяснить процессом пассивной фильтрации, он предполагает наличие, по-видимому, сложного механизма, в работе которого может принимать участие явление химического узнавания (вкусовая чувствительность с отбрасыванием нежелательных частиц), как полагают С. Пуле и П. Марсо [20]. На поведенческий характер этого отбора указывает его изменчивость, наблюдающаяся при обильном питании (сужение спектра используемых частиц с повышением избирательности на уровне пика) или при возрастании температуры (повышение сродства к частицам более крупного размера). Ювенильные особи способны захватывать частицы в столь же широком диапазоне размеров, что и половозрелые индивиды, как показали С. Уве и С. Касахара [25] на веслоногих *Pseudocalanus marinus*.

Эти наблюдения, по нашему мнению, не обязательно применимы к личиночным стадиям, не отделяемым в наших экспериментах от копе-подитных и составляющих в пробах довольно незначительную часть биомассы. Несмотря на широкие возможности захвата пищевых частиц, ювенильные особи не демонстрируют явного предпочтения частицам зоны пика в отличие от взрослых, проявляя его главным образом в отношении более крупных и менее многочисленных частиц. Это может быть результатом их неспособности захватывать подвижные клетки зеленых водорослей в период наиболее выраженной продуктивности на уровне пика, тогда как более крупные клетки могут соответствовать стареющим, менее активным формам или другим водорослям, подвижность которых не так велика. Эти изменения трофического поведения взрослых и ювенильных особей направлены на оптимизацию процесса получения энергии, когда более обильное питание удастся обеспечивать с меньшими усилиями для поиска корма [19].

Суточное потребление пищи может по углероду достигать 100—150% массы особи летнего поколения. Этот показатель намного выше, чем величины, определенные для веслоногих в более строгих морских условиях [7, 18], но нормальные для видов, обитающих в евтрофных береговых зонах и эстуариях [2, 8]. Так, *Eurytemora affinis* может захватывать в течение дня количество пищи, превышающее ее собственную массу до 600 раз при определенных видах корма, таких, как реснитчатые [3]. Влияние температуры на увеличение интенсивности питания с наличием максимума в определенном температурном диапазоне описывали на веслоногих многие авторы [1, 6, 8]. Температура, при которой наблюдается этот максимум, вероятно, соответствует зоне температурного оптимума вида, не исключено, что она подвержена сезонным колебаниям, но мы не располагали достаточным количеством данных, чтобы проверить это предположение в изучаемом биотопе, для которого в течение года характерны большие перепады температуры.

Хотя интенсивность ассимиляции при избылии пищи в естественной среде часто оказывается довольно низкой, виды в евтрофных условиях накапливают значительные запасы энергии, которые затем тратятся при возрастании дыхательных энерготрат и прироста. Увеличение интенсивности дыхания при обильном питании по сравнению с состоянием голодания наблюдалось у многих видов веслоногих [6, 8, 9], но, по-видимому, оно особенно выражено у *Acartia tonsa*, судя по нашим результатам. Пропорциональность между процессами формирования яиц и поглощения корма, видимо, является характерным феноменом *Acartiidae* [22, 25]. Однако в экспериментальных условиях уровень ежедневной яйцекладки незначителен: его средняя величина (10 яиц в день) — того же порядка, что и полученная в Марсельском заливе, в значительно более бедных условиях питания [26], а его максимум (46 яиц) ниже величины, определенной для того же вида в культуре (около 60 яиц) [17]. Зато это сравнительно крупные яйца, достигающие размеров яиц *Temora stylifera* при массе примерно в 4 раза выше. Ежедневная продуктивность летом имеет порядок $0,35 \text{ мкг С} \cdot \text{экз.}^{-1}$, т. е. в среднем составляет 10% массы углерода в организме самки. Наблюдавшийся максимум достигал 50%, т. е. был ниже уровня, отмечавшегося С. Уве [25] у *A. clausi* (70%).

Зимние опыты показали, что питание при низкой температуре в период относительной бедности фитопланктона недостаточно для сбалансированности метаболизма и наблюдавшегося формирования яиц. Так как резервы организма могут обеспечить эту продуктивность в течение лишь короткого времени, приходится предположить, что в естественных условиях вид пополняет свой рацион за счет пищи животного происхождения. Хищную природу *A. tonsa*, проявляющуюся при наличии доступной добычи, отмечали различные авторы [1, 6, 14]. Мы обнаружили, что суточное количество яиц оказывалось более значительным, когда кладку изолировали от самок с помощью шелкового сита в нижней части кристаллизатора, чем предотвращали возможное заглатывание яиц взрослыми особями.

В природных условиях, вероятно, характер питания *Acartia tonsa* более разнообразен, чем в эксперименте, где им предлагали только микропланктон с величиной частиц менее 80 мкм. Жертвы, размер которых превышает этот размер (науплиусы, личинки многощетинковых червей, коловратки), могут быть объектом активной охоты, чем объясняется большое численное превалирование *Acartia*, наблюдающееся в течение года.

В дальнейших исследованиях мы предполагаем получить новые конкретные данные по этой проблеме, проводя опыты с различными потенциальными источниками питания, присутствующими в пелагиали.

1. Anraku M. Influence of the Cape Cod Canal on the hydrography and on the copepods in Buzzards Bay and Cape Cod Bay, Massachusetts II. Respiration and feeding // Limnol. Oceanogr. — 1964. — 8. — P. 116—126.
2. Barthel K. G. Food uptake and growth efficiency of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) // Mar. Biol. — 1983. — 74. — P. 269—274.
3. Berk S. G., Brownlee D. C., Heinle D. R., Kling H. J., Colwell R. R. Ciliates as a food source of marine planktonic copepods // Microb. Ecol. — 1978. — 4. — P. 27—40.
4. Berland B. R., Bonin D. J., Laborde P. L., Maestrini S. V. Variations de quelques facteurs estimatifs de la biomasse, et en particulier de l'ATP, chez plusieurs algues marines planctoniques // Mar. Biol. — 1972. — 13. — P. 338—345.
5. Chervin M. B. Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal copepods // Ibid. — 1978. — 49. — P. 265—275.
6. Conover R. J. Oceanography of Long Island Sound, 1952—54 VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa* // Bull. Bingh. Oceanogr. Coll. — 1956. — 15. — P. 156—233.
7. Conover R. J. Transformation of organic matter // Marine Ecology. New York: Wiley., 1978. — Vol. 4 / Ed. by O. Kinne. — P. 221—499.
8. Deason E. E. Grazing of *Acartia hudsoni* (*A. clausi*) on *Skeletonema costatum* in Narragansett Bay (U. S. A.). Influence of food concentration and temperature // Mar. Biol. — 1980. — 60. — P. 101—113.

9. Gaudy R. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions // Ibid. — 1974. — 25. — P. 125—131.
10. Gaudy R., Minas M. D. Première signalisation en Méditerranée du copepode pélagique *Acartia tonsa* // Rapp. Proc. verb. Comm. int. explor. sci. Médit. (sous presse).
11. Holm-Hansen O. Chlorophyll *a* determination. Improvement in methodology. — Oikos 30: 438—447 (1978).
12. Kim K. T. Le phytoplancton de l'Étang de Berre: composition spécifique, biomasse et production; relation avec les facteurs hydrologiques, les cours d'eau afférents et le milieu marin voisin (Méditerranée nord-occidentale) // These Doct. es Sciences, Univ. Aix-Marseille II, 243 pp. (1981).
13. Loeillet Ch. Étude statistique des distributions de taille des particules en suspension dans deux zones soumises à l'influence rhodanienne (Darse 1 de Fos, Golfe du Lion) // These Doct. 3-ème cycle. Univ. Aix-Marseille II (1984).
14. Lonsdale D. J., Heinle D. R., Siegfried C. Carnivorous feeding behavior of the adult calanoid copepod *Acartia tonsa* // Dana. J. exp. mar. Biol. Ecol. — 1979. — 36. — P. 235—248.
15. Minas M. Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'étang de Berre. Dynamique et bilans; rapports avec le régime hydrologique // These Doct. es Sci. Univ. Aix-Marseille II. — 1973. — 339 p.
16. Nival P., Nival S. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodit stages): effects on grazing // Limnol. Oceanogr. — 1976. — 21. — P. 24—38.
17. Parrish K. K., Wilson D. F. Fecundity studies on *Acartia tonsa* (copepoda: calanoida) in standardized culture // Mar. Biol. — 1978. — 46. — P. 65—81.
18. Petipa T. S., Pavlova E. V., Mironov G. The food web structure, utilization and transport of energy by trophic levels in the plankton communities // Marine Food chains / Ed. by J. H. Steele. — Edinburgh: Oliver & Boyd, 1970. — P. 142—167.
19. Poulet S. A. Seasonal grazing of *Pseudocalanus minutus* on particles // Mar. Biol. — 1974. — 25. — P. 109—123.
20. Poulet S. A., Marsot P. Chemosensory grazing by marine Calanoid Copepods (Arthropoda: Crustacea) // Science. — 1978. — N 200 (4348). — P. 1403—1405.
21. Richman S., Heinle D. R., Huff R. Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay // Mar. Biol. — 1977. — 42. — P. 69—84.
22. Sekiguchi H., McLaren I. A., Corkett C. J. Relationship between growth rate and egg production in the copepod *Acartia clausi hudsonica* // Ibid. — 1980. — 58. — P. 133—138.
23. Smayda T. J. A quantitative analysis of the phytoplankton of the gulf of Panama 2. On the relationship between C^{14} assimilation and the diatom standing crop // Bull. interamer. Tuna Comm. — 1965. — 9. — P. 465—531.
24. Uve S. I. Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov: a simple empirical model of daily egg production // J. exp. mar. Biol. Ecol. — 1981. — 50. — P. 255—271.
25. Uve S. I., Kasahara S. Grazing on various developmental stages of *Pseudocalanus marinus* (Copepoda: Calanoida) on naturally occurring particles // Bull. Plankton Soc. Japan 30. — 1983. — P. 147—158.
26. Valentin J. La ponte des oeufs chez les copepodes du Golfe de Marseille: cycle annuel et étude expérimentale // Tethys. — 1972. — 4. — P. 349—390.
27. Yentsch C. S., Menzel O. W. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence // Deep-Sea Res. — 1963. — 10. — P. 221—231.

Океанологический центр, Франция, Марсель
 Центр океанографических исследований,
 Абиджан, Берег Слоновой Кости

Получено 10.02.88

R. GAUDY, M. PAGANO

NUTRITION OF COPEPODS UNDER CONDITIONS OF THE MEDITERRANEAN LAGOON AS A FUNCTION CONCENTRATION OF FOOD PARTICLES AND TEMPERATURE

Summary

Zooplankton of the eutrophic saltish lagoon (the gulf of Ber) near Marsel has been studied for a year. Predominance of pelagic copepod *Acartia tonsa* is typical of it. Consumption of natural particles from water by this species has been investigated. Adult individuals are able to consume particles of different sizes but they reveal selectivity to particles whose size corresponds to the highest concentration peak (14 μ m). Temperature and concentration of particles apparently affect the selective behaviour of copepods. Individuals of juvenile stages can also capture particles of different size but manifest no such selectivity to particles of the „peak“ size.

Diurnal food ration is higher than in copepods from the open sea, it depends on the concentration of particles and does not achieve saturation within the observed range.

besides it as depends on the temperature until it reaches the critical level. Energy budget during summer proved to be well balanced but in winter the energy input was lower than it was necessary for respiration and formation of eggs. It is supposed that the predatory way of nutrition in nature can serve as an additive source of energy in *Acartia*.

УДК 574.55(26)

Х. Ж. МИНАС, М. МИНАС, Т. Т. ПАККАРД

О НОВОМ МЕТОДЕ АНАЛИЗА И ОЦЕНКИ ПЕЛАГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ТРОПИЧЕСКИХ АПВЕЛЛИНГОВ

Фронтальные зоны апвеллинга — места встречи вод, богатых питательными солями, — в олиготрофных водах открытого моря образуют двухкомпонентную систему химически хорошо различимых вод. Подробный анализ диаграмм позволяет определить потребленную часть питательных солей ($-\Delta SN$) и количество фотосинтетически образованного кислорода ($+\Delta O_2$). На диаграммах эти изменчивые параметры ассоциированы с соленостью. При анализе диаграммы $T-S$ по тому же принципу можно установить прирост тепла, которым сопровождается движение вод апвеллинга в сторону открытого моря, и вычислить с достаточной точностью продолжительность пребывания вод в евфотическом слое. Знание промежутка времени Δt , связанного с $-\Delta SN$, позволяет выражать продуктивность через углерод ($\Delta C/\Delta t$) при использовании классического соотношения элементов в планктоне. Кроме того, знание продолжительности пребывания фитопланктона в освещаемом слое дает возможность определить показатель кинетики нарастания уровня автотрофности (хлорофилл).

Применение этого метода позволило показать, что в пределах данной зоны апвеллинга можно различать области быстрого роста автотрофов (БРА) и области медленного роста автотрофов (МРА). Регуляторным фактором скорее всего есть давление со стороны растительной обитателей. Если такое влияние проявляется в воде, формирующей апвеллинг, очень рано, может произойти угнетение развития фитопланктона, особенно в экваториальных апвеллингах. Замедленное использование питательных веществ приводит к важным геохимическим последствиям: угнетению фотосинтеза, вследствие чего в поверхностные воды проникает атмосферный кислород, а CO_2 уходит в атмосферу.

Наша новая методика позволяет определять «чистую» продуктивность сообществ, которая почти идентична «новой» продуктивности — реальному критерию продуктивности океана.

Интегрируя общее потребление питательных веществ вдоль всей рассматриваемой прибрежной системы, можно получить более точные значения средней продуктивности, чем путем прямого измерения ассимилирующей активности (метод определения ^{14}C и другие методы с инкубированием), особенно в режиме МРА, при котором прямые измерения путем инкубации, сопровождающиеся удалением хищников, дают завышенную продуктивность по углероду против действительного значения. Низкая продуктивность в расчете на единицу поверхности в режиме МРА компенсируется возрастанием размеров продуктивной зоны. Общая продуктивность апвеллинга зависит от общей интенсивности движения питательных веществ к евфотическому слою. Очевидно, что изобилие питательных веществ, свойственное водам апвеллинга, является важным фактором. Этим объясняется более высокая продуктивность апвеллингов Тихого океана по сравнению с таковой Атлантического, а в последнем — большее обилие питательных веществ в ЦВЮА (центральные воды Южной Атлантики) по отношению к ЦВСА (центральные воды Северной Атлантики), что выражается в соответствующем уровне плодородности их апвеллингов.

Океанологический центр, Марсель, Франция

Получено 10.02.88