

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ

1871



ИНБЮМ

15
—
1983

**ПАРАМЕТРЫ РОСТА И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ
CYSTOSEIRA CRINITA (DESF.) BORY
В УСЛОВИЯХ ПРИРОДНОГО ГРАДИЕНТА
ПОДВИЖНОСТИ ВОДЫ**

Важнейшей характеристикой популяции морских макрофитов, как и любой другой популяции, служит ее рост — интегральный показатель ее общего состояния, являющийся результатом разности «входа» и «выхода» ее внешнего обмена. Известно, что рост лучше всего изучать на сериях отдельных растений, отмечая изменения во времени их биомассы или размера. Однако далеко не всегда полученные результаты удается экстраполировать в масштабы природных условий. В этой связи не менее интересно и важно оценивать рост природных популяций макрофитов, который подвержен влиянию градиентов характерных внешних переменных. Знания о параметрах популяционного роста *in situ* позволяют не только выявить закономерности отклика популяции макрофита на градиенты факторов среды, но и оценить ее продукционные способности, выработать оптимальную стратегию ее эксплуатации.

Влияние среды на популяционные параметры оценивалось по действию градиента движения воды — мало изученного, но очень важного фактора, приобретающего особое значение в мелководной прибрежной части, где он наиболее изменчив. Большинство авторов, рассматривающих этот фактор относительно макрофитов, касались его влияния на физиологические функции организма водоросли [6]. Положительная корреляция подвижности воды с такими параметрами, как биомасса и скорость роста талломов, отмечена в работах [3, 5]. При явно обозначившейся экологической значимости подвижности воды в литературе встречаются лишь некоторые элементы популяционных оценок влияния данной переменной.

Все вышеизложенное позволяет сформулировать цель настоящей работы: изучение важнейших ростовых и структурных параметров популяции одного из доминирующих черноморских макрофитов — *Cystoseira crinita* — в условиях градиента подвижности воды.

Район исследований и методы. Работы проводились в районе м. Тарханкут на участке протяженностью около 1,5 км в июне 1979 г. Для исследований выбирались места, различные по донному рельефу и глубине, которая варьировала от 0,2 до 10 м. Будучи сложным интегральным фактором, глубина объединяет ряд внешних переменных, из которых в условиях прибрежного экотопа, можно выделить две: освещенность и подвижность воды. Сопоставляя литературные данные [5, 7, 8], приходим к выводу, что при хорошей прозрачности воды фотосинтез и рост многих видов бурых водорослей не лимитируются светом в весенне-летнее время вплоть до глубины около 10 м. Данные по интенсивности фотосинтеза близкородственного вида *C. barbata*, полученные К. М. Хайловым в районе проведения работ, показали, что данная функция практически не изменяется при изменении глубины от 1 до 8 м (рис. 1). Учитывая эти данные, а также высокую прозрачность воды в районе исследований, и то, что глубина большей части станций не превышала 7 м (были выбраны только две станции с глубинами 8 и 10 м), мы предположили, что освещенность на большей части выбранного экотопа не лимитировала роста водоросли. В этих условиях в качестве основной внешней переменной могла рассматриваться подвижность воды.

Для исследований были выбраны 22 станции в широком диапазоне подвижности воды, которая определялась по скорости растворения гипсовых шаров [9] с модификацией, предложенной С. А. Ковардако-

вым. На каждой станции было произведено по 5 измерений внешней переменной: два с экспозицией шара по 8 ч и три — по 24 ч. Подвижность воды выражали в единицах КТВ (контакт тела с водой), $\text{г CaSO}_4 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{см}^{-2}$. Разность между начальной и конечной массами шара относили ко времени экспозиции шара в воде и определяли величину КТВ, используя калибровочный график. Выражение подвижности воды в единицах КТВ было продублировано стремлением сохранить картину физического моделирования растворением гипсового шара элементов обмена макрофита со средой. Перевод КТВ в единицы линейной скорости, предлагаемый Б. Дж. Мусом, мог во многом ее сгладить. Кроме того, как было показано В. Н. Вилером [10], пограничный с поверхностью макрофита слой воды турбуляризируется уже при скорости потока $1 \text{ см} \cdot \text{с}^{-1}$. Заведомо более высокие скорости потока и его разнонаправленность в нашем случае делали нецелесообразным перевод значений КТВ в единицы линейного, ламинарного потока.

На каждой станции в месте измерения КТВ с площадки $50 \times 50 \text{ см}$ срезали все талломы цистозир. Их разделяли на размерные группы в зависимости от длины ствола с шагом 5 см. Возраст определяли по формуле, предложенной В. П. Парчевским [4]: $T = -0,138 + 0,382 \times 10^{-1} L_0 - 0,547 \cdot 10^{-5} L_0^2$, где L_0 — длина ствола, см; T — возраст, годы.

В каждой размерно-возрастной группе определяли биомассу (W_T , $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$), численность (N_T , $\text{экз} \cdot \text{м}^{-2}$), скорость $\frac{dW}{dT}$ $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) и интенсивность (μ^*_{w} , год^{-1}) роста, а также поверхность ($S_{\Sigma\text{AB}}$, $\text{см}^2 \cdot \text{м}^{-2}$) и биомассу ($W_{\Sigma\text{AB}}$, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$) основных и адвентивных ветвей возрастных групп. Для нахождения $\frac{dW}{dT}$ использовали формулу, предложенную М. Б. Ивановой и А. А. Умновым [2]: $P(t_1, t_2) = (B_2 - B_1) + B_e$, где $P(t_1, t_2)$ — продукция популяции за время $t_2 - t_1$; $B_{1,2}$ — биомасса двух соседних возрастных групп; B_e — биомасса элиминированных особей.

После преобразований формула имеет вид

$$\frac{dW}{dT} = \frac{\bar{N}_{1,2}(\bar{W}_2 - \bar{W}_1)}{T_2 - T_1},$$

где $\bar{N}_{1,2}$ — средняя плотность двух соседних возрастных групп; $\bar{W}_{1,2}$ — средняя масса таллома каждой из этих групп; T — возраст групп. При этом под термином «рост» подразумевалось изменение реально сохраняющейся биомассы. Прижизненный опад ветвей не учитывался. Величину μ^*_{w} для двух соседних возрастных групп находили делением $\frac{dW}{dT}$, найденную для этих групп, на их среднюю биомассу. Измерения поверхности и сырой биомассы ветвей проводились на талломах выборки. При определении $S_{\Sigma\text{AB}}$ использовали метод К. М. Хайлова и В. П. Парчевского, основанный на описании элементов ветвей — осей различных порядков, как усеченных конусов. Результаты измерений N_T , W_T , $S_{\Sigma\text{AB}}$, $W_{\Sigma\text{AB}}$ были любезно предоставлены автору сотрудниками лаборатории экологического метаболизма ИнБЮМА.

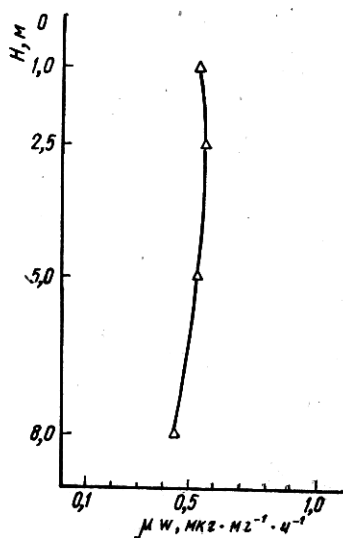


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза *Cystoseira barbata* на различной глубине.

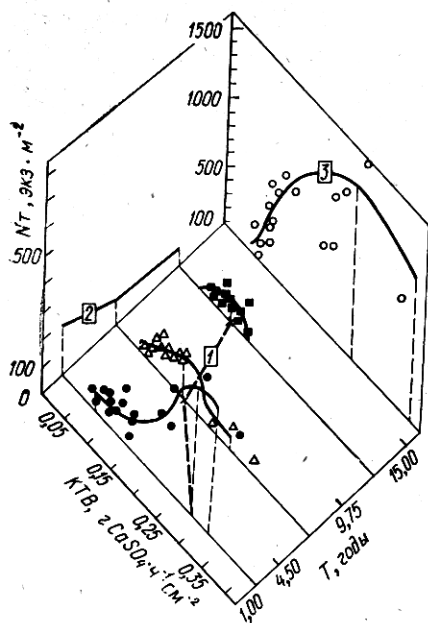


Рис. 2. Отклик плотности популяции *C. crinita* на градиент подвижности воды:

1 — линия сдвига максимумов плотности возрастных групп; 2 — изменение плотности в онтогенезе (по средним значениям); 3 — изменение плотности популяции в целом по градиенту КТВ (суммирование возрастных групп).

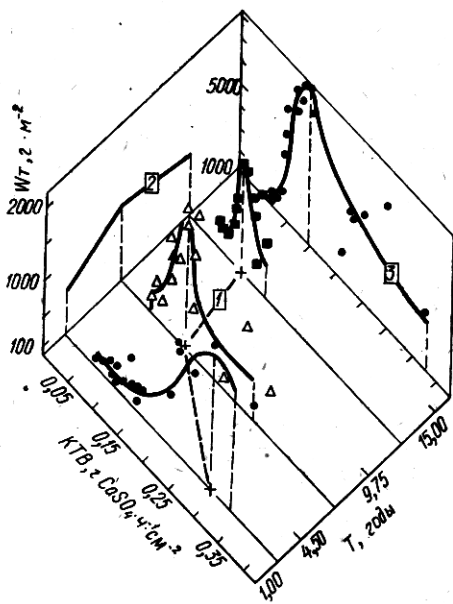


Рис. 3. Отклик биомассы популяции *C. crinita* на внешнюю переменную:

1 — линия сдвига максимумов биомассы возрастных групп; 2 — изменение биомассы в онтогенезе (по средним значениям); 3 — отклик биомассы популяции на внешнюю переменную (суммирование возрастных групп).

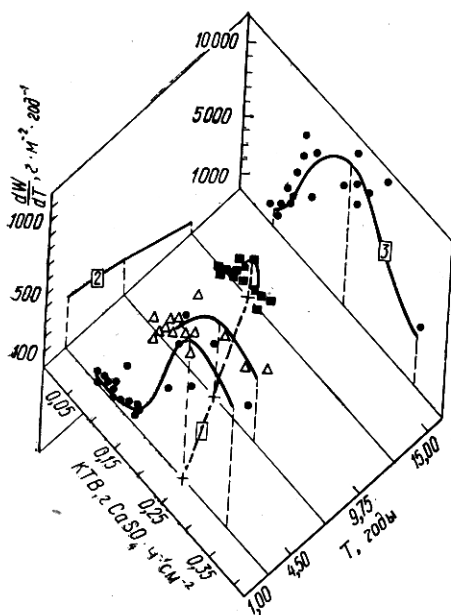


Рис. 4. Отклик скорости роста популяции *C. crinita* на подвижность воды:

1 — линия сдвига максимумов скорости роста возрастных групп; 2 — изменение скорости роста в онтогенезе (по средним значениям); 3 — отклик скорости роста популяции на подвижность воды (суммирование возрастных групп).

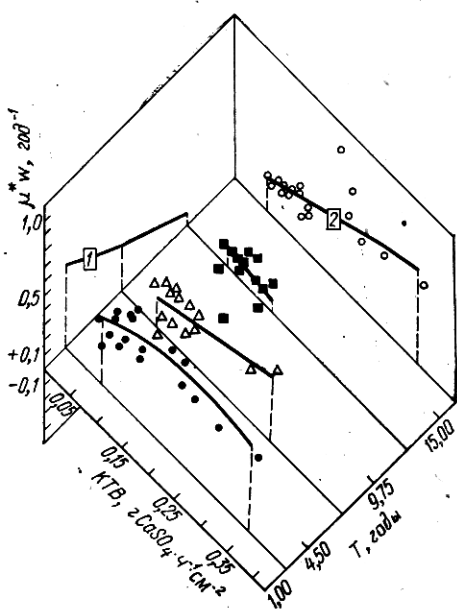


Рис. 5. Интенсивность роста популяции *C. crinita* по градиенту КТВ:

1 — изменение интенсивности роста в онтогенезе (по средним значениям); 2 — отклик интенсивности роста в онтогенезе (по средним значениям).

Результаты исследования и их обсуждение. Влияние подвижности воды на популяцию цистозиры сказывается прежде всего на ее возрастной структуре (рис. 2). Наблюдается хорошо выраженный максимум плотности популяции как у всех возрастных групп отдельно, так и у популяции в целом. Из рис. 2, 1 следует, что в ряду возрастов наблюдается перемещение максимумов N_T из области высокой подвижности воды ($0,30 \text{ г CaSO}_4 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{см}^{-2}$) у молодых талломов (1,0—4,5 года), в зону умеренных значений КТВ ($0,15—0,10 \text{ г CaSO}_4 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{см}^{-2}$). При этом можно отметить значительное сужение диапазона отклика. В целом по популяции максимум плотности лежит в зоне высокой подвижности воды ($0,25 \text{ г CaSO}_4 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{см}^{-2}$), что видно из рис. 2, 3.

Отклик на внешнюю переменную хорошо проявился у всех возрастов и по другому структурному параметру — биомассе возрастных групп (рис. 3). Как и в случае плотности популяции, в ряду возрастов происходит перемещение оптимальных значений КТВ, способствующих созданию максимальной биомассы, из области высокой подвижности воды — в умеренную (рис. 3, 1) с одновременным сужением диапазона отклика. Если численность возрастных групп с увеличением T снижается (рис. 2, 2), то их биомасса при этом изменяется через максимум, приходящийся на возрасты от 4,5 до 9,75 года (рис. 3, 2). Для всей популяции (рис. 3, 3) максимум биомассы приурочен к зоне с умеренной подвижностью воды ($0,15 \text{ г CaSO}_4 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{см}^{-2}$).

Отклик на подвижность воды популяции по скорости роста (рис. 4) во многом напоминает таковой по численности (рис. 2). Это сходство проявляется в смещении максимальных значений $\frac{dW}{dT}$ в ряду возрастов из области высоких — в зону умеренных КТВ и в сужении диапазона отклика, а также в снижении значений $\frac{dW}{dT}$ в ряду возрастов и приуроченности максимума скорости роста для всей популяции к зоне с высокой подвижностью воды.

Действие подвижности воды на интенсивность роста и удельную поверхность ветвей (рис. 5 и 6) не приводит к отклику с одновосходящей кривой. μ^*_w у молодых и средних возрастов, а также для всей популяции возрастает с увеличением КТВ (рис. 5, 2). $\frac{S_{\text{ЕАВ}}}{W_{\text{ЕАВ}}}$ при этом снижается (рис. 6, 2). В ряду возрастных групп отмечены снижение μ^*_w и очень незначительное уменьшение $\frac{S_{\text{ЕАВ}}}{W_{\text{ЕАВ}}}$ (рис. 5 и 6, 1).

Сходство откликов $\frac{dW}{dT}$, N_T и W_T на подвижность воды скорее всего свидетельствует о том, что ее влияние на скорость роста популяции макрофита осуществляется в основном путем изменения параметров ее структуры по градиенту переменной и, особенно, за счет изменения численности различных возрастных групп. Это заключение подтверждается данными К. М. Хайлова (рис. 7) по скорости роста таллома в онтогенезе (среднее по возрастной группе) при различных гидродинамических условиях, полученными на этом же материале. Легко заметить, что в онтогенезе увеличением скорости роста отличаются лишь молодые талломы (1—6 лет) в условиях высокой подвижности воды ($0,33 \text{ г CaSO}_4 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{см}^{-2}$), тогда как различие между другими кривыми (рис. 7, 2—4) невелико. Это подтверждает небольшое (за исключением молодых талломов) влияние КТВ на цистозиру на уровне организма.

Различие в отклике у разных возрастных групп по параметрам $\frac{dW}{dT}$, N_T и W_T на внешнюю переменную указывает на процветание молодых возрастов в прибойной зоне, где подвижность воды максимальна, в то время как зрелые и старые талломы находят наиболее благоприятные по данным параметрам условия в зоне умеренных значений

КТВ. Подобная ситуация вероятно, имеет определенный биологический смысл в приспособлении популяции к широкому диапазону условий прибрежного экотопа. В свою очередь, неодинаковость реакции различных возрастов на градиент подвижности воды определяет расхождение максимумов данных параметров в масштабе всей популяции по шкале

КТВ. Так, если наибольшие по популяции значения N_T и $\frac{dW}{dT}$ образованные в основном за счет молодых возрастов, находятся в прибойной

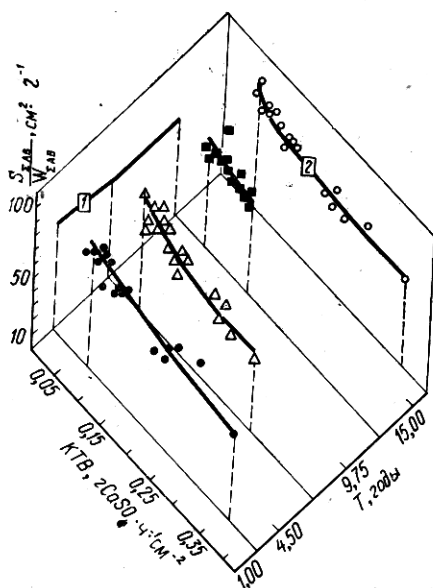


Рис. 6. Отклик удельной поверхности ветвей популяции *S. stipita* на внешнюю переменную (КТВ):

1 — изменение $\frac{S_{AB}}{W_{AB}}$ в онтогенезе (по средним значениям); 2 — отклик $\frac{S_{AB}}{W_{AB}}$ популяции на внешнюю переменную (по средним значениям).

из отклика μ^*_{ω} (см. рис. 5, 1), можно ожидать в наибольшем количестве в зоне «бурных» условий, т. е. там, где происходит наиболее тесное сближение границ «вода—воздух» и «вода—дно», ведущее к активизации всех обменных процессов как в экотопе, так и на границе «организм—среда» [1]. Этим условиям отвечает прибойная зона с высокой подвижностью воды, и именно здесь наблюдается расцвет мо-

лодых возрастов по изучаемым параметрам. Снижение N_T , W_T и $\frac{dW}{dT}$ мо-

лодых возрастов в зоне умеренных КТВ свидетельствует о некотором ингибирующем эффекте, создаваемом скорее всего несоответствием активному обмену этих талломов умеренной подвижности воды. Напротив, для зрелых и старых возрастов с более низким уровнем интенсивности роста, а значит, и более низким уровнем обмена оптимальные условия создаются в зоне умеренной подвижности воды. Отсутствие этих возрастов в зоне высокой подвижности воды в большей степени может объясняться другой стороной действия внешнего фактора —

механической прополкой. Угнетение по W_T , N_T и $\frac{dW}{dT}$, испытываемое всеми возрастами в зоне низкой подвижности воды, вызвано, видимо, не

части, то биомасса популяции максимальна там, где преобладают зрелые талломы — в зоне умеренных значений КТВ. Анализ несовпадения максимумов различных параметров на шкале внешнего фактора приобретает особую ценность в разработке стратегии эксплуатации популяции. Например, расхождение максимальных значений W_T и $\frac{dW}{dT}$

свидетельствует о том, что возможное изъятие биомассы нужно проводить не в местах ее наибольших значений, т. е. в зоне умеренных КТВ (это может повлечь за собой необратимый урон для популяции), а в зоне высоких КТВ, где она быстрее всего восстанавливается.

Объяснение различия в реакции разных возрастных групп популяции цистозеры на градиент подвижности воды можно связать с несколькими причинами, выступающими в комплексе. С точки зрения физиологической стороны воздействия подвижности воды прорастание спор и последующее образование молодых талломов, обладающих максимальной активностью физиологических функций в онтогенезе, что видно

только недостаточной напряженностью данного фактора, но и начинающимся на глубинах, присущих этой зоне, дефицитом света.

Стабильность параметра μ^*_{w} в условиях градиента КТВ указывает на относительную консервативность уровня внешнего обмена макрофита. Тем не менее некоторое увеличение μ^*_{w} с возрастанием КТВ говорит о большой экологической значимости рассматриваемой переменной, способной влиять на подобные стабильные параметры.

Поскольку внешний обмен цистозеры со средой осуществляется в основном через поверхность ветвей, нахождение ее удельной (по отношению к сырой биомассе) величины позволит с небольшим приближением оценить обеспеченность единицы объема массы определенным количеством обменной поверхности. Следовательно, имея различную природу с параметром μ^*_{w} ,

$\frac{S_{\text{EAB}}}{W_{\text{EAB}}}$ также может служить для описания обменных процессов на границе «организм—среда», приобретая особую ценность при оценке потенциально возможного уровня обмена. В этой связи становится понятной относительная стабильность $\frac{S_{\text{EAB}}}{W_{\text{EAB}}}$ по градиенту КТВ. При сопоставлении откликов по μ^*_{w} и $\frac{S_{\text{EAB}}}{W_{\text{EAB}}}$ (см. рис. 5 и 6, 2) установлен-

на большая эффективность использования единицы обменной поверхности в зоне высокой подвижности воды по сравнению с умеренными КТВ, что можно заключить из снижения $\frac{S_{\text{EAB}}}{W_{\text{EAB}}}$ по градиенту КТВ с одновременным увеличением μ^*_{w} .

Выводы. 1. Отклик популяции цистозеры на природный градиент подвижности воды характеризует его как сильный, экологически важный фактор со сложным, многосторонним действием, которое выявляется по всем измеряемым параметрам.

2. Действие подвижности воды на структуру популяции описывается одновершинными кривыми и характеризуется распределением максимумов плотности и биомассы различных возрастных групп по зонам с различными значениями КТВ: молодые возрасты процветают при высокой, а зрелые и старые — при умеренной подвижности воды. При этом пик плотности популяции лежит в зоне высоких, а максимум ее биомассы — в зоне умеренных значений переменной.

3. Отклик скорости роста популяции на градиент подвижности воды определяется структурой популяции, сложившейся под влиянием данного градиента, а именно плотностью разных возрастных групп.

Максимальные для всей популяции значения $\frac{dW}{dT}$, образуемые в основном вкладом молодых возрастов, наблюдаются при высокой подвижности воды.

4. Анализ положения максимумов различных параметров популяции на шкале внешней переменной играет важнейшую роль в разработке оптимальной стратегии ее эксплуатации.

5. Большая экологическая значимость подвижности воды свидетельствует о необходимости учета его действия при работе с макрофитами.

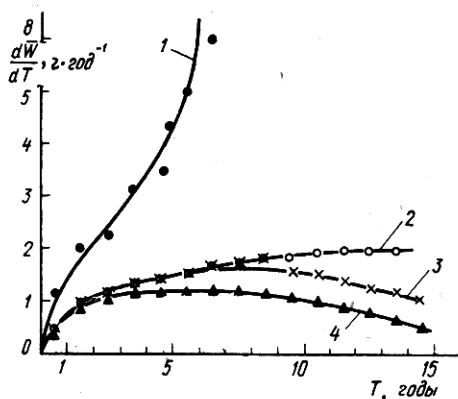


Рис. 7. Изменение скорости роста таллома *C. crinita* в онтогенезе при различной подвижности воды. ($\frac{dW}{dT}$ при КТВ, г

$\text{CaSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{см}^{-2}$):

1 — 0,33; 2 — 0,23; 3 — 0,13; 4 — 0,08.

1. Айзатуллин Т. А., Лебедев В. Л., Хайлов К. М. Океан. Активные поверхности и жизнь. — Л.: Гидрометиздат, 1979. — 192 с.
2. Иаанова М. Б., Умнов А. А. Способы определения продукции популяций водных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979, с. 119—132.
3. Новожилов А. В., Титлянова Т. В., Павликов А. Г. Характеристики поля анфелции и их связь с динамикой вод в проливе Старка (Японское море). — Биология моря, Владивосток, 1981, № 4, с. 19—26.
4. Парчевский В. П., Парчук Г. В. Анализ морфологических признаков черноморских цистозир в онтогенетическом ряду в природных условиях. — В кн.: 3-е всесоюз. совещ. по мор. альгологии-макрофитобентосу (Севастополь, окт. 1979 г.): Тез. докл. Киев: Наук. думка, 1979, с. 96.
5. Boden G. T. The effect of depth on summer growth of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta, Laminariales). — *Phycologia*, 1979, 18, N 4, p. 405—408.
6. Conover J. T. The importance of natural diffusion gradient of substances Related to Benthic Marine Plant Metabolism. — *Bot. Mar.*, 1968, 17, p. 1—9.
7. Drew E. A. Factors affecting photosynthesis and its seasonal variation in the Seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers, and *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Mediterranean. — *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1978, 31, p. 173—194.
8. King R. J., Schramm W. Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. — *Mar. Biol.*, 1976, 37, p. 215—222.
9. Muus B. J. A field method for measuring „Exposure“ by means of plaster Balls. — Preliminary Account *Sarsia*, 1968, 34, p. 61—68.
10. Wheeler W. N. Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. — *Mar. Biol.*, 1980, 56, p. 103—110.

Ин-т биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено
03.05.82

S. E. ZAVALKO

GROWTH AND STRUCTURE PARAMETERS OF THE CYSTOSEIRA CRINITA (DESF.) BORY POPULATION UNDER CONDITIONS OF NATURAL GRADIENT OF WATER MOBILITY

Summary

Cystoseira response (the level of a population and ege group) to water mobility gradient was studied for the population density, biomass, specific surface of branches, population growth intensity and rate. Water mobility was measured by the gypsum ball method and estimated in $\text{g CaSO}_4 \cdot \text{h}^{-1} \text{cm}^{-2}$. The response varies in all the parameters. For biomass population density and growth rate it is of one-peak pattern with maxima: for biomass ($8 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$) — in a moderate ($0.15 \text{ g CaSO}_4 \cdot \text{h}^{-1} \text{cm}^{-2}$) water mobility zone, for density ($1600 \text{ specimens} \cdot \text{m}^{-2}$) and growth rate ($10 \text{ kg} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{year}^{-1}$) — in a high ($0.25 \text{ g CaSO}_4 \cdot \text{h}^{-1} \text{cm}^{-2}$) water mobility zone. A rise in water mobility evokes a slight increase in growth intensity and a decrease of a specific surface of branches. It is found that biomass, density and growth rate maxima of young age groups (1.0-4.5 years) are confined to a high water mobility zone. With respect to these parameters for mature (4.5-9.75 years) and old (9.75-15.0 years) ages, the most favourable is a zone with moderate values of water mobility.

УДК 597:591.3:577.1 (262.5)

А. В. ЧЕПУРНОВ, Н. К. ТКАЧЕНКО

ЛИПИДЫ, ГЛИКОГЕН, СВОБОДНЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ В ГОНАДАХ, ЭМБРИОНАХ И ЛИЧИНКАХ НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ

Изучению основных биохимических веществ (липидов, гликогена, свободных аминокислот) на ранних этапах развития рыб уделяется особое внимание. Органические вещества, накапливаемые в половых клетках в период созревания, расходуются по мере роста и развития эмбрионов и личинок до перехода на внешнее питание. В период эм-