

*Кисели, Вельсина, Вайва, Арте
дурри, Аюдор, мору, Бейтос Карогах*

ISSN 0203-4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



17

1984

Непрерывная регистрация флюоресценции фитопланктона, содержащегося в поверхностном слое воды, на ходу судна в сочетании с непрерывной регистрацией значений других физико-химических величин (температуры, солености, содержания важнейших биогенных элементов) способствует повышению объективности и информативности проводимых комплексных исследований по изучению взаимосвязи продуктивности фитопланктона с условиями его обитания.

Результаты проводимых в этом рейсе комплексных гидробиологических, гидрофизических, гидрохимических исследований показывают наличие достаточно сильной взаимосвязи между распределением фитопланктона и гидрофизическими характеристиками моря.

1. Анонасенко А. Д., Франк Н. А., Сидько Ф. Я. Спектрофотометр для гидрооптических исследований ДСФГ-2. — В кн.: Оптические методы изучения океанов и внутренних водоемов. Новосибирск: Наука, 1979, с. 294—297.
2. Тооминг Х., Нийлиск Х. Коэффициенты перехода от интегральной радиации к ФАР в естественных условиях. — В кн.: Фитоактинометрические исследования растительного покрова. Таллин; Валгус, 1967, с. 140—149.
3. Шульгин И. А. Растение и Солнце. — Л.: Гидрометеонаиздат, 1973. — 252 с.
4. Франк Н. А., Сидько Ф. Я., Луканев А. В., Анонасенко А. Д. Погружные одно- и двухлучевые флуориметры ПФЛ-1 и ПФЛ-2. — В кн.: Оптические методы изучения океанов и внутренних водоемов. Новосибирск: Наука, 1979, с. 300—302.

Ин-т биофизики СО АН СССР, Красноярск

Получено 28.09.82

F. Ya. SIDKO, A. D. APONASENKO, N. A. FRANK

OPTIC STUDIES OF PHYTOPLANKTON VERTICAL AND HORIZONTAL DISTRIBUTION IN THE MEDITERRANEAN SEA AND ATLANTIC OCEAN

S u m m a r y

Space distribution of the phytoplankton chlorophyll in the north-Western part of the Mediterranean Sea and the north-eastern part of the tropic Atlantic was studied during the 7th cruise of the research vessel *Professor Vodyanitsky*. Application of ПФЛ-2, ДСФГ optic devices as well as of fluorescence and absorption extract-free methods permitted determining space distribution of phytoplankton in water areas under study with a sufficiently high accuracy. It is established that space distribution of the phytoplankton chlorophyll is characterized by essential nonuniformities related to hydrochemical and hydrophysical parameters of sea waters.

Sea water is sufficiently transparent, its maximum of transmission is within a range of 480-550 nm. The euphotic layer is 60-75 and more meters thick.

УДК 577.3.475

С. А. ПИОНТКОВСКИЙ

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛАНКТОНА: КРАТКАЯ ИСТОРИЯ МЕТОДОВ И НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПРОБЛЕМЫ

Проблема вертикального и горизонтального распределений планктона всегда была в центре внимания гидробиологов. По мере накопления данных изменялись лишь задачи исследования.

Количественный учет организмов планктона, проводившийся многими экспедициями в различных географических зонах Мирового океана, лег в основу обобщений по крупномасштабной неоднородности распределения численности, биомассы и продукции планктона Мирового океана. Это было сделано В. В. Волковинским с соавторами [3] и

О. И. Кобленц-Мишке [6] по численности и продукции фитопланктона, Мак-Гованом [29], В. Г. Богоровым с соавторами [2] и М. Е. Виноградовым [4] — по биомассе зоопланктона, К. В. Беклемишевым [1] — по биогеографическим особенностям распределения планктона пелагиали.

Однако еще на начальном этапе возник вопрос о репрезентативности получаемых планктонных проб в связи с различными источниками погрешностей: механического рода (несовершенство конструкций сетей) и биологического (избегание сетей организмами и их неоднородное, пятнистое распределение). Становление концепции микрораспределения происходило прежде всего в связи с методическими поисками. Впоследствии А. Флемингер и Р. Клуттер [27] изучили избегание сетей организмами, Д. Трантер и П. Смит [53] обобщили данные по механическим проблемам — таким, как проскакивание организмов через сеть, засорение сетей, определение объема профильтрованной воды. П. Виб [56, 57] и В. Г. Голланд [55] изучили влияние пятнистости зоопланктона на величины ошибок проб. П. Виб [57] показал, что увеличение длины горизонтальных ловов имеет большее значение для возрастания достоверности оценок, чем увеличение диаметра сети. Рассмотрим кратко историю методов изучения пространственной неоднородности распределения планктона при различных уровнях масштабности и существующие здесь, на наш взгляд, направления работ.

Планктонособиратели и сети. Из многочисленных конструкций горизонтальных сетей и собирателей, появившихся в 20—30-е годы, наибольшую роль в развитии исследований микрораспределения сыграл планктонособиратель Харди [32]. В первоначальной конструкции прибор применялся в исследованиях более 40 лет.

60-е годы можно считать этапом качественного скачка в исследованиях — появился планктонособиратель Лонгхурста — Харди [38]. Он снабжен большой фильтрующей сетью, датчиками глубины, солености, температуры, объема профильтрованной воды и может работать как в режиме зондирования, так и буксировки. Если для изучения распределения планктона в поверхностном слое широко использовались различные конструкции насосов, то в отношении глубоководных сообществ планктона этот планктонособиратель в течение 15 лет был единственным прибором, позволяющим исследовать их пространственную структуру. С его появлением связано резкое увеличение количества работ по микрораспределению зоо- и фитопланктона [19, 26] и др.

Другой модификацией планктонособирателя Лонгхурста — Харди, созданной в те же годы, стал ундулирующий океанографический регистратор (UOR). Он был разработан в Англии в Институте морских исследований окружающей среды [16]. Прибор имеет откаваемый корпус и буксируется по ходу судна без сети, двигаясь при этом по синусоиде. Входное отверстие для сбора планктона имело диаметр 1,9 см, как и у планктонособирателя Лонгхурста — Харди. Скорость буксировки составляет 7—15 узлов. При движении по синусоиде с амплитудой глубины 8—70 м одновременно регистрируются температура, электропроводность, объем профильтрованной воды, которые записываются на магнитную ленту. Одна проба обычно собирается на протяжении 8 миль, при этом профильтровывается около 3 м³ воды. Прибор используется для изучения крупномасштабных пространственных неоднородностей полей температуры, солености и планктона в Северной Атлантике. Отметим, что в Англии на протяжении 27 лет исследуют распределение планктона в Северном море с помощью планктонособирателей этих двух конструкций. Выработана стандартная программа, по которой 1 раз в месяц на протяжении всего года берутся пробы по 20 стандартным маршрутам со стандартной глубины 10 м.

Планктонособиратели, основанные на принципе Харди, более или менее удовлетворительно обеспечивали работы на уровне микро- и мезораспределения, но давали в целом сильный недолов организмов макропланктона. В связи с этим одновременно в нескольких научно-

исследовательских центрах США (университеты в штатах Орегон, Вашингтон, Южная Калифорния) и Национальном институте океанографии в Англии шла разработка сетей и тралов многоразового действия, открывающихся и закрывающихся по команде оператора с борта судна. В 1976 г. в Вудс-Холле была создана такая сеть [58], объединившая достоинства всех предыдущих конструкций и названная MOS-NESS. Сеть может работать на глубинах до 2000 м. При этом по команде оператора последовательно сменяется девять сетей. Одновременно идет регистрация температуры, глубины, объема профильтрованной воды с выводом параметров на магнитозапись.

Близкой по конструктивным принципам была и сеть, разработанная в Канаде [47]. Она включает десять последовательно сменяющихся сетей с входной площадью 1 м^2 и буксируется со скоростью 3 узла. На погружном устройстве располагаются датчики температуры, электропроводности, глубины, освещенности, объема профильтрованной воды и 35-миллиметровая кинокамера для съемки объектов, попадающих в сеть и избегающих ее.

Счетчики частиц. Первый из них был создан В. Маддуксом и Дж. Канвишером [39] в Вудс-Холле и опробован в Саргассовом море. В основе его лежит счетчик Культера, работающий на кондуктометрическом принципе. В последнем варианте прибор считает частицы размером до $0,001 \text{ мм}^3$ и буксируется со скоростью до 12 узлов. Он может также использоваться в лабораторных условиях для счета планктона.

Позже счетчики на аналогичном принципе создают в Канаде [13] — в Далхаузском институте океанографии и в отделе физики Национального совета по исследованиям [22]. Вносится ряд конструктивных изменений: на счетчиках появляется концентрирующая планктонная сеть, датчики температуры, электропроводности, глубины и объема профильтрованной воды. При буксировке со скоростью до 10 узлов приборы движутся по синусоиде. При этом, кроме регистрации объектов диаметром $0,5\text{—}2,5 \text{ мм}$ (или до 10 мм длиной — в конструкции Дауффина), просчитанные объекты ранжируются по размерным классам. При скорости буксировки в 10 узлов последующая частица регистрируется через 15 мс, или через 3 см пути. Температура регистрируется с точностью до $0,001^\circ\text{C}$. Данные записываются на магнитную ленту.

В конце 70-х годов появляется приборный комплекс «Батфиш», соединивший в себе элементы планктонособирателя, счетчика частиц, регистратора флюоресценции хлорофилла и физических параметров среды [34]. Флюориметр измеряет концентрацию хлорофилла «а» в пределах от $0,3 \text{ мг/м}^3$ с ошибкой 15 % до 30 мг/м^3 с ошибкой 3 %. Дискретность измерений в пространстве: по горизонтали — через каждые 3 м, по вертикали — через 0,5 м. Флюориметр может производить измерения до глубины 250 м. Сам аппарат движется по синусоиде на глубине до 400 м.

Счетчик планктона основан на кондуктометрическом принципе. Работает при скоростях буксировки до 5 м/с. Организмы просчитываются в размерном диапазоне $0,08\text{—}100 \text{ мм}^3$, что эквивалентно диаметру сфер $0,5\text{—}4 \text{ мм}$. В конструкции сети предусмотрена максимальная эффективность фильтрации и минимальная засоряемость при длительной многочасовой буксировке. Самоочищение достигается движением сети из стороны в сторону. Способность к самоочищению была проверена на перуанском шельфе, где концентрация хлорофилла «а» составляла 15 мг/м^3 . Все параметры выведены на мини-ЭВМ на магнитозапись.

Для регистрации пространственной неоднородности распределения фитопланктона в конце 60-х годов стали интенсивно использовать флюориметры различных конструкций [23], [52]. Недостатки метода заключались в основном в вариабельности соотношения между уровнем флюоресценции и концентрацией пигментов. Д. Стриклендом были установлены значительные межвидовые колебания в этом отношении [23], а Д. Кайфер [37] обнаружил внутривидовые колебания в связи со ста-

дией роста клеток. Таким образом, работа с флюориметром требует частых контрольных калибровок. В связи с этим в последние годы в Англии, например [46], для оценки горизонтальных неоднородностей фитопланктона наряду с флюориметрами используются многоканальные анализаторы частиц, работающие на оптическом принципе, в частности 9-канальный анализатор фирмы «Хайяк» (США), модель РС-320, дающий практически диапазон регистрируемых частиц 1—9000 мкм.

Счетчик частиц, работающий на оптическом принципе, был создан и в Советском Союзе во ВНИРО специально для организмов планктона. Он называется ТРАП (телерегистрирующий анализатор планктона). Стандартизация методик работы с прибором была начата в отделе функционирования морских экосистем ИнБЮМ АН УССР [10], и теперь с его помощью исследуется пространственное распределение планктона по горизонтали и вертикали. Прибор позволяет вести счет организмов и частиц в размерном диапазоне 0,3—15 мм и автоматически производит ранжирование объектов по размерным классам.

Голографическая киносъемка. В 1970 г. группа по изучению пищевых цепей при Институте морских исследований Калифорнийского университета стала сотрудничать с доктором К. Кноксом — известным специалистом по телевизионным и лазерным системам. В результате такого сотрудничества в том же году в Скрипсовском институте океанографии (США) были проведены первые испытания голографической системы, созданной для исследования планктона [51]. Использовался ксеноновый лазер. Голографическая съемка движущихся организмов производилась на 35-миллиметровую киноплёнку со скоростью 70 кадр/с. Одно из основных преимуществ такой системы — отсутствие проблем, связанных с глубиной резкости. Голографическая система позволяла «вырезать» объем воды, равный 100 л. Питание лазера и кинокамеры в подводном варианте установки (была и лабораторная) осуществлялось от аккумулятора 24 W. Для микроскопических планктонных организмов голографическая съемка, вероятно, единственный способ исследования их распределения в связи с поведением.

Акустические способы регистрации зоопланктона. Несомненное достоинство этих способов — высокоскоростное обследование больших площадей и мгновенное представление результатов в виде эхограмм. Основная трудность при их использовании — это сложность биологической интерпретации эхограмм и ранжирования организмов по размерным классам. Большинство эхолотов по своим техническим характеристикам неприменимо для регистрации зоопланктона, поскольку они не могут проводить операции ранжирования и идентификации. Поэтому Д. Мак-Наут [41], обсуждая методы акустической регистрации пресноводного планктона, разработал принципы первоначальной калибровки локаторов. Создав модели акустического отражения отдельно для copepod, кладоцер, мизид, он показал, что размерно-селективную регистрацию этих групп можно проводить, измеряя частоту сигналов, и практически подтвердил это, определяя биомассу планктона в оз. Онтарио.

Высокоскоростная силуэтная фотография. Впервые эта фотография была применена для анализа проб живого зоопланктона [43]. Пробу планктона помещают в пластиковую чашку над чувствительной пленкой. Источником света служит ксеноновая лампа, дающая вспышку $3 \cdot 10^{-6}$ с. Отверстие для пучка света имеет малый диаметр. По негативам проводят качественную и количественную обработки проб — до рода и вида. Показана возможность автоматизации процессов обработки негативов и использования метода для изучения пятнистости распределения планктона.

Визуальные наблюдения с использованием подводной техники. С использованием этих средств выполнен ряд работ на уровне микро-распределения мезопланктона — от подводных наблюдений Р. Бэйнбриджа [12] за поведением и агрегированием *Calanus* при миграциях до исследований В. Хамнера и Дж. Карлетона [34], которые определили

размеры стай копепод, численность особей в них и характер поведения стай. Аналогично Р. Харбисон и Л. Мадин [31] изучили процесс образования скоплений гипериид вокруг гребневиков, которыми они питаются.

Искусственные спутники земли. Разработка проблем космической океанографии началась в США в 1970 г. В 1978 г. запущен океанографический спутник «Nimbus-7» с анализатором цветности вод. Широко развернуты работы по анализу пространственной неоднородности распределения концентрации пигментов в водах Атлантики на акваториях различного масштаба. Одновременно выполняются калибровочные исследования с помощью научных судов [28, 35, 54].

Заканчивая обзор направлений методических разработок, следует подчеркнуть, что наиболее актуальной задачей в этой области является создание универсальной автоматизированной системы сбора и обработки информации по распределению организмов планктона. Большинство необходимых для этого блоков уже разработано различными авторами в различных учреждениях и существует в виде отдельных самостоятельных приборов. Не претворена в жизнь идея их интеграции.

Остановимся коротко на некоторых чертах современного состояния проблемы пространственной неоднородности распределения планктона. Выделим возможную последовательность решаемых задач, приемлемую на любых уровнях масштабности: 1) оценка соотношения пространственной и временной изменчивости в распределении планктона; 2) морфометрия планктонных пятен; 3) пятнистость распределения в связи с биотическими и абиотическими факторами среды (с выходом на механизмы образования пятен); 4) экологические особенности организмов, формирующих пятна; 5) экологическая типология пятнистости; 6) экологическая значимость пятнистости различного масштаба в функционировании экосистем. Исследования по каждому из выделенных разделов будут конструктивны в том случае, когда выполняются на различных уровнях масштабности.

Детально разработанная классификация уровней масштабности была предложена в период работы конференции НАТО по пространственной структуре планктонных сообществ [33]. Предложено выделять шесть категорий пространственных неоднородностей распределения: 1) микрораспределение — в масштабах от 1 см до 1 м; 2) мелкомасштабное распределение — метры — сотни метров; 3) крупномасштабное распределение — 1—100 км; в эту категорию попадают апвеллинги, ширина фронтальных океанических зон и островные мелководья; 4) мезомасштабное распределение, по уровню масштабности охватывающее прибрежные апвеллинги, зоны повышенных биомасс в экваториальных циркуляционных системах; 5) макромасштабное распределение, включающее структуры масштаба 1000—3000 км, например зоны максимальных биомасс *Euphausia tenebris* вдоль центрального сектора Тихого океана; 6) мегамасштабное распределение, под которым понимают биогеографическое распределение масштабом более 3000 км, близкое по форме к основным океаническим циркуляционным течениям. На уровне мегамасштабного распределения Мак-Гован [29] выделяет основные экосистемы Мирового океана. При всей глобальности их размеров, последние представляют собой экологически и эволюционно значимые масштабы агрегированности как результат функционирования циркуляционных систем.

Соотношение пространственной и временной изменчивости. В отношении планктонных исследований этот вопрос, при всей его методологической значимости, почти не обсуждался в литературе. В то же время существует необходимость оценить «вклад», вносимый этими факторами (пространством и временем) в варьирование биомассы и численности планктона.

Эта задача решалась нами в период экспедиционных исследований НИС «Профессор Водяницкий» в Индийском и Атлантическом океанах

(8-й и 12-й рейсы). С использованием методов дисперсионного анализа установлено, что на уровне мезомасштабной (разрезы длиной около 300 миль) и крупномасштабной (около 2000 миль) изменчивости варьирование биомассы мезопланктона в поверхностном слое (0—10 м) во времени (в течение суток) значительно превосходит таковое по пространству (разрезу). Следовательно, в любой точке пространства колебания биомассы в течение суток превосходят те ее изменения, которые наблюдаются в связи с перемещением по пространству.

Более обстоятельные обсуждения полученных данных готовятся к печати.

Морфометрия планктонных пятен. 20 лет назад Д. Кушинг и Д. Тангейт [20] опубликовали данные о пространственной структуре пятен зоопланктона в Северном море, определив их радиусы в 30—50 км. Работы в таком пятне они вели в течение 2 месяцев, пока пятно существовало и перемещалось (в дрейфе) со скоростью 1 миль в сутки.

П. Виб [56] выполнил специальные исследования по морфометрии планктонных скоплений, используя для этого планктоносорбитель Лонгхурста — Харди. Обследовался полигон площадью 500 м² по 11 разрезам, образовавшим регулярную сетку взятых проб. Путь, пройденный судном при сборе одной пробы, составлял 12—16 м для поверхностных ловов и 39 м для глубины 20 м. Полигон обследовался за 6 ч 30 мин (с 10 ч до 16 ч 30 мин). При этом было выявлено 222 пятна зоопланктона радиусом 13—16 м.

В. Хамнер и Д. Карлетон [30] при подводных работах на Большом Барьерном рифе выявили размеры одновидовых стай копепод рода *Acartia*, *Aithona*, *Centropages*. Диаметр таких стай составлял 1—2 м. Объем мог превышать 30 м³.

Можно было бы привести и другие данные по размерам планктонных пятен, но, очевидно, что на вопрос о том, какого размера эти пятна, вряд ли удастся ответить однозначно. Имеющиеся данные показывают, что многое зависит от масштабности исследований, конкретизации терминов (например, что понимать под «пятном»), а в связи с этим — методологии последующих полевых измерений и, наконец, корректности статистического анализа.

Изучение морфометрии планктонных скоплений пока существенно лимитируется техническими возможностями существующих приборов, так как оценка пространственно-временных характеристик планктонных полей статистическими методами возможна лишь на основе больших массивов данных.

Пятнистость распределения в связи с биотическими и абиотическими факторами среды. Характерной чертой проводившихся до 70-х годов исследований было выявление однофакторных корреляций. Р. Касси [18] обнаружил, что изменения численности массовых видов зоо- и фитопланктонов в слое 5—10 м от поверхности положительно коррелируют с изменениями температуры и отрицательно — с изменениями солености. Позже К. Бойд [13], используя счетчик частиц с датчиком температуры, показал, что в тех местах, где амплитуда колебания температуры наибольшая, образуются скопления организмов. Таким образом, оказывалось, что численность особей коррелирует не с определенной величиной температуры, а с амплитудой ее колебаний. Наряду с указанными работами можно назвать такие, где указывается на отсутствие подобной корреляции между параметрами распределения организмов и какими-либо факторами среды: по данным 7-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» распределение организмов мезопланктона не было связано с пространственной неоднородностью полей температуры и солености на всей акватории второго полигона в Восточной экваториальной Атлантике [8]. Не совпадали также пространственные структуры полей мезо- и фитопланктонов поверхности. Более того, свыше 50 % пятен мезопланктона существовало на однородном поле концен-

трации хлорофилла «а», которая регистрировалась непрерывно по ходу судна.

Обсуждая результаты подобного типа, следует, вероятно, присоединиться к мнению М. Фашама с соавторами [26], который указывает, что в такой среде, как океан, с его стохастическими флуктуациями, вероятно, что любая неоднородность, зависящая от физико-химических факторов, будет стохастической. Следовательно, будет трудно показать прямую корреляцию между численностью видов и любым из этих факторов. Вместо этого следует искать корреляцию между частотным спектром встречаемых видов или других признаков и частотным спектром физических факторов. Для таких целей необходимы методы спектрального анализа. Использование спектрального анализа в изучении согласованности фито- и зоопланктонных полей с полями температуры, солености и других гидрологических факторов пока можно найти лишь в единичных исследованиях, преимущественно последних лет [40, 45].

Концепция стохастически-векторной природы океанических полей находится в центре внимания большинства экологов. Об этом можно судить как по упомянутым работам, так и по моделям экосистем, разрабатываемым в последние годы [7].

Исследование экологических особенностей организмов, формирующих пятна. Одной из главных задач этого исследования является, вероятно, оценка различных жизненных процессов (движения, дыхания, питания и продукции) и популяций или экологических групп организмов, входящих в область пятна и фона. Данные такого рода в литературе единичны. Д. Кушинг [20, 21], длительное время проводивший наблюдения в пятне *Calanus finmarchicus*, показал, что в период избыточного питания (т. е. в зоне пятна) *Calanus* может вообще не передвигаться в поисках пищи. В это время продуцирование яиц максимально. В период бедного питания, т. е. вне пятен фитопланктона, яйца вообще не продуцируются, а двигательная активность возрастает. Причины пятнистости того или иного масштаба наиболее слабое звено биологических интерпретаций. Попытки объяснить возникновение пространственных неоднородностей распределения планктона весьма многочисленны. Условно все их разнообразие можно разделить на две группы. На уровне микрораспределения Ю. Э. Романовский и Е. А. Чусова [9], обобщая литературу, предлагают выделять активный и пассивный механизм образования скоплений. Активный механизм действует в тех случаях, когда распределение основано на внутривидовых и межвидовых взаимодействиях особей и их поведенческих реакциях на физико-химические градиенты среды. Пассивный механизм образования скоплений проявляется в специфике турбулентных потоков различной энергии [56]. Но указанное разделение механизмов, вероятно, может быть использовано и на уровне мезо- и макромасштабных исследований.

Дж. Стил [49] высказал ряд предположений относительно пассивных механизмов мезораспределения. Он считал, что минимальный масштаб, в котором рост фитопланктона может поддерживать пятнистую структуру поля на фоне горизонтальной турбулентной диффузии, имеет порядок нескольких километров. В том же году полевые исследования в Северном море показали, что распределение фитопланктона имеет пятнистую структуру с пятнами от 5 до 10 км, но это никак не могло быть объяснено турбулентностью [24]. Автор предлагал для интерпретации активный механизм — систему хищник — жертва, т. е. зоопланктон — фитопланктон. Разработанная модель пространственного распределения этой системы хорошо описывала наблюдаемые в Северном море фитопланктонные пятна.

Типичный пассивный механизм образования фитопланктонных пятен был показан на примере кольцевых течений Гольфстрима [11]. Эти течения, возникающие как меандры Гольфстрима, захватывают большие массы материковых, как правило, продуктивных вод и выносят их в Саргассово море. Такие замкнутые системы существуют в течение 1—

2 лет. В центре таких вихрей со временем образуется дефицит биогенных элементов, которые исчерпываются за время существования кольцевых течений. Этим автор объясняет уменьшение численности диатомовых в центрах пятен. По краям кольцевого течения существует приток биогенов в поверхностные слои за счет перемешивания. Это способствует возрастанию численности диатомовых на периферии.

Анализируя работы, где распределение фито- и зоопланктонов изучалось синхронно [8, 40], можно отметить, что как общая тенденция пока выявляется всегда более выраженная пятнистость в распределении зоопланктона по сравнению с фитопланктоном. Это можно объяснить как более выраженную способность зоопланктона противодействовать процессам турбулентной диффузии за счет целенаправленного движения.

Экологическая типология пятнистости. Существующие классификации [48] базируются в основном на экспериментальных данных по микрораспределению. Предлагается выделять пять типов пятнистости.

1. Векторные пятна, вызываемые физико-химическими градиентами: светом, температурой, биогенами и др. Примером могут быть упоминавшиеся результаты исследований Бойда [13]. Наибольшая численность частиц, регистрировавшаяся счетчиком, была обнаружена в зоне наибольших градиентов температуры.

2. Стохастически-векторные пятна, вызываемые ветром или течениями, которые могут быть предметом значительного статистического варьирования [44, 48].

3. Репродуктивные пятна, вызываемые тем, что из отложенных яиц развивается молодь, остающаяся в том же районе.

4. Социальные пятна, такие, например, как стаи [14]. Долговременные стаи хорошо известны для высших ракообразных, например мизид [5]. Но последнее время появляется все больше сообщений о стайном поведении и массовых представителей мезопланктона — копепоид. А. Эмери [25] на основе подводных наблюдений показал, что стаи копепоид, будучи потревожены, рассеиваются, но тут же восстанавливаются. Плотность особей в них достигает 100 тыс экз/м³. По данным В. Хамнера и Д. Карлетона [30], плотность стай копепоид на коралловых рифах достигает 1,5 млн. экз/м³ (*Oithona oculata*). Стаи существуют на основе зрительной ориентации и в ночное время распадаются.

5. Коактивные пятна, вызываемые конкуренцией или хищничеством. Пример можно привести из разработок концепции пятнистости фитопланктона как результат выедания его зоопланктоном. Д. Дюбуа [24], соединив уравнения популяционной динамики Лотка — Вольтерра с уравнениями диффузии, установил, что характерный пространственный размер системы хищник — жертва в море равен 7,5 км.

На данном этапе исследований кажется трудным представить универсальную типологию пространственно-временных неоднородностей различного масштаба. Имеющиеся в литературе данные пока показывают потенциальное разнообразие тех вариантов пространственно-временных структур, которые впоследствии будет необходимо свести в типовые схемы.

Оценка экологической значимости пятнистости различного масштаба в функционировании экосистемы. Рабочая гипотеза этого уровня исследований может быть сформулирована следующим образом. Роль пространственных неоднородностей различного масштаба неравнозначна в процессах трансформации вещества и энергии в планктонных экосистемах. Необходимо установить тот уровень масштабов пятен, которые оказывают наибольшее влияние на функциональные процессы в экосистемах.

Но вопрос о функциональной значимости пятен того или иного размера связан с вопросом о времени существования этих пятен. Время существования в свою очередь связано с механизмами образования пятен и влияния на них среды. Так, в отношении пятен фитопланктона

известно, что время существования пятна зависит от коэффициента диффузии и размера пятна. Кроме того, важно соотношение пространственных размеров пятен фитопланктона и динамических водных структур, влияющих на них [42]. Так, вихри, значительно меньшие размера пятна, являются причиной его распада в связи с турбулентной диффузией, тогда как вихри большего размера оказывают стабилизирующий эффект. Существует ряд метаматических моделей, описывающих пассивный механизм образования пятен фитопланктона [45].

Для зоопланктона, скопления которого образуются и существуют на основе процесса интеграции пассивной и активной диффузии, аналогичных моделей в настоящее время не существует. Причина этого — недостаточное количество данных по необходимым аспектам поведения, движения, ориентации и характеру взаимодействия в пространстве массовых организмов зоопланктона, их реакции на различные факторы и пищевые организмы, поскольку на основе этих характеристик должны строиться отсутствующие модели. Отсюда ясна необходимость развития экологических исследований для создания моделей микромасштабных неоднородностей поля зоопланктона, а также моделей неоднородностей в распределении систем типа хищник — жертва в пространстве и во времени.

Само понятие экологической значимости еще требует конкретизации. Вероятно, что в качестве составных частей такого определения должны быть приняты, во-первых, оценки продолжительности существования пятен различного масштаба и плотности; во-вторых, оценки влияния степени неоднородности поля на рождаемость, выживаемость и смертность организмов различных трофических уровней (подчеркнем, что указанные процессы, как известно, определяют динамику численности в популяциях). Например, теоретически показано, что если расстояние между пятнами больше, чем дистанция восприятия жертв хищниками, то пятнистость можно рассматривать как адаптивный механизм предохранения от хищничества [15]. Однако, как справедливо замечает Л. Гури с соавторами [33], трудно представить, каким образом потребности в пятнистом распределении со стороны жертвы совмещаются с тем, что эти же объекты выступают в качестве хищников. В-третьих, составной частью такого определения являются оценки влияния степени неоднородности поля на продукцию организмов, популяций и сообществ.

В заключение следует отметить, что пространственная неоднородность распределения планктона — это многоуровневая проблема. Изучение пространственно-временной структуры поля планктона в различных масштабах пространства и времени должно осуществляться на единых методологических принципах, которые пока отсутствуют. Следовательно, их разработка — задача первостепенной важности.

Наиболее перспективным в изучении неоднородностей поля планктона является использование приборных комплексов типа «Батфиш» (Канада). Сознательный компромисс в исследованиях с использованием приборов такого типа — это потеря информации о видовой принадлежности. Но правомочность и необходимость применения таких методов должны базироваться на теоретической концепции Дж. Стила и Б. Фроста [50], согласно которой размерная структура планктонных сообществ наиболее важна и значима в определении уровня трансформации энергии по трофической цепи — больше, чем знание общих биомасс компонентов сообщества. В связи с этим, нужно отметить, что для большинства планктонных организмов метаболическая активность, т. е. дыхание, экскреция, питание и рост, являются функциями массы тела [36]. Следовательно, такая связь может быть использована в расчетах скоростей этих процессов в зоопланктонном сообществе, если известна его размерная структура. Применимость такого подхода уже показана на сообществах Куроисио [36].

1. Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. — М.: Наука, 1969. — 280 с.
2. Богоров В. Г., Виноградов М. Е., Воронина Н. М. и др. Распределение биомассы зоопланктона в поверхностном слое Мирового океана. — Докл. АН СССР, 1968, 182, № 5, с. 1205—1208.
3. Волковинский В. В., Зернова В. В., Семина Г. И. и др. Распределение фитопланктона в Мировом океане. — ЦНИИТЭИ/М-во рыб. хоз-ва СССР. Экспрессинформация. Сер. 9. Промысловая океанология и подводная техника, 1972, вып. 3, с. 8—13.
4. Виноградов М. Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. — М.: Наука, 1968. — 331 с.
5. Зеликман Э. А. Негрофические регуляторные взаимоотношения у морских беспозвоночных. — В кн.: Биология океана. М.: Наука, 1978, т. 2, с. 23—24.
6. Кобленц-Мишке О. И. Первичная продукция. — В кн.: Биология океана. М.: Наука, 1977, т. 1, с. 62—65.
7. Меншуткин В. В., Цейтлин В. Б., Виноградов М. Е. Стохастический подход к моделированию экосистемы апвеллинга. — В кн.: Экосистемы пелагиали Перуанского района. М.: Наука, 1980, с. 257—269.
8. Пионтковский С. А., Левашов Д. Е., Рамазин А. Н. Пространственная неоднородность распределения мезопланктона в восточной части тропической Атлантики по данным его непрерывной регистрации. — Экология моря, 1984, № 16, с. 48—56.
9. Романовский Ю. Э., Чусова Е. А. Сравнение уловистости планктонных сетей с различным диаметром входного отверстия и оценка микрораспределения двух массовых видов копепоид планктона Белого моря. — В кн.: Биология Белого моря. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974, т. 4, с. 32—48.
10. Шеринев А. Е., Левашов Д. Е., Африкова С. Г. К вопросу инструментальной оценки количества и характера распределения планктона в водной толще. — В кн.: Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. Киев: Наук. думка, 1977, с. 16—18.
11. Balch W. M. Gulf Stream rings as a mechanism of patch formation. — New York: Toxic Dinoflagellate Blooms, 1979, 347 p.
12. Bainbridge R. Underwater observations on the swimming of marine zooplankton. — J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1952, 31, N 1, p. 107—112.
13. Boyd C. M. Small scale spatial patterns of marine zooplankton examined by an electronic in situ zooplankton detecting device Neth. — J. Sea. Res., 1973, 7, N 1, p. 103—111.
14. Brandl Z., Fernando C. H. Microaggregation of the Cladocera and Ceriodaphnia offinis lilljebord a possible reason for microaggregation of zooplankton. — Can. J. Zool., 1971, 49, N 3, p. 775.
15. Brock V. E., Riffenburgh A. H. Fish schooling a possible factor in reducing predation. — J. Cons. int. Mer., 1960, 25, N 2, p. 307—317.
16. Bruce R. H. Development of the undulating oceanograph recorder. — Proc. Challenger Soc., 1973, 4, N 1, p. 153.
17. Bruce R. H., Aiken J. The undulating oceanographic recorder a new instrument system for sampling plankton and recording physical variables in the euphotic zone from a ship underway. — Mar. Biol., 1975, 32, N 1, p. 85—97.
18. Cassie R. M. An experimental study of factors inducing aggregation in marine plankton. — N. Z. J. Sci. Technol., 1959, 2, N 2, p. 339—369.
19. Golebrook J. M. Continuous plankton records: Methods of analysis. — Bull. mar. ecol., 1960, 5, N 1, p. 51—64.
20. Cushing D. H., Tugate D. S. Studies on a Calanus patch. The indication of a Calanus patch. — J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 1963, 43, N 2, p. 327—337.
21. Cushing D. H., Vucetic T. Studies on a Calanus patch. The quantity of food eaten by Calanus finmarchicus. — Ibid., p. 349—371.
22. Dauphinee T. M. Zooplankton measurements using a conductance cell. — Oceans, 1977, 1, p. 243—250.
23. Denman K. L., Platt T. Coherences in the horizontal distribution and temperature in the upper ocean. — Mem. Soc. K. Sci., Liege, 1975, Ser. 1, 1, N 1, p. 19—30.
24. Dubois D. M. Simulation of the spatial structuration of a patch of prey-predator plankton populations in the southern bight of the North sea. — Ibid., Ser. 6, 1975, 7, N 1, p. 75—82.
25. Emery A. R. Preliminary observations on coral reef plankton. — Limnol. and Oceanogr., 1968, 13, N 2, p. 293—304.
26. Fasham M. J. K., Angel M. V., Roe H. S. J. An investigation of the spatial pattern of zooplankton using the Longhurst—Hardy plankton recorder. — J. exp. mar. biol., 1974, 16, p. 93—112.
27. Fleminger A., Clutter R. I. Avoidance of towed nets by zooplankton. — Limnol. and Oceanogr., 1965, 10, N 1, p. 96—104.
28. Phytoplankton pigments from the „Nimbus-7“ coastal zone color scanner: comparisons with surface measurements/H. R. Gordon, D. K. Clark, J. L. Mueller, W. A. Hovis. — Science, 1980, 210, N 3, p. 63—66.
29. McGowan J. A. Oceanographic biogeography of Pacific. — In: The micropaleontology of Oceans/Eds B. M. Funnel, W. R. Riedel. New York: Cambridge Univ. press, 1971, p. 3—74.

30. Hamner W. M., Carleton J. H. Copepod swarms: attributes and role in coral reef ecosystems. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1979, 24, N 1, p. 1—141.
31. Harbison G. R., Madin L. P. Diving — a new view of plankton biology. — *Oceanus*, 1979, 22, p. 18—27.
32. Hardy A. C. A new method of plankton research. — *Nature*, 1926, 117, N 4, p. 630—637.
33. Haurv L., McGowan J. A., Wiebe P. H. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. — In: *Spat. pattern plankton communit. Proc. NATO conf. mar. biol.*, Erice, 1977, New York; London: Cambridge univ. Press, 1978, p. 277—327.
34. Herman A. W., Dauphinee T. M. Continuous and rapid profiling of zooplankton with an electronic counter mounted on a „Batfish“ vehicle. — *Deep-Sea Res.*, A, 1980, 27, N 1, p. 79—96.
35. Hovis W. A., Clark D. K., Anderson F. „Nimbus-7“ coastal zone color scanner: system description and initial imagery. — *Science*, 1980, 210, N 3, p. 60—63.
36. Ikeda T. The study of metabolic activities of marine zooplankton with particular emphasis on the relationship to body size. — *J. Oceanogr. Soc. Jap.*, 1978, 34, N 4, p. 173—180.
37. Kiefer D. A. Chlorophyll „2a“ fluorescence in marine centric diatoms: responses of chloroplasts to light and nutrient stress. — *Mar. Biol.*, 1973, 23, N 1, p. 39—46.
38. A new system for the collection of multiple serial plankton samples/A. R. Longhurst, A. D. Ruth, R. E. Bower, D. L. R. Seiber. — *Deep-Sea Res.*, 1966, 13, N 1, p. 213—222.
39. Maddux M., Kanwisher J. W. An in situ particle counter. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1965, 10, N 1, p. 162—169.
40. Maskas D. Z., Boyd C. M. Spectral analysis of zooplankton spatial heterogeneity. — *Science*, 1979, 204, N 4388, p. 62—64.
41. McNaught D. C. Developments in acoustic plankton sampling. — In: *Proc. 12th conf. great lakes Res.* New-York: Cambridge Univ. press, 1969, p. 61—68.
42. Okubo A. Diffusion induced instability in model ecosystems: another possible explanation of patchiness. — *Chesapeake Bay Inst. Jahns Hopkins Univ. tech. rep.* 86, ref., 74, N 3, p. 17.
43. Silhouette photography of oceanic zooplankton/P. B. Orther, S. K. Cummings, R. P. Aftiring, H. E. Edgerton. — *Nature*, 1979, 277, N 3691, p. 50—51.
44. Owen K. W. Small scale horizontal vortices in the surface layer of the sea. — *J. Mar. Res.*, 1966, 24, N 1, p. 56—66.
45. Platt T., Denman K. L. Spectral analysis in ecology. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1975, 6, N 1, p. 189—210.
46. Pugh P. R. The application of particle counting to an understanding of the small-scale distribution of plankton. — In: *Spat. pattern plankton communit. Proc. NATO conf. mar. biol.* Erice, 1977, New York: Cambridge Univ. Press, 1978, p. 111—129.
47. Sameoto D. D., Jarosynski L. O., Fraser W. B. BIONESS — a new design in multiple net zooplankton samples. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1980, 37, N 6, p. 722—724.
48. Staun R. N. The horizontal-vertical distribution hypothesis: langmuir circulations and Daphnia distributions. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1971, 16, N 2, p. 453—466.
49. Steele J. H. Patchiness. — In: *Ecology of the sea*/Ed. D. H. Cushing, J. J. Walsh. Blackwell Allen and Unwin, 1976, p. 98—115.
50. Steele J. H., Frost B. W. The structure of plankton communities. — *Phil. Trans. Soc. London B*, 1977, 280, 976, N 3, p. 485—534.
51. Stewart G. L., Beers J. R. Application of holographic techniques to the study of marine plankton in the field and in the laboratory. — *Proc. Soc. Photoopt. Instrum. Eng.*, 1973, 41, p. 183—188.
52. Strickland J. D. H. Continuous measurement of in vivo chlorophyll, a precautionary note. — *Deep-Sea Res.*, 1968, 15, N 1, p. 225—227.
53. Tranter D. J., Smith P. E. Filtration performance. — In: *Zooplankton sampling. Paris: UNESCO*, 1968, 2, N 3, p. 234—246.
54. Yentsch C. S. Biochemical factors associated with remote sensing of color change and fluorescence. — In: *Toxic Dinoflagellate Blooms. New-York etc.: Cambridge Univ. press*, 1979, p. 297—302.
55. Wiebe P. H., Holland W. R. Plankton patchiness: effects on repeated net tows. — *Limnol. and Oceanogr.*, 1968, 13, N 2, p. 315—322.
56. Wiebe P. H. Small-scale distribution in oceanic zooplankton. — *Ibid.*, 1970, 15, N 1, p. 205—218.
57. Wiebe P. H. A field investigation of the relationship between length of tow, size of net and sampling error. — *J. Cons. Int. explor. mer.*, 1972, 34, N 2, p. 268—275.
58. Wiebe P. H., Burt K. H., Steven H. B., Morton A. W. A multiple opening closing net and environmental sensing system for sampling zooplankton. — *J. Mar. Res.*, 1976, 33, N 1, p. 154—162.

**SPACE NONUNIFORMITY OF PLANKTON DISTRIBUTION:
BRIEF HISTORY OF METHODS AND CERTAIN FEATURES
OF THE PRESENT STATE OF THE PROBLEM**

Summary

The history of studies in the space nonuniformity of plankton distribution at different scale levels is considered as a single problem. Main trends of current procedures (planktonic collectors, particle counters, holographic shooting, acoustic recording, high-speed plane photography, visual underwater examinations, the artificial Earth satellites) are singled-out with their brief review given. Necessity to conduct investigations simultaneously at several scale levels is substantiated. In this connection the sequence of problems to be solved and their hierarchic structure acceptable at any level are determined. Analysis of the structure is given.

УДК 577.472:593.73(262.5)

Ю. П. ЗАЙЦЕВ, Л. Н. ПОЛИЩУК

**ВСПЫШКА ЧИСЛЕННОСТИ МЕДУЗЫ AURELIA AURITA (L.)
В ЧЕРНОМ МОРЕ**

Ушастая медуза, или аурелия (*Aurelia aurita*), — один из широко-распространенных представителей макропланктона, который круглогодно встречается в Черном море.

Принято считать, что черноморская популяция медуз предпочитает пониженную температуру воды и в теплое время года редко встречается у поверхности моря. Это подтвердилось и летними сборами гипонейсто-на в 60-х годах, когда у поверхности пелагиали отмечалось не более 1—2 % случаев попадания аурелии в пробы. Кроме того, отмечалось, что черноморская аурелия не образует значительной биомассы. Так, по данным Г. Н. Миронова [11], который проанализировал уловы тралов разной конструкции для лова рыбы, где медузы регистрировались как прилов, биомасса аурелии в сыром весе колебалась в пределах 0,0008—90,9 г/м³, а общие запасы составляли 93—1600 тыс. т, в среднем — 670 тыс. т. За период исследований (1949—1962 гг.) на 3146 траловых ловов приходилось 656 тралов с медузами, что составляет 20,8 %. Наиболее часто встречающуюся биомассу 0,38—3,2 г/м³ (в среднем 1,38 г/м³) автором предлагалось считать обычной, или нормальной. Биомассу, превышающую 10 г/м³, предлагалось называть высокой; она всегда была связана со скоплениями медуз и наблюдалась примерно в 10 % тралений.

В последние годы численность аурелии в Черном море заметно возросла, причем медузы стали встречаться также у самой поверхности пелагиали. В уловах малькового нейстонного трала (МНТ) [8] их встречаемость колеблется в настоящее время в пределах 73—89 %.

Ниже приводятся сведения о современном состоянии запасов аурелии в Черном море, вертикальном и горизонтальном распределениях ее численности и биомассы, высказываются соображения об изменившемся влиянии медузы на биоту водоема и делаются попытки объяснения вспышки ее численности.

В период 1976—1981 гг. сбор материала проводился с помощью МНТ в слое 0—25 см. В разные сезоны года в различных районах, охватывающих всю акваторию моря, выполнено более 400 тралений.

Для выяснения вертикального распределения медуз летом и осенью 1980 г. в западной половине моря осуществлены горизонтальные ловы буксируемыми сетями с входным отверстием 50×50 см. Одновременно облавливали пять-шесть горизонтов. На различных глубинах 47 стан-