

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А.О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 2010

БИОЛОГИЯ МОРЯ

Вып. 28

ИССЛЕДОВАНИЯ ПЛАНКТОНА ЮЖНЫХ МОРЕЙ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО НАУКОВА ДУМКА

КИЕВ - 1973

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА В ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВАХ ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ АТЛАНТИКИ

В.Д.Чмыр

В течение 1963–1965 гг. Атлантическим научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии (АтлантиНРО) были проведены комплексные океанологические исследования в экваториальной Атлантике. В результате работ, проведенных преимущественно на 5 и 10° з.д., получены годовые циклы первичной продукции и биомассы зоопланктона, а также проведены другие биологические исследования.

По материалам этих исследований уже имеется значительное число публикаций (Виноградова, 1967; Грузов, 1967; Чмыр, 1967а, и др.).

В настоящей работе охарактеризованы закономерности, связывающие в естественных сообществах планктона энергию первичной продукции с энергией обмена и биомассой зоопланктона, а также параметры сообществ, измеряемые обычными экспедиционными методами с относительной интенсивностью прироста биомассы зоопланктона.

Энергетический баланс сообщества планктона в целом представляет собой соотношение поступающей энергии первичной продукции и энергии, расходуемой в процессе обмена всех членов сообщества, в том числе и зоопланктона как главного потребителя энергии. Исходя из этого, нами не учитывалось содержание хищного и растительного зоопланктона в составе сообществ, поскольку при окончательном выведении энергии из экосистемы в процессе обмена их роль идентична.

Материал и методы

В работе использованы данные по первичной продукции, биомассе зоопланктона, оценочные определения суммарных энергетических трат на обмен сообществ зоопланктона (Численко, 1967) и определения радиоуглеродным методом относительных величин продукции зоопланктона в естественной популяции (Чмыр, 1967 а).

Первичную продукцию под 1 м² поверхности моря определяли радиоуглеродным методом Стимана - Нильсена (Steemann - Nielsen, 1952) в стандартной модификации, основанной на имитации условий подводной освещенности в палубных инкубаторах с нейтральными светофильтрами. Для приведения полученных результатов к данным,

получаемым *in situ*, проведены специальные методические исследования (табл. I). Всего в работе использовано 129 определений первичной продукции.

Сбор зоопланктона производили сетью Джеди из сита № 49. В данной работе использовано около 1060 проб тотальных ловов в слое 0-100 м¹. Ввиду большого количества проб биомассу зоопланктона оценивали по объему сетного сестона, измеренному стаканом Янинова. Л.И. Грузов провел специальные исследования для более точного учета объема профильтрованной воды, глубины облова и унификации методики лова разными сборщиками. Однако различное содержание в пробах "рачкового" планктона и прозрачных "студенистых" организмов с высоким содержанием воды и большим объемом (сагитты, оболочники, кишечнорастворимые) требует выражения биомассы в более сопоставимых единицах измерения. С этой целью нами проведено частичное осушение "студенистой" фракции проб зоопланктона до условного сырого веса. Установлено, что масса студенистых организмов, достаточно плотно прижатая к фильтровальной бумаге, продолжает отдавать воду, пока ее содержание не достигнет уровня, обычного для рачкового планктона (табл. 2). Осушение до условного сырого веса считалось законченным, если фильтровальная бумага под слоем планктона оставалась сухой.

Чтобы выразить биомассу зоопланктона, определенную в разных рейсах по вытесненному объему сетного сестона через условный сырой вес, очистили от примесей и взвесили 28 проб, собранных в рейсе № 14, 15 проб, собранных в рейсе № 13 и 19 проб, собранных в рейсе № 15. Числовые ряды веса и объема проб двух последних рейсов оказались статистически однородными (табл. 3). Коэффициент корреляции их значений равен 0,94. Зависимость веса проб от их объема имела следующее количественное выражение:

$$y = -0,05 + 0,62 x, \quad (1)$$

где y - вес, г, x - объем, см³.

Среднее квадратическое отклонение значений y от теоретической линии регрессии равно 0,39, коэффициент регрессии достоверен при уровне значимости 0,001.

¹ Специальные измерения показали, что в слое 100-500 м (сеть Джеди) в изучаемом районе содержится в среднем около 1/3 биомассы слоя 0-100 м, что необходимо учитывать при оценке приводимых в работе расчетов.

Т а б л и ц а 1

Глубина слоя фотосинтеза и величины продукции под 1 м²
поверхности моря согласно различным модификациям
радиоуглеродного метода

Глубина слоя фотосинтеза			Продукция под 1 м ²			
По диску Секки, м (100%)	По кривой K_T		Имитационный метод		Метод Соро- кина, %	Метод in situ, %
	м	%	мг С	%		
42	60	143	604	100	116	136
46	97	210	600	100	126	213
52	70	135	312	100	82	76
58	80	138	604	100	198	179
78	100	128	521	100	95	-
100	130	130	510	100	134	105
54	71	131	720	100	-	-
С р е д н е е						
62	87	141	532	100	125	142

Для рейса № 14 коэффициент корреляции веса и объема проб равен 0,96. Зависимость веса от объема выражается уравнением

$$y = 0,005 + 0,41x \quad (2)$$

при тех же условных обозначениях.

Эмпирические точки и теоретические линии регрессий (1) и (2) изображены на рис.рис.1 и 2.

Значения биомассы зоопланктона в углеродном выражении рассчитывались исходя из калорийности зоопланктона, определенной йодатным методом¹ (табл.4). Согласно таблице, среднее содержание сухого вещества составляло 15% условного сырого веса. Поскольку 1 мг углерода дает при окислении 9,36 кал. энергии (Винберг, 1960, табл.4), содержание углерода оказывается равным 7,8% условного сырого веса зоопланктона.

Для расчета зависимости биомассы зоопланктона от первичной про-

¹ Определения выполнены сотрудником АтлантиРО Э.З.Самышевым.

Содержание сухого вещества в пробах зоопланктона (в % условного сухого веса)

Судно, рейс	Координаты широты	Номер станции	Номер проб	Ракообразные < 4 мм		Самиты+моллюски+ студенистые		Полихеты			Ракообразные > 4 мм	
				Сухой вес, мг	%	Сухой вес, мг	%	Сухой вес, мг	Сухой вес, мг	%	Сухой вес, мг	%
"Одонец", раз- рез по 10° з.д. 1У.1963 г.	0°23'	12/35	53	116	19,7	17,0	50	9,1	18,2	-	-	-
	2°33'	16/47	73	394	59,4	15,1	135	21,4	15,9	-	-	-
	3°00'	17/50	78	582	84,0	14,5	114	11,4	10,0	-	-	-
	4°30'	20/50	93	359	45,2	12,6	138	19,6	14,2	-	-	-
	4°00'	21/62	98	312	53,6	17,2	48	7,1	15,0	-	-	-
"Звезда" рейс 13 по 10° з.д. 1У.1964 г.	3°20'	ТБ 85	302	745	114,5	15,4	93	38,0	13,1	73	10,1	13,8
	1°00'	50	329	541	79,2	14,5	32	5,4	17,2	-	-	-

Т а б л и ц а 3

Вытесненный объем и условный сырой вес проб зоопланктона
(Исследования выполнены на нис "Звезда", слой 0 - 100 м)

Номер стан- ции	Координаты	Номер пробы	Объем, см ³	Вес, г
--------------------	------------	-------------	------------------------	--------

Рейс 13, июнь 1964 г.

44/21	6°01' ю.ш.	234	1,100	0,550
ТБ 77	4°36' "	289	1,700	0,857
ТБ 80	4°11' "	292	1,400	0,373
ТБ 82	3°51' "	299	0,900	0,440
ТБ 84	3°30' "	301	2,000	1,269
47/24	3°00' "	304	1,500	1,637
ТБ 90	2°30' "	311	1,000	0,608
48/25	2°00' "	314	1,300	0,575
49/26	1°31' "	324	1,200	0,502
50/27	1°00' "	329	1,300	0,588
51/28	0°30' "	337	1,500	1,050
ТБ 104	0°11' "	344	2,100	1,311
52/29	0°05' с.ш.	377	2,200	1,404
52/29	0°05' "	378	1,300	1,065
54/31	1°02' "	381	5,000	3,638

Рейс 15, август 1965 г.

1156	1°40' с.ш.	172	2,500	1,640
1162	0°40' "	186	4,900	2,520
1171	0°44' ю.ш.	198	2,100	0,960

Рейс 14, горизонт 0-100 м

Разрез по 5° з.д., январь 1964 г.

660	7°59' ю.ш.	278	0,800	0,419
662	8°37' "	285	0,800	0,134
663	8°57' "	286	0,600	0,232
664	9°15' "	292	0,350	0,073
666	9°53' "	294	0,500	0,078
667	10°22' "	300	0,200	0,097
668	10°50' "	301	0,150	0,064
671	12°25' "	309	0,200	0,136
672	12°54' "	310	0,600	0,309
673	12°23' "	316	0,150	0,022
675	14°29' "	318	0,400	0,278

Продолжение табл.3

Номер стан- ции	Координаты	Номер пробы	Объем, см ³	Вес, г
--------------------	------------	-------------	------------------------	--------

Разрез по 10° з.д., январь 1964 г.

676	10°06' ю.ш.	324	0,500	0,136
678	9°23' "	331	0,800	0,396
679	9°03' ю.ш.	332	0,900	0,300
680	8°42' "	338	0,500	0,174
682	8°00' "	340	0,400	0,181
683	7°39' "	346	0,900	0,325
685	6°59' "	348	1,100	0,400
686	6°39' "	354	1,800	0,785
688	6°00' "	356	1,200	0,493
689	5°39' "	362	1,100	0,445
691	5°00' "	364	1,700	0,712
700	3°32' "	388	2,000	0,857
708	2°14' "	411	1,900	0,529
712	1°35' "	420	2,000	0,826
721	0°00' "	441	1,600	0,759
727	1°34' "	451	1,300	0,644
730	1°34' "	456	1,000	0,442
1177	1°39' "	211	2,900	1,650
1181	2°27' "	220	3,800	2,810
1187	3°22' "	235	1,000	0,840
1195	4°49' "	256	1,700	0,360

Рейс 15, октябрь 1965 г.

1482	1°00' с.ш.	1131	5,000	3,023
1485	0°30' "	1138	6,800	3,950
1488	0°02' ю.ш.	1141	8,800	5,600
1492	0°33' "	1144	2,700	1,968
1495	1°09' "	1152	2,000	1,551
1497	1°30' "	1154	3,600	2,483
1500	2°01' "	1161	1,700	1,680
1503	2°34' "	1166	1,200	0,894
1506	3°00' "	1174	3,900	1,453
1509	3°30' "	1177	2,800	1,866
1512	4°02' "	1188	3,600	1,390
1515	4°37' "	1195	3,700	1,677

Т а б л и ц а 4

Калорийность сухого вещества зоопланктона
(в кал/мг)

Судно, рейс, разрез	Координаты ш. ш. широты	Номер станции	Номер пробы	Ракообразные		Полихеты	Оболочники+ сагитты+ кишечнопо- лостные+ моллюски
				< 4 мм	> 4 мм		
"Олонец", 19.1963, 10 з.д.	0°23'	12/35	53	4,69	-	-	4,65
	2°33'	16/47	73	4,78	-	-	4,45
	3°00'	17/50	78	4,80	-	-	6,90
	4°30'	20/50	93	4,80	-	-	4,70
	5°00'	21/62	98	4,80	-	-	5,00
"Звезда", рейс 13, 10 з.д.	3°20'	ТБ 85	302	4,70	4,27	4,96	4,70
	1°00'	50	329	5,19	-	-	4,41

В среднем 4,84 кал/мг

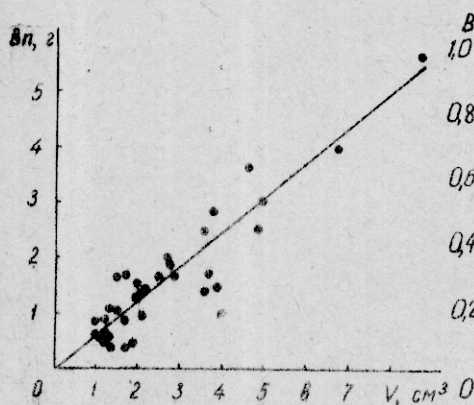


Рис.1. Зависимость веса проб (B_p) от их объема (V). Рейсы 13 и 15.

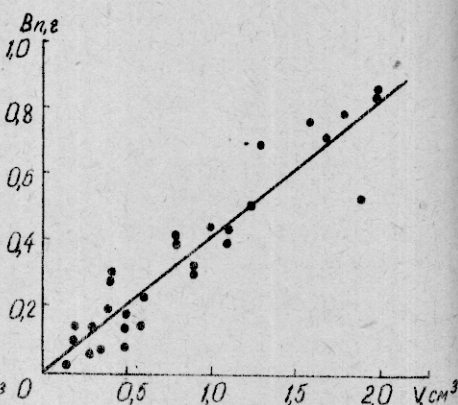


Рис.2. Зависимость веса проб (B_p) от их объема (V). Рейс 14.

данных и дальнейших расчетов использованы результаты, полученные в трех рейсах нис "Звезда" (13, 14, 15), в которых проводились наиболее систематические параллельные наблюдения на 5 и 10° з.д. (табл.8).

В январе 1965 г. выполнена также съемка в экваториальной зоне восточнее 5° з.д. Вместе с этой съемкой для расчетов использованы результаты 9 съемок по 2 разрезам.

В качестве исходных значений сравниваемых величин взяты средневзвешенные биомасса зоопланктона в слое 0-100 м и первичная продукция в фотическом слое по разрезам:

1) $5 - 2^{\circ}$ с.ш. — от берега Африки до зоны экваториальной дивергенции;

2) от 2° с.ш. до 5° ю.ш. — зона экваториальной дивергенции (условные границы);

3) $5 - 10^{\circ}$ ю.ш. — к югу от зоны экваториальной дивергенции.

Известно, что между индивидуальным весом тела пойкилотермных водных животных и интенсивностью их обмена существует устойчивая количественная связь (Винберг, 1950, 1956, 1962), выражаемая уравнением

$$Q = a W^k, \quad (3)$$

где Q — интенсивность обмена, кал/час при температуре воды 20°C ;
 W — вес организма, г¹.

Эта зависимость имеет различные количественные выражения для разных групп, типов и даже видов животных. Тем не менее Г.Г.Винберг (1950) и Л.М.Суценья (1969) приводят осредненные выражения зависимости (3) для всего класса ракообразных, Е.В.Павлова (1968) — для планктонных ракообразных тропической Атлантики. Гемингсен (Hemmingsen, 1960) приводит параметры той же зависимости, осредненные для всех водных животных

$$Q = 0,690 W^{0,751}. \quad (4)$$

Считая, что подобные осреднения имеют не только теоретическое значение, но и могут быть использованы на практике при обобщенных расчетах энергообмена, в настоящей работе для расчета интенсивности суммарного обмена зоопланктонных сообществ (биоэнергии) в экваториальной Атлантике мы воспользовались методом, разработанным Л.Л.Численко (1967) на основании зависимости (3). Л.Л.Численко предложил по индивидуальному весу всех организмов, входящих в водные сообщества, определять индивидуальный обмен согласно уравнению (4) и, суммируя полученные величины индивиду-

¹ В дальнейшем все количественные выражения зависимости (3) приводятся в этих единицах.

ального обмена, рассчитать суммарный обмен сообщества по уравнению

$$\varepsilon = \Sigma Q \cdot 24, \quad (5)$$

где ε - биоэнергия, кал/м² в сутки, ΣQ - сумма индивидуальных обменов всех организмов, входящих в сообщество.

Л.Л.Численко указал, что в расчетах нельзя использовать средний вес, так как при значительных различиях размеров (веса) организмов, входящих в сообщество, значение (ε), рассчитанное по уравнению (5), существенно отличается от рассчитанного по уравнению (6):

$$\varepsilon = n \bar{w}^k \cdot 24, \quad (6)$$

где n - количество организмов в сообществе, $\bar{w}$ - их средний вес.

Работа по определению биоэнергии была начата с определения веса организмов 25 проб зоопланктона, собранных в разные сезоны (апреле, июне, августе и октябре) по схеме, приведенной в табл.5.

В дальнейшем были рассчитаны средневзвешенные значения биоэнергии для различных участков разрезов с учетом температурных поправок (Численко, 1967). Расчет биоэнергии проведен только для ракообразных, которые составляют примерно 3/4 биомассы сообществ по сухому весу. Доля остальных организмов в суммарном обмене оценивалась, исходя из допущения, что интенсивность их обмена относительно сухого веса биомассы равна таковой у ракообразных. Поскольку определения биоэнергии по Л.Л.Численко не могут претендовать на точность абсолютных значений, такое допущение позволяет учесть относительную энергетическую роль этой фракции планктона при различном ее содержании в составе сообществ (см.табл.2).

Для оценки относительной скорости прироста биомассы зоопланктона были использованы данные, полученные радиоуглеродным методом в экспериментах близких по условиям к естественным (Чмыр, 1967а). Ассимиляция растительного корма зоопланктоном учитывалась по уравнению

$$\rho_n = r_n \frac{P_1 + B_{от}}{r_1}, \quad (7)$$

где ρ_n - ассимилированный зоопланктоном углерод фитопланктона в мг/м³ в сутки, r_n - радиоактивность зоопланктона в

Таблица 5

Определение суммарного стандартного обмена биомассы зоопланктона (экваториальная Атлантика, июнь 1964 г., ст.458)

Размерная группа, ее состав	Взвешено		Сред- ний вес, мг	Q, кал/час	Вся проба		
	шт.	мг			шт.	мг	$E(20^\circ)$, кал/сутки
~7 мм; Amphipoda	5	44,5	9,00	$2,02 \cdot 10^{-2}$	5	44,5	2,420
3-4 мм; Amphipoda, Decapoda, Calanus gracilis, ♀, C. robustior, ♀, C.sp.V, Eucalanus tenuicornis V	12	27,9	1,80	$6,00 \cdot 10^{-2}$	12	27,9	1,750
2-3 мм; Amphipoda, Euphausiacea, Eucalanus sp., III-IV, E. tenuicornis, V, E. subtenius, ♀, Rhincalanus sp., ♀, Candacia sp., ♀, Euchaeta sp.	56	42,5	0,77	$3,17 \cdot 10^{-3}$	56	42,5	4,300
1,5-2,5 мм; Calanus minor ♀, ♂, V, Scolecitrix danae ♀, Rhincalanus sp. (стадии), Eucalanus sp. (стадии), Euchaeta sp. (стадии), Ostracoda sp.	167	62,1	0,372	$1,84 \cdot 10^{-3}$	167	62,1	7,360
1,3-1,7 мм; Calanus minor, V, ♀, Candacia aetideus (стадии), Scolecitrix bradyi, ♀	58	8,7	0,150	$9,25 \cdot 10^{-4}$	206	31,0	4,580
1,0-15 мм; Para+ Clausocalanus sp.sp., Ostracoda, Sapferina, Oncaea sp.sp., Copepoda (стадии)	40	3,4	0,085	$6,05 \cdot 10^{-4}$	535	45,4	7,820
~1 мм; Para+ Clausocalanus sp.sp., Oncaea sp.	34	1,8	0,053	$4,26 \cdot 10^{-4}$	1380	73,4	14,100
<1 мм; Copepoda nauplii+ Oncaea, Micro+ Macrosetella sp.sp.	210	1,6	0,008	$102 \cdot 10^{-4}$	8100	64,7	19,900
Всего	582					391,5	62,230
Биомасса и биоэнергия под 1 м ² в слое 0-100 м					3550	563	

имп/мин, P_1 — радиоактивность фитопланктона в имп/мин, P_1 — первичная продукция в мгС/м^3 в сутки, B_{01} — биомасса фитопланктона в мгС/м^3 в начале экспозиции¹.

В отличие от других экспериментов по питанию водных животных с применением радиоуглеродного метода, где используется меченный до постоянной метки корм (Сорокин, 1966), по этой методике осуществляется параллельное мечение корма и объекта, что упрощает постановку опытов и позволяет производить эксперимент, не меняя условий существования животных в природе.

Результаты экспериментов в обоих случаях должны совпадать, если все прочие условия опытов идентичны. Независимость результатов от продолжительности экспозиции при параллельном мечении корма и объекта обеспечивается тем, что в уравнении (7) отдельно учитывается меченное до постоянной метки вещество первичной продукции (P_1) и немеченное вещество первоначальной биомассы фитопланктона (B_{01}).

Однако, по мнению Э.А.Шушкиной и Ю.И.Сорокина (1969), результаты опытов при параллельном мечении все же зависят от их продолжительности. Изучение экспериментальных данных, на основании которых авторы сделали такой вывод, показывает, что не только продолжительность экспозиции, но и другие условия в их экспериментах существенно различались, что и привело к ошибочным выводам. Так, при одинаковом примерно количестве корма ($P_1 + B_{01}$) в экспериментах значительно различалось количество зоопланктона (B_n), в результате чего относительная обеспеченность зоопланктона пищей ($\frac{P_1 + B_{01}}{B_n}$) была неодинаковой (табл.6). Величины относительной интенсивности прироста зоопланктона ($\frac{P_n}{B_n}$) в четырех опытах из пяти оказались в прямопропорциональной зависимости от относительной обеспеченности пищей (рис.3). Проставленные у точек на графике цифры продолжительности экспозиций иллюстрируют полную непричастность этого фактора к изменчивости результатов опытов. Наоборот, приведенные авторами данные показывают, что при равных значениях относительной обеспеченности пищей полученные величины будут одинаковы, независимо от продолжительности экспозиции. Это подтверждается такой же четкой зависимостью (см.рис.8) от обеспеченности зоопланктона пищей и

¹ Вероятно, правильнее считать, что зоопланктеры-фильтраторы отфильтровывают фитопланктон вместе со всей органической взвесью, которая также является усвояемой. В этом случае ве-

Т а б л и ц а 6

Сопоставление условий и результатов эксперимента
Шушкиной и Сорокина (1969)

t , сутки	B_{01} , гС/м ³	P/B фитопланкто- на в сутки, %	P_1 , гС/м ³ в сутки	$P_1 + B_{01}$, гС/м ³	B_n , гС/м ³	$\frac{P_1 + B_{01}}{B_n}$	$\frac{P/B}{\text{зоопланкто-на в сутки,}}\%$ (гС/гС)
1	0,50	140	0,70	1,20	3,84	0,31	6,6
2	0,50	100	0,50	1,00	6,14	0,16	3,4
3	0,50	150	0,75	1,25	4,89	0,26	5,4
4	0,50	130	0,65	1,15	5,66	0,20	4,3
5	0,50	120	0,60	1,10	4,47	0,25	9,1

П р и м е ч а н и е: t - время экспозиции; B_{01} - биомасса фитопланктона в начале экспозиции; P_1 - первичная продукция; B_n - биомасса зоопланктона.

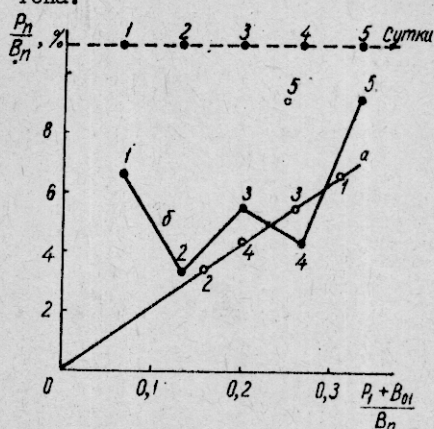


Рис.3. Зависимость интенсивности прироста биомассы зоопланктона (P_n/B_n) от относительной обеспеченности пищей по материалам Э.А.Шушкиной и Ю.И.Сорокина (1969) (1). Предполагаемый теми же авторами ход интенсивности прироста в зависимости от продолжительности экспозиции (2).

$\frac{P_1 + B_{01}}{B_n}$ - относительная обеспеченность зоопланктона пищей.

личина B_{01} должна включать в себя всю органическую взвесь, точнее ту ее размерную фракцию, которая может быть отфильтрована, т.е. частицы > 1 мк.

величин, полученных в экваториальной Атлантике (Чмыр, 1967 б), где продолжительность экспозиции колебалась в пределах 0,5 - 4,5 суток.

Биологическая интерпретация результатов радиоуглеродного метода, безусловно, требует дальнейших исследований. В опытах с растительноядным зоопланктоном результат приближается к эффективной вторичной продукции, степень отличия от которой определялась интенсивностью обмена исследуемого объекта и была значительной (Винберг, 1964).

В экспериментах с сообществом зоопланктона, состоящим из нескольких трофических уровней, полученная величина меньше величины вторичной продукции за счет рассеяния ее последующими трофическими уровнями.

Очевидно, в сбалансированном сообществе элиминация вещества каждого трофического уровня последующим не должна превышать эффективного прироста биомассы за это же время, иначе сообщество не могло бы существовать. Будучи съеденным и войдя в состав биомассы данного трофического уровня, вещество биомассы предыдущего уровня частично рассеивается в процессе обмена организмов данного уровня. Исходя из этих соображений и принимая для упрощения расчетов коэффициент усвояемости животной пищи близким к единице (т.е. не учитывая потерь с фекальными массами), продукцию сообщества зоопланктона из $(n-1)$ членов, измеренную радиоуглеродным методом, можно записать следующим образом¹:

$$P_{2-3...-n}^R > P_2^R - P_1^R \cdot \frac{P_2}{B_2 + P_2} \cdot \frac{D_3}{B_3} - P_2^R \cdot \frac{P_2}{B_2 + P_2} \cdot \frac{P_3}{B_3 + P_3} \cdot \frac{D_4}{B_4} \cdot \frac{D_5}{B_5} \dots$$

$$\dots \frac{P_2^R \cdot P_2}{B_2 + P_2} \cdot \frac{P_3}{B_3 + P_3} \dots \frac{P_n}{B_n} \cdot \frac{D_3}{B_3} \cdot \frac{D_4}{B_4} \dots \frac{D_n}{B_n}, \quad (8)$$

где $P_{2-3...-n}^R$ - продукция сообщества зоопланктона из $(n-1)$ членов; P_2^R - продукция растительноядного зоопланктона (вторичная продукция);

¹ При этом предполагалось, что все жертвы были съедены к концу экспозиции, когда содержание радиоактивности вторичной продукции в них достигало максимального уровня $[P/(B+P)]$, что заведомо завышает получаемую степень рассеяния радиоактивного вещества второго уровня по сравнению с действительно возможной.

$P_2, P_3, \dots, P_n$ - эффективный прирост биомассы соответствующих трофических уровней; $D_3, D_4, \dots, D_n$ - траты на обмен (дыхание) соответствующих трофических уровней.

Согласно неравенству(8), потери вещества вторичной продукции, а следовательно, и степень отличия результатов - продукции сообщества от вторичной - при измерении методом C^{14} зависят от величины коэффициентов $\frac{P}{B+P}$ и $\frac{D}{B}$. Если в качестве второго трофического уровня принять мельчайшие личиночные стадии с суточным $P/B=0,5$, третьего - ракообразных с $P/B=0,2$ и $D/B=0,3$, четвертого и последующих уровней - ракообразных с $P/B=0,1$ и $D/B=0,2$, что сопоставимо с реальными величинами, тогда потери радиоактивности (а следовательно, и степень отличия от продукции начального - второго трофического уровня) составят за счет третьего трофического уровня около 9%, четвертого - около 0,3%. Поскольку параметры, принятые для расчета, намеренно завышены, можно считать, что радиосуглеродным методом определяется величина, близкая к продукции первого из учитываемых в эксперименте трофических уровней сообщества зоопланктона¹. Так как отделение зоопланктона от взвеси производится при помощи сита, а четкого разделения на трофические уровни в природных сообществах, вероятно, не существует, то практически это продукция сетного зоопланктона за счет пищи, находящейся во взвеси: фитопланктона, мертвой органики с включением микрофлоры и простейших, которые неотделимы от взвеси. Поскольку невозможно учесть, какую часть пищи хищных и полухищных форм составляет вещество того или иного трофического уровня, определение продукции каждого трофического уровня в подобном эксперименте представляется маловероятным. Рассчитываемая в этих экспериментах величина P/B для всего сообщества имеет, вероятно, лишь условное, служебное значение.

В тропических водах более половины биомассы зоопланктона составляют так называемые хищные формы, иногда их содержание достигает 3/4 биомассы. Основой питания для большинства из этих форм являются, вероятно, простейшие, крупные частицы взвешенной органики и крупные клетки фитопланктона, а питание за счет растительноядного зоопланктона имеет второстепенное значение. В

¹ При этом действительные потери энергии за счет обмена хищных форм теоретически могут приближаться к величине вторичной продукции, а продукция сообщества в целом - к 0. Насколько такое положение возможно в реальных природных сообществах зоопланктона, остается неизвестным.

этом случае эксперимент с сообществом приближается к эксперименту с зоопланктоном одного трофического уровня, а значение P/B , рассчитанное для сообщества, приобретает вполне реальное значение.

На основании сказанного выше приводимые в настоящей работе данные по продукции зоопланктона, полученные радиоуглеродным методом, не претендуют на точность абсолютных значений, однако их отчетливая связь с условиями экспериментов позволяет использовать их в качестве показателя относительной интенсивности продукционного процесса в сообществе зоопланктона и продемонстрировать вероятный характер зависимости этого процесса от обеспеченности пищей.

Результаты исследований

Основой для настоящей работы послужила замеченная при сопоставлении данных, полученных в экваториальной Атлантике, зависимость между биомассой зоопланктона и первичной продукцией, отмечавшаяся и другими авторами (Сорокин и Кляшторин, 1962). В качестве эмпирических значений для расчета зависимости были взяты средневзвешенные величины по участкам разрезов, указанным в методической части (табл.7).

Коэффициент корреляции приведенных в таблице значений биомассы зоопланктона и первичной продукции составлял 0,725, будучи достоверным при уровне значимости 0,001.

Эмпирические точки, по которым рассчитано уравнение зависимости (9), представлены на рис.4. Кружочками обозначены фактические

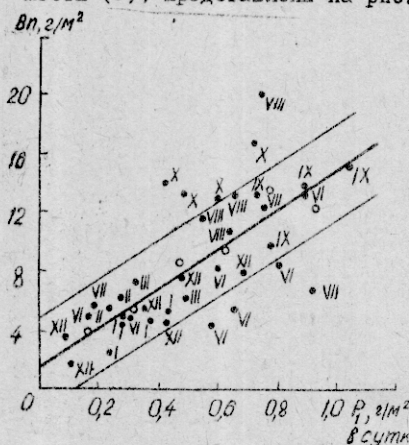


Рис.4. Зависимость биомассы зоопланктона от первичной продукции. Точки — эмпирические значения биомассы зоопланктона и первичной продукции; кружочки — средние значения биомассы, соответствующие центральным значениям классов числового ряда величин первичной продукции; римские цифры — месяцы.

Средневзвешенные значения объема сетного сегона (V) условного
сырого веса (B_n) и первичной продукции зоопланктона (P_1) по участкам
разрезов в слое 0-100 м

Т а б л и ц а 7

Рейс	Дата	Раз- рез по мери- диану зап. дол- готы	5 - 2° N				2° N - 5° S				5 - 10° S						
			n*	V, 2° мм³/м²	B _n , 2° мг/м²	n	P ₁ , 2° мгс/м² в сут- ки	n	V, 2° мм³/м²	B _n , 2° мг/м²	n	P ₁ , 2° мгс/м² в сут- ки	n	B _n , 2° мг/м²	V, 2° мм³/м²	P ₁ , 2° мгс/м² в сут- ки	
13	VI 1964 г.	5°	16	8800	5460	3	657	40	21500	13300	5	900	14	-	-	-	590
	VI 1964 г.	10°	22	13300	8250	2	606	42	13600	8440	5	810	14	-	4400	-	-
	VII 1964 г.	5°	17	10800	6700	2	926	42	17300	10700	4	644	-	-	-	-	-
	VII 1964 г.	10°	19	9400	5830	2	188	42	20200	12500	5	770	15	-	4800	-	175
15	VIII 1965 г.	5°	19	32400	20000	2	750	40	17000	11580	5	655	12	-	4900	-	298
	VIII 1965 г.	10°	17	18800	11600	3	560	42	21300	13200	6	660	-	-	-	-	-
	IX-I 1965 г.	5°	-	-	-	-	-	-	36	15750	9760	4	785	-	-	-	-
	IX-I 1965 г.	10°	-	-	-	-	-	-	36	21500	13300	4	740	-	-	-	-
14	IX II 1965 г.	5°	-	-	-	-	-	-	37	22400	13900	3	900	-	-	-	-
	IX II 1965 г.	10°	-	-	-	-	-	-	43	24000	14900	4	1000	-	-	-	-
	X 1965 г.	5°	19	22600	14000	2	443	41	21500	13300	4	490	-	-	-	-	-
	X 1965 г.	10°	21	21000	13000	3	610	42	26600	16600	4	750	-	-	-	-	-
14	XI 1964 г.	5°	22	13300	5400	2	862	41	19500	7940	4	700	13	-	4050	-	120
	XI 1964 г.	10°	19	10600	4320	3	440	41	19300	7850	5	485	15	-	9200	-	93
	I 1965 г. Фернан- до-По	5°	15	9800	3980	2	290	28	13200	5360	4	445	20	-	12000	-	292
	I 1965 г.	10°	18	13300	5420	2	245	42	15000	4670	3	386	21	-	6100	-	248
14	II 1965 г.	5°	20	14800	6000	2	495	42	17800	7290	6	282	-	-	-	-	-
	II 1965 г.	10°	20	14800	6000	2	495	42	17800	7290	6	335	-	-	-	-	-

х/Количество измерений на участке.

Т а б л и ц а 8

Определение биоэнергии зоопланктона экваториальной
Атлантики (10° з.д.) (Численко, 1967)

Судно, дата, рейс	Про- ба	Количество		Биомасса зоопланкто- на, мг/м ² слоя 0-100 м	Биоэнергия, кал/м ² в сутки ($t = 20^{\circ} \text{C}$)
		обработанных организмов	весовых групп		
"Олонец", 1У 1963 г., 10° з.д.	50 58 68 88	649 598 561 632	8 11 11 12	6440 2000 3060 2460	1130 290 540 317
"Звезда", рейс 13, 11 1964 г., 10° з.д.	234 299 314 324 344 377 1131	894 555 582 923 764 871 899	7 6 8 9 10 8 9	2020 1990 3550 3200 5530 6200 13000	299 366 563 467 855 826 1590
"Звезда", рейс 15, Х. 1965 г., 10° з.д.	1138 1141 1152 1174 1195	525 546 665 408 600	7 8 10 8 8	13100 12600 7200 6460 6760	2080 1670 755 1030 1150
"Звезда", рейс 15 УШ 1965 г., 10° з.д.	113 131 160 183 193 195 225 255 284			2667 4918 4526 24100 15313 6529 10055 11781 10748	415 630 620 3029 1583 800 1435 1612 1363

кие средние значения биомассы зоопланктона (y), соответствующие центральным значениям классов числового ряда величин первичной продукции (x) (Рокицкий, 1961). Очевидно, что зависимость $y \cdot x$ является линейной. Уравнение, выражающее эту зависимость, имело следующие параметры:

$$y = 1,59 + 13,20x \quad (9)$$

Среднее квадратическое отклонение ($\sigma y \cdot x$) равно 3,22, а коэффициент регрессии достоверен при уровне значимости 0,001. Можно предположить, что значение первого коэффициента характери-

зует величину биомассы зоопланктона, образованной за счет других источников, например накопленных в водоеме запасов мертвого органического вещества. Г.Г.Винберг и В.П.Ляхнович (1965, рис.16) приводят график такой же зависимости, рассчитанной по средним за вегетационный период значениям для нескольких прудов рыбхоза "Изобелино" (Белоруссия). Зависимость в тех же единицах имеет следующее количественное выражение:

$$y = 0,4 + 22,4x, \quad (10)$$

т.е. и здесь какая-то часть зоопланктона существует за счет других источников энергии.

Существование прямой зависимости биомассы зоопланктона от первичной продукции можно объяснить такой же зависимостью биоэнергии сообществ зоопланктона от их биомассы (табл.8, рис.5), выражаемой уравнением

$$y = 72 + 135x, \quad (11)$$

где y - биоэнергия, кал/м² в сутки; x - биомасса зоопланктона, г/м². Все расчеты даны для слоя 0-100 м.

Используя зависимость (11), нами рассчитаны величины биоэнергии, соответствующие средневзвешенным значениям биомассы зоопланктона (табл.9), а также зависимость биоэнергии сообществ зоопланктона от первичной продукции (рис.6). Характер зависимости между этими одноразмерными величинами вполне соответствует характеру зависимости биомассы зоопланктона от первичной продукции, которые являются величинами разной размерности.

Вероятно, метод расчета биоэнергии сообществ и популяций, предложенный Л.Л.Численко, не может претендовать на получение надежных абсолютных величин, а следовательно, и использоваться для расчетов элементов энергетического баланса, обеспеченности пищей и т.д. Для этого необходимы экспериментальные измерения энергии обмена изучаемых сообществ¹. Приведенные же выше расчеты биоэнергии лишь объясняют природу реально существующей количественной зависимости биомассы зоопланктона от первичной продукции.

Если выразить биомассу зоопланктона через углерод, то, со-

¹ Подобные измерения выполнены Менцелем и Райтером (1961) в Саргассовом море кислородным методом на сетном материале.

гласно коэффициенту регрессии (9), 1 г углерода биомассы зоопланктона соответствует 0,97 г углерода суточной первичной продукции. В дальнейшем изложении это отношение (P_1/B_n) употребляется как индекс потенциальной обеспеченности пищей (сокращенно – индекс обеспеченности). Линейность зависимости (9) свидетельствует о том, что потенциальная обеспеченность примерно одинакова как в олиготрофных, так и в высокотрофных районах, а в нашем случае также и в разные по продуктивности сезоны в одной и той же акватории.

На графике зависимости (рис.4) у эмпирических точек представлены римские цифры, обозначающие месяц, когда производились наблюдения. За пределами (+16) от теоретической линии регрессии находятся преимущественно точки, соответствующие октябрю, (-16) – преимущественно точки, соответствующие июню. Как видно, разброс точек не является случайным. Для приэкваториальной зоны в пределах 5 – 10° з.д. характерна резкая сезонная изменчивость величин первичной продукции (рис.7). В июне первичная продукция резко возросла, в октябре почти так же резко упала. С этим, очевидно, и связан разброс точек на графике зависимости, поскольку она построена по параллельным одновременным наблюдениям и возможное отставание биомассы зоопланктона от величины первичной

ϵ , ккал/м² в сутки

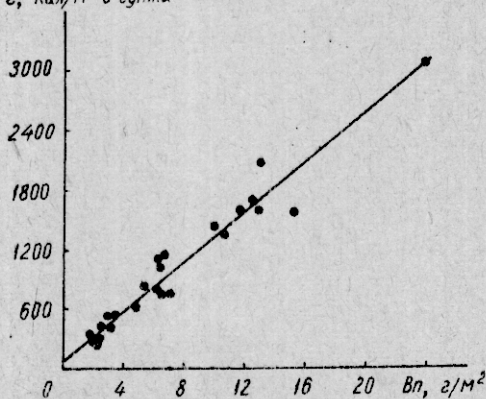


Рис.5. Зависимость биоэнергии сообществ зоопланктона (ϵ) от их биомассы (B_n).

ϵ , ккал/м² в сутки

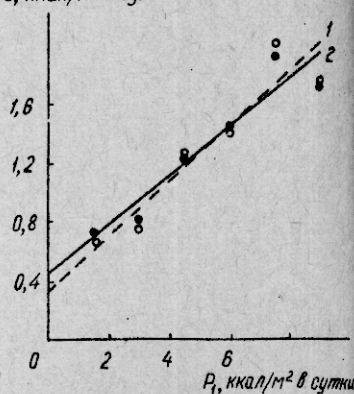


Рис.6. Зависимость биоэнергии зоопланктона (ϵ) от первичной продукции (P_1):
1 – при 20°C; $y = 0,34 + 0,18x$;
 $r = 0,94$; $\sigma_{y \cdot x} = 0,63$.
2 – при действительной температуре;
 $y = 0,45 + 0,16x$; $r = 0,94$; $\sigma_{y \cdot x} = 0,56$.

продукции по времени не учитывалось. Возрастание первичной продукции в июне (в 1,5 – 2 раза против его среднего значения) привело к резкому увеличению индекса обеспеченности и как результат к последующему возрастанию биомассы зоопланктона. Падение индекса обеспеченности в октябре (в 2–3 раза), связанное с падением первичной продукции, вызвало уменьшение биомассы зоопланктона.

На основании проведенных соответствующих расчетов (табл.10), по уже опубликованным результатам экспериментов радиоуглеродным методом (Чмыр, 19676), получена четкая зависимость интенсивности прироста биомассы зоопланктона от обеспеченности пищей в эксперименте (рис.8), которую можно выразить как

$$y = 0,44 \times 0,55^x, \quad (12)$$

где y – интенсивность прироста биомассы зоопланктона (P_n/B_n) в сутки; x – индекс потенциальной обеспеченности зоопланктона пищей ($\frac{P_i + B_{01}}{B_n}$).

Коэффициент корреляции этих величин равен 0,94.

В данном случае включение в формулу индекса обеспеченности биомассы фитопланктона в начале эксперимента (B_{01}) связано с характером уравнения, по которому определяется прирост зоопланктона радиоуглеродным методом (7). Использование уравнения (12) для расчета конкретных значений y в природных условиях было бы преждевременным, ввиду изложенных выше методических трудностей. Тем не менее, оно позволяет судить об общем характере зависимости интенсивности прироста биомассы зоопланктона от обеспеченности пищей.

Таким образом, если уравнение (11) объясняет природу зависимости биомассы зоопланктона от первичной продукции, то уравнение (12) показывает, каким образом в сообществе планктона осуществляется поддержание гомеостаза. При постоянной величине первичной продукции (P_i) и биомассы зоопланктона (B_n) в данной акватории индекс обеспеченности ($\frac{P_i}{B_n}$) постоянен. При увеличении P_i увеличивается и значение индекса, что, согласно зависимости (13), ведет к увеличению интенсивности прироста и возрастанию биомассы зоопланктона. Увеличение биомассы зоопланктона вызывает уменьшение индекса ($\frac{P_i}{B_n}$) до прежнего уровня. К такому же результату приведет любое другое изменение P_i или B_n .

Расчет средневзвешенных значений биоэнергии по участкам
по тем же участкам (в слое 0-100 м), исполь

Рейс	Дата	Разрез по ме- ридиана- ну зап. долго- ты	5 - 2°с.ш.					
			P _I		B _n	ε, 20°	t°q	-ε,
			мгс/м ² в сут- ки	кал/м ² в сут- ки	мг/м ²	кал/м ² в сутки		
	VI 1964 г. 5°		657	6200	5460	807	22,40 1,21 23,4	976
	VI 1964 г. 10°		606	5700	8250	1186	1,31	1154
13	УП 1964 г. 5°		926	8660	6700	976	20,10 1,00	976
	УП 1964 г. 10°		188	1770	5830	857	20,30 1,02	874
	УШ 1965 г. 5°		750	7050	20000	2771	19,20 0,930	2577
	УШ 1965 г. 10°		560	5250	11600	1638	21,00 1,08	1769
	IX-I 1965 г. 5°		-	-	-	-	-	-
15	IX-I 1965 г. 10°		-	-	-	-	-	-
	IX-II 1965 г. 5°		-	-	-	-	-	-
	IX-II 1965 г. 10°		-	-	-	-	-	-
	X 1965 г. 5°		443	4160	14000	1962	19,40 0,95	1864
	X 1965 г. 10°		610	5730	13000	1827	20,50 1,14	2083
	XII 1964 г. 5°		362	3400	5400	800	22,50 1,22	841
	XII 1964 г. 10°		440	4130	4320	655	1,22	799
14	I 1965 г. Фернандо-По		290	2720	3980	607		
	I 1965 г. 0°		245	2290	5420	804	21,30 1,11	892
	II-III 1965 г. 10°		495	4640	6000	880	22,00 1,18	1038

Примечание: q - температурная поправка.

2° с.ш.		5° ю.ш.				5 - 10° ю.ш.					
P _I		B _n ,	ε ^{20°} ,		ε,	P _I		B _n ,	ε ^{20°}		ε,
мгс/м ² в сут- ки	кал/м ² в сут- ки	мг/м ²	кал/м ² в сут- ки	t°q	кал/м ² в сут- ки	мгс/м ² в сут- ки	кал/м ² в сут- ки	мг/м ²	кал/м ² в сут- ки	t°q	кал/м ² в сут- ки
900	8440	13300	1866	19,30 0,94 18,30	1754	-	-	-	-	-	-
										23,80	
810	7500	8440	1211	0,86	1041	590	5540	4400	666	1,37	912
644	6030	10700	1516	18,40 0,86	1304	-	-	-	-	-	-
770	7200	12500	1760	19,40 0,95	1672	175	1640	4800	720	22,00 1,18	842
655	6130	10580	1500	18,20 0,85	1275	298	2800	4900	735	21,90 1,16	1853
660	6170	13200	1854	18,40 0,86	1594	-	-	-	-	-	-
785	7350	9760	1389	19,70 0,97	1347	-	-	-	-	-	-
740	6930	13300	1868	19,70 0,97	1812	-	-	-	-	-	-
900	8440	13900	1948	19,30 0,94	1831	-	-	-	-	-	-
1000	9360	14900	2084	20,50 1,04	2167	-	-	-	-	-	-
490	4610	13300	1868	19,10 0,92	1719	-	-	-	-	-	-
730	6860	16600	2313	19,90 0,99	2291	-	-	-	-	-	-
700	6550	7940	1144	19,90 0,99	1133	120	1130	1650	295	21,40 1,12	330
485	4540	7850	1132	0,990	1121	93	870	3740	580	1,12	650
445	4160	5360	796	-	-	292	2740	4880	730	-	-
386	3620	4670	702	-	-	248	2320	2480	407	-	-
286	2640	6100	896	21,60 1,14	1021	-	-	-	-	-	-
335	3140	7230	1048	21,8 1,15	1205	-	-	-	-	-	-

Т а б л и ц а 10

Расчет относительной интенсивности прироста биомассы зоопланктона (P_n / B_n) и относительной обеспеченности зоопланктона пищей $[(P_n + B_{gr}) / B_n]$ в экспериментах методом C^{14} (Чмвр, 1967г)

Номер станции	P_n , мгС/м ³ в сутки	B_{gr} , мгС/м ³	B_n , мгС/м ³	$\frac{r_n}{r_f}$, %	$\frac{P_n + B_{gr}}{B_n}$	$\frac{P_n}{B_n}$, %
1407	17,2	5,25	41,00	3,94	0,56	2,14
1420	28,3	8,30	30,00	2,86	1,22	3,50
1435	12,7	5,60	8,90	1,99	2,06	4,03
1458	18,3	5,00	8,90	1,61	2,62	4,16
1506	22,8	7,10	24,70	2,81	1,21	3,40
1512	20,4	4,30	14,80	2,92	1,67	4,84
1518	63,5	5,70	15,20	1,26	4,55	5,80
1524	21,6	6,45	30,00	3,06	0,94	2,86
1524	28,4	6,00	14,90	2,13	2,31	4,97
1544	8,8	4,10	11,90	2,20	1,08	2,36
1559	7,5	2,00	31,70	4,05	0,30	1,20
1559	8,7	2,00	30,00	3,98	0,36	1,43
1577	36,2	23,00	11,50	1,02	5,15	5,40
1578	47,7	37,80	9,00	1,03	9,50	9,80

П р и м е ч а н и е: r_n — радиоактивность зоопланктона; r_f — радиоактивность фитопланктона. Остальные обозначения те же, что и в табл. 6.

Однако, согласно зависимости (12), постоянство индекса обеспеченности означает также и постоянство интенсивности прироста биомассы зоопланктона. На основании зависимости, реально существующей в природе (9), и зависимости, полученной в эксперименте в условиях естественной популяции (12), можно предположить, что продукция природных сообществ зоопланктона в экваториальной зоне в среднем пропорциональна их биомассе. Это означает, что биомасса зоопланктона служит и относительным показателем его продукции.

Насколько это справедливо для других водоемов и акваторий, можно судить по результатам проведенного при участии автора расчета продукции планктонных ракообразных в Черном море по методу Грезе (1968), согласно которым средние по морю коэффициенты при-

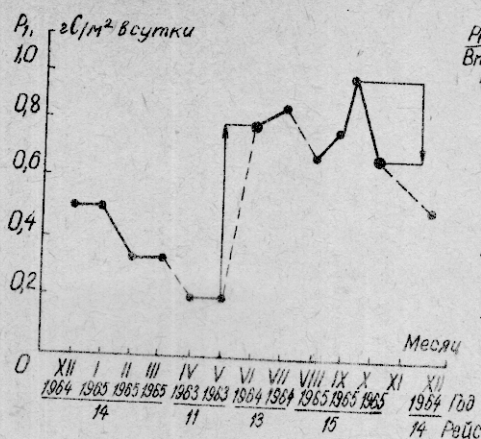


Рис. 7. Сезонный ход величин первичной продукции (P_1) в экваториальной Атлантике по средневзвешенным значениям на участке 20° с.ш. - 5° ю.ш. - 5-100 з.д.

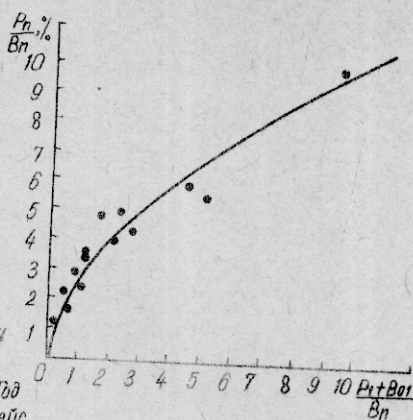


Рис. 8. Зависимость относительного прироста биомассы зоопланктона (P_n/B_n) от относительной обеспеченности пищей ($\frac{P_1 + B_{gr}}{B_n}$).

роста биомассы сообщества планктонных ракообразных оказались относительно близкими весной, осенью и зимой и значительно отличались только летом, когда произошло значительное изменение видового состава сообщества за счет массового развития *Penilia avirostris* (Грезе, Федорина, Чмыр, наст. сборник).

В то же время считается общепризнанным, что судить о первичной продукции по величине биомассы или численности клеток фитопланктона невозможно (Винберг, 1960, стр. 50). Этим объясняется широкое применение кислородного и радиоуглеродного методов непосредственного определения первичной продукции безотносительно к биомассе и количеству клеток фитопланктона. Широкое применение подобных методов для определения продукции зоопланктона на больших акваториях маловероятно, ввиду их сложности, связанной с принципиальными особенностями объекта - сообщества зоопланктона. Реальным представляется использование таких методов для установления закономерностей, связывающих интенсивность прироста биомассы сообщества с обеспеченностью пищей и, возможно, другими факторами, типа зависимости (12), описанной выше.

Основой для оценки относительной продуктивности зоопланк-

тона в различных акваториях, по мнению автора, уже сейчас могут послужить достаточно точные измерения биомассы зоопланктона, сопровождаемые параллельными определениями первичной продукции. Измерения этих важнейших параметров планктонных сообществ может быть использовано для оценки относительной биологической продуктивности и для изучения ее сезонных колебаний в различных водоемах и акваториях. Для их измерения не требуется определений видового состава планктона, из-за трудоемкости которых до сих пор не получены сезонные наблюдения развития планктона многих важнейших водоемов и акваторий в количествах, достаточных для надежного прогнозирования колебаний их продуктивности.

Для измерения биомассы зоопланктона и первичной продукции могут быть применены современные экспресс-методы, не требующие длительных остановок судна для взятия проб и проведения исследований и позволяющие за время экспедиции получать законченные результаты. Благодаря этому продукционная характеристика в географическом и сезонном аспектах важнейших в промышленном отношении водоемов и акваторий может быть получена в течение нескольких лет при минимальных затратах.

Поскольку величина первичной продукции в значительной мере является функцией метеорологических условий, определяющих содержание биогенных элементов в поверхностном слое за счет перемешивания и подъемов вод, накопление данных позволило бы построить статистически достоверные схемы зависимости типа: метеорологические условия - первичная продукция - распределение и величины биомассы и продукции зоопланктона - особенности биологии и поведения промышленных объектов.

Л и т е р а т у р а

Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. - Журн. общей биол., II, 5, 1950.

Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956.

Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.

Винберг Г.Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем. - Зоол. журн., 41, II, 1962.

Винберг Г.Г. Пути количественного изучения потребления и усвоения пищи водными животными. - Журн. общей биол., 25, 4, 1964.

Винберг Г.Г., Ляхнович В.П. Удобрение прудов, М., 1965.

Виноградова Л.А. Состав и распределение фитопланктона в экваториальной Атлантике весной 1963 г. - Тр. АтлантНИРО, 18, 1967.

Грезе В.Н. Методы определения продукции популяций с растянутым периодом размножения. Графический метод расчета продукции. - В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.

Грезе В.Н., Федорина А.И., Чмыр В.Д. Продукция основных компонентов кормовой базы планктоноядных рыб Черного моря. - См. наст. сборник.

Грузов Л.Н. Состав и распределение зоопланктона в экваториальной части Атлантического океана весной 1963 г. - Тр. АтлантНИРО, 18, 1967.

Павлова Е.В. Уровень обмена некоторых копепод тропической Атлантики. - В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. М., 1967.

Рокицкий П.Ф. Основы вариационной статистики для биологов. Минск, 1961.

Сорокин Ю.И., Кляшторин Л.Б. Первичная продукция в Атлантическом океане. - Тр. ВГБО, II, 1961.

Суцения Л.М. Количественные закономерности метаболизма и трансформация вещества и энергии ракообразными. Автореф. докт. дисс. М., 1969.

Численко Л.Л. Номограмма для приближенного расчета обмена у водных пойкилотермных организмов. - Зоол. журн., 46, 8, 1967.

Чмыр В.Д. Некоторые материалы по определению первичной продукции планктона экваториальной зоны Атлантики весной и осенью 1963 г. - АтлантНИРО, 18, 1967а.

Чмыр В.Д. Радиоуглеродный метод определения продукции зоопланктона в естественной популяции. - ДАН, 173, 1, 1967б.

Шушкина Э.А., Сорокин Ю.И. О методике определения продукции зоопланктона радиоуглеродным методом. - Океанология, 9, 4, 1969.

Hemmingsen A.M. Energy metabolism as related to body size, and respiratory surfaces and its evolution-Rep. Steno Mem. Hospit. Nordisk. Insulinlab., 9, 2, 1960.

Menzel D.W., Ryther J.H. Zooplankton in the Sargasso Sea off Bermuda and its Relation to Organic Production. - J. du Conseil, 26, 3, 1961.

Steemann-Nielsen E. The use radio-active carbon C^{14} for measuring organic production in the sea. - J. Conseil perman. internat. explorat. mer, 18, 1952.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ АРАВИЙСКОГО МОРЯ

Л.В. Кузьменко

Фитопланктон северной части Аравийского моря изучен очень слабо. Имеющиеся сведения не достаточно полно характеризуют его систематический состав, количественное развитие и распределение по экватории моря в сезонном аспекте (Salim, 1954; Зернова, 1962; Зернова, Иванов, 1964; Noor-Uddin, 1967; Савич, 1968; Кузьменко, 1969, 1971).

Материалом для настоящей работы послужили данные, полученные в результате обработки 378 проб, собранных на 126 станциях в северной части Аравийского моря во время советско-пакистанской экспедиции с января по ноябрь 1969 г. на СРТ-Р "Владимир Воробьев". Пробы фитопланктона отбирали литровыми гидрологическими батометрами, при обработке использовали осадочный метод. В работе рассматривается качественный состав и количественное распределение растительного планктона в верхнем 25-метровом слое.

Качественный состав

В планктоне северной части Аравийского моря обнаружено 234 вида и разновидности водорослей, в том числе: Bacillariophyta - 107 (45,7%), Pyrrophyta (почти все перидиниевые) - 104 (44,4%), Chrysophyta (в основном кокколитофориды) - 17 (7,3%), Cyanophyta - 1 и прочие - 5 (2,6%) (Chlorophyta - 3, Xanthophyta - 1, Euglenophyta - 1).

В зимний период (январь - февраль) зарегистрировано 153 вида и разновидности планктонных водорослей, относящихся к 54 родам. Более половины всех найденных видов составляли диатомовые,