

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

№ 2960-85 Ден.

5.05.85.

УДК 591.524.12: 578

С. А. Пионтковский, Г. А. Гольдберг, П. В. Щербатенко,

Т. А. Мельник, С. А. Серегин

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ ПЛАНКТОННЫХ ПОЛЕЙ И
КОНЦЕНТРАЦИЯ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ СКОПЛЕНИЙ.

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 26 ден.

Последние годы в морской экологии - одной из наиболее дискутируемых - является проблема иерархической многоуровневой пространственно-временной изменчивости планктонных полей [13]. Эти представления были трансформированы в морскую экологию из гидрофизики и явились весьма конструктивными: детале разрозненные исследования пространственного распределения планктона от масштабов Мирового океана до микрораспределения на акваториях в десятки и сотни метров оказалось возможным уместить в единую "многоячеечную" систему пространственно-временных масштабов.

С развитием методов высокочастотной регистрации численности или биомассы планктона, были получены оценки их распределения на нескольких уровнях масштабности пространства: от сотен метров до сотен километров [4, 8, 19, 14]. В то же время взаимосвязь и взаимодействие пространственных неоднородностей ("пятен" - в английской литературе) различного масштаба остаются мало понятными.

Рабочая гипотеза. В теории океанской турбулентности известно явление каскадного переноса и распределения вихрей по диапазону масштабов: вихри большого размера распадаются на менее масштабные и в конечном итоге вихри масштаба нескольких миллиметров диссипируют: распадаются, трансформируя энергию турбулентного движения в тепловую, то есть кинетическую энергию молекулярного движения [21].

Однако, на фоне этого каскада распадающихся вихрей выделяются некоторые диапазоны повышенного энергоснабжения вихревых структур за счет внешних источников [3].

В пространственной структуре планктонных полей также существует широкий спектр разномасштабных неоднородностей: от метров до тысяч километров [18]. Но в отличие от судьбы вихрей предельно малых масштабов, неоднородности зоопланктонных полей, вероятно, могут противостоять динамике турбулентных процессов. Экологические и трофо-динамические взаимодействия между особями, адаптивные реакции на абиоти-

ческие факторы среды приводят к формированию у них скоплений [9], то есть распределение организмов не следует законам распределения пассивных частиц, не распадается до уровня отдельных особей, а образует скопления. При этом эволюгические и трофодинамические взаимодействия могут являться внутренними источниками, поддерживающими существование скоплений. Концентрации особей в таких скоплениях могут на порядок и более превышать фоновые [12, 10]. Сами скопления, вероятно, также пространственно неоднородны - распределение особей в них "пятнисто". Однако, если существование таких скоплений обеспечивает популяции какие-либо "экологические выгоды", можно ожидать, что существует некоторый оптимальный и, в этом смысле, далее неделимый масштаб элементарных скоплений, которые формируют неоднородности более крупных масштабов. Частота встречаемости таких элементарных скоплений (назовем их ЭС) должна быть наиболее велика. Таким образом, ЭС является прежде всего функциональной единицей.

Если так, то при исследовании неоднородности пространственной структуры в любом диапазоне, лежащем выше размеров ЭСов, функция распределения разноразмерных неоднородностей в этих диапазонах будет стремиться к максимуму в области минимальных размеров неоднородностей (то есть описываться убывающей кривой) (рис. 1).

Если при исследованиях пространственной структуры захвачен диапазон шкалы ЭСов, функция распределения разноразмерных неоднородностей будет иметь максимум в области характерного размера ЭСов (то есть описываться одномодовой кривой).

В настоящей работе обсуждаются некоторые экспериментальные данные, свидетельствующие о существовании ЭСов и оценки масштабов ЭСов.

Методика измерений. Оптимальным методом решения задачи было бы выполнение разрезов большой продолжительности (сотни км) в сочетании с высокой частотой измерений концентрации планктона: простран-

58-0988

пространственная дискретность измерений (Δl) - порядка нескольких метров. Однако, приборы для длительной регистрации параметров горизонтального распределения зоопланктона с таким пространственным разрешением пока не нашли широкого применения и находятся в стадии разработки. В связи с этим использовали схему измерений, представленную на рисунке 2. Ряды данных с равнодискретными измерениями получали:

1) на разрезах протяженностью в сотни км при Δl_1 порядка нескольких километров; 2) на разрезах протяженностью в несколько километров при Δl_2 порядка сотен метров; 3) на разрезах протяженностью в сотни метров, при Δl_3 порядка нескольких метров. При всех измерениях величины численности или биомассы планктона представляли собой интегральные оценки этих параметров в пределах участков разреза данной дискретности (Δl).

Сбор проб зоопланктона производили с помощью насосов производительностью 200-300 л. мин. $^{-1}$ в пределах квазигомогенного слоя.

Результаты. Оценка неоднородности пространственного распределения зоопланктона при Δl_1 и Δl_2 была выполнена в различных районах океана (рис. 3). Построение функций распределения размеров неоднородностей (пятен) и способ выделения последних на основе непараметрических критериев излагались ранее [6, 1]. При этом считали, что пятна - это пространственные области "заполненные" биомассой, изменяющейся в пределах этой области как единое целое. Границы областей графически определяли величинами одностипных ("+" или "-") отклонений от средней (рис. 4). На уровне мезомасштабов (Δl_1), где при исследованиях захватываются периоды времени в десятки часов, средняя имеет околосуточный временной тренд в связи с миграциями зоопланктона. Он бимодален и достаточно одностипен в пределах тропической зоны [7]. На уровне микромасштабов (Δl_3) продолжительность наблюдений составляет 1-2 часа. Для этих периодов времени явления околосуточной

динамики несущественны, поэтому здесь средняя величина постоянная в пределах периода наблюдений. Для указанных Δl будем анализировать функции распределения положительных отклонений ("+"-пятна).

Функции распределения размеров пятен по диапазону масштабов при Δl_1 и Δl_2 для исследованных акваторий качественно одинаковы как на основе оценок биомассы (рис. 5), так и численности зоопланктона [4]. Они удовлетворительно описываются убывающей экспонентой и показывают, что неоднородности размера ЭСов следует искать на масштабах меньших сотен метров.

28000-88
Действительно, при Δl_3 функция распределения размеров пятен по диапазону масштабов имеет качественно иной вид (рис. 5 е). Она указывает на преобладание пятен определенного размера. Это дает основание полагать, что "перегиб" в кривой распределения во всем диапазоне разноразмерных неоднородностей найден. Характерный размер ЭСов составляет десятки метров. По порядку величин он согласуется с размерами скоплений зоопланктона, зарегистрированных при визуальных подводных наблюдениях [10, 12].

Эмпирическое подтверждение концепции ЭСов позволяет объяснить механику возникновения пространственной неоднородности поля зоопланктона (рис. 6): она задается "плотностью упаковки" ЭСов в единице объема или площади, т.е. плотностью распределения ЭСов в единице пространства (одномерного, двумерного или трехмерного).

При облове теми или иными орудиями (например, планктонные сети) определенных слоев (горизонтальные и вертикальные ловы), амплитуды ЭСов, т.е. концентрации организмов в каждом, суммируются. Сумма этих амплитуд определяет величину наблюдаемой концентрации зоопланктона в данной области.

Таким образом, динамика наблюдаемой концентрации зоопланктона в пространстве какого-либо масштаба есть динамика плотности распределения ЭСов в этом пространстве.

Пространственные неоднородности масштаба сотен метров есть производные плотности ЭСов, а неоднородности масштаба десятков километров есть "производные производных", т.е. более высоких порядков.

Неоднородности пространственного распределения планктона на уровне масштабов $\Delta \ell_1$ и $\Delta \ell_2$ (т.е. долей км - десятков км). формируются адвективно-диффузионными процессами того же масштаба и приростом численности или биомассы планктона за данное время [1, 17, 21 и др.] .

Неоднородности пространственного распределения масштаба ЭСов, вероятно, имеют этологическую природу. Так, при подводных наблюдениях было показано, что некоторые виды копепод проявляют элементы типичного стайного поведения, характерного для высших ракообразных и рыб. При механическом воздействии стаи распадаются, восстанавливаясь вновь по прекращению воздействия. Кроме того, при движении, скопления могут поддерживать долговременную однотипную ориентацию - против течения [10]. Коммуникация между особями в скоплениях может осуществляться на основе зрения и виброрецепции [11, 20]. В экспериментальных условиях были описаны механизмы поддержания определенной плотности скоплений на основе регуляции зоопланктонами расстояний между особями [5, 24].

ЭСы этологической природы могут быть полифункциональными. В одних случаях они могут формироваться особями (самцами и самками) в процессе репродуктивного поведения. Известно, что последние видоспецифичны [16], а взаимодействие особей может осуществляться на основе хеморецепции [15]. В других случаях это могут быть скопления, образовавшиеся в результате однотипной реакции на градиенты абиотических факторов.

В то же время не следует исключать возможности прямого влияния динамики среды на формирование неоднородности зоопланктонных полей на масштабах ЭСов. Известно, что в спектре движений океанских вод на

масштабах десятков метров существует максимум в энергоснабжении вихревых структур [3], а синхронные исследования в открытых водах распределения зоопланктона и адвективно-диффузионных характеристик на близких к ЭСам масштабах (сотен метров) указывают на совпадение спектров численности зоопланктона и пассивной примеси с пульсациями скорости течений [2].

Концепция ЭСов рождает много проблем в их изучении. Первостепенными являются: выявление их природы, оценка соотношения размеров ЭСов и величин численности (биомассы) организмов в них и др. Все это требует в дальнейшем организации специальных исследований.

18.09.82

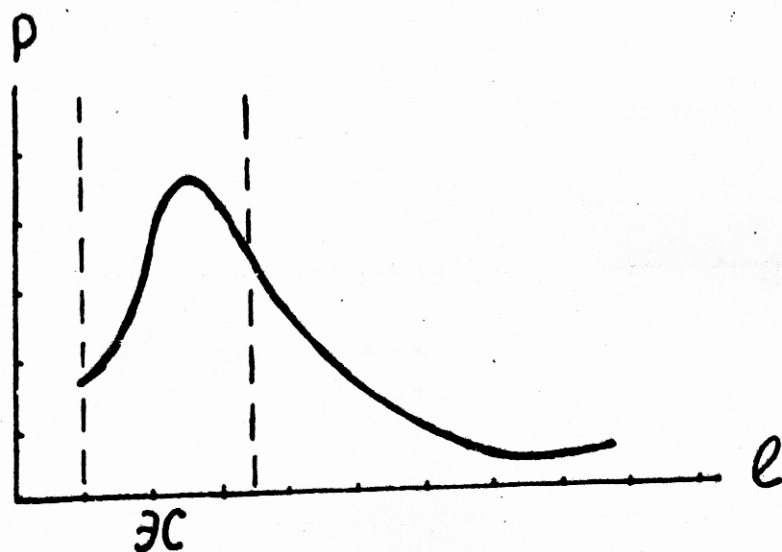


Рис. I. Гипотетическая функция плотности распределения размеров пятен зоопланктона в различных областях диапазона масштабов пространства (e).

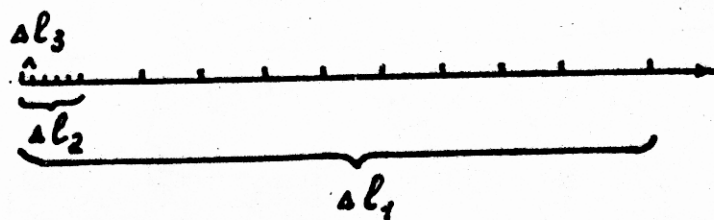


Рис. 2. Схема дискретности полевых измерений концентрации зоопланктона на разрезах.

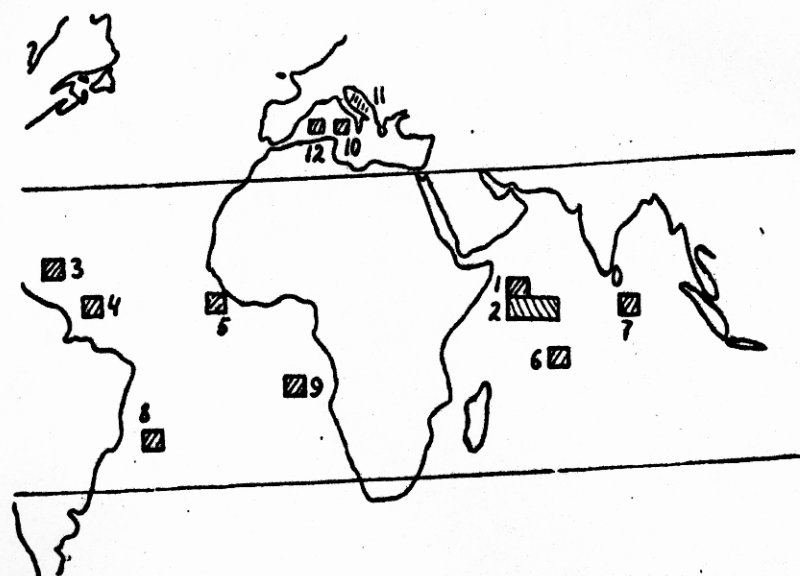


Рис.3. Расположение полигонов.

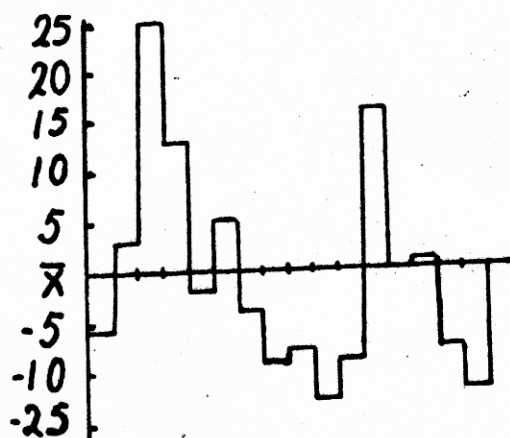


Рис. 4. Фрагмент записи численности пятен планктона на разрезе в единицах отклонения от средней ($\bar{x}$).
По ординате - численность (экз. $\cdot$ м⁻³), или биомасса (мг. $\cdot$ м⁻³).
По абсциссе - расстояние от начальной точки разреза.

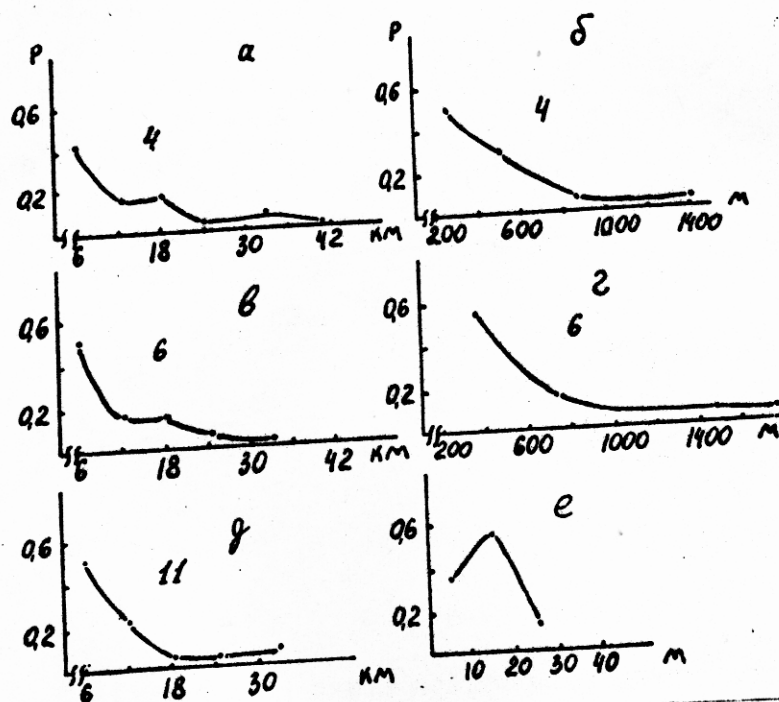


Рис. 5. Функции плотности распределения размеров пятен на различных уровнях масштабности пространства.

а, в, д - $\Delta \ell_1$; б, г - $\Delta \ell_2$; е - $\Delta \ell_3$. Объяснения в тексте. Номера кривых соответствуют номерам полигонов на рис. 2.

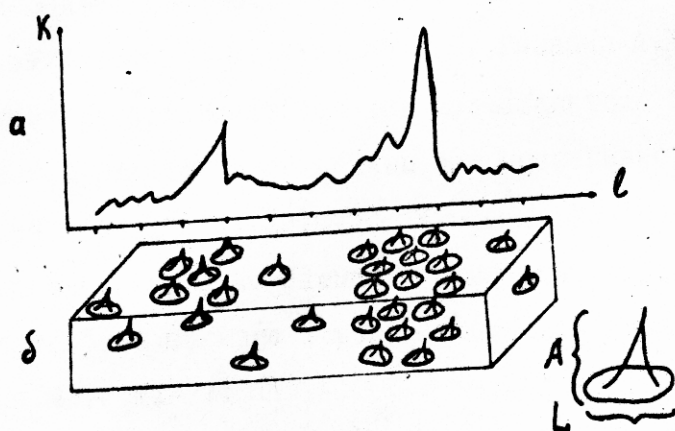


Рис.6. Статистическая схема механики возникновения пространственной неоднородности в распределении зоопланктона.
 а - профиль распределения концентрации при измерении на разрезе, K - численность (биомасса) в единице пространства, l - расстояние от начала разреза, δ - плотность распределения ЭСов в трехмерном пространстве.
 А - амплитуда (численность или биомасса организмов в ЭС),
 L - размер ЭС.

1. Гольдберг Г.А., Пионтковский С.А. Пространственно-временная структура поля мезопланктона в поверхностном слое тропической зоны Индийского океана.- Экология моря, 1985, № 19, с.86-110.
2. Немировский М.С., Пионтковский С.А., Серегин С.А., Коршенко А.Н. Микрораспределение зоопланктона; адвективно-диффузионные процессы и поведение особей.- Океанология, в печати.
3. Озмидов Р.В. О некоторых особенностях энергетического спектра океанической турбулентности.- ДАН СССР, т. 161, № 4, с.828-831, 1965.
4. 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.54-59.
5. Пионтковский С.А. Элементы поведения жертвы в системе "хищник-жертва" на примере морских копепод.- Биология моря, К., 1977, вып. 42, с.11-17.
6. Пионтковский С.А., Гольдберг Г.А. Пространственная неоднородность распределения планктона: элементы методологии и некоторые результаты исследований.- В кн.: Пространственно-временные структуры гидрохимических и гидрофизических характеристик морей. Таллин, 1981, с. 76-78.
7. Пионтковский С.А., Гольдберг Г.А. Соотношение пространственной и временной изменчивости планктонных полей.- Экология, 1984, № 1, с.42-46.
8. Boyd C.M. Small scale spatial patterns of marine zooplankton examined by an electronic in situ zooplankton detecting device.- Neth. J. Sea Res., 1973, N 7, p.103-111.
9. Cassie R.M. Microdistribution of plankton.- Oceanogr. mar. Biol. Ann.Rev., 1963, 1, p.223-252.
10. Emery A.R. Preliminary observations on coral reef plankton.-

1960-11

Limnol. and Oceanogr., 1968, 13, N 2, p. 293-304.

- (11) Gophen C.W., Harris R.P. Visual predation by a marine cyclopoid copepod *Corycaeus anglicus*.- J.Mar.Biol. Ass U.K., 1981, N 61, p. 391-398.
- (12) Hamner W.M., Carleton J.H. Copepod swarms: attributes and role in coral reef ecosystems.- Limnol. and Oceanogr., 1979, v.24, N 1, p.1-14.
13. Haury L., McGowan J.A., Wiebe P.H. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions.- "Spat. Pattern Plankton Communit. Proc. NATO Conf. Mar. Biol., Erice, 1977" New York-London, 1978, p.277-328.
14. Herman A.W., Sameoto D.D., Longhurst A.R. Vertical and horizontal distribution patterns of copepods near the shelf Break South of Nova Scotia.- J. Fish. Aquat. Sci., 1981, v.38, N 9, p.1065-1076.
- (15) Katona S.K. Evidence for sex pheromones in planktonic copepods.- Limnol. and Oceanogr., 1973, v.18, N 4, p.574-584.
16. Katona S.K. Copulation in the copepod *Eurytemora Affinis* /Poppe, 1880/.- Crustaceana, 1975, v.28, p.89-95.
- Levin S.A., Segel L.A. Hypothesis for origin of plankton patchiness.- Nature, 1976, 259, p.659-670.
18. Longhurst A.R. Significance of spatial variability.- In: Analysis of Marine ecosystems. Acad. Press. London, 1981, p.415-442.
19. Mackas D.Z., Boyd C.M. Spectral analysis of zooplankton spatial Heterogeneity.- Science, 1979, v.204, N 4388, p.62-64.
- (20) Newbury T.K. Vibration perception by Chaetognaths.- Nature, 1972, N 236, p.459-460.
21. Okubo A. Diffusion and ecological problems: mathematical models.- Biomathematics, 1980, v.10, 255 p.
22. Poulet S.A., Marsot P. Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea).- Science, 1978, v.200, N4348, p.1403-1405.

2800-8

23. Stavn R.H. The horizontal-vertical distribution hypothesis:
Langmuir circulations and Daphnia distributions.- Limnol. and
Oceanogr., 1971, v. 16, N 2, p. 453-466.
24. Swimming of planktonic Cyclops species /Copepoda, Crustacea/:
Pattern movements and their control.- In: T.-Y. Wu et al. /eds./
Swimming and flying in nature., 1975, v. 2, p. 599-613.

2840-88

Институт биологии
южных морей АН СССР

БИБЛИОТЕКА

л. 26 ген.

2800-85

Печатается в соответствии с решением Редакционно-
издательского Совета ИНЫМ АН УССР от " 5 " марта
1985 года

В печать 18.4 85

Тир. /

Цена

1р 70к

Зак. 32732

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ
Люберцы, Октябрьский пр., 403
