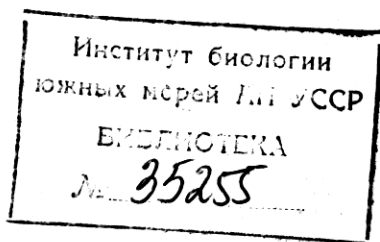


ПРОВ 2010

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

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЮЖНЫХ МОРЕЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА», КИЕВ, 1974

- Зевина Г. Б. Обрастание судов и гидротехнических сооружений на Каспийском море. Автореф. канд. дис. М., 1958.
- Ржепнишевский И. К., Артемчук Н. Я. Грибковое поражение двух видов черноморских баянусов.— В кн.: Биология моря, 18. «Наука-думка», К., 1970.
- Тарасов Н. И. Фауна СССР. Ракообразные, 6, 1, М.— Л., 1957.

ROLE OF FOULING ORGANISMS FOR PRODUCTIVITY IN THE BLACK SEA LITTORAL REGIONS

M. A. Dolgopolskaya, V. D. Braiko

Summary

Using the data collected for many years and related to phenology of the fouling organisms larvae in plankton and to setting onto experimental samples, their role is found out for productivity in the sea littoral regions. It is established that fouling organisms, in spite of the depleted species composition, supply to 35 and in some regions even to 74% of its total mass.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ НОЧЕСВЕТКИ *Noctiluca miliaris* Sur. В МОРЕ

Н. А. Островская, Т. С. Петипа

Ночесветка в Черном море — одна из наиболее многочисленных форм планктона, относящихся к панцирным жгутиконосцам — Dinoflagellata (Киселев, 1950). Распространена в больших количествах по всей акватории Черного моря, составляя 50—90% общей биомассы планктона. В теплое время года основная масса ночесветки держится под слоем температурного скачка при 12—14° С, зимой избегает особо низких (2—4°) температур. Ночесветка оказывается хорошим кормом для крупных ракообразных типа *Calanus* (Петипа, 1965) и может служить зимой, при отсутствии достаточного количества рачкового планктона, дополнительной пищей планктоноядным рыбам (данные Н. Я. Липской). Учитывая большую роль ночесветки в биомассе черноморского планктона и в пищевых взаимоотношениях в море, исследования по продуктивности ночесветки в естественных условиях приобретают особую важность.

В работе представлен новый метод определения продукции популяции ночесветки непосредственно в море при учете процессов ее роста, отмирания, выедания и разложения.

Для настоящего исследования использованы материалы многосуточной якорной станции, проведенной летом 1959 г. в галистической области Черного моря.

Процесс изменения общего количества ночесветки в море, представленной в виде живых и отмерших особей, является суммарным результатом нескольких процессов, каждый из которых отображает вполне определенное биологическое явление. В естественных условиях одновременно осуществляются процессы роста и отмирания живых особей ноктилюки, процессы разрушения отмерших организмов и выедания как живых, так и мертвых клеток планктонными животными.

Охарактеризуем перечисленные выше процессы соответствующими параметрами: s — удельная скорость роста; k — удельная скорость отмирания; r — удельная скорость разрушения; v — скорость изъятия живых и отмерших особей за счет выедания их животными.

Выразим удельную скорость прироста биомассы живых особей ноктилюки через известный уже для одноклеточных организмов параметр τ (Тен, 1964), который определяет среднее время между делениями клетки. Закон изменения биомассы живых особей только за счет процесса роста имеет вид:

$$B(t) = B_0 2^{\frac{t}{\tau}}, \quad (1)$$

где B_0 — начальная биомасса, t — длительность процесса. Отсюда

$$\frac{dB(t)}{dt} = s \cdot B(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{B(t + \Delta t) - B(t)}{\Delta t} = B(t) \frac{\ln 2}{\tau}$$

$$\text{и } s = \frac{\ln 2}{\tau}. \quad (2)$$

Допустим, что количество живых и отмерших особей убывает только за счет процесса выедания пропорционально их соотношению в общей массе ноктилюки. Оседания ночесветки в более глубокие слои практически не наблюдается, так как обычно она обладает нейтральной плавучестью вследствие большого содержания жира. Тогда процесс изменения всей массы ноктилюки в общем случае будет описываться системой дифференциальных уравнений вида

$$\begin{cases} \frac{dB(t)}{dt} = \frac{\ln 2}{\tau} B(t) - kB(t) - v(t, X) \frac{B(t)}{X(t)} \\ \frac{dM(t)}{dt} = kB(t) - rM(t) - v(t, X) \frac{M(t)}{X(t)}, \end{cases} \quad (3)$$

где $M(t)$ — вес отмерших особей в момент времени t , $B(t)$ — биомасса живых особей в этот же период, $X(t) = B(t) + M(t)$ — общий вес живых и мертвых ночесветок. В случае, когда выедание отсутствует либо оно настолько мало, что им можно пренебречь, система (3) обращается в систему вида

$$\begin{cases} \frac{dB(t)}{dt} = \frac{\ln 2}{\tau} B(t) - kB(t) \\ \frac{dM(t)}{dt} = kB(t) - rM(t). \end{cases} \quad (4)$$

В этом случае биомасса живых и вес отмерших особей будут описываться уравнениями:

$$B(t) = B(t_0)e^{\left(\frac{\ln 2}{\tau} - k\right)t},$$

$$M(t) = M(t_0)e^{-rt} + \frac{kB(t_0)e^{-rt}}{\frac{\ln 2}{\tau} - k} \left(e^{\left(\frac{\ln 2}{\tau} - k\right)t} - 1\right). \quad (5)$$

Пусть известны величины $B(t)$ и $M(t)$ соответственно в моменты времени t_0 и t_1 : $B(t_0) = B_0$; $M(t_0) = M_0$; $B(t_1) = B_1$; $M(t_1) = M_1$. Подставив значения этих величин в систему уравнений (5), можно определить параметры k и τ как функции от параметра r .

Для однозначного определения трех параметров необходимо еще знать значение M в момент времени t_2 , $M(t_0) \neq M(t_1) \neq M(t_2)$. Пусть известно $M(t_2) = M_2$. Тогда параметры τ , k и r определяются следующими уравнениями:

$$\tau = \frac{T_1 \ln 2}{\left(1 + \frac{M_1 e^{rT_1} - M_0}{B_1 - B_0}\right) \ln \frac{B_1}{B_0}}, \quad (6')$$

$$k = \frac{M_1 e^{rT_1} - M_0}{T_1 (B_1 - B_0)} \cdot \ln \frac{B_1}{B_0}, \quad (6'')$$

$$M_2 = e^{-rT_2} \left[M_0 + \frac{kB_0}{\frac{\ln 2}{\tau} - k} \left(e^{\left(\frac{\ln 2}{\tau} - k\right)T_2} - 1 \right) \right], \quad (6''')$$

где $T_1 = t_1 - t_0$, $T_2 = t_2 - t_0$.

Подставив значения τ и k в выражение (6'''), получим уравнение для определения величины r :

$$r = \frac{1}{T_2} \ln (\alpha + \beta e^{rT_1}),$$

$$\alpha = \frac{M_0}{M_2} \left(1 - \frac{B_0 \left[\left(\frac{B_1}{B_0} \right)^{T_2/T_1} - 1 \right]}{B_1 - B_0} \right), \quad (7)$$

$$\beta = \frac{B_0 M_1 \left[\left(\frac{B_1}{B_0} \right)^{T_2/T_1} - 1 \right]}{M_2 (B_1 - B_0)}.$$

Определив, таким образом, параметры процессов роста, отмирания и разрушения клеток ночесветки по изменению ее биомассы в период времени, когда выедание ее потребителями практически отсутствует, можно использовать эти параметры для определения объема выедания ночесветки потребителями по изменению ее биомассы в период интенсивного ее истребления. В общем случае величина $v[t, X(t)]$ зависит как от времени, так и от концентрации кормовых объектов. Эта зависимость в свою очередь определяется характером (ритмом) питания животных.

Решим систему (3) для общего случая. Разделим первое уравнение системы на $B(t)$, а второе на $M(t)$ и затем из первого уравнения вычтем второе. Тогда получим уравнение относительно функции

$$\frac{B(t)}{M(t)} = y(t):$$

$$\frac{dy}{dt} = y(t) [b - ky(t)], \quad (8)$$

где $b = \frac{\ln 2}{\tau} - k + r$.

Решив его, получим:

$$y^{-1}(t) = \frac{M(t)}{B(t)} = \frac{1}{b} k(1 - e^{-bt}) + \frac{M_0}{B_0} e^{-bt}. \quad (9)$$

Подставим выражение $M(t)$ из (9) в первое уравнение системы (3) и решим последнее:

$$\frac{dB(t)}{dt} = aB(t) - v[t, X(t)] \frac{y(t)}{1 + y(t)}, \quad (10)$$

где $a = \frac{\ln 2}{\tau} - k$.

Пусть $v[t, X(t)] = v(t)$, тогда

$$B(t) = B_0 e^{at} - e^{at} \int_0^t \frac{v(\xi) y(\xi)}{1 + y(\xi)} e^{-a\xi} d\xi \quad (11)$$

$$M(t) = \frac{B(t)}{y(t)}. \quad (12)$$

Рассмотрим некоторые частные случаи, позволяющие определить достаточно просто величину объема выедания за заданный промежуток времени.

Первый случай: скорость выедания не зависит от концентрации пищевых частиц и в заданном интервале времени остается практически постоянной. Итак, пусть $v = \text{const}$. Тогда сложив уравнения в системе (3) получим:

$$\frac{dX(t)}{dt} = \frac{\ln 2}{\tau} B(t) - rM(t) - v. \quad (13)$$

Подставим в полученное уравнение $B(t)$ и $M(t)$, как функции от t , из (11) и (12). Получим новое выражение:

$$\begin{aligned} \frac{dX(t)}{dt} = B(t) \left(\frac{\ln 2}{\tau} - \frac{r}{y(t)} - v \right) = B_0 e^{at} \left(\frac{\ln 2}{\tau} - \frac{r}{y(t)} \right) - v \left[1 + e^{at} \left(\frac{\ln 2}{\tau} - \frac{r}{y(t)} \right) \times \int_0^t \frac{e^{-a\xi} \cdot y(\xi)}{1 + y(\xi)} d\xi \right]. \end{aligned} \quad (14)$$

Проинтегрируем последнее уравнение и найдем v .

$$v = \frac{\int_0^t e^{at} B_0 \left(\frac{\ln 2}{\tau} - \frac{r}{y(t)} \right) dt - X(t) + X(0)}{\int_0^t \left[1 + e^{at'} \left(\frac{\ln 2}{\tau} - \frac{r}{y(t')} \right) \cdot \int_0^{t'} \frac{e^{-a\xi} y(\xi)}{1 + y(\xi)} d\xi \right] dt'} . \quad (15)$$

Другой частный случай может быть представлен следующим образом. Выедание можно охарактеризовать параметром q , который отражает удельную скорость убыли биомассы за счет выедания, когда общая скорость выедания будет выражаться произведением $q \cdot X(t)$. Этот случай отражает такой характер взаимодействия «потребитель — кормовой объект», когда величина потребления линейно зависит от концентрации кормовых объектов (Петипа, Тен, 1971).

Определив v для того или иного случая, можно найти величину продукции кормового объекта. Изменение биомассы за время t определяется по уравнению: $\frac{dB(t)}{dt} = \frac{dP(t)}{dt} - \frac{dB_e}{dt}$, где B_e — биомасса элиминированных особей. Отсюда и из (3) получаем выражение для определения скорости продуцирования: $\frac{dP(t)}{dt} =$
 $= \frac{\ln 2}{\tau} B(t)$.

Следовательно, величина продукции будет равна:

$$P(t) = \frac{\ln 2}{\tau} \int_0^t B(t) dt = \frac{\ln 2}{a\tau} \left[B_0 (e^{at} - 1) - \right. \\ \left. - v \int_0^t e^{at'} \int_0^{t'} \frac{y(\xi)}{1 + y(\xi)} e^{-a\xi} d\xi dt' \right] . \quad (16)$$

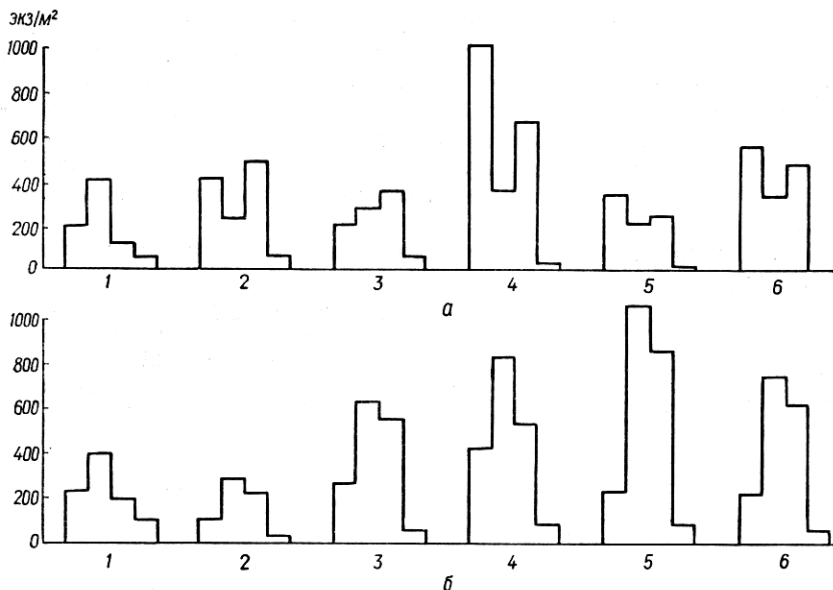
Предлагаемая модель может быть использована также для определения количества вещества, передаваемого в виде пищи в системе кормовой объект — потребитель. Кроме того, зная какое место занимает данный кормовой объект в рационе у различных видов потребителей и удельный вес каждого вида потребителя в общем числе всех потребителей, можно определить численность последних.

Ниже приводится метод определения численности старших возрастных стадий (начиная с IV) *Calanus helgolandicus*, основанный на пищевых взаимоотношениях этих групп в море.

Известно (Кусморская, 1950), что старшие копеподиты *Calanus* (IV—VI стадии) совершают в Черном море вертикальные миграции. Скорость миграционных движений рачков (до 12—15 см/сек) (Петипа, 1966) соизмерима со скоростью подъема планктонных сетей (25—30 см/сек). Очевидно, при ловле планктона с помощью сетей,

активно плавающие рачки способны избегать их. Учитывая этот факт, можно полагать, что полевые данные о численности указанных возрастных стадий *Calanus* в море, полученные на основе сетных ловов, занижены.

Предложенный метод определения численности *Calanus* в море дает возможность оценить также ошибку, обусловленную недоловом рачков.



Соотношение численности старших возрастных стадий (IV, V, ♀, ♂) *Calanus helgolandicus* в Черном море в течение суток.

а — по данным 5—6 июня 1959 г.: 1 — 5 ч 25 мин, 2 — 10 ч 50 мин, 3 — 14 ч 25 мин, 4 — 20 ч 20 мин, 5 — 1 ч 20 мин, 6 — 5 ч 15 мин; б — по данным 14—15 июня 1959 г.: 1 — 5 ч 25 мин, 2 — 10 ч 30 мин, 3 — 13 ч 30 мин, 4 — 20 ч 30 мин, 5 — 0 ч 10 мин, 6 — 5 ч 25 мин.

Полученные модели проверены на материалах двух суточных станций в Черном море, проведенных 5—6 и 14—15 июня 1959 г. Каждая суточная станция представлена шестью сериями ловов. Определение численности IV—VI стадий популяции *Calanus helgolandicus* производилось по величине выедания ими водорослей *Noctiluca*. Возможность применения данного метода обоснована следующими факторами.

Ночесветка в море не совершает миграций, движется очень медленно (0,0042 см/сек) (Павлова, 1970) и улавливается сетью практически полностью. Ночесветкой летом питается в основном только *Calanus helgolandicus*, начиная с IV копепоидитной стадии. В рационе этих стадий она составляет 70—90% (Петипа, 1965).

Если предположить, что ночесветка распределена в каждом слое равномерно, то данные о ее численности, полученные по сетным сборам, достаточно верно отражают истинную картину ее ко-

личества в море. Устойчивый характер количественной структуры старших возрастных стадий популяции *Calanus*, а также схема изменения биомассы ночесветки в течение суток (см. рисунок) говорят о том, что полевые данные характеризуют одну и ту же среду с точки зрения состава и количества планктона.

Охарактеризуем структуру распределения четырех стадий популяции *Calanus helgolandicus* вектором $A(a_1, a_2, a_3, a_4)$, где a_i — величина относительной численности i -ой стадии от общей численности этих стадий ($i = 1, 2, 3, 4$), и соответствующим вектору A вектором $X(x_1, x_2, x_3, x_4)$, где x_i — абсолютная численность i -ой стадии. Очевидно, неизвестные x_i можно выразить через одно какое-

Таблица 1

Динамика биомассы *Noctiluca millaris* (в мг/м²) в Черном море,
5—6 июня 1959 г.

Объект изучения	Время взятия проб, ч					
	5	10	14	20	1	5
	5 июня				6 июня	
Живые особи	44 543	41 307	30 256	40 648	24 477	27 760
Отмершие особи	12 389	13 101	9398,5	15 233	8967	8909

нибудь неизвестное, например через x_4 , с помощью коэффициентов a_i .

$$x_1 = \frac{a_1}{a_4} x_4; \quad x_2 = \frac{a_2}{a_4} x_4; \quad x_3 = \frac{a_3}{a_4} x_4. \quad (17)$$

Зная величину биомассы ночесветки (b_i) в рационе одной особи каждой возрастной стадии, распределение выеденной биомассы ночесветки (B_n) между всеми особями рассматриваемых стадий, можно выразить как

$$b_1 x_1 + b_2 x_2 + b_3 x_3 + b_4 x_4 = B_n \quad (18)$$

или, с учетом соотношений (17),

$$x_4 \left(\frac{a_1}{a_4} b_1 + \frac{a_2}{a_4} b_2 + \frac{a_3}{a_4} b_3 + b_4 \right) = B_n. \quad (19)$$

Отсюда, и из (17) определяются величины x_i . Компоненты a вектора A определяют как средние из соответствующих компонентов вектора A , характеризующих структуру популяции в течение наблюдаемого периода. Таким образом, получаем абсолютную численность каждой стадии *Calanus*.

Для расчета величины продукции ночесветки в море использованы материалы упомянутых выше полевых сборов, сделанных в Черном море в июне 1959 г. Исходные данные о величинах биомасс живых и отмерших особей ноктилюки для двух суточных

станций, проведенных 5—6 и 14—15 июня 1959 г., представлены соответственно в табл. 1 и 2.

Произведен расчет параметров τ , k и r согласно формулам (6'—6'''). При этом значения величин B_0 , B_1 , M_0 , M_1 и M_2 выбирались для тех промежутков времени, в течение которых выедание

Таблица 2

Динамика биомассы *Noctiluca miliaris* (в мг/м³) в Черном море
14—15 июня 1959 г.

Объект изучения	Время взятия проб, ч					
	5	10	13	20	24	5
Живые особи	14 июня				15 июня	
	137 124	182 397	167 570	191 930	183 999	126 286
	20 713	33 635	17 468	38 980	35 092	10 134
Отмершие особи						

было минимальным. Эти промежутки были определены по кривым $B(t)$ и $M(t)$, которые построены по данным табл. 1 и 2. Они соответствуют тем участкам кривых, которые имеют наибольшую положительную крутизну.

Расчетные величины параметров τ , k и r для двух вышеуказанных станций, а также величины суточного объема выедания V и продукции P , рассчитанные с помощью этих параметров, приводятся в табл. 3.

Таблица 3

Суточное выедание и продукция *Noctiluca miliaris* в Черном море
в июне 1959 г.

Условия расчетов	Расчетные параметры				
	τ , сутки	k	r	V , мг/сутки	P , мг/сутки
По данным табл. 1	0.32	0.99	0.7	80 910	75 409
По данным табл. 2	0.34	0.73	1.44	287 973	363 590

Величина продукции, приведенная в табл. 3, рассчитывалась по формуле: $P = \int_0^T sB(t) dt$.

Продукцию можно рассчитать и другим путем. Известно, что продукция за период T численно равна сумме разности биомасс в моменты времени $(t_0 + T)$ и (t_0) и биомассы особей, элиминированных за этот промежуток времени. Элиминированная биомасса состоит из биомассы выеданных живых особей и веса особей, отмерших за промежуток T . Зная общий объем выеданной биомассы за

период выедания и соотношение биомасс живых и отмерших особей в планктоне можно определить величину биомассы живых особей ($V_{ж}$), выеденных за время T .

В нашем случае, по данным табл. 1, отношение $\frac{B(t)}{M(t)}$ в среднем равно 3,082. Следовательно $V_{ж} = 54655 \text{ мг/сутки} \cdot \text{м}^2$. Величина биомассы элиминированной за счет отмирания, определяется по уравнению

$$B_M = \int_0^T k B(t) dt.$$

В численном выражении вес отмерших клеток равен $B_M = 34467,4 \text{ мг/сутки} \cdot \text{м}^2$. $B(t_0 + T) - B(t_0) = 27760 \text{ мг} - 44543 \text{ мг} = -16783 \text{ мг/сутки} \cdot \text{м}^2$.

Следовательно, величина продукции ночесветки равна: $P = B(t_0 + T) - B(t_0) + B_e = -16783 + 34467,4 + 54655 = 72339,4 \text{ мг/сутки} \cdot \text{м}^2$.

Эта величина продукции определена с ошибкой 4% относительно величины продукции, приведенной в табл. 3. Ошибка обусловлена непостоянством отношения биомасс живых и мертвых особей в течение суток и, следовательно, неточностью определения $V_{ж}$. По данным суточной станции 14—15 июня, величина продукции ночесветки равна $358194,7 \text{ мг/сутки} \cdot \text{м}^2$. Здесь ошибка определения равна 1,5%.

В работе Петипа и Макаровой (Petipa, Makarova, 1969) была представлена первая математическая модель для определения продукции фитопланктона, в котором преобладала ночесветка, по материалам суточной станции, проведенной в Черном море 5—6 июня 1959 г. Эта модель была построена с учетом ритма и скорости отмирания и выедания фитопланктона, главным образом ночесветки, веслоногим рачком *Calanus helgolandicus*, количество которого определялось по сетяным ловам.

Сопоставление результатов расчета продукции фитопланктона, в частности ночесветки, по вышеуказанной и данной модели показало, что при учете недолова рачков планктонными сетями (это можно сделать при использовании предложенного нового метода) величина продукции кормовых объектов (ночесветки) в 3 раза выше ранее найденной. Темп деления ночесветки по этим данным непосредственно в море (7,6 ч) оказался в 4,7 раза выше, чем в полевом эксперименте (36 ч).

Таким образом, применение нового математического метода для определения продукции фитопланктона или отдельных его популяций с использованием данных по динамике биомассы живых и мертвых организмов фитопланктона дает возможность наиболее точно оценить фактическую продукцию одноклеточных водорослей в море.

Новый метод позволяет определить не только продукцию популяций фитопланктона как кормовых объектов, но и дает возможность рассчитать абсолютную численность их потребителей, а также общий объем выедания фитопланктона.

ЛИТЕРАТУРА

- Киселев И. А. Панцирные жгутиконосцы. — Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР, 33. Изд-во АН СССР, М. — Л., 1950.
- Кузморская А. П. О зоопланктоне Черного моря. — Тр. АзЧерНИРО и океаногр. 1950, 14.
- Павлова Е. В. Энергетический обмен и потребность в пище черноморской ночесветки *Noctiluca miliaris* Sur. — В кн.: Биология моря. «Наукова думка», К., 1970.
- Петипа Т. С. Суточное выедание фитопланктона в Черном море веслоногим рачком *Calanus helgolandicus* (Clau s). — Зоол. журн., 1965, 4, 6.
- Петипа Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Clau s) в Черном море — В кн.: Физиология морских животных. «Наука», М., 1966.
- Петипа Т. С., Тен В. С. Использование культур водорослей для изучения питания животных и выяснения взаимосвязи между процессами элиминации и продуцирования. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). «Наукова думка», К., 1971.
- Ми ро н о в Г. Н. Питание планктонных хищников. I. Питание ноктилюки. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1954, 8.
- Тен В. С. Метод расчета продукции фитопланктона. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 15.
- Petipa T. S., Makarova N. P. Dependence of phytoplankton production on rhythm and rate of elimination. — Marine Biology, 1969, 3, 3.

MATHEMATICAL ANALOGUE FOR DETERMINING PRODUCTION OF *NOCTILUCA MILIARIS* SUR IN THE SEA

N. A. Ostrovskaya, T. S. Petipa

Summary

A mathematical analogue is presented for determining production of *Noctiluca miliaris* directly in the sea taking into account the processes of growth, dying off, destruction of died individuals and grazing of *Noctiluca* by *Calanus helgolandicus*. Data on diurnal dynamics of number and biomass of live and dead *Noctiluca* in the sea are the initial data. The production value calculated by the new model is thrice as high as the data obtained by other methods. The higher values for production of *Noctiluca* are due to consideration in the model of copepods which are not caught with the nets.

СООТНОШЕНИЕ ПРОДУКЦИИ И МЕТАБОЛИЗМА ПОПУЛЯЦИИ

В. Е. Заика

Коэффициент K'_2 как показатель соотношения продукции и метаболизма

В связи с появлением ряда обстоятельных исследований по энергетике популяций животных возникла возможность сопоставления продукции (P) и трат на обмен (T) у разных популяций. Энгельман (Engelman, 1966) сопоставил годовые величины P и T для ряда