

ISSN 0203-4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



16

1984

С. А. ПИОНТКОВСКИЙ, Д. Е. ЛЕВАШОВ, А. Н. РАМАЗИН

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МЕЗОПЛАНКТОНА В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТРОПИЧЕСКОЙ АТЛАНТИКИ ПО ДАННЫМ ЕГО НЕПРЕРЫВНОЙ РЕГИСТРАЦИИ

Изучение пространственной неоднородности распределения планктона на различных уровнях масштабности имеет многолетнюю историю. Количественный учет организмов планктона, проводившийся многими экспедициями в различных географических зонах Мирового океана, к концу 60-х годов XX столетия был положен в основу фундаментальных обобщений по крупномасштабной пространственной неоднородности распределения численности, биомассы и продукции планктона Мирового океана [2—4 и др.], его биогеографических особенностей [1].

В процессе этих исследований возникало много проблем методологического плана. Одной из главных было выявление ошибок, возникающих при взятии планктонных проб в связи с неоднородностью микрораспределения планктона.

Разработка в 30—50-х годах методов и приборов для анализа микрораспределения планктона [9, 14] постепенно расширила и углубила решаемые задачи. Началось изучение размеров планктонных скоплений [7, 10], механизмов возникновения пятнистости [5, 9], функционального значения агрегированности организмов планктона [9, 11, 19 и др.).

Новый этап в изучении пространственной неоднородности распределения планктона наступил с созданием комплексов, позволяющих вести непрерывный учет численности организмов с одновременной регистрацией абиотических характеристик среды их обитания на акваториях различного масштаба [8, 16, 17]. Начавшаяся разработка в таких приборах систем обратной связи (т. е. вывод регистрируемых характеристик на индикаторы или цифропечать) позволит дать количественные оценки морфометрии скоплений, анализировать их в связи с гидрологическими особенностями среды, распределением пищи и составом самих скоплений и другими факторами.

Решение этих задач в конечном итоге даст возможность оценить экологическую значимость пространственных неоднородностей различного масштаба в функционировании морских пелагических экосистем.

В данной работе представлены попытки решения некоторых выделенных задач на одном из полигонов 7-го рейса НИС «Профессор Водяницкий».

Для изучения пространственной (горизонтальной) неоднородности распределения численности мезопланктона использовали телерегистрирующий анализатор планктона ТРАП-3, разработанный в лаборатории техники экспедиционных исследований и промысловых пособий ВНИРО. В основу прибора положен принцип прямого счета объектов с одновременным измерением их размеров при прохождении через импульсный поток излучения инфракрасного лазера. ТРАП-3 предназначен для непрерывной регистрации численности организмов зоопланктона с одновременным ранжированием их по нескольким размерным классам. Прибор может работать в режиме вертикального зондирования до глубины 500 м.

Специально для работ в 7-м рейсе для прибора был создан ряд приспособлений, позволяющих определять численность планктонных организмов приповерхностного слоя воды на ходу судна. Для этого погружаемое устройство помещали в бак (рис. 1, 4). Через подводящий шланг 1 вода подавалась в полиэтиленовую воронку 2, проходила через измерительную камеру и по шлангу 5 поступала в планктонный стакан 7 с отверстием, затянутым мельничным ситом № 46. Водозаборное отверстие судовой системы подачи воды располагается в борту судна на глубине 4 м. Организмы, осевшие на филь-

трующем элементе, при калибровке прибора¹ подсчитывали с помощью микроскопа МБС-1. Скорость потока воды составляла 50 л/мин.

Чтобы предотвратить возникновение воздушных пузырьков при прохождении потока исследуемой заборной воды через измерительную камеру и связанных с этим ошибок в счете организмов, бак 4 заполнялся водой.

Данные предыдущих методических исследований позволяют считать, что большинство регистрируемых комплексом ТРАП объектов являются организмами мезопланктона. Численность последних, регистрируемая прибором, отличается от численности, получаемой сетью ДЖОМ (мельничное сито № 49), в среднем на 12 % [6].

Прибор регистрировал общую численность организмов, прошедших через измерительную камеру за 10 мин. За это время судно проходило 1,8 мили (3,6 км). Результаты регистрации были выведены на трехканальный самописец Н-237 и три счетчика (частотомеры 43—33), откалиброванных на три размерных класса: 1—0,3—0,8; 2—0,8; 1,5—5,0 мм. Нижний предел был лимитирован чувствительностью оптического датчика прибора, верхний ограничивался размерами ячеей металлической сетки на приемном отверстии судового насоса забортной воды.

Чтобы выявить и оценить морфометрические характеристики пятен планктона, использовали непараметрические критерии различия. Распределение численности организмов (экз/м³) по разрезу записывали в виде последовательности отклонения от средней (для данного разреза) величины. Перемену знака отклонения на противоположный рассматривали как переход из зоны повышенной численности (условно назовем ее «плюс»-пятном) к зонам разряжения («минус»-пятно). Полученные таким образом эмпирические частоты встречаемости пятен различного размера описывали эмпирическими функциями распределения (для большей наглядности — функциями плотности распределения размеров пятен).

Непрерывную регистрацию численности организмов производили по пяти разрезам: ст. 874—888, 890—891, 896—899, 902—904 и 905—908. Наиболее продолжительным по времени и линейной протяженности был первый разрез, занявший почти двое суток. Ст. 880, 881 и 882 были выполнены в ночное время (с 0 до 6 ч). Большинство последующих разрезов проводили с 12 до 24 ч. Регистрация численности преимущественно в дневное время позволила исключить возможные влияния вертикальных суточных миграций организмов, поднимающихся в поверхностный слой. Наличие такого подъема показано на рис. 2, где разрез от ст. 874 до 883 представлен во временной развертке. Ночью (с 2 до 6 ч по местному времени, ст. 880—882) численность организмов размерного класса 0,3—0,8 мм возрастает по сравнению с дневной примерно на порядок. Аналогичные тенденции отмечаются у организмов размерного класса 1,5—5,0 мм, имеющих, однако, значительно меньшую численность (рис. 2, б). В среднем размерном классе (0,8—1,5 мм) суточные изменения численности незначительны (рис. 2, в)

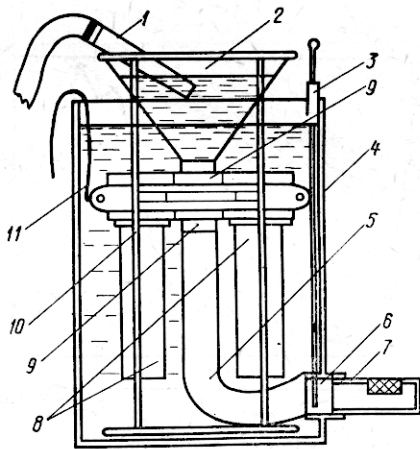


Рис. 1. Схема использования прибора ТРАП-3 для непрерывного счета организмов планктона поверхностного слоя при отборе проб с помощью насоса:

1 — шланг подачи воды; 2 — планктонная сеть; 3 — заслонка для регулирования скорости потока; 4 — бак с проточной водой; 5 — полиэтиленовый шланг для оттока воды; 6 — выходное отверстие; 7 — планктонный контрольный стакан (используется при калибровке); 8 — контейнеры с аппаратурой; 9 — место расположения счетной системы; 10 — предохранительные стойки; 11 — кабель-трос.

¹ В калибровке прибора большую помощь оказал В. Е. Зайка, за что авторы присылают ему глубокую благодарность.

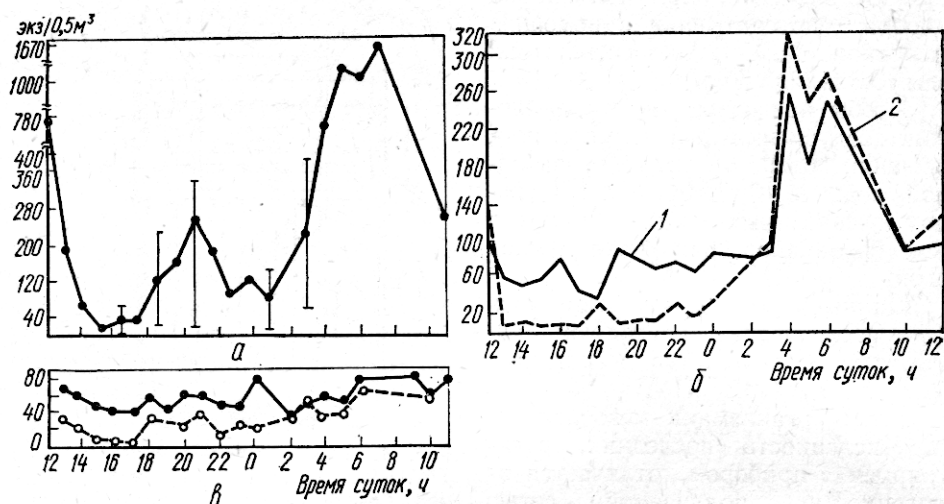


Рис. 2. Суточные изменения численности организмов мезопланктона различных размерных групп, мм:
 а — 0,3—0,8; б — 1,5—5,0; в — 0,8—1,5; 1 — среднее по полигону; 2 — среднее на разрезе ст. 874—883.

и не обнаруживают выраженных максимумов в ночное время. Учитывая эти особенности, для анализа распределения организмов размерных классов 0,3—0,8 мм, 1,5—5,0 мм и суммарной численности 0,3—5,0 мм использовали данные, полученные только в «дневное» время.

Морфометрия планктонных пятен. Основные морфометрические характеристики средних масштабов пятен приведены в табл. 1. Можно полагать, что средний масштаб пятен у равноразмерных особой одинаков. При этом в пределах каждой размерной группы «минус»-пятна несколько больше «плюс»-пятен. Эту разницу наглядно иллюстрирует такой пример, как квантиль 90 %. Он показывает, что с вероятностью не менее 90 % масштаб пятна не превышает указанной величины. При сопоставлении σ и l_0 можно отметить также, что в пределах каждой размерной группы «минус»-пятна имеют большие коэффициенты вариации, чем «плюс»-пятна. Указанные морфометрические особенности справедливы не только для пятен, образуемых тремя равноразмерными группами организмов, но и для пятен суммарной численности этих организмов (0,3—5,0 мм).

Для описания пространственной структуры поля мезопланктона рассчитывали функции плотности распределения масштабов пятен по акватории полигона (рис. 3). Это распределение близко к экспоненциальному вида $P(l) = \frac{1}{l_0} \exp\left(-\frac{l}{l_0}\right)$, где l — масштаб пятна при выбранном интервале ранжирования; l_0 — фиксированный средний масштаб пятна, являющийся параметром распределения.

Таблица 1. Характеристики средних масштабов пятен у равноразмерных групп особей и их средней численности в пятнах

Характеристика пятна	Размерная группа, мм							
	0,3—0,8 мм		0,8—1,5 мм		1,5—5,0 мм		0,3—5,0 мм	
	+	—	+	—	+	—	+	—
Средний масштаб пятна, мили	5	6	4	6	3	5	4	7
Среднеквадратическое отклонение δ , мили	3	6	2	6	2	7	3	6
Медиана M_e , мили	3,2	5,2	2,3	2,3	1,8	2,4	2,2	3,3
Квантиль $K_{0.90}$ %, мили	7	13	5	7	4	8	7	14
Средняя численность особей в пятнах $\bar{n}$, (в ед. отклонения от среднего), экз/0,5 м³	71	32	27	19	29	22	103	59

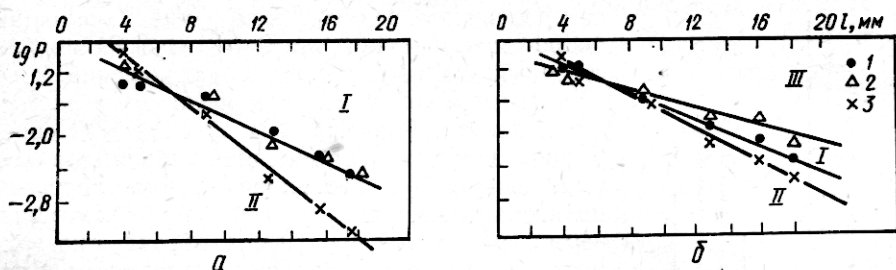


Рис. 3. Функции плотности распределения масштабов «плюс»- (а) и «минус»-пятен (б) разноразмерных групп особей на полигоне.

«Плюс»-пятна. Размерные группы, мм: I — 0,3—0,8 (1) и 0,3—5,0 (2); II — 0,8—1,5 и 1,5—5,0 (значения совпадают).
«Минус»-пятна. Размерные группы, мм: I — 0,3—0,8 и 0,8—1,5 (1); II — 1,5—5,0 (3); III — 0,3—5,0 (2).

Функции плотности, построенные на основе эмпирических данных, показывают, что крупные организмы образуют больше мелких пятен, чем организмы меньших размерных групп. Это наиболее заметно на примере «плюс»-пятен. Характеризуя пятна среднего масштаба, мы указывали на относительное постоянство их размеров. В то же время следует отметить, что имеющиеся различия в величинах l_0 , M_0 и $K_{0-90}\%$, которые пока приходится считать случайными (объем выборки не позволяет проверить достоверность их отличий, а разница в l_0 между группами меньше разрешающего масштаба измерений — 2 мили), позволяют предполагать, что с увеличением размеров особей мезопланктона масштаб образуемых ими пятен может уменьшаться.

Биологическая характеристика пятен. Рассмотрим теперь динамику численности организмов разноразмерных групп в пятнах (табл. 1). Средняя численность особей в пятнах уменьшается почти вдвое при переходе от наиболее мелких особей (0,3—0,8 мм) к средним (0,8—1,5 мм) и далее фактически не изменяется. Постоянство (или возможное уменьшение) масштабов пятен при переходе от мелких организмов мезопланктона к более крупным при соответствующей этому уменьшению численности организмов в таких пятнах, вероятно, должно приводить к увеличению численности пятен на полигоне. На рис. 4 показаны абсолютные частоты пятен масштабом до 4 миль, т. е. наиболее часто встречаемых на полигоне (см. рис. 3). Очевидно, что предполагаемое явление действительно имеет место.

Мы рассмотрели общие тенденции соотношений масштабов пятен, образуемых разноразмерными организмами и их численностью. Остановимся более подробно на особенностях этого соотношения в пределах одного размерного класса (табл. 2). Можно выделить два типа качественных соотношений: 1) с увеличением масштабов пятен численность особей в них n увеличивается (размерный класс 0,3—0,8 мм), 2) с увеличением масштабов пятен численность особей в них n уменьшается («плюс»-пятна размерного класса 0,8—1,5 мм, «минус»-пятна размерного класса 1,5—5,0 мм). Некоторые искажения в выделенные тенденции вносятся «минус»-пятнами на уровне масштабов 11—14 миль. Большая вариабельность численности особей в пят-

Таблица 2. Отклонения от средней численности в пятнах различного масштаба у разноразмерных групп особей

Масштаб пятен, мили	0,3—0,8		0,8—1,5		1,5—5,0		0,3—5,0	
	Тип пятна, экз/0,5 м²							
	+	—	+	—	+	—	+	—
4	29	25	34	18	32	27	95	51
4—7	53	28	25	16	35	20	87	39
7—11	67	31	22	17	19	17	134	50
11—14	134	24	—	19	—	40	146	70
14—18	—	—	—	24	—	—	—	48
18	—	56	—	22	—	8	—	92

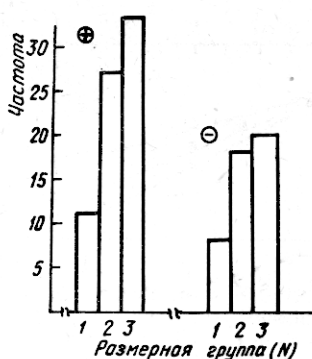


Рис. 4. Гистограмма частот пятен масштаба до 4 миль у разноразмерных групп особей, мм:
0,3—0,8 (1); 0,8—1,5 (2); 1,5—5,0 (3).

нах различного размера (коэффициент вариаций около 80 %) не позволяет произвести количественный анализ выделенных соотношений.

Пространственная неоднородность распределения мезопланктона и факторы среды. Непрерывная запись флюоресценции хлорофилла «а», выполненная при движении судна по разрезам полигона, позволяет считать, что характерной чертой распределения фитопланктона в поверхностном слое является его однородность. Следовательно, в данном случае распределение мезопланктона указанных размеров не связано с концентрацией фитопланктона. Фактически пятна мезопланктона существуют на однородном поле концентрации хлорофилла «а». Более выраженная пятнистость в распределении мезопланктона может свидетельствовать о том, что поддержание такой пространственной структуры

распределения имеет характер активного противодействия процессам диффузии и турбулентного обмена, тогда как организмы фитопланктона такими возможностями не обладают и их распределение по сравнению с мезопланктоном менее агрегированное.

К. Бойд [8], проводивший непрерывную регистрацию численности разноразмерных частиц в море (диапазон размеров 0,78—8,69 мм³, что эквивалентно сферам диаметром 0,531—2,55 мм) с помощью буксируемого счетчика частиц, показал, что максимумы их численности приурочены к областям наибольших градиентов температуры (точность измерения 0,001 °C в диапазоне глубин 0—250 м). Численность частиц К. Бойд регистрировал через каждые 3 см пути при длине разреза 11 км, а дискретность в регистрации температуры составляла 2 с (т. е. каждые 4 м пути). Указанные корреляции обнаружены на различных глубинах: 62, 180—195 и 220—225 м ($r = 0,557$ при $P > 0,001$). В наших исследованиях численность разноразмерных организмов регистрировали ТРАПОМ, а температуру — буксируемым комплексом «Кальмар» с точностью измерения 0,01 °C. При выбранной дискретности измерений численности (через каждые 3,3 км) и температуры (через 50 м) связей, подобных тем, что описал К. Бойд, получить не удалось. Отсюда следует, что при выявлении причинных связей указанного типа первостепенную роль приобретает выбор масштабности и дискретности пространственных измерений. Так, обсуждаемая связь между численностью мезопланктона и температурным градиентом, вероятно, имеет в основе этологические механизмы.

В. Гардер [13] экспериментально показал, что мезопланктон скапливается в зонах градиента температуры, солености и растворенных веществ. Вероятно, это связано с тем, что в зависимости от градиентов абиотических и биотических факторов изменяется двигательная активность и направленность движения организмов [15]. В таком случае искомая связь может быть обнаружена лишь на уровне микрораспределения (дискретность пространственных измерений — сантиметры и метры), дающего косвенные доказательства действия этологических механизмов. На уровне мезораспределения (пространственная дискретность измерений — сотни и тысячи метров) шаг дискретности становится нечувствительным к корреляциям, существующим на микромасштабном уровне. Формирование скоплений тех же организмов на мезомасштабном уровне может определяться уже иными причинами: динамическим переносом, диффузионными процессами и т. д. Таким образом, на различных уровнях масштабности могут действовать различные механизмы агрегирования.

Соотношение пространственной и временной изменчивости поля мезопланктона. Изменчивость структуры морских планктонных экосистем принято описывать в рамках временной и пространственной шкал [12, 18]. Мы попытались определить соотношение временной и пространственной измен-

чивости численности мезопланктона в пределах полигона, для чего рассчитывали соответствующие коэффициенты дисперсии $K_g = \frac{\sigma^2}{x}$. Коэффициент дисперсии показывает степень отклонения наблюдаемого распределения от случайного (пуассоновского). В случае последнего $\frac{\sigma^2}{x} = 1$. Чем $K_g > 1$, тем более агрегированным является распределение (при этом следует помнить, что дисперсия зависит от среднего). Способ расчета K_g следующий. Выделим на площади полигона участки, где измерения проводили в одно и то же время, например с 13 до 14 ч. Таких повторяющихся участков на полигоне оказывается 4, суммарный объем выборки составляет 21, а коэффициент ее дисперсии будет характеризовать пространственную изменчивость численности организмов на полигоне, полученную в одно и то же время суток. Такие же расчеты выполняются для всего времени работ (14—15, 15—16 и т. д.) и далее определяется средний коэффициент дисперсии для данного размерного класса.

Данные двухсуточной дрейфовой станции 888, где собирали пробы микробоопланктона через каждые 6 ч с различных горизонтов, в том числе с поверхности, характеризуют временную изменчивость численности. Рассчитаем коэффициент дисперсии для суммарной численности науплиальных и копепоидных стадий, преобладающих в группе 0,3—0,8 мм в приповерхностном слое (первый размерный класс, регистрируемый ТРАПСм). На многосуточной станции фиксированной оказывается пространственная переменная, так как дрейф пренебрежимо мал по сравнению с величиной полигона. Выбранный показатель временной изменчивости в целом отражает влияние миграционных ритмов организмов и накладывающегося влияния горизонтального переноса организмов того же размера. Полученный таким образом средний коэффициент дисперсии временной (суточной) изменчивости оказался равным 5, а пространственной — 70. К сожалению, такие сопоставления выполнялись только для организмов размером 0,3—0,8 мм, поскольку сетных сборов мезопланктона, позволяющих учесть два других размерных класса, на многосуточных станциях не проводили.

Коэффициенты дисперсии пространственной изменчивости, рассчитанные для этих классов, оказались значительно меньше — 18 для 0,8—1,5 мм и 41 для 1,5—5,0 мм.

Таким образом, результаты исследования показали, что распределение пятен различного масштаба (от 2 до 20 миль) близко к экспоненциальному. При заданной пространственной дискретности измерений средний масштаб пятен, образуемых в поверхностном слое разноразмерными организмами мезопланктона, равен 3—7 милям. В пятнах такого масштаба средняя численность особей уменьшается при переходе от мелких размерных групп к более крупным.

У разноразмерных организмов соотношение масштабов пятен и численности особей в них может иметь альтернативные тенденции изменения. У мелких организмов (0,3—0,8 мм) с увеличением масштабов пятен численность особей в них увеличивается, а у крупных организмов (1,5—5,0 мм) уменьшается.

1. Ееклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. — М.: Наука, 1969. — 291 с.
2. Распределение биомассы зоопланктона в поверхностном слое Мирового океана / В. Г. Богоров, М. Е. Виноградов, Н. М. Воронина и др. — Докл. СССР, 1968, 182, № 5, с. 1205—1208.
3. Распределение фитопланктона в Мировом океане / В. В. Волковинский, В. В. Зернова, Г. И. Семина и др. — ЦНИИТЭИ Мин. рыб. хоз-ва СССР. Промысл. океанология и подвод. техника. Сер. 9. Экспресс-информ., 1972, вып. 3, с. 14—23.
4. Кобленц-Мишке О. И., Волковинский В. В., Кобанова Ю. Г. Первичная продукция планктона Мирового океана. — В кн.: Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды: Биоценозы морей и океанов. М.: Наука, 1970, с. 57—68.
5. Петипа Т. С., Сажина Л. И., Делало Е. П. Распределение зоопланктона в Черном море в 1951—1956 гг. — Океанология, 1963, 3, вып. 1, с. 110—122.
6. Шершнев 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.

7. *Anraku M.* Some experiments on the variability of horizontal plankton hauls and on the horizontal distribution of plankton in a Limited area.— *Bull. Faculty Fish. Hokkaido Univ.*, 1956, 7, N 1, p. 1—21.
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, 7, N 1, p. 103—111.
9. *Cassie L. M.* Microdistribution of plankton.— *New Zealand Journ. Sci.*, 1959, N 1, 2, p. 398—499.
10. *Cushing D. N., Tungate D. S.* Studies on a Calanus patch. 1. The identification of a Calanus patch.— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1963, N 2, 43, p. 327—337.
11. *Hamner W. M., Carleton J. H.* Copepod swarms: Attributis and role in coral reef ecosystems.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1979, 24, N 1, p. 1—14.
12. *Haurg 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.*, Fricc, 1977. New York; London, 1978, p. 277—327.
13. *Harder W.* Reactions of plankton organisms to water stratification.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1968, 13, N 1, p. 156—168.
14. *Hardy A. C.* The continious plankton recorder.— *Discovery Rep.*, 1936, 11, p. 457—510.
15. *Katona S. R.* Evidence for sex pheromones in planktonic copepods.— *Limnol. Oceanogr.*, 1973, 18, N 4, p. 574—584.
16. *A new system for the collection of multiple serial plankton system for the collection of multiple serial plankton sample.* / A. K. Longhurst, A. D. Reith, R. E. Bower, D. L. R. Seibert.— *Deep sea Res.*, 1966, N 13, p. 213—222.
17. *Maddux W., Kanwisher J.* An in situ particle counter.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1965, N 10, p. 162—168.
18. *Margalef R.* The organization of space.— *Oikos*, 1979, 33, N 2, p. 152—159.
19. *Mullin M. M., Brooks E. K.* Same consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton.— *Limnol. and Oceanogr.* 1976, 21, N 6, p. 784—796.

Ин-т биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь
ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии
М-ва рыб. хоз-ва СССР, Москва

Получено 26.04.82

S. A. PIONTKOVSKY, D. E. LEVASHOV, A. N. RAMAZIN

SPATIAL NONUNIFORM DISTRIBUTION OF MESOPLANKTON IN THE EASTERN PART OF THE TROPICAL ATLANTICS FROM DATA OF ITS CONTINUOUS REGISTRATION

Summary

Distribution of the number of different-size mesoplankton organisms was studied in the surface layer (4 m deep). A counter of particles was used for recording the number of organisms. It is shown that distribution of different-scale spots (2-20 miles) is close to exponential one. Under the preset spatial discreteness of the measurements the average scale of the spots formed in the surface layer is equal to 3-7 miles. In spots of such a scale the average number of individuals decreases in transition from small-size groups to larger ones.

УДК 551.465.15 : 551.46.09

Л. Д. РОЗМАН, Э. П. ТАРХОВА

ВЛИЯНИЕ ПЕРЕМЕШИВАНИЯ ВОД НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НЕФТЕОКИСЛЯЮЩИХ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

Значительное место в современной океанографии занимают природоохранные аспекты, что обусловлено всевозрастающим загрязнением морской среды. Одним из основных компонентов загрязнения акватории являются нефтепродукты, индикатором содержания которых в морской среде служат нефтеоокисляющие микроорганизмы [8]. Влияние нефтяного загрязнения на морские экосистемы придает особую важность исследованию процессов самоочищения моря, обусловленных суперпозицией действия гидрофизических, гидрохимических и гидробиологических факторов [5]. Значение гидробиологических явлений в распределении бактериопланктона показано в работах А. Е. Крисса [6, 7] по исследованию влияния взаимодействия водных масс на количественное распределение гетеротрофных микроорганизмов в глубинах морей и океанов.