Э.З. Самышев, Н.И. Минкина

СТРУКТУРНО–ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АНТАРКТИЧЕСКОГО ПЛАНКТОНА



Севастополь–Москва
2023



Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского
Российской академии наук
Севастополь
2023

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of
Russian Academy of Sciences

E. Z. Samyshev, N. I. Minkina

STRUCTURAL-FUNCTIONAL ORGANIZATION OF ANTARCTIC PLANKTON

KMK Scientific Press

Sevastopol – Moscow
2023

Федеральный исследовательский центр
«Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского
Российской академии наук»

Э. З. Самышев, Н.И. Минкина

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АНТАРКТИЧЕСКОГО ПЛАНКТОНА

Товарищество научных изданий КМК

Севастополь – Москва
2023

УДК 574.583(269)
ББК 28.080.5(95)
С17

Рецензенты:
Артамонов Юрий Владимирович, д-р геогр. наук, в.н.с., Морского гидрофизического института РАН

Dr. Evgeny A. Pakhomov, Prof., University of British Columbia, Institute for the Oceans and Fisheries (Vancouver, Canada)

Самышев Э. З., Минкина Н. И.
С17 Структурно-функциональная организация антарктического планктона / ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН». – Севастополь ; Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2023. – 398 с.
ISBN 978-5-907533-94-3

В монографии на основании многолетних полевых и экспериментальных наблюдений в Индоокеанской и Атлантической частях Антарктики впервые рассмотрен комплекс наиболее важных структурно-функциональных характеристик самого массового представителя антарктической экосистемы – антарктического криля *Euphausia superba* Dana и других основных представителей планктонного сообщества в его ареале. Организмы, составляющие антарктическое планктонное сообщество, изучены с акцентом на их таксономический состав, численность, общие и особые особенности развития. Оценивается масштаб межгодовых колебаний их биомассы и численности, обсуждаются лежащие в основе этой изменчивости механизмы. Описана трофическая структура зоопланктона Антарктики, что обеспечивает лучшее понимание продукционно-деструкционных процессов, происходящих в пелагиали Южного океана. Даны балансовые оценки потоков вещества и энергии в экосистеме на основе измерений, сделанных в годы антарктических исследований. Тем самым создана теоретическая основа для дальнейшего изучения и понимания функционирования Антарктической экосистемы. Для гидробиологов, экологов, морских биологов.

УДК 574.583(269)
ББК 28.080.5(95)
С13

Samyshev E. Z., Minkina N. I.
С17 Structural-functional organization of Antarctic plankton / A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, RAS. – Sevastopol ; Moscow : KMK Scientific Press, 2023. – 398 p.
ISBN 978-5-907533-93-6

In the monography the complex of the most structural-functional characteristics of the most mass representative of Antarctic ecosystem – krill *Euphausia superba* Dana – and of other main components of plankton community in its areal have been considered for the first time on the basis of many-year field and experimental observations in the Indian Ocean and the Atlantic parts of Antarctica. The organisms that make up the Antarctic plankton community with an emphasis on their taxonomic composition, abundance, general and special features of development have been studied. The scale of interannual fluctuations in their biomass and abundance is estimated, and the underlying mechanisms of this variability are discussed. The trophic structure of Antarctic zooplankton, which provides a better understanding of the production and destruction processes occurring in the pelagial of the Southern Ocean is described. Balance estimates of the flows of matter and energy in the ecosystem based on measurements carried out during the years of Antarctic research are given. Thus, a theoretical basis for further study and understanding of the Antarctic ecosystem functioning has been created. For hydrobiologists, ecologists, marine biologists.

Рекомендовано к печати ученым советом
ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»
(12 от 26. 09. 2022 г.)

© Самышев Э. З, 2023.
© Минкина Н. И., 2023.
© ФИЦ ИнБЮМ, 2023.
© ООО «КМК», издание, 2023.

ISBN 978-5-907533-94-3

ВВЕДЕНИЕ

Взрастающий интерес к промыслу антарктического криля *Euphausia superba* Dana общеизвестен. Однако оценка запасов и перспектив промысла этого рачка до сих пор противоречивы и связаны с техническими трудностями его учета, обусловленными огромным ареалом вида (составляющим более 20 млн. км^2) и чрезвычайно неравномерным распределением животных.

Представления о ресурсах криля и других компонентах пелагической экосистемы Антарктики формировались и продолжают формироваться в процессе реализации программ ряда иностранных, международных и отечественных экспедиций. К их числу относятся английская антарктическая экспедиция «Дискавери» (1926–1937 гг. и 1950–е годы), экспедиции, реализовавшие программу Международного Геофизического Года (МГГ) (1955–1959 гг.), Советская Антарктическая экспедиция (1955–1958 гг., 1962–1963 г.) на д/э «Обь», опытно-промысловые экспедиции на судах Минрыбхоза СССР в 1960-е годы по освоению лова криля, постоянно действовавшая антарктическая экспедиция Минрыбхоза СССР (1971–1975 гг.), последующие научные экспедиции Минрыбхоза СССР в соответствии с отраслевыми тематическими планами исследований ресурсов Антарктики (1976–1980 гг.), а с 1981 г. – регламентированные Межведомственным проектом «Южный океан» (задание ГКНТ при Совмине СССР) и комплексно-целевой программой Минрыбхоза СССР – КЦП «Криль», наконец, экспедиции, реализующие Международную программу BIOMASS (Биологическое изучение морских антарктических систем и ресурсов) поэтапно в период с 1977 по 1986 гг. с участием широкого круга стран, в том числе СССР, Японии, ПНР, ФРГ, США, Австралии, Аргентины, Франции, Чили, ЮАР.

В результате проведенных исследований был собран разнообразный и значительный материал, позволивший с разной степенью полноты осветить различные аспекты проблемы. Излагая обобщенно, состояние изученности вопроса можно представить следующим образом.

Из компонентов пелагической экосистемы (планктона) наиболее изученными оказались криль, фитопланктон и мезозоопланктон (на примере массовых форм).

Первое сравнительно полное представление о криле получено в ходе реализации экспедиции «Дискавери». Её основные результаты – данные об ареале, развитии и росте, морфологии и распределении личинок, общие сведения о распределении взрослых форм и концентрации их скоплений по уловам планктонной сетью, представления о схеме жизненного цикла. Все эти сведения обобщены и сводной работе Марра (Marr, 1962). В последующих исследованиях (до 1970-х годов) важное место занимали вопросы распределения взрослой части популяции, оценки запасов и техники лова рачков. При этом значительный вклад в иссле-

дования внесен советскими учеными. Следует также отметить, что до середины 1970-х годов большая часть экспедиций пришлась на Атлантический сектор Антарктики, в то время как в Индоокеанском и Тихоокеанском секторах исследования криля практически не велись. В итоге проведенных исследований существенно пополнились представления по указанными вопросам, однако в целом изученность наиболее важных из них, с которыми прежде всего связан прогноз элиминации криля, остается явно недостаточной. Так, оценки запасов криля, даваемые разными авторами, различались на два порядка, величины продукции – в 30 раз. Неясным является вопрос о временной изменчивости размера популяции, её масштабах и причинах. Недостаточно полно выяснены факторы, обусловливающие образование устойчивых и крупных агрегаций, представляющих интерес для промысла, не известны рациональные способы их оперативного обнаружения. Не были получены окончательные представления о функциональной структуре ареала объекта и, соответственно, о схеме его жизненного цикла. Практически не были изучены пищевые потребности и балансовые величины рациона рачков.

Существующие представления об антарктическом фито- и зоопланктоне базируются на обширных материалах, собранных в отечественных и зарубежных экспедициях. Изучены состав фито- и зоопланктона, получены данные об уровне их развития, распределении, сезонных явлениях. Накопленные сведения были подвергнуты анализу и обобщению Н.М. Ворониной (1971, 1977, 1984 гг.). При этом первым автором на основании данных обработки мезозоопланктона, собранного в отечественных экспедициях, произведены существенные уточнения, дополнения и изменения в выводах предшествующих исследований. Указанными работами сделан определенный шаг к созданию представления о структуре пелагической экосистемы в Южном океане. Важным итогом работ являются выводы о вероятных величинах первичной и вторичной продукции, в том числе антарктического криля, полученные на основании количественных соизмерений продукционных характеристик.

Сведения о других важных компонентах антарктического сестона (бактериопланктоне, микрозоопланктоне, взвешенном органическом веществе) ограниченны в объеме, в большинстве случаев имеют самостоятельное значение и пригодны лишь для фрагментарной характеристики отдельных регионов Южного океана.

С одной стороны, слабая изученность ряда основных компонентов не позволяет иметь более полное представление о структуре экосистемы антарктической пелагиали (в пределах ее низших трофических уровней) хотя бы в общем виде, с другой, – учитывая огромный ареал криля, неоднородность абиотических условий и распределения в нем компонентов экосистемы, а также их временную изменчивость, такое обобщенное представление, даже в случае его получения, в настоящее время уже мало отвечало бы задачам освоения ресурсов промысловых объектов,

в том числе антарктического криля. Осуществление же постоянного и прямого учета последнего в пределах всего его ареала, равно как и синхронных наблюдений за всеми основными компонентами пелагической экосистемы на этой акватории, практически невозможно.

Вместе с тем, современные представления о гидроструктуре и биогеографии антарктической пелагиали дают основание для принципиально иного подхода к исследованиям. Известно, что ареал криля состоит из частей, заключенных в крупные приматериковые циркуляционные системы. Последние являются причиной образования «малых биоценозов» по отношению к антарктическому циркумполярному пелагическому сообществу в целом, вероятно, перемещающихся вместе с циклонами вдоль дивергенции, не существующих непрерывно и возникающих по мере прохождения атмосферных циклонов (Беклемишев, 1969). Результаты наблюдений за распределением и движением вод (Масленников, 1980, 2003, Артамонов, 2005) свидетельствуют не только о вероятности существования таких стационированных круговоротов и – соответственно – в них агрегаций криля и сходного переноса объектов, но и на наличие в приматериковых морях элементарных популяций рачков. В связи с этим альтернативным и более реальным представляется решение проблемы на основе крупномасштабных, но технически выполнимых небольшим количеством судов, региональных комплексных исследований, при которых под регулярным контролем (прямой учет) находится значительная часть популяции криля со всеми ее проявлениями, свойственными популяции в целом, и одновременно в пределах региона, являющегося своеобразной моделью ареала криля и антарктического планктонного сообщества в целом, производится изучение структуры последнего. Получаемая в итоге информация приобретает и региональное и всеобщее значение для определения перспектив промысла криля на основании двух уровней исследований – популяционных и системных.

Развитие рационального промысла криля требует разработки его теоретической основы, предполагающей знание, прежде всего, наиболее важных биологических характеристик рачка (концентрация, распределение, запас, функциональная структура ареала, пищевой рацион, продукция, траты на обмен) и наличие представлений о структуре как минимум планктонного сообщества в целом в ареале криля. Сочетание исследований на популяционном и экосистемном уровнях имеет и методологический и практический аспекты, а именно: возможность самых различных форм взаимной верификации результатов по широкому кругу изучаемых вопросов и возможность прогноза последствий промысла рачков на экосистему в целом. В связи с указанными выше трудностями, исключающими возможность комплексных, регулярных исследований на всей акватории ареала криля, альтернативным и в техническом отношении более реальным является их осуществление в одном из крупных регионов приматериковых морей (составной части «кольца» ареала

криля). При этом под регулярным контролем (прямой учет) находится значительная часть популяции криля со всеми её проявлениями, свойственными популяции в целом. Одновременно в пределах этого региона, являющегося своеобразной моделью ареала криля и антарктического планктонного сообщества в целом, изучается структура последнего.

Таким образом, для достижения основной цели настоящей работы – создания теоретической основы для оценки перспектив промысла криля – на примере региона моря Содружества, ставшего в результате наших исследований одним из важных районов промысла рачка и соответствующего требованиям типичного, с 1972 по 1987 гг. и проведен комплекс необходимых исследований.

Принятый нами подход к решению рассматриваемой проблемы методологически опирается на опыт широко развиваемых экосистемных исследований в океанической пелагиали, в ряду которых особое место занимают отечественные исследования, осуществленные Институтом океанологии АН СССР под руководством акад. АН СССР, проф. М.Е. Виноградова. Среди них ярким примером успешной реализации трофодинамического подхода к изучению структуры океанических пелагических сообществ могут служить исследования в тропической зоне Тихого океана (Функционирование пелагических сообществ…, 1971), в Перуанском районе (Экосистемы пелагиали…, 1980), в фронтальных зонах юго-восточной части Тихого океана (Фронтальные зоны…, 1984). Использование этого подхода при исследовании антарктических сообществ в нашем случае являл собой первый опыт внедрения его в практику рыбохозяйственных работ в океане.

Основой книги являются обширные оригинальные биологические материалы (полевые сборы и экспериментальные наблюдения). Они получены в 12 экспедициях АзЧерНИРО, проведенных с 1977 по 1987 гг. в указанный регион, представляющий собой часть «кольца» ареала, заключенную в зональном направлении между 55 и 90° в.д., в меридиональном – между 58–60° ю.ш. и береговой линией на юге (соответственно северной и южной границами ареала криля). В каждой экспедиции выполнялась макромасштабная съемка, включающая гидроакустический поиск криля, прицельный облов обнаруженных скоплений тралами, выполнение океанологических станций по стандартной схеме с интервалом в 1° по широте и 5° или 2°30’ по долготе. В некоторых случаях макромасштабные съемки выполнялись в течение вегетационного периода повторно. На станциях собирали компоненты сестона, определяли величины первичной продукции и продукции бактерий, проводили стандартные океанографические наблюдения. В ходе экспедиций выполнялось экспериментальное изучение питания массовых зоопланктеров, рационов и их балансовых составляющих у криля.

Наряду с этим осуществлялись поиск и облов криля тралом в регионе, расположенном к западу от «модельного». Эти исследования были

продолжены отрядами Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского (ИнБЮМ) в ходе морских Украинских антарктических экспедиций в 1997, 1998 и 2002 гг. Общие сведения об исследованиях в указанных экспедициях, материалы которых использованы в настоящей работе, приведены в таблице.

В ходе пяти зимовок биологов ИнБЮМ на Украинской антарктической станции «Академик Вернадский» (в 2002/2003, 2005/2006, 2007/2008, 2008/2009 и 2009/2010 гг.) были получены материалы о содержании тяжелых металлов в грунтах, донных осадках и гидробионтах.

Исследования проведены под методическим руководством, контролем и участием первого автора настоящей монографии. Второй автор выполняла эксперименты по определению балансовых составляющих (дыхания, рационов и прироста) у антарктических сальп – пищевых конкурентов криля, анализировала результаты этих экспериментов и принимала участие в анализе материалов о современном уровне природного загрязнения Антарктической экосистемы.

В сборе и первичной обработке обширного биологического материала, кроме авторов, принял участие большой круг сотрудников АзЧерНИРО и Управления «Югрыбпромразведка», а также сотрудница АтлантНИРО Г.В. Волошина, которым мы выражаем искреннюю признательность. Авторы особо благодарны ряду сотрудников АзЧерНИРО, принявшим наиболее активное участие в сборе или первичной обработке исходных материалов, и, тем самым, оказавшим неоценимую помощь в выполнении работы – м.н.с. А.И. Лушову (участие в экспериментальных работах), ст. лаб. с в/о И.Г. Петровой (участие в первичной обработке эхолент), к.б.н. М.С. Савичу, ст. лаб. с в/о Е.Л. Романовой-Соколовой (участие в первичной обработке проб фитопланктона), ст. лаб. с в/о А.И. Гайдамаку (участие в обработке фито-бактерио- и микрозоопланктона), инж. Н.И. Мироненко, ст. лаб. с в/о Э.В. Будниченко и ст. лаб. с в/о М.Ф. Серебрянской (участие в обработке проб мезопланктона); сотрудникам ИнБЮМ – вед. инж. Б.Г. Соколову, В.И. Василенко, ст.н.с. В.Ф. Жуку (акустика, помощь в расчетах запаса криля), к.б.н. В.Д. Чмыру (определения первичной продукции), к.б.н. С.А. Серёгину (определения бактериальной продукции), к.б.н. Ю.В. Брянцевой и к.б.н. Л.В. Кузьменко (обработка проб фитопланктона), вед. инж. Е.В. Поповой и вед. инж. Т.С. Мельник (обработка проб мезозоопланктона), к.б.н. С.М. Игнатьеву (участие в обработке проб криля), н.с. А.А. Сысоеву (участие в сборе проб фитопланктона), к.б.н. Б.Е. Аннинскому (сбор сальп и определения их химического состава), к.б.н. Н.А. Гавриловой (обработка проб инфузорий), н.с. Ю.П. Копытову (измерения содержания поллютантов в грунтах, донных осадках и гидробионтах), зимовщикам на Украинской антарктической станции «Академик Вернадский» к.б.н. С.М. Игнатьеву, к.б.н. М.В. Чесалину, к.б.н. В.А. Тимофееву, к.б.н. В.В. Александрову и к.б.н. В.П. Чекалову, а также д-ру техн.н. А.Б. Таширеву (Институт

Таблица. Общие сведения об исследованиях, выполненных в антарктических экспедициях, материалы которых использованы в настоящей работе

№№ пп	Сроки работ	Район	Судно, № рейса	Виды исследований									
				Учет компонентов сестона								Экспериментальное изучение питания зоопланктеров	Океанографические наблюдения
				Криль	Фитопланктон	Первичная продукция	Мезопланктон	Микрозоопланктон	Бактериопланктон	Продукция бактерий	ВОВ		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1.	XII-1972 – III-1973 гг.	30-60° в.д.	РТМ-А «Чатыр-Даг», 1-й рейс		+		+						+
2.	VI-VIII – 1973 г.	« – »	« – » 2-ой рейс		+		+						+
3.	I-II – 1973 г.	60-95° в.д.	РТМ-А «Кара-Даг», 2-ой рейс	+	+		+						+
4.	I-III – 1977 г.	60-90° в.д.	РТМ-А «Чатыр-Даг», 7-ой рейс	+	+		+						+
5.	X-1976 – III-1977 гг.	« – »	НПС «Скиф», 11-12 рейсы	+	+	+	+			+	+	+	+
6.	XII-1977 – III-1978 гг.	60-75° в.д.	РТМ-А «Чатыр-Даг», 11 рейс	+	+		+						+
7.	I-III – 1979 г.	60-80° в.д.	РТМ-А «Чатыр-Даг», 13 рейс	+	+		+						+
8.	I-II 1979 г.	30-60° в.д.	БМРТ-Т «Мыс Островского», 1-й рейс	+	+		+						+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
9.	XII-1979 – II-1980 гг.	60-90° в.д.	НПС «Скиф», 15 рейс	+	+	+	+			+	+	+	+
10.	I-III – 1981 г.	55-90° в.д.	НПС «Скиф», 17 рейс	+	+	+	+			+	+	+	+
11.	XII-1981 – III-1982 гг.	60-80° в.д.	РТМ-А «Чатыр-Даг», 17 рейс	+	+		+						+
12.	XII-1982 – III-1983 гг.	55-85° в.д.	НПС «Скиф», 19 рейс	+	+	+	+		+	+	+	+	+
13.	XII-1983 – III-1984 гг.	60-80° в.д.	НПС «Фиолент», 18 рейс	+	+	+	+	+	+	+	+		+
14.	II-III–1984 г.	30-60° в.д.	НПС «Аргус»	+	+	+	+	+	+	+			+
15.	I-IV–1981 г.	30° з.д.-20° в.д.	НПС «Эврика»			+			+	+			+
16.	I-III – 1983 г.	45-55° в.д.	РТМ-А «Полтава», 16 рейс	+									
17.	II-III–1985 г.	60-80° в.д.	РТМ-С «Звезда Черноморья», 8 рейс					+			+		+
18.	III-IV-1997 г.	65-40° з.д.	НИСП «Эрнст Кренкель»	+									+
19.	III-IV-1998 г.	65-40° з.д.	НИСП «Эрнст Кренкель»	+	+	+	+	+	+	+			+
20.	III-IV-2002 г.	65-55° з.д.	НИС «Горизонт»	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

микробиологии и вирусологии НАН Украины) за предоставление проб грунта с островов Аргентинского архипелага для токсикологического анализа.

В работе использованы также материалы пяти научно-исследовательских и научно-поисковых экспедиций АзЧерНИРО и Управления «Югрыбпромразведка», выполненных ранее (эхозаписи криля и сведения о траловых уловах рачка, результаты обработки проб фито- и зоопланктона) в Индоокеанском секторе Антарктики, и материалы (пробы бактериопланктона и материалы первичной обработки других компонентов сестона) двух экспедиций АтлантНИРО в Атлантическую часть Антарктики (АЧА) на НПС «Эврика» в 1981 г. и НПС «Аргус» 1984 гг., переданные сотрудниками АтлантНИРО В.А. Сушиным и Ю.А. Шуляковским (таблица). Используя эти материалы в работе, авторы также выражают им свою искреннюю признательность.

Работа была выполнена при поддержке тем НИР РАН «Комплексные исследования современного состояния экосистемы Атлантического сектора Антарктики» № 121090800137-6 и «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» № 121041400077-1.

КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНОГО РЕГИОНА ИССЛЕОВАНИЯ (ОБЗОР)

Материалы, полученные в многочисленных экспедициях АзЧерНИРО и Управления «Югрыбпромразведка», позволяют иметь довольно четкое представление об абиотических условиях моря Содружества и сопредельных вод как биотопа изучаемой экосистемы.

Геологические условия. По результатам обобщений этих материалов (Дубинец и др., 1983), рельеф дна региона в вышеуказанных границах (рис. 1) отмелью и склоном антарктического материка, восточной частью Африкано-Антарктической котловины и южной частью хребта Кергелен. Материковая отмель, свободная от льда, характеризуется чрезвычайно сложным развитием: её ширина колеблется от 40 до 150 миль с максимумом в центральной части (залив Прюдс); глубина по внешнему краю достигает 500–600 м, составляя в среднем около 350 м; рельеф сложно расчленен продольными и поперечными разломами и образующимися при движении льда желобами и котловинами. Последние существенно определяют общую структуру отмели, разделяя её на две отличающиеся по рельефу части – внутреннюю и внешнюю. Первая при ширине 10–50 миль расположена преимущественно на глубинах 250–300 м и представляет собой денудационную равнину с грядово-холмистым рельефом. Вторая при ширине 10-100 миль расположена в пределах глубин 250–600 м и представляет собой аккумулятивную равнину с мелкохолмистым рельефом.

Материковый склон имеет так же сложный рельеф, расчленен продольными и поперечными долинами глубиной вреза до 500 м, имеет гряды и холмы. Верхняя часть склона (до 1300–2000 м) более ровная и более крутая (углы наклона достигают 10–15°), чем нижняя (глубже 1300–2000 м), холмистая, имеющая углы наклона до 2°. На глубинах 3100–3500 м расположено подножие материка, глубже – Африкано-Атлантическая котловина. Последняя на востоке ограничена южной частью хребта Кергелен с расчлененными склонами.

Состав грунтов в районе разнообразен. Наиболее распространены на материковой отмели крупные фракции – валуны, щебень, песок, на материковом склоне – песчанистый ил и ил, глубже – глинистый ил.

Гидрологические условия. По обобщениям материалов экспедиций (Цатурян, 1983), из двух форм атмосферной циркуляции, характерных для региона, – меридионального и зонального, в вегетационный период преобладает первый, среднесезонная повторяемость которого составляет 73%. Его продолжительность обычно не превышает 2 суток, однако в некоторых случаях может достигать 15–17 суток. Этот тип атмосферной

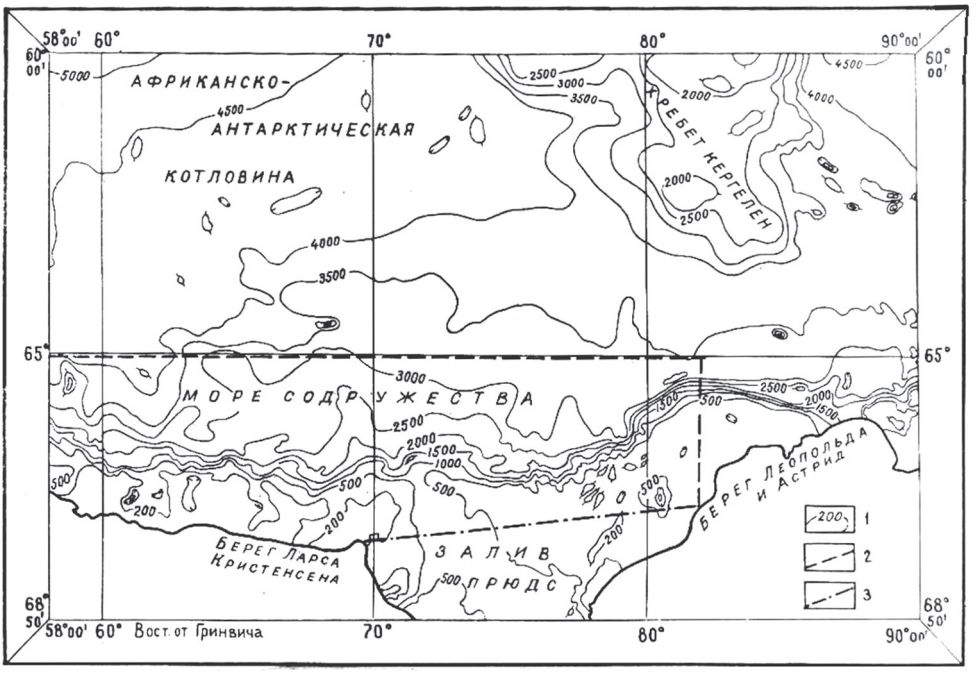


Рисунок 1. Рельеф дна региона моря Содружества (по Дубинцу и др., 1983).

циркуляции приводит к интенсивному обмену воздуха между субтропическими и полярными областями, усилению циклонической деятельности и более частой стабилизации депрессий у побережья.

В летний период (декабрь-февраль) в регионе преобладают слабые и умеренные ветры силой до 3–5 баллов (скорость 0–10 м·с$^{-1}$). В начале осенне-зимнего периода (март) сила ветра возрастает до 6–8 баллов (скорость – до 11–25 м·с$^{-1}$). В прибрежной зоне (шириной около 10 миль) ветровой режим определяется юго-восточным прибрежным ветром, имеющим скорость 15 м·с$^{-1}$. Интенсивность последнего высока в предшествующий и последующий месяцы летнего периода, а летом она имеет хорошо выраженный суточный ход с минимумом во второй половине дня.

На расстоянии около 150-200 миль от берега между преобладающими западными и восточными ветрами располагается антарктическая дивергенция.

Господствующими ветрами определяется направление ветрового волнения. Обычно к югу от 65° ю.ш. волнение незначительное, к северу от этой параллели всегда наблюдается зыбь, преимущественно от северо-запада. От начала лета (декабрь) к его середине (январь) средняя высота волн возрастает с 0,75 м до 1,2 м, в феврале она снижается до 0,35 м и впоследствии (в марте) резко возрастает до 3–8 м.

Температура воздуха в вегетационный период претерпевает закономерные изменения в зависимости от географической широты. В север-

ной части региона (60° ю.ш.) в начале лета (ноябрь-декабрь) она составляет 0 – -1 °С, в январе-феврале возрастает до 2–3 °С, впоследствии (в марте-апреле) снижается до 1 °С. У кромки льда она в течение всего лета находится на уровне около -3 °С. В северной части залива Прюдс температура воздуха в течение лета составляет в среднем около 0 °С. Однако уже с середины февраля она начинает понижаться и к середине марта достигает -5 °С, а в отдельные дни этого периода она опускается до -10 °С и ниже.

К основным факторам, приводящим к снижению освещенности водной поверхности в вегетационный период, являются облачность, туманы и осадки. К северу от 65° ю.ш. небо преимущественно (50% повторяемости) закрыто слоисто-кучевыми и слоисто-дождевыми облаками, часты осадки в виде снега или мокрого снега. Повторяемость малооблачной погоды 11%; при этом наблюдаются облака среднего яруса, сменяясь пасмурными, с туманами и осадками в виде снега, мокрого снега и дождя.

Ледяной покров региона представлен преимущественно однолетним и более молодым льдом. Наиболее северное положение кромки льда достигается в сентябре (около 60° ю.ш.), наиболее южное – в марте (65–68° ю.ш.). Под влиянием циклонов (линия максимальной повторяемости которых проходит в 150–200 милях от берега) к северу от антарктической дивергенции дрейф льда происходит преимущественно в восточном направлении, к югу от неё – в западном.

По данным Маквиллана (McQuillan, 1962), В.А. Ярогова (1969) и нашим регулярным наблюдениям, северная граница ареала криля в индоокеанском секторе Антарктики проходит севернее антарктической дивергенции – примерно вдоль 58–60° ю.ш. Таким образом, ареал криля в Индоокеанском секторе охватывает две из трех основных зон системы движения антарктических вод, выделяемых В.Г. Нейманом (1961) и Ю.А. Ивановым (1961), – Прибрежное (Западное) антарктическое течение, расположенное непосредственно вблизи берега, и обширную зону восточного переноса вод, простирающегося на север до 52° ю.ш. в западной части сектора и до 57° ю.ш. – в восточной. По многолетним наблюдениям в наших экспедициях, перенос вод на восток отчетливо выражен на северной окраине ареала криля. При этом наблюдается образование меандров, скорость течения колеблется в разных участках от 5 до 10–15 $м \cdot с^{-1}$. Южнее 60–62° ю.ш. циркуляция вод значительно усложняется, будучи в особой степени связанной с местными гидрометеорологическими и орографическими условиями. Особенность этой, наиболее обширной части региона, распространяющейся на юг до прибрежных вод, заключается в существовании в широтном направлении чередующихся циклонических и антициклонических круговоротов. Положение их из года в год претерпевает изменения, связанные с изменениями (неоднородного в целом) барического поля (Ньютон, 1976, Помазанова и др., 1983).

Характерным для региона является наличие в пределах стационарных в сезонном масштабе крупных циркуляционных систем, измеряемых в поперечнике сотнями миль, локальных мелких круговоротов разного направления, существующих в синоптические сроки. Скорость течений невелика и составляет 3–5 $м \cdot с^{-1}$. Непосредственно в прибрежной зоне южная периферия циклонических круговоротов и образует Западное прибрежное течение. Скорость в стрежне течения составляет 5–50 $м \cdot с^{-1}$.

Структура вод слагается из поверхностной антарктической, промежуточной (антарктической), глубинной циркумполярной и придонной антарктической водных масс. Первая из них, заключая в себе трофогенный слой и находясь под влиянием ветрового и плотностного перемешивания, претерпевает сезонные изменения, определяя таковые в экосистеме в целом. В непосредственной близости от материка Антарктиды различают два её типа – шельфовую и поверхностную. Первая располагается большей частью ад материковой отмелью. Её максимальная глубина залегания составляет около 500 м. Эта вода отличается низкой температурой (около -1,8 °С), сохраняющейся в течение всего года. При её опускании и перемешивании с глубиной водой формируются придонные антарктические воды. Вторая расположена севернее первой, её глубина залегания может достигать в прибрежной зоне 150 м, резко уменьшаясь в зонах подъемов. Естественно, что ширина прибрежной зоны, занимаемой этими типами вод, определяется, прежде всего, шириной материковой отмели в той или иной части района. В результате прогрева верхнего слоя поверхностной антарктической воды и его распреснения за счет таяния льда в декабре-марте формируется слой летнего прогрева, отделенный от остаточного холодного слоя термоклином (сезонным пикноклином). Нижняя граница расположения под ней промежуточной антарктической водной массы в пределах антарктической дивергенции залегает на глубине 500–600 м. Основная масса этих вод перемещается в восточном направлении.

Температура воды в поверхностном слое на большей части региона между 60° и 65° 30’ ю.ш. в течение ода выше 0 °С. В летний период у параллели 60° ю.ш. она составляет 0,7– ,7 °С, а вблизи кромки льда -1,5 – -2,1 °С.

Слой летнего прогрева на севере акватории составляет 40–50 м, на юге – 10–20 м. Слой скачка температуры, располагающийся под ним, имеет нижнюю границу южнее 65° ю.ш., преимущественно на глубинах 30-50 м, а севернее 62° ю.ш. – на глубинах 70–90 м. Максимальный вертикальный градиент не превышает 0,18° $С \cdot м^{-1}$, глубже её значение возрастает, достигая максимума на глубинах 300–600 м. Между 62 и 65° ю.ш.величина этого максимума достигает 1,9 °С.

Соленость вод поверхностного 10–20-метрового слоя в летний период колеблется в пределах 33,3–33,9‰, с тенденцией возрастания в направлении с юга на север. С глубиной она возрастает и на глубине 100 м достигает 33,8–34,6‰.

Гидрохимические условия. По результатам экспедиционных наблюдений на судах АзЧерНИРО и Управления «Югрыбпромразведка» (Черкащенко, 1983), содержание растворенного кислорода в поверхностном слое вод в течение всего навигационного периода велико и на большей части акватории составляет 680–720 мкг-атл$^{-1}$ (96–100% насыщения) с тенденцией возрастания величин к югу; максимум содержания кислорода наблюдается в заливе Прюдс – 760 мкг-атл$^{-1}$ (115% насыщения). Слой максимального насыщения кислородом распространен по глубине до 10–20 м в южной части района и до 30–40 м в северной. Глубже его содержание снижается. Слой кислородного максимума (348–393 мкг-атл$^{-1}$) расположен на глубинах 400–600 м, в теплой глубинной воде.

Содержание биогенных веществ в поверхностном слое вод в течение вегетационного периода на большей части акватории велико, что свидетельствует об отсутствии эффекта лимитирования его для развития фитопланктона. Так, содержание фосфатов здесь колеблется в пределах 1,2–1,9 мкг-атл$^{-1}$. С глубиной оно возрастает, достигая, например, 2,9 мкг-атл$^{-1}$ в слое 400–800 м. Содержание кремнекислоты в верхнем 50-метровом слое (преимущественно однородном по её распределению) на большей части региона колеблется в пределах 20–50 мкг-атл$^{-1}$, лишь в отдельных случаях отмечается его снижение до 6 мкг-атл$^{-1}$. С глубиной количество кремнекислоты возрастает и на глубинах 200–2000 м составляет соответственно 60–170 мкг-атл$^{-1}$.

Таким образом, рассмотренный регион, являясь составной частью биотопа антарктической пелагической экосистемы, одновременно заключает в себе все его черты. Это обстоятельство обусловливает адекватное проявление основных свойств компонентами изучаемого сообщества в пределах данного региона и позволяет экстраполировать полученные результаты исследований (во всяком случае, по большинству рассматриваемых вопросов) на весь ареал криля.

ГЛАВА I.

АНТАРКТИЧЕСКИЙ КРИЛЬ (*EUPHAUSIA SUPERBA* DANA): ОСНОВНЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Исследования биологии антарктического криля имеют более чем вековую историю. Однако наиболее важные характеристики, необходимые для установления функциональной роли рачков в экосистеме и оценки перспектив их промысловой элиминации, оказались наименее исследованными. К их числу относятся схема жизненного цикла криля, распределение, концентрация и размер взрослой части популяции как в отдельных регионах, так и в ареале в целом, пищевые потребности и продукционные характеристики рачков.

1.1. Распределение икры и личинок и схема жизненного цикла

Представление о схеме жизненного цикла *E. superba* базируется до сих пор главным образом на результатах исследований антарктической экспедиции «Дискавери». Согласно обобщенным данным этой экспедиции (Marr, 1962), отложенная рачком икра погружается на глубину и в процессе развития она и вылупившиеся из неё личинки переносятся глубинным течением к югу, к материку, где происходит их «подъём с развитием». В дальнейшем жизнь криля протекает в поверхностном слое вод, переносящихся в северном и северо-восточном направлениях. Подобная схема существования планктона в пространстве для антарктической зоны описана Макинтошем (Mackintosh, 1934), в определенной степени подтверждая вышеуказанную версию о схеме протекания в пространстве онтогенетического развития криля. При этом, как отмечает Марр, остаётся неясным, происходит ли нерест криля только в неритической зоне, либо он имеет место и в океанической, значительно удалённой от берега. О возможном нересте криля вблизи материка (и даже под льдом) свидетельствует высокая встречаемость здесь его молоди (Ruud, 1932). Поскольку икра из-за своего высокого остаточного веса сравнительно быстро погружается в воде, предполагается, что в случаях нереста над шельфом её инкубация завершается на дне. Убедительных доказательств в пользу правомочности концепции «большого круга», согласно которой эффективным может быть и нерест в океанической зоне, не было получено. В связи с отсутствием больших концентраций икры в толще воды Марр предположил, что нерест животных может происходить на больших глубинах. Мохлин и Фишер (Mauchline, Fisher, 1964) не разделяют это мнение. По их данным, икра эвфаузиевых (на примере северных видов), имея большой остаточный вес, быстро погружаются на глубину. Так, икра *Thysanoessa rashii, Meganyctiphanes norvegica* погру-

жается в морской воде при температуре 15 °С и солености 33‰ со скоростью 5,5–7,5 м·ч$^{-1}$. Время от начала икрометания до выклева науплиев у этих видов составляет 5–6 суток. Икра *E. superba* обладает большим размером, чем у названных видов. По мнению авторов, в случае нереста *E. superba* на глубине её метанауплиусам, науплиусам и калиптописам пришлось бы преодолевать большие расстояния до поверхностных слоев воды, где имеется в достаточном количестве пища.

Впоследствии в отношении схемы жизненного цикла *E. superba* появился ряд дополнительных концепций, на которых необходимо остановиться. Были получены прямые и косвенные данные, подтверждающие предположение Марра о раздельном существовании личинок и взрослых животных (Беклемишев, 1959, 1961; Наумов, 1962). К.В. Беклемишевым (1961) высказано предположение об аккумулирующей роли стационированных циклонов, приводящих, с одной стороны, к подъёму к поверхности развивающейся молоди рачков, с другой – способствующих образованию агрегаций взрослых животных. По мнению Н.А. Макинтоша (Mackintosh, 1972) и Р.Р. Макарова (1972) нерест *E. superba* возможен в любом районе Антарктики. Вместе с тем, обратив внимание на выраженную асимметрию в распределении личинок *E. superba*, приводимом в карте Марра, – их обилие в Атлантическом секторе Антарктики и незначительное количество в Индо- и Тихоокеанском, Н.М. Воронина (Voronina, 1974) высказала предположение, что эффективный нерест рачков в первом может быть объяснён особенностью вертикальной структуры вод – неглубоким (выше 1800 м) расположением плотных трансформированных шельфовых вод (донных вод) в результате циклонической циркуляции в районе моря Уэделла. Эти воды препятствуют погружению икры на большие глубины, откуда непитающиеся личинки не способны подняться в слой фотосинтеза. Удержание же личинок на акватории сектора происходит циркуляциями прибрежного Антарктического течения и вод моря Уэделла. Рассеянию части популяции криля на просторах Антарктики способствует движение поверхностных вод. По наблюдениям В.В. Масленникова (цитир. по А.Г. Наумову, 1978), возврат криля в высокие широты (и таким образом снижение доли экспатриированных животных) в районе моря Скотия и сопредельных вод возможен благодаря направленным к югу потокам в поверхностных течениях. На примере атлантического сектора Р.Р. Макаров (1972) и Н.М. Воронина (1974) предположили существование основ ареала криля в прибрежном Антарктическом течении и в циркуляции моря Уэделла.

Современные исследования по рассматриваемой проблеме ограничиваются решением частных вопросов – продолжительности инкубации икры криля, скорости её погружения, распределения икры и личинок в локальных районах. При этом делаются попытки ревизовать существующие концепции о схеме жизненного цикла рачка.

Так, по экспериментально полученным данным, вылупление науплиев криля происходит на 5–6 сутки инкубации в зависимости от температуры воды (в пределах -1 – +1,5 °С) (Kikuno Tsucasa, 1982, Ikeda, 1984, Marshall, Hirshe, 1984).

Доля выметанных яиц, из которых выклёвываются личинки в опыте, колеблется в пределах от 0 до 100%, составляя в среднем в одних случаях 44% (Ross, Quetin, 1982), в других – 15% (Marshall, Hirshe, 1984).

Гидростатическое давление уже в 50 атм. оказывает негативное воздействие на развитие яиц криля: в связи с разрушением межклеточных перегородок они со стадии 2 и 4 бластомеров «возвращались» к стадии 1 бластомера. Давление в 250 атм. полностью подавляет развитие яиц, нормальная гаструляция проходила при давлении 40 атм. (George et al., 1982). (Напомним, что гидростатическое давление с глубиной возрастает на величину 1 атм. на 10 м). При давлении 20 атм. развитие идет до бластулы; резкое повышение давления до 200 атм. подавляет дальнейшее развитие (George, 1983). Вместе с тем, по данным этих авторов, науплии хорошо выносят высокое давление: I-ая стадия – до 210 атм., II-ая – до 150 атм. Это же свойственно постличинкам и неполовозрелым особям, однако яйценосные самки не могут жить при давлении более 25 атм., что, по мнению авторов, свидетельствует о возможном нересте животных, не превышающих 250 м.

Средняя скорость погружения яиц криля при температуре 1,8 °С и солености 33,7‰ составляет 211 м·сут$^{-1}$, при 1,9°С и 33,9‰ – 232,5 м·сут$^{-1}$ (Marshall, 1983). По мнению этого автора, за период инкубации они могут опуститься на глубину 1250-1850 м (при условии отсутствия турбулентности), причем на любой глубине их плотность (около 1,050) будет оставаться выше плотности воды. Несколько иные данные приводятся в другой работе (Ross, Quetin, 1982). Согласно этим авторам, скорость погружения икры криля при температуре воды 2,0 °С, солености 36,2‰ и плотности 1,029 гсм$^{-3}$ в первые сутки равна 195 м·сут$^{-1}$, снижается между 1,5 и 3 сутками инкубирования до 95 с·сут$^{-1}$ и снова возрастает к моменту выклева. За 135 часов эмбрионального развития яйцо должно опуститься на глубину 700 м. Сходные результаты приводит Джордж (George, 1982, 1983). Причем последний на основании экспериментальных данных указывает, что гидростатическое давление не оказывает влияния на скорость погружения яиц, но ускоряет их развитие. Вместе с тем специальными экспериментальными исследованиями установлено (Quetin, Ross, 1982, 1983), что давление практически не влияет на скорость развития икры и вылупления науплиев. С формальной точки зрения противоречивость приводимых результатов исследований по влиянию гидростатического давления на скорость развития икры можно было бы объяснить двумя причинами: 1) погрешностями в методике постановки эксперимента у того или иного автора; 2) неоднозначной реакцией икры

на давление, обусловленной её разнокачественностью. Последняя из этих причин представляется все же маловероятной.

По экспериментальным данным (George et al., 1982) науплии требовательны к содержанию в воде некоторых аминокислот, а со стадии калиптопис I – к составу и количеству пищи (Ikeda, 1984). В последнем случае автору удалось в экспериментальных условиях инкубировать при 1 °С около 200 яиц из одного помёта и содержать вылупившихся личинок до стадии фурцилия VI. Полная длительность личиночного развития до этой стадии составила 127 суток. Личинок со стадии калиптопис I кормили науплиями артемий и диатомовыми водорослями Phaeodactilum. Концентрация пищи в опыте превышала таковую в естественных условиях в 2,7–11 раз. При этом отмечено, что рачки предпочитали потреблять науплиев. В случае содержания калиптопис I в профильтрованной морской воде плавание личинок через 6 суток становилось прерывистым, через 13 суток оно вовсе прекращалось, а через 30 суток личинки переставали двигаться. Причем на протяжении опыта линек не происходило.

Сопоставление полученных экспериментальных данных (о высокой смертности выметываемой крилем икры, о большой скорости её погружения в глубокие слои воды, о требовательности икры к условиям инкубирования, в частности, к гидростатическому давлению, а личинок – к содержанию в воде растворенных и структурных элементов пищи) позволяет в большей степени ставить под сомнение концепцию «большого круга», чем доказывать её состоятельность. Справедливо будет сказать, что в последние годы эту концепцию редко кто пытался подтвердить. Несостоятельность попыток объяснялась в основном отсутствием информации о той или иной стороне проблемы. Так, предположение о роли в подъёме личинок криля восходящих токов воды у континентального склона и в зоне дивергенции (Deacon, 1984) по существу не аргументировано новыми фактическими данными, а источником информации для него послужила все та же книга Марра (1962). Один из авторов вышеуказанной блестяще выполненной экспериментальной работы (George et al., 1982), на основании наблюдений за воздействием гидростатического давления на животных в процессе их развития лишь со стадии метанауплиус, несколько ранее представил схему жизненного цикла криля, принципиально сходную с известной схемой «подъёма с развитием» в случае нереста рачков над большими глубинами (George, 1980), с той лишь разницей, что им допускалась возможность развития опускающейся икры на глубинах, превышающих 500 м (!), в том числе формирование бластомеров 2 и 4 на глубине 600 м и более (!) и выклев науплиев на глубинах, не превышающих 1000 м (?). Как мы видим выше, допущения автора были необоснованными, как в части глубины (скорости) погружения икры, так и в части возможности её инкубирования на глубинах более 400 м.

Признавая безусловную важность экспериментальных данных, следует все же признать и то, что окончательное решение рассматриваемой проблемы невозможно без проведения обширных полевых исследований, направленных на выявление закономерностей распределения животных в процессе их роста и развития и прежде всего – на ранних стадиях, и изучения состояния икры криля на разных глубинах, особенно на глубинах более 400–500 м.

Попытки количественного учета икры и личинок криля некоторыми авторами по существу также не внесли ясности в представления о схеме жизненного цикла рачка, поскольку они были предприняты в локальных участках прибрежной зоны, либо в океанической зоне, прилежащей к материку, либо вблизи поднятий дна и островов – преимущественно в западной части Атлантического сектора Южного океана – вблизи Антарктического полуострова, в море Скотия, в море Уэделла (Hempel a. Hempel, 1978; Hempel, 1979, 1982; Hempel et al., 1979; Nast, 1979; Fevolden, 1980; Sigel, 1982 a,b; Wormuth, 1983; Rakusa-Susczczewski, 1984). Обнаружение икры и личинок криля, даже в больших количествах (причем первых – только в неритической зоне на глубинах 50-400 м), не является артефактом и согласуется с ранее высказанными предположениями (Макаров, 1972; Voronina, 1974) о существовании здесь основы ареала животных. Наблюдений за распределением икры и личинок криля на больших пространствах, охватывающих и прибрежную и океаническую зоны, причем в пределах большой толщи вод, и тем более регулярных, не производилось ни в одном секторе Южного океана.

Образовавшийся пробел в изучении схемы жизненного цикла криля имеет принципиальное значение, поскольку он не позволяет получить представление по целому ряду проблем, в том числе по таким важным, как границы и масштабы основы ареала, эффективность популяции в его разных частях, популяционная структура и др., с которыми связаны в конечном счете проблемы промысла – его локализация и объем изъятия.

1.1.1. Материал и методика

В работе использованы сборы икры и личинок криля, осуществленные сетью ДжОМ (газ 49, входное отверстие 80 см) одновременно в процессе лова мезозоопланктона на ежегодно повторявшихся макромасштабных океанологических съемках в основном регионе (60° ю.ш. – кромка льда на юге, 56–60° – 75–90° в.д.) в период с 1977 по 1981 гг. и на мезомасштабной съемке в районе скоплений криля (65–67° ю.ш., 57-63° в.д.) в 1980 г. В первом случае станции располагались с интервалом 1° по широте на меридиональных разрезах, выполненных через 5°, облов планктона на них производился в стандартных слоях до 2000 м (0–25, 25–50, 50–100, 100–200, 200–500, 500–1000 и 1000–2000 м); во втором – через 0°30’ по широте и 1°20’ по долготе, облов планктона осуществлял-

ся при этом фракционно в тех же слоях до глубины 500 м. Учет икры и личинок *E. superba* с определением стадии их развития производился во всем объеме каждой пробы. Всего обработано 1210 проб.

К анализу привлечены данные непрерывных в ходе съемок гидроакустических наблюдений за скоплением взрослых форма *E. superba* и результаты обработки уловов рачков (см. раздел 2 настоящей главы), сведения по гидроструктуре в периоды исследований (материалы обработаны В.И. Цатурян и В.А. Ледниченко), а также результаты экспериментального определения скорости погружения икры криля, выполненного по указанию Э.З. Самышева А.И. Лушовым и Г.В. Волошиной в 19-ом рейсе НПС «Скиф» летом 1982/1983 гг. в районе моря Содружества.

1.1.2. Результаты исследований и их обсуждение

Распределение икры и личинок криля предопределяется многими взаимосвязанными факторами, в том числе распределением взрослой (нерестящейся) части популяции, интенсивностью нереста (долей одновременно нерестящихся особей), местом и временем нереста (соответственно – местом и временем наблюдения), скоростью погружения икры, характером циркуляции вод и т.д.

Нашими наблюдениями подтверждено, что северная граница ареала *E. superba* в Индоокеанском секторе Антарктики не поднимается вые 58° ю.ш. Взрослая часть популяции рачка, обитая в поверхностной антарктической водной массе, главным образом выше сезонного пикноклина, в океанической части региона сказывается в сложной системе течений, вызванных атмосферными переносами (рис. 13, 14). В связи с этим, встречаясь практически повсеместно, животные редко образуют крупные скопления: последние разрушаются под влиянием частых штормов и резких изменений в течениях у поверхности. Преобладающий перенос поверхностных вод (и взрослых рачков) на восток и северо-восток сказывается на тенденции в изменении размерного ряда рачков из траловых уловов – закономерном возрастании доли крупных форм в скоплениях в направлении на север. Устойчивые плотные скопления взрослой части популяции характерны для прибрежных зон – участков с глубокой изрезанностью берега (типа моря Содружества), что обусловлено стабилизирующим круговороты топогенным эффектом. Подобные эффекты наблюдаются и в участках поднятий дна, у островов (например, в море Скотия и других районах)[1].

Как показали наши наблюдения, нерест криля с наступлением антарктического лета (обычно со второй половины декабря) начинается на севере ареала, свободном ото льда, в январе и по мере отступления кромки льда его пик смещается на юг, завершаясь в южной части моря Содру-

[1] Более подробно о распределении взрослой части популяции рачка дано в следующем разделе главы.

жества в марте. Причем по данным биологических анализов рачков из траловых уловов доля нерестящихся самок, как правило, не превышает 4–5%, т.е. нерест животных чрезвычайно растянут, что, очевидно, и объясняет низкую концентрацию икры в воде, отмеченную ранее другими авторами и в данном случае нами. (В связи с этим концентрация икры и личинок в объеме воды нами далее выражалась в экз.·м$^{-3}$).

Из рис. 2 А, Б следует, что в марте (в начале второй декады, т.е. в конце антарктического лета) 1977 г. большая часть обнаруженных личинок находилась в самой южной прибрежной зоне, куда удалось судну проникнуть по ледовым условиям. Основная доля личинок, представ-

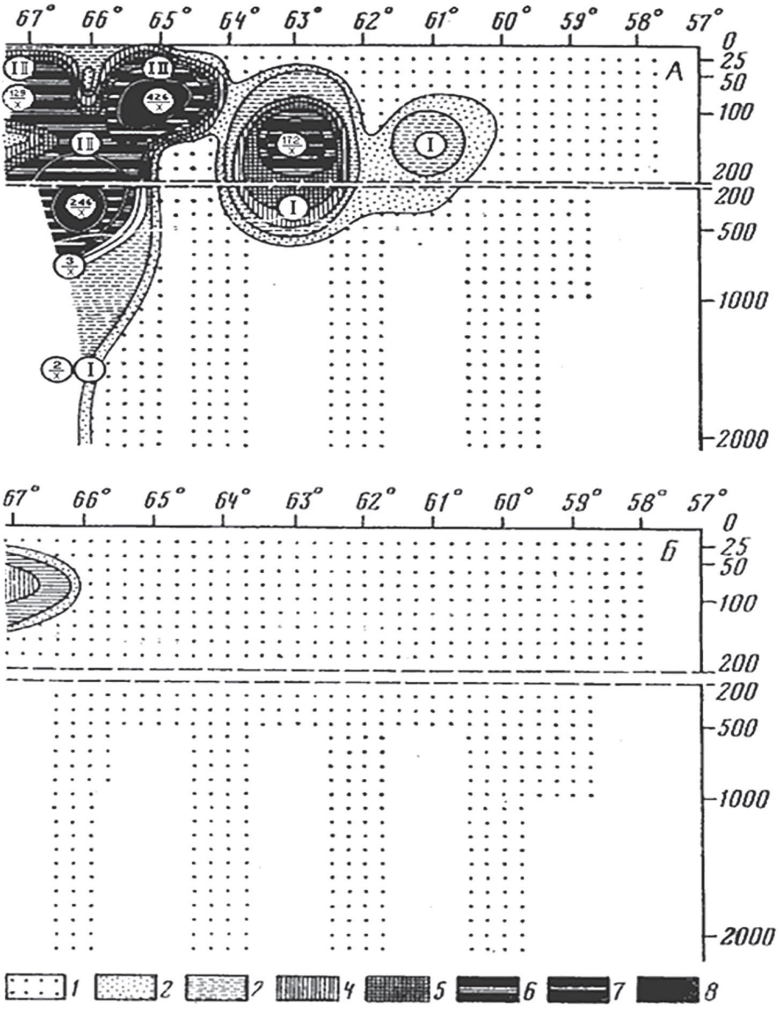


Рисунок 2. Распределение калиптописов (А) и фурцилий (Б) на разрезе вдоль 75° в.д. Условные обозначения: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 – соответственно 0; 0–1; 1–10; 10–20; 20–50; 50–100; 100–200 и более экз.·100 м$^{-3}$; I, II, III – стадии развития калиптописов; х – места обнаружения икры криля.

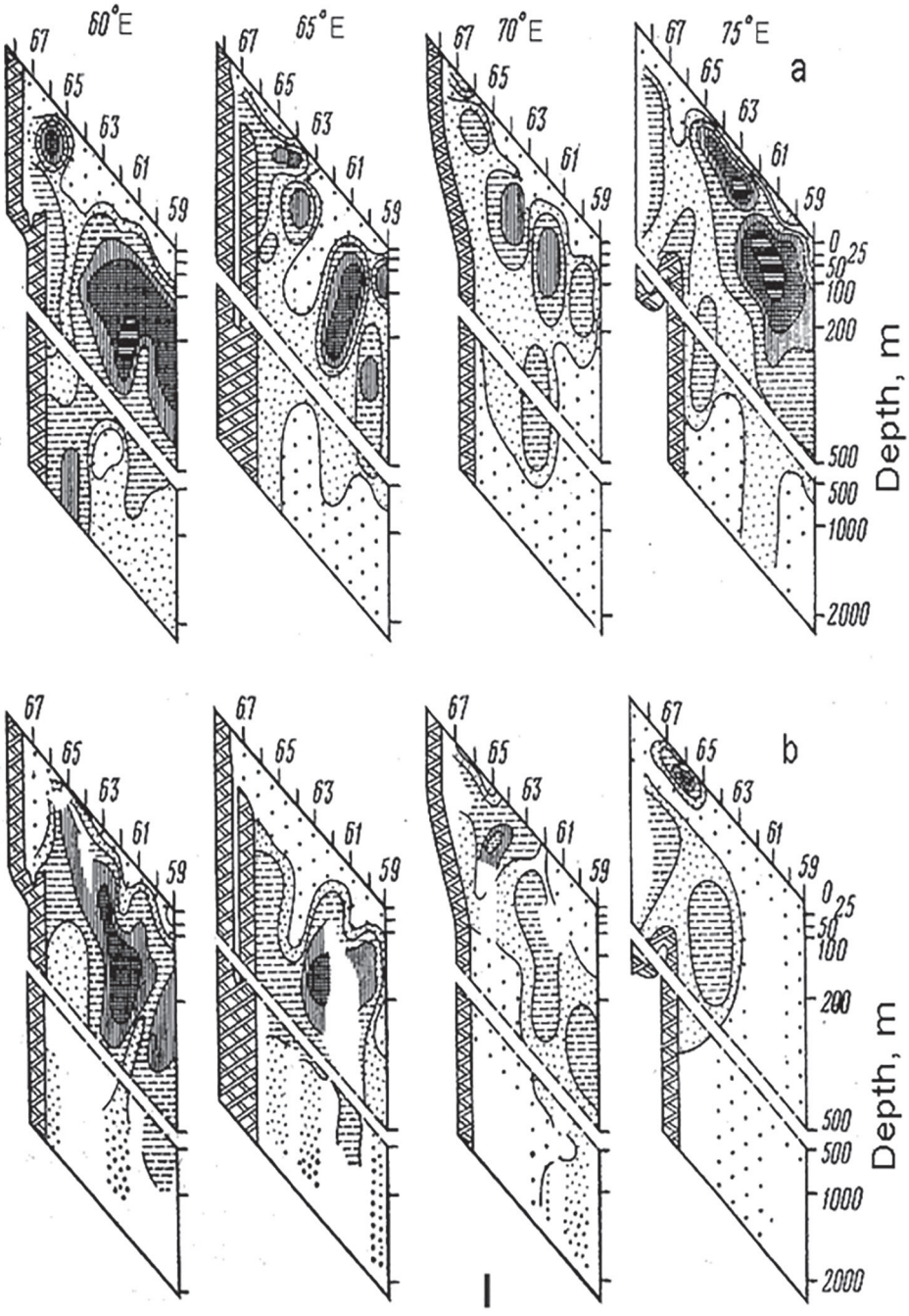
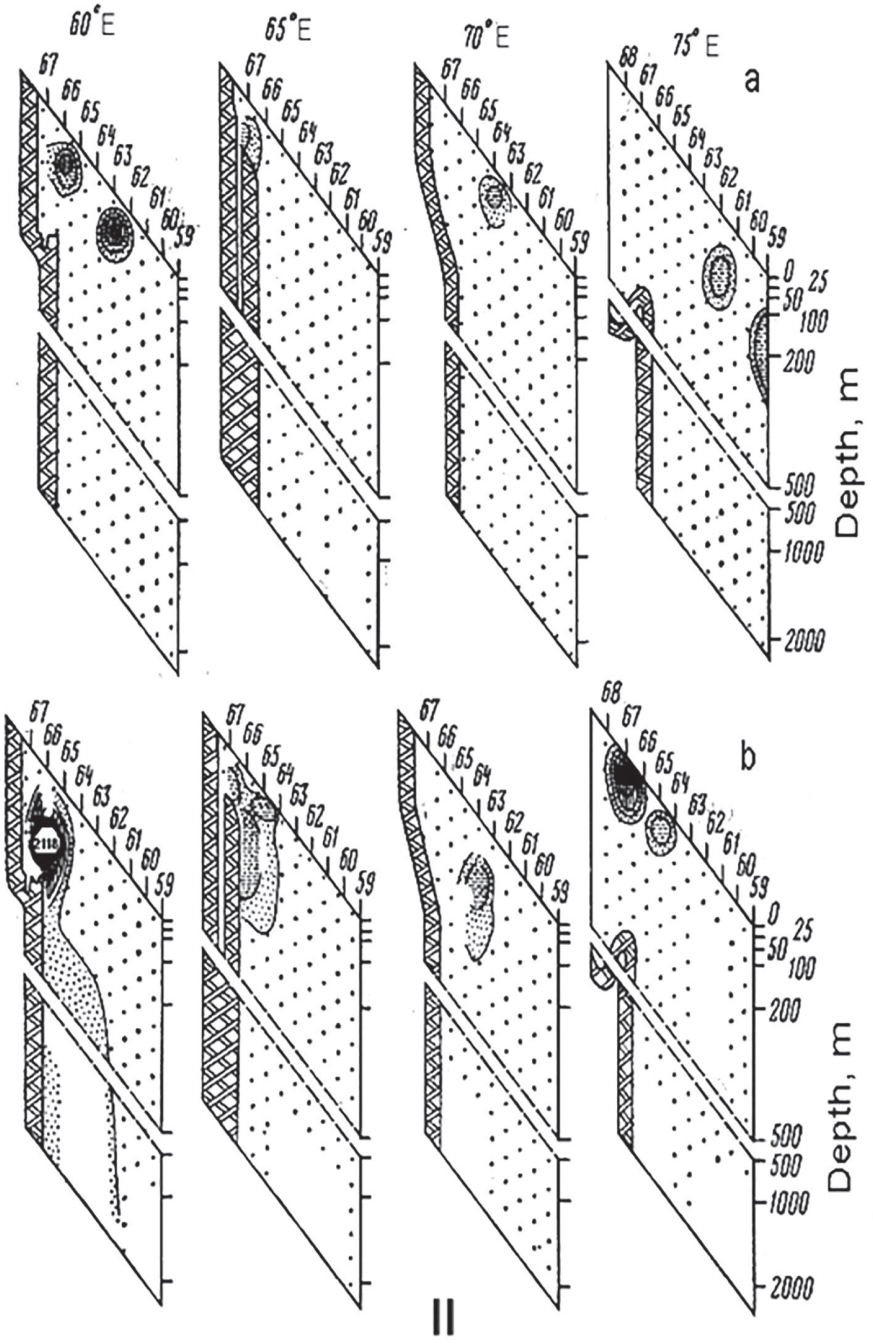


Рисунок 3. Распределение икры (I) и личинок криля (представленных преимущественно стадией калиптопис) (II) на меридиональных разрезах макросъемок в январе (a) 1978 г. и феврале (b). (Условные обозначения см. на рисунке 2).



ленных калиптописами на I-ой, II-ой и меньше на III-ей стадиях развития, была расположена в верхнем 500-метровом слое, над шельфом и материковым склоном. Количество фурцилий (не более чем на III-ей

стадии, преимущественно – на I-ой) в этот период было незначительным, обнаружены они в самой южной части разреза в слое 50–100 м. Ни икры, ни личинок на каких-либо стадиях развития на больших глубинах в океанической зоне и в большей части поверхностной зоны не отмечено, несмотря на присутствие в этой зоне взрослых животных (рис. 14) Примыкающее к северной окраине ядро личинок в слое 100–200 м и на 63° ю.ш. – без сомнения результат выноса из прибрежной зоны. Единично икринки криля встречены на южных станциях в разных слоях – от 50–100 до 1000–2000 м. Положение скоплений личинок в южной части разреза хорошо согласуется с положением устойчивых промысловых скоплений рачков (в течение января-марта) в центральной части моря Содружества (рис. 14): разрез вдоль 75° в.д. своей оконечностью пересекал его почти по центру.

Выполнение съемок в более ранние сроки в последующие годы удалось произвести учет икры (и личинок) в периоды максимума нереста как в прибрежной, так и в океанической зонах и проследить за тем, с какой эффективностью он (нерест) реализуется в этих зонах.

Наблюдения на двух последовательно выполненных съемках в 1978 г., одна из которых была приурочена к первой половине лета (январь), другая – ко второй (февраль), позволили установить, что икра криля (как и взрослые рачки) встречается летом повсеместно на исследованной акватории (рис. 3.1, рис. 14). При этом её максимальные количества расположены в верхнем 200–500-метровом слое, свидетельствуя тем самым о недавно происшедшем нересте. В январе концентрация икры в океанической зоне была явно более высокой, чем в феврале, а сами участки с максимумами икры соответствовали участкам с крупными промысловыми скоплениями рачков (рис. 4.1; 14). Однако личинок рачков (рис. 3,II; 4.II) ни в январе, ни в феврале не было обнаружено достаточно много, особенно в океанической зоне и на больших глубинах. Как и в 1977 г., основные концентрации личинок (исключительно калиптописы) в значительных концентрациях обнаружены также в прибрежной зоне. Причем, как и в случае с 1977 г., основная доля личинок находилась в верхнем слое, над шельфом и его краем, совпадая, по нашим наблюдениям, с устойчивыми плотными скоплениями взрослой части популяции, которые так же, как и в 1977 г., удерживались здесь благодаря стационированной антициклонической циркуляции вод.

В случаях развития интенсивной циклонической циркуляции в районе, наблюдавшейся в последующие годы, распределение икры и личинок криля имело иной характер. Так, в феврале 1979 г. икра криля обнаруживалась на большей части акватории, количественно преобладая в восточной части региона. Причем в океанической зоне, как и в предшествующих случаях, – в подповерхностном слое, преимущественно в пределах 0–500 м. В прибрежной зоне максимумы совпадали с максимумами промысловых скоплений криля и располагались у самой по-

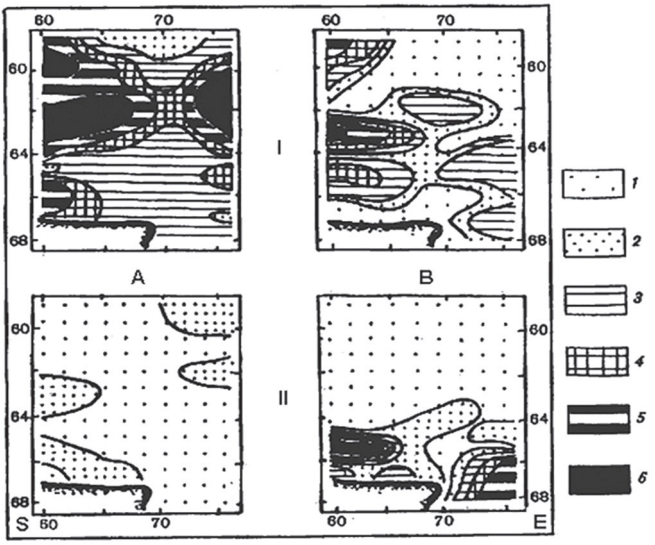


Рисунок 4. Распределение икры (вверху) и личинок (внизу) криля в верхнем 500-метровом слое вод в январе (A) и феврале (B) 1978 г.
Условные обозначения: 1, 2, 3, 4, 5, 6 – соответственно для икры – 0; 0–1; 1–10; 10–20; 20–50 и более 50 экз.·м$^{-2}$; для личинок – 0; 0–10; 10–50; 50–100; 100–500 и более 500 экз.·м$^{-2}$.

верхности вод или занимали верхнюю толщу до 500 м, свидетельствуя не только о протекавшем в период съемок нересте, но и об «источнике» максимумов как икры, так и личинок (рис. 5, 6, 14). Распределение последних, в особенности на стадии калиптопис, хорошо согласуется с распределением скоплений взрослой части популяции. Эти скопления, обнаруженные вначале в прибрежной зоне (в море Содружества), под воздействием течений, разрушаясь, перемещались в направлении на северо-восток, затем на север (рис. 14). Траектория перемещения личинок была, естественно, аналогичной, чем и объясняется их обнаружение в верхнем 100-метровом слое на разрезе вдоль 80^{o} в.д. (рис. 5 b, c, рис. 6 Б, В). На остальной части акватории океанической зоны калиптописов не обнаружено, а появление личинок на стадии фурцилия (преимущественно на I-ой, не более, чем на III-ей) в небольших количествах в других её участках, безусловно, связано с выносом их из прибрежной зоны.

В целом для описываемого года характерно значительное снижение концентрации личинок в прибрежной зоне в сравнении с предыдущими годами и согласуется со снижением запасов криля, как в промысловых скоплениях моря Содружества, так и в регионе в целом.

Аналогичная ситуация наблюдалась и в последующие 1980 и 1981 г. Причем в январе 1980 г икра криля на исследованной акватории, хоть и в небольших количествах, обнаруживалась и в океанической, и в прибрежной зонах (рис. 7). Единичные участки с относительно высокими её концентрациями совпадали с таковыми взрослых рачков (например,

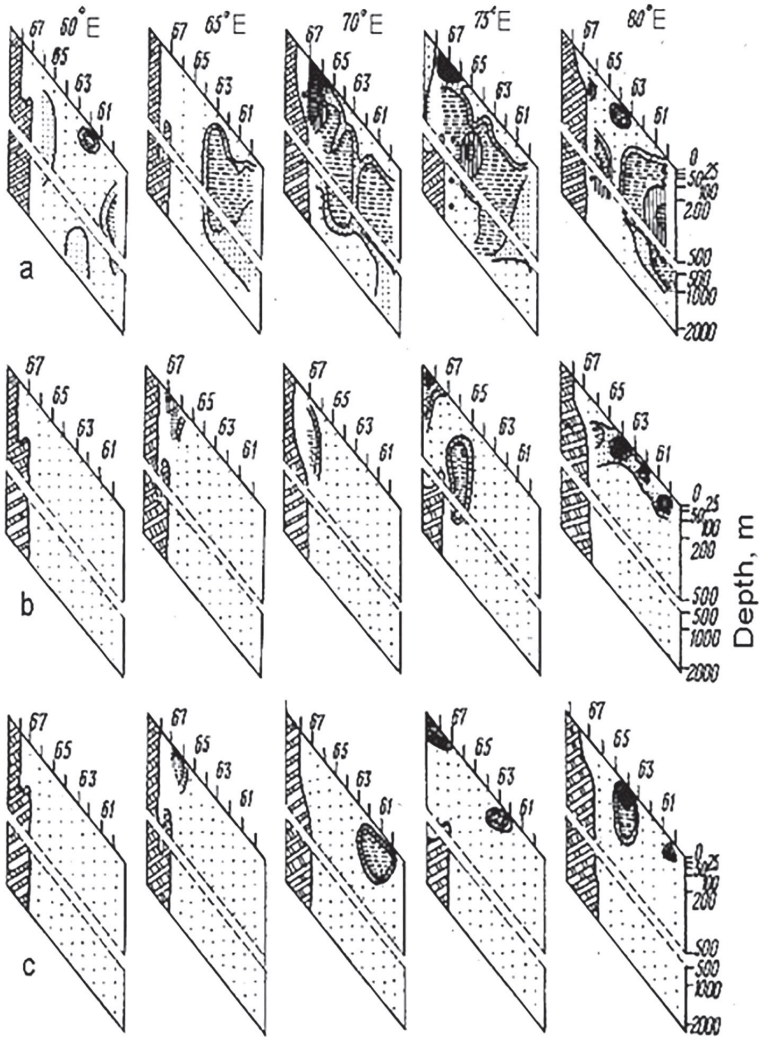


Рисунок 5. Распределение икры (a), калиптописа (b) и фурцилий (c) криля на меридиональных разрезах в феврале 1979 г. (Условные обозначения см. на рисунке 2).

на 64° ю.ш. вдоль 65° в.д.) (рис. 14). Личинки рачков (преимущественно на стадии калиптопис и очень мало – на стадии фурцилия, преимущественно I-ой, не более III-ей) не образовывали высоких концентраций и встречались повсеместно, в большинстве случаев в верхнем 500-метровом слое (рис. 8). При выполнении мезомасштабной съемки в районе одного из прибрежных промысловых скоплений рачков (рис. 14) в феврале обнаружено скопление личинок, представленных главным образом калиптописами (рис. 9), положение которых согласуется с положением максимума взрослых животных. В отличие от описанной картины, в феврале 1981 г. и икра, и личинки в океанической зоне исследованного региона встречены единично, а их максимумы наблюдались исключи-

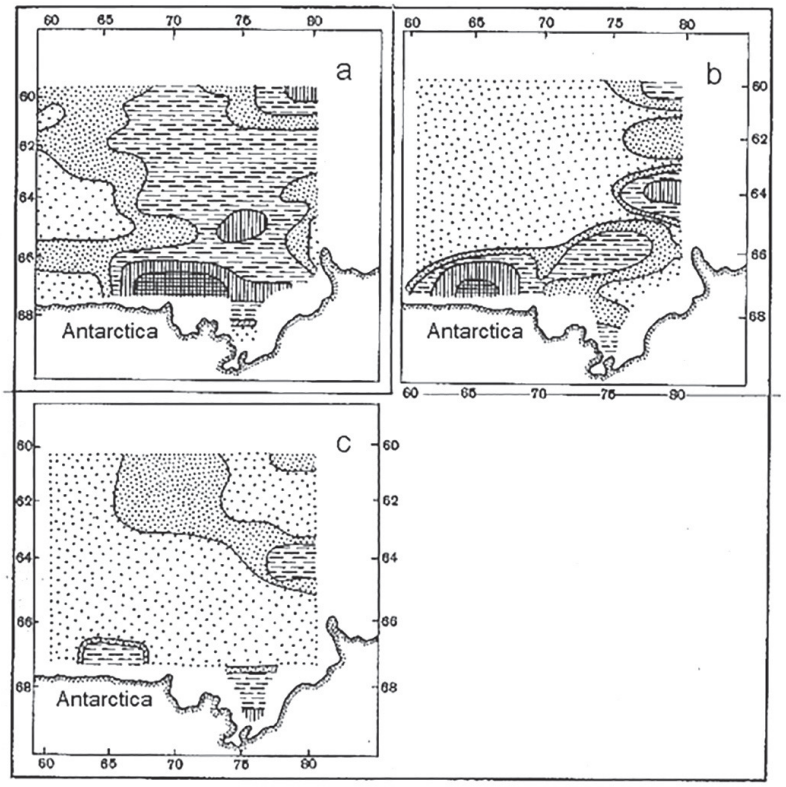


Рисунок 6. Распределение икры (a), калиптописов (b), фурцилий (c) в верхнем 500-метровом слое вод в феврале 1979 г. (Условные обозначения см. на рисунке 4).

тельно в прибрежной зоне (рис. 10, 11), где располагались промысловые скопления взрослых животных. Наблюдавшееся в эти годы незначительное количество личинок в регионе в целом, в том числе в прибрежной зоне, согласуется с дальнейшим снижением запасов и плотности популяции рачков (см. раздел 2 настоящей главы).

Как видно из приведенных данных, нерест криля наблюдается в любой части ареала, причем относительно высокие концентрации икры обнаруживаются в равной степени и в океанической, и в прибрежной зонах. Однако в последующем выклюнувшиеся из неё личинки обнаруживаются в массе лишь в участках, расположенных в прибрежной зоне, либо прилежащих к ней. Появление личинок в тех или иных количествах в открытом океане сопряжено с их выносом из мелководных участков. Исчезновение икры и личинок в открытом океане, наблюдавшееся при повторных обследованиях (как, например, в 1978 г.), объясняется тем, что вся икра, выметанная здесь крилем, попросту погружается на большие глубины. Этому в большой степени способствует то обстоятельство, что, во-первых, вертикальные градиенты в пограничных зонах водных масс (за исключением зоны сезонного пикноклина) в поверхностной ан-

тарктической воде чрезвычайно невелики и практически вряд ли способны создать помехи для погружения икры на большие глубины с пересечением и промежуточных, и глубинных, и придонных водных масс; во-вторых, за исключением моря Уэделла, верхняя граница последних залегает глубоко (до 3000–4000 м и более), а температура и соленость во всех секторах Антарктики (в ареале криля) глубже поверхностного слоя вод имеют малую амплитуду изменения с глубиной (Океанографическая энциклопедия, 1974). По нашим измерениям, скорость погружения икры криля при 0 °С составляет 260–275 м·сутки$^{-1}$, т.е. несколько выше, чем приводят другие авторы (Marshall, 1983; Ross, Quetin, 1982). (Указанные расхождения, очевидно, объясняются в большей степени тем, что разные авторы экспериментировали с икрой разного размера: при известных пределах диаметра икры криля 0,6–0,8 мм минимальные и максимальные значения удельной поверхности, от величины которой находится в обратной зависимости скорость погружения, отличаются в 1,33 раза). Выклев науплиев начинается лишь через 7 суток инкубации при 0,4 °С (Kikuno Tsukasa, 1981). Легко рассчитать, что ко времени массового выклева личинок большая часть икры окажется на глубинах, превышающих 2000 м. Учитывая же негативное влияние на развитие икры гидростатического давления уже на глубине 500 м (George et al., 1982), можно достаточно уверенно предполагать, что выметанная над большими глубинами и вдали от мелководной зоны икра криля обречена на гибель. Ингибирующее действие гидростатического давления на развитие икринок подтверждается и результатами наших наблюдений за их состоянием в пробах, собранных из разных глубин. Во всех случаях как в уловах из поверхностных, так и из глубоких (до 2000 м) слоёв, икринки находились на ранних стадиях дробления (обычно – до стадии 8–16 бластомера). При этом не отмечено аномалий в самом дроблении.

Обнаружение личинок на разных стадиях развития в удаленных от мест их выклева участках, безусловно, объясняется, с одной стороны, длительным личиночным метаморфозом, с другой – течениями. Как известно, продолжительность развития личиночных стадий у криля велика (Ross, Quetin, 1982). Авторы приводят следующие пределы значений: от вымета до появления науплия I проходит 5–6 сут., науплий II формируется через 8–10 сут., метанауплиус – через 15–18 сут., калиптопис I – через 21–26 сут., калиптопис II – через 32–37 сут. По Л.А. Пономаревой (1966), от калиптописа I до фурцилии VI метаморфоз длится 90–120 сут. Зная направление и скорость переноса вод, не трудно определить, на каком расстоянии от места выклева окажется личинка по достижению ею той или иной стадии метаморфоза. Так, для региона моря Содружества при принятии реальной скорости меридионального переноса, равной 20 см·сек$^{-1}$ (при характерном ветре 15 м·сек$^{-1}$), расстояние переноса личинок в сутки составит 22 км, а к стадии калиптопис I – 270–330 км. Трудно даже представить, на какое расстояние может быть перенесена личинка,

находящаяся на более поздних стадиях и тем более завершающая развитие, если при этом еще учесть, что скорость переноса в циклонах и течениях может быть в несколько раз выше.

Осредненные значения концентрации икры м личинок криля для разных частей региона, отстоящих на разном расстоянии от неритической зоны (табл. 1), красноречиво демонстрируют общую тенденцию их распределения: обилие икры практически не зависит от зоны лова; количество личинок максимально в самом море Содружества (северная граница моря – 66° ю.ш.) и в прилегающей акватории, ограниченной на севере линией антарктической дивергенции (АД); севернее последней концентрация личинок катастрофически снижается, во многих случаях до нуля (Самышев, 1983а, 1984, 1987а, 1989, 1993а; Самышев и др., 1988).

Примечательным является тот факт, что, несмотря на достаточно тщательные и многократно повторенные обследования 2000-метровой толщи вод региона, нами ни разу не найдены личинки криля на ранних стадиях развития (науплиус, метанауплиус) вдали от неритической зоны (что могло бы указывать на эффективность нереста рачков здесь), в то время как вблизи от неё или в ней, они, хоть и редко, обнаруживались. В частности, в 1983 г. науплиусы обнаружены в море Содружества на 67°34’ ю.ш. по 75° в.д. на всех горизонтах облова (глубина 450 м, концентрация личинок во всем слое 64 экз.·м$^{-2}$). В 1986 г. в море Содружества на 66° ю.ш. по 60° в.д., примерно в 80 км от неритической зоны, обнаружены метанауплиусы (их концентрация в слое 0–500 м составила 4320

Таблица 1. Концентрация икры и личинок криля в различных участках региона моря Содружества в разные годы в слое 0–500 м (экз.· м$^{-2}$)

Год	Море Содружества			Между 66°ю.ш. и Антарктической дивергенцией (АД)			Между АД и 60° ю.ш.		
	Икра	Калиптопис	Фурцилия	Икра	Калиптопис	Фурцилия	Икра	Калиптопис	Фурцилия
1978	1,2	1,7	0	3,5	0,3	0,3	13,0	0	0,9
1979	11,5	7,4	6,5	4,0	12,6	3,6	3,8	1,1	0,4
1980	4,0	0	0	3,2	1,9	0	4,7	0	0
1981	0,5	4,1	34,0	0,1	16,2	0,3	0,1	0	0
1983	2,9	0,5	0	1,7	0,8	0	4,4	0	0
1984	0,4	4,8	1,0	1,2	0,1	0	0,5	0,1	0
1985	Не учтена	5195,3	88,7	Не учтена	4215,1	2,4	Не учтена	71,6	0
1986	-	6416,0	0,5	-	3711,0	0	-	182,6	0
1989	0	178,1	0	0	27,4	0,1	0	0	0

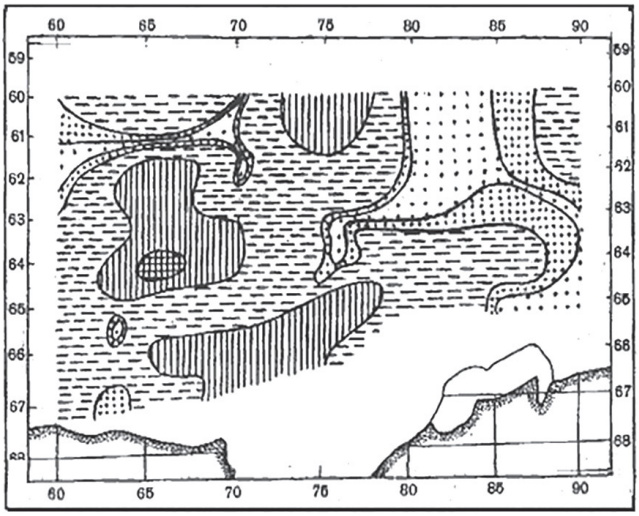


Рисунок 7. Распределение икры криля в верхнем 500-метровом слое в январе 1980 г. (Условные обозначения см. на рисунке 4. I).

экз.·м$^{-2}$); нахождение этих личинок на таком удалении от неритической зоны согласуется со схемой переноса вод при развитии циклона, который здесь наблюдался в 1986 г., и не противоречит условиям продолжительности метаморфоза личинок и скорости переноса вод.

Из всего изложенного вытекает, что эффективный нерест *E. superba* возможен только в прибрежной, мелководной зоне, где реализуется известная по Марру схема развития животных по «малому кругу» (с доинкубацией икры и выклевом науплиев на дне). Справедливость такого мнения подтверждает и отмеченная Н.М. Ворониной асимметричность распределения личинок и криля в приводимой Марром карте: громадная доля популяции сосредоточена в западной части атлантического сектора Антарктики, где эти благоприятные орографические и гидрологические условия в наибольшей степени выражены.

Полученные результаты с учетом данных по гидроструктуре региона и распределению взрослой части популяции рачков (более подробно о последнем см. в следующем разделе настоящей главы) позволяют пополнить и уточнить существующие представления о функциональной структуре ареала криля. Приуроченность зоны размножения рачков к мелководьям, безусловно, соответствует представлениям о приуроченности основы ареала популяции к циркуляции Прибрежного Антарктического течения и моря Уэделла, изложенным Н.М. Ворониной (1984). В настоящее время этот вывод подтвержден результатами работы (Perry et al., 2019). Эти авторы, используя 41-летние (1976–2016 гг.) базы данных KRILLBASE-abundance и KRILLBASE-length-frequency (Atkinson et al., 2017), показали, что распределения яиц, науплиев и метанауплиев криля

указывают на наибольшие интенсивность и успех нереста на шельфе и над шельфовым склоном.

Однако, учитывая наличие в разной степени выраженных циркуляций как во всех приматериковых морях, так и в прилегающих к ним акваториях южнее антарктической дивергенции (АД), препятствующих экспатриации основной массы животных, понятие об основе их ареала может быть расширено. По нашему мнению, она может рассматриваться как зона преобладания аккумуляции над разносом в связи с наличием предпосылок интенсивной завихренности в поле течений и существования квазистационарных вихрей. Это определяется топогенным и орографическим эффектом, а также усложнением поля течений к югу от АД бла-

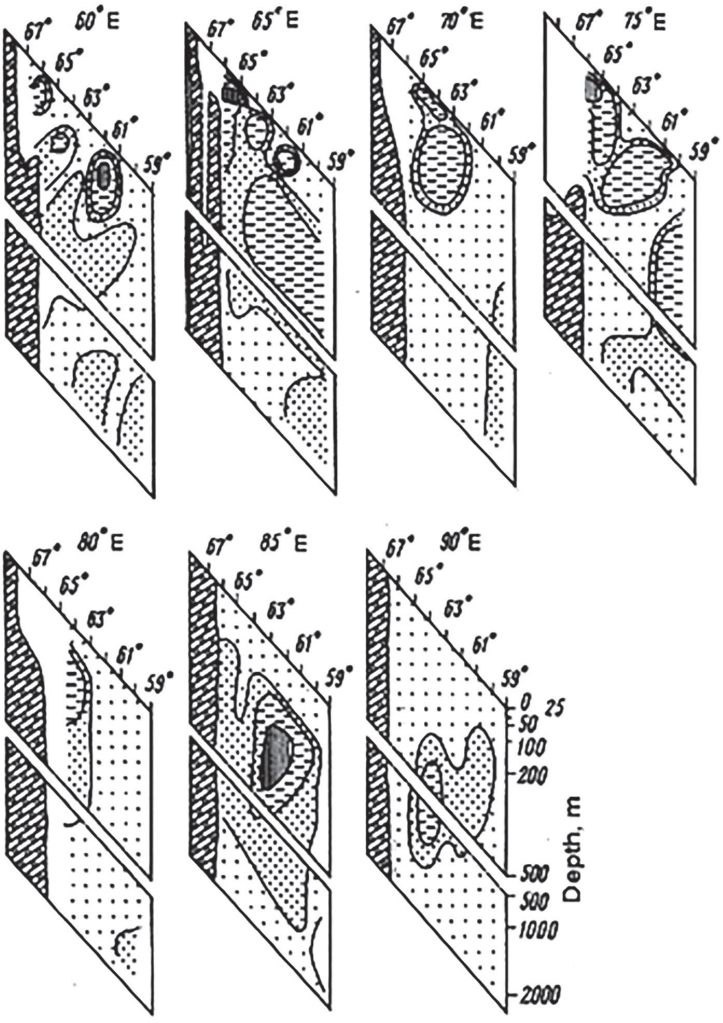


Рисунок 8. Распределение личинок (преимущественно на стадии калиптопис) на меридиональных разрезах в январе 1980 г. (Условные обозначения см. на рисунке 2).

годаря разнонаправленным течениям, за счет чего существует и сама АД.

Большая часть рачков, вынесенная за пределы АД и переносимая течениями на север, составляет экспатриируемую часть популяции. Вместе с тем часть этих рачков может быть занесена в основу ареала и даже в зону размножения возвратными ветвями течений. (Дрейф скоплений рачков в направлении к материку неоднократно наблюдался на судах АзЧерНИРО).

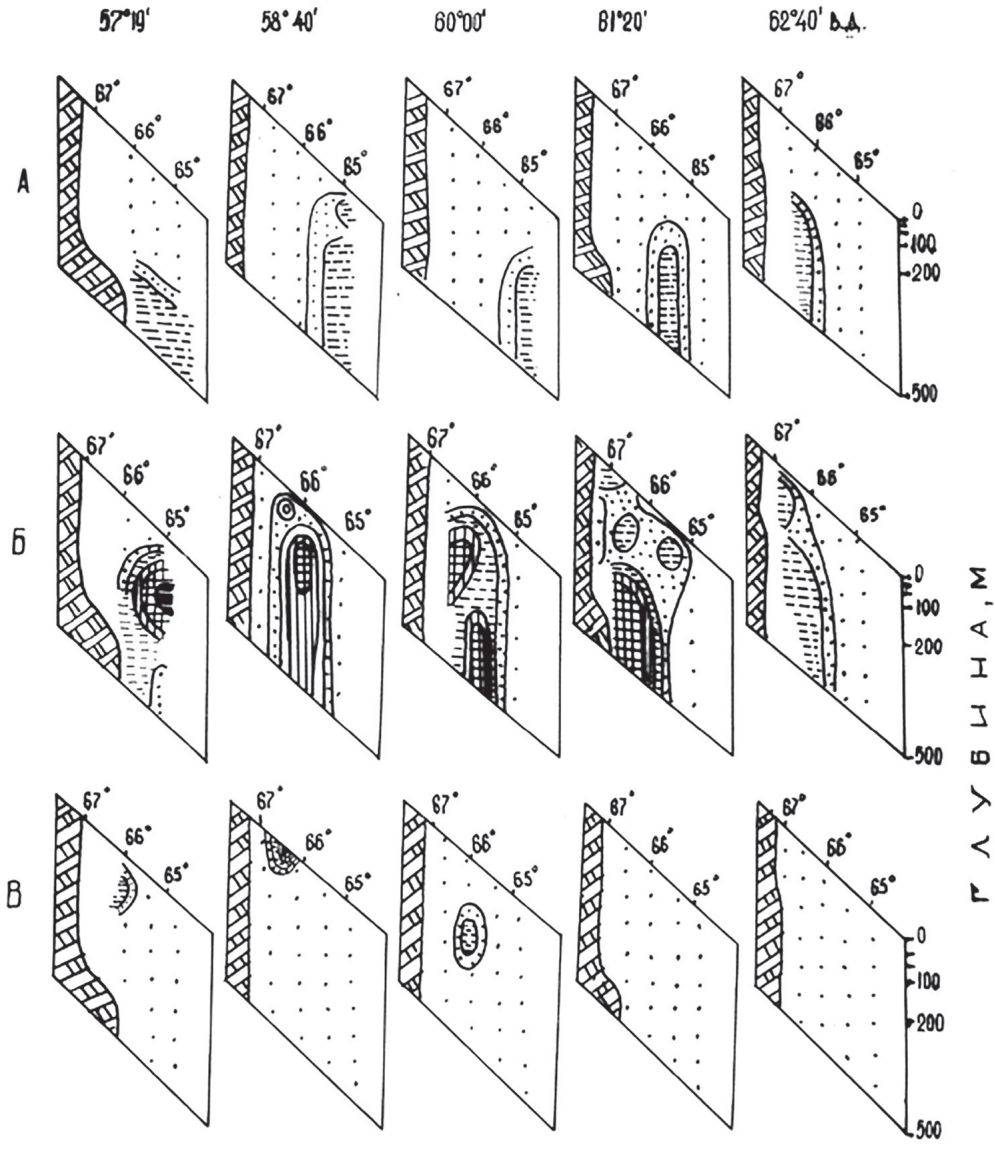


Рисунок 9. Распределение икры (А), калиптописов (Б) и фурцилий (В) на меридиональных разрезах на акватории мезомасштабной съемки в районе промысловых скоплений криля I (рисунок 14) в феврале 1980 г. Условные обозначения см. на рисунке 2 и рисунке 4.

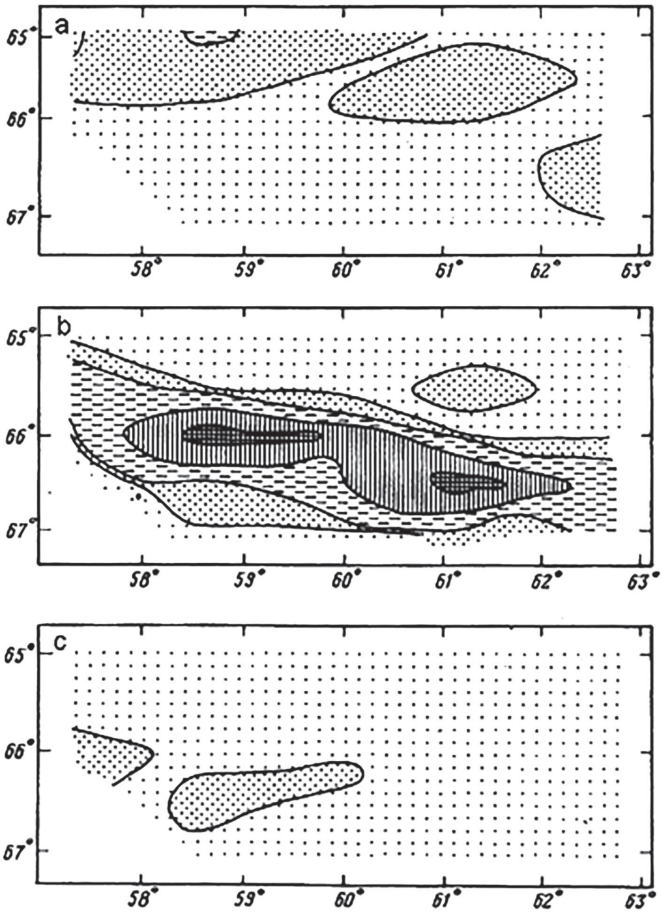


Рисунок 9а. Распределение икры (a), калиптописов (b) и фурцилий (c) в слое 0–500 м на акватории мезомасштабной съемки в районе промысловых скоплений криля I (рисунок 14) в феврале 1980 г. Условные обозначения см. на рисунке 2 и рисунке 4.

Анализ данных учета личинок криля и взрослых животных в разные годы выявил, с одной стороны, удручающе низкую эффективность нереста рачков в 1978–1984 гг. по сравнению с таковой в 1985–1986 гг. (обилие личинок в регионе в последние годы более чем на два порядка превосходит даже «максимум» их количества в предшествующие годы), а с другой – отсутствие четкой связи между количеством личинок и общим запасом взрослых рачков в регионе. Из этого можно заключить, что эффективность воспроизводства криля в регионе зависит не столько от общего обилия производителей, сколько от их доли, оказавшейся в неритической зоне во время нереста, и интенсивности выноса нерестящихся особей и их икры за пределы неритической зоны. Резкие флуктуации в численности личинок, очевидно, можно объяснить узостью этой неритической зоны, из-за чего эффективность нереста постоянно находится на

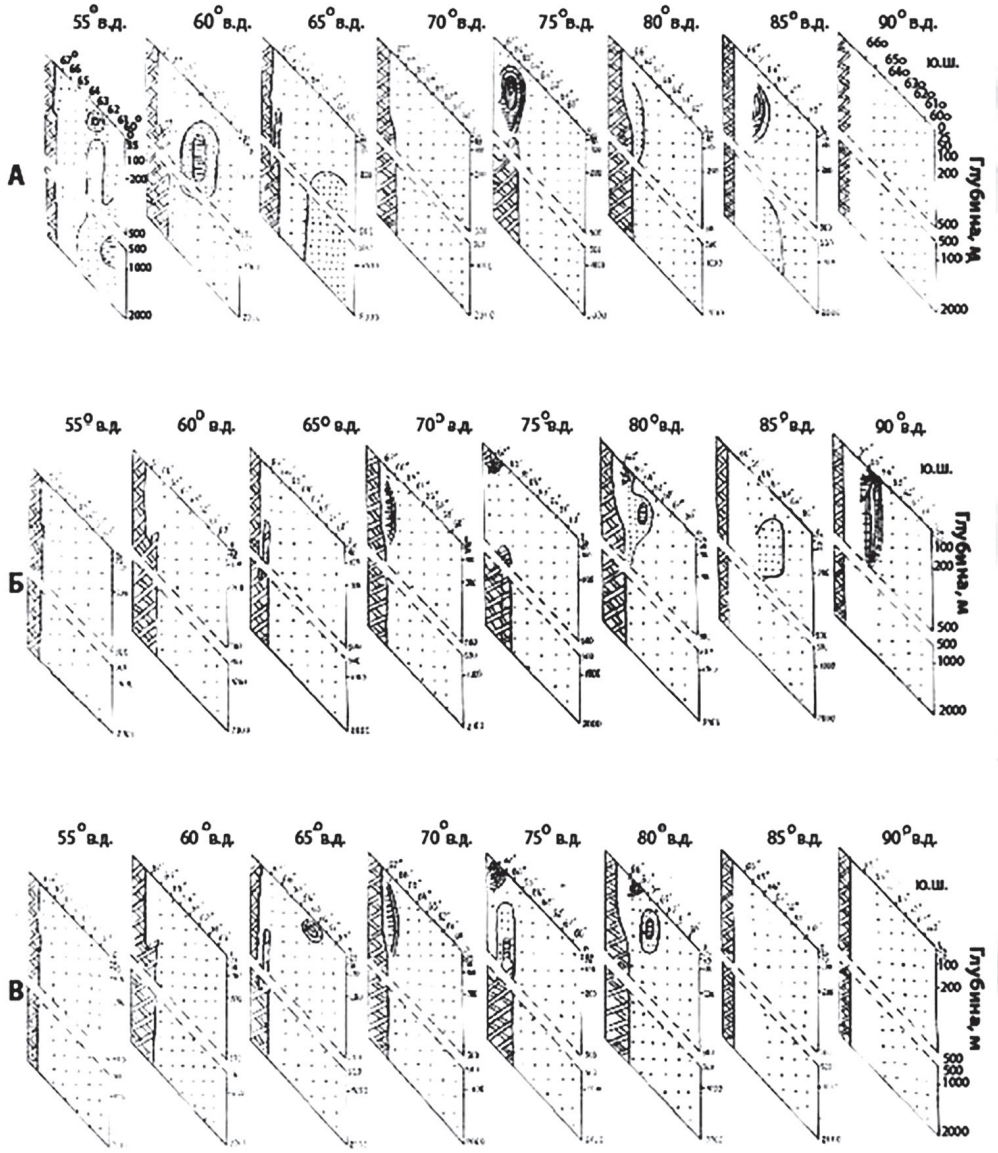


Рисунок 10. Распределение икры (А), калиптописов (Б) и фурцилий (В) криля на меридиональных разрезах в феврале 1981 г. (Условные обозначения см. на рисунке 2).

грани: вероятность выноса рачков и их икры в условиях узкого шельфа в зону над большими глубинами высоки в пределах короткого времени, соизмеримого со временем достижения икрой дна неритической зоны.

Есть основания полагать, что эффективность воспроизводства криля обусловлена также интенсивностью развития полыньей в прибрежной зоне региона ранней весной. (Подобные образования характерны, очевидно, для многих приматериковых морей Антарктиды). Однако этот

вопрос, с одной стороны, требует проведения специальных исследований, с другой – его изучение не предполагает отрицания изложенной концепции о схеме жизненного цикла рачка.

Таким образом, на основании данных о распределении икры и личинок и изучения состояния икры на разных глубинах установлено, что

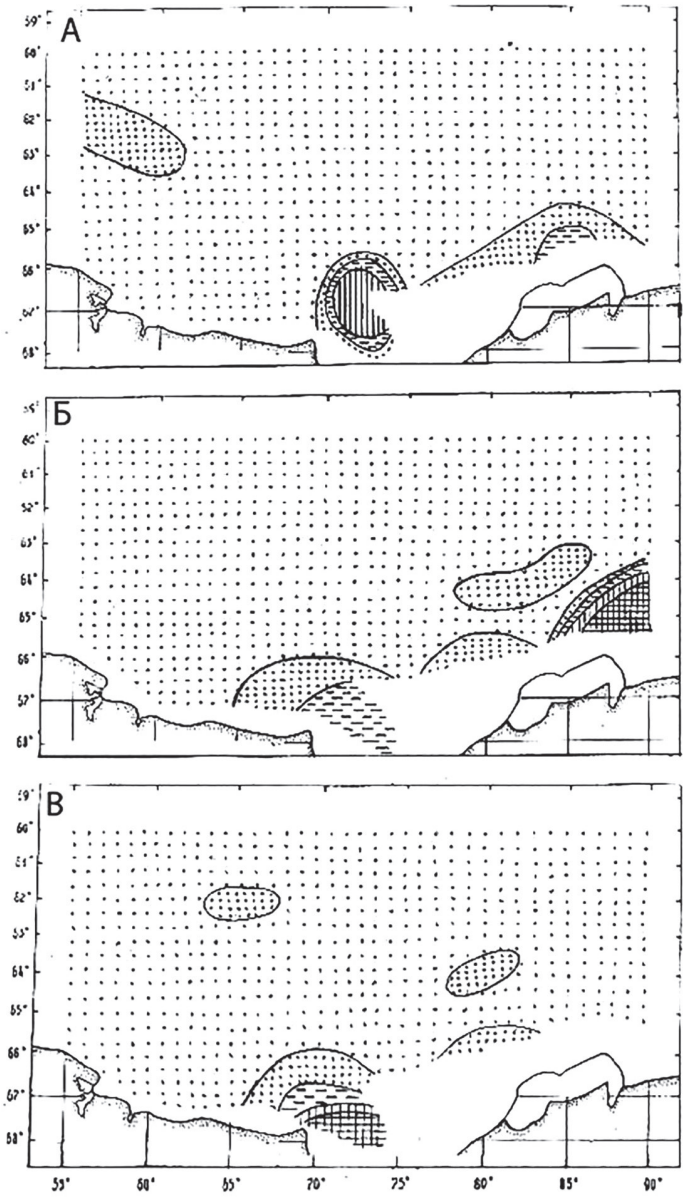


Рисунок 11. Распределение икры (А), калиптописов (Б) и фурцилий (В) криля в слое 0–500 м в феврале 1981 г. (Условные обозначения см. на рисунке 4).

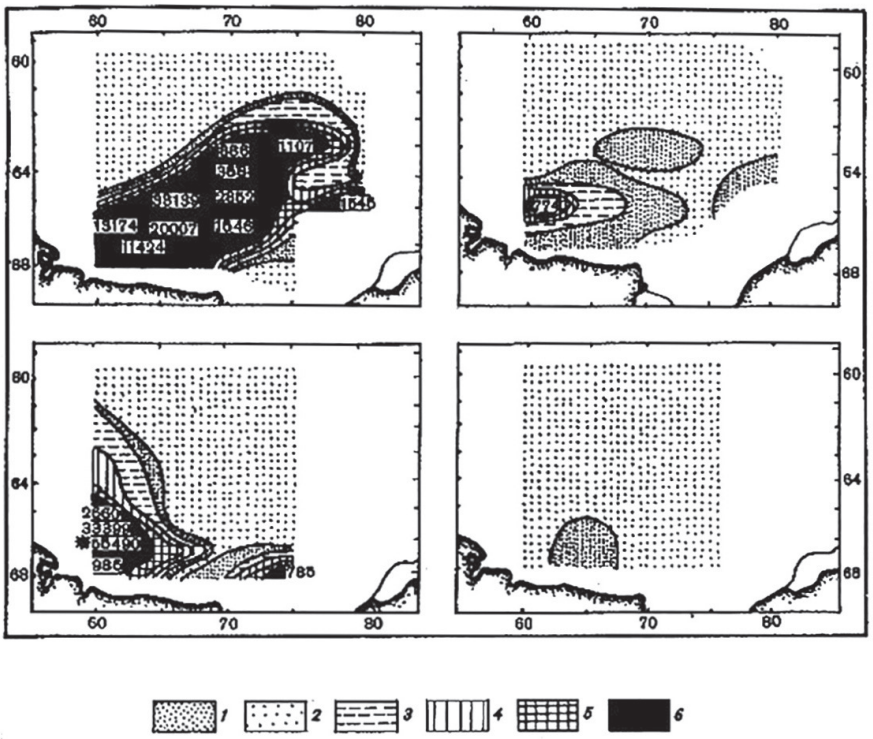


Рисунок 11а. Распределение личинок криля на стадиях калиптопис I-III (слева) и фурцилия I-III (справа) в феврале 1985 г. (вверху) и 1986 г. 1 – 0; 2 – 1–10; 3 – 10–50; 4 – 50–100; 5 – 100–500; 6 – более 500 экз.·м$^{-2}$, * – место обнаружения метанауплиусов. Первичная обработка проб произведена Е.А. Пахомовым.

эффективный нерест рачка возможен лишь в прибрежной, изолированной течениями, мелководной зоне.

Основу ареала криля, наряду с Прибрежным Антарктическим течением, составляет система циркуляций в приматериковых морях и прилежащих к ним акваториям к югу от антарктической дивергенции, возникающая благодаря существованию орографических и гидрологических предпосылок.

Большая часть рачков, сносимая составляющими течений на север, представляет собой экспатриируемую часть популяции.

Учитывая вероятность существования направленных к материку ветвей течений, можно предположить буферную роль экспатриируемой части популяции, т.е. её частичное участие в воспроизводстве запасов рачка.

Различия в количестве и в роли в воспроизводстве популяции особей, как из прибрежной, так и из океанической зон обитания должны быть учтены при определении промысловых нагрузок на запасы рачка в этих частях его ареала.

1.2. Закономерности распределения взрослой части популяции и оценка запасов

Исследованиями экспедиции «Дискавери» установлено, что ареал криля на севере ограничен зоной антарктической конвергенции (Mackintosh, 1934; Marr, 1962); по данным уловов планктонной сетью распределение животных в пространстве неравномерно (Marr, 1962); для вида характерно образование стай; причем предполагается, что последние формируются на личиночных стадиях развития и остаются относительно постоянными в течение длительного времени. Переносимые течениями, рачки могут механически накапливаться в зонах их замедления и особенно в участках завихрений (Ruud, 132; Marr, 1962). Средняя плотность скоплений криля по уловам планктонной сетью в море Уэделла может достигать более 20 $гм^{-3}$ (Marr, 1962).

В последующем изучению причин образования скоплений криля в поверхностных водах посвящено особенно большое количество работ (чему, естественно, способствовала растущая популярность криля как объекта промысла).

Большинство авторов, в развитие представлений Руда (Rood, 1932), останавливается на динамических предпосылках образования этих скоплений. Одни авторы связывают образование агрегаций криля с наличием фронтальных зон с повышенным градиентом океанографических характеристик (Ярогов, 1969; Солянкин, 1969, 1972; Stein, Rakusa-Susczczewski, 1984 и др.), другие – с образованием квазистационарных зон с повышенной завихренностью вод (Богданов, Солянкин, 1970; Хвацкий, 1972; Witek et al., 1981; Козлов и др., 1983; Полуяктов и др., 1983; Солянкин и др., 1983 и др.), третьи – более определенно – либо с циклонической завихренностью поверхностных вод (Масленников, 1972; Латогурский и др., 1975; Макаров и др., 1980) либо с антициклонической (Елизаров, 1971; Брянцев, Самышев, 1977). При обобщении многолетних данных о распределении скоплений криля в поле гидрологических характеристик С.С. Парфеновичем (1982) сделана попытка систематизировать их на основе выделения шести регионально-генетических типов.

Попытки некоторых авторов обнаружить связь между образованием агрегаций криля и другими факторами также привели к неоднозначным выводам.

Среди факторов биологической природы, обусловливающих скопления рачков, Р.Р. Макаров и др. (1980) выделяют количественную неравномерность переноса рачков во времени и фазы репродуктивного цикла, видя основную «внутреннюю» причину в образовании агрегаций половозрелых животных в необходимости спаривания и нереста. Однако, не считая возможным объяснить с этих позиций скапливание молоди криля, авторы допускают возможность существования иных факторов, препятствующих её рассеиванию.

Районы высоких концентраций криля в западной части Индоокеанского сектора Антарктики характеризовались низкими концентрациями фитопланктона (El-Sayed, Hampton, 1980). При интенсивном развитии планктонных водорослей («цветении»), по мнению других авторов (Макаров и др., 1980; Козлов и др., 1983), рачки характеризуются большой подвижностью, рассредоточиваются в поверхностном слое и после откорма погружаются в более глубокие слои воды. Образование или распад скоплений эвфаузиевых в момент питания зависит от особенностей строения пищедобывательного аппарата (Нейман, 1980).

Крупные скопления криля в зонах взаимодействия вод вблизи поднятий шельфа Антарктического полуострова не обнаружили корреляции с распределением температуры, солености, концентрации кислорода и фитопланктона (Witek et al., 1981). Вместе с тем районы высокой концентрации криля в Индоокеанском секторе Антарктики (61–68° ю.ш., 30–120° в.д.) совпадали с низкими значениями средневзвешенной по глубине температуры воды в слое 0–200 м (от 0 до -1,5 °С) (Naganobu Mikio, Nirano Toshoyuki, 1982).

В районе о-вов Баллени в условиях пакового льда концентрация скоплений криля оказалась связанной с освещенностью у поверхности (Takahashi Tadashi, 1979): автором приводится уравнение, аппроксимирующее эту связь.

Столь же многообразен характер вертикального распределения криля.

По наблюдениям в море Скотия (Латогурский и др., 1972), основная масса скоплений криля (93,2%) летом находится выше нижней границы термоклина. Аналогичное заявление сделано при исследованиях в Индоокеанском секторе Антарктики (Асеев, Химица, 1976). Целесообразность обитания рачков в поверхностных слоях воды, где вегетирует фитопланктон, априорно признается понятной и объясняется необходимостью удовлетворения ими пищевых потребностей. Однако многими наблюдателями отмечено, что животные активно перемещаются, меняя глубину своего положения и агрегированность.

При визуальных наблюдениях стай криля, видимых на поверхности воды («пятен»), выявлено, что их образование происходит в суточном ритме (Osawa, 1968, цитир. по В.Я. Павлову, 1972; Шуст, 1969): они обнаруживаются утром и вечером. В полдень и в полночь происходит рассредоточение животных в поверхностном слое. По мнению В.Я. Павлова (1972), вертикальные миграции рачков и образование ими стай связаны с суточным ритмом питания. Рассеивание стай криля происходит в период активного откорма; после откорма эвфаузиевые вновь собираются в стаи и погружаются в подповерхностные слои воды; в случае недостатка пищи рачки остаются в зоне откорма большую часть времени суток или вовсе её не покидают.

Последующие исследования вертикального распределения криля осуществлялись преимущественно с позиции его суточной изменчивости. В

качестве формальной причины, обусловливающей то или иное распределение животных, принимались световые условия. Такой односторонний подход к сложному явлению не мог не привести к противоречивым результатам. По наблюдениям одних авторов в разных районах, рачки совершают суточные вертикальные миграции, ночью концентрируясь в поверхностном (0–20 м) слое, днем опускаясь на глубины 50–200 м (Nast, 1979), 20–40 м (Kubota Katsuhiko, 1981). При выполнении гидроакустической съемки в западной части моря Скотия установлено, что в ночное время регистрируется в 3–4 раза меньше скоплений криля, чем в дневное (Klindt, Zwack, 1983). По данным других авторов, четкой связи вертикального распределения криля со световыми условиями не выявлено (Witek et al., 1981; Roe, 1983). Вместе с тем специальные целенаправленные исследования изменчивости вертикального распределения и плотности стай криля вблизи острова Южная Георгия с применением калиброванного эхолота и эхоиндикатора позволили выявить существенные различия в характере суточных перемещений животных в слое 10–260 м на разных участках района (Everson, 1983). При стайном распределении в одних случаях площадь скоплений от дня к ночи значительно (почти в 8 раз) увеличивается (по-видимому, за счет изменения конфигураций стай, их «уплощения», связанного с миграцией животных к поверхности), а в других случаях она оставалась неизменной (т.е. миграций не наблюдалось).

Как и в отношении причин и механизма распределения криля, сведения о размере его популяции и концентрации рачков противоречивы (Любимова, Шевцов, 1980). По косвенным расчетам, впервые выполненным на основании рационов усатых китов и их численности, суммарная биомасса криля составила 1350 млн. тонн (Pequegnat, 1958). Впоследствии подобные и другие косвенные расчеты сделаны многими другими авторами. Согласно этим расчетам, суммарная биомасса криля в атлантическом секторе Антарктики составляет 90–100 млн. т (Богданов, Любимова, 1978). Рассчитанные при этом значения плотности скоплений (2,5 $гм^{-3}$ в наиболее продуктивных участках, 0,5 $г.м^{-3}$ – в промысловых районах) уступали таковым, полученным по ловам планктонными сетями Марром, что свидетельствует о несовершенстве тралов и об их низкой уловистости и отсюда – о возможном занижении общей биомассы криля в этом секторе. На несовершенстве разноглубинного 31-метрового трала конструкции ПИНРО, применявшегося для лова криля на первом этапе его промыслового освоения в море Скотия, указывали М.Я. Гройсман и др. (1969) и В.М. Туполев (1969).

По данным гидроакустических наблюдений, полученным нами в 1972–1973 гг., суммарная биомасса криля лишь в ½ части Индоокеанского сектора Антарктики составляла более 300 млн. т (Богданов, Любимова, 1978). Как и в случае с атлантическими секторами «узким местом» в этих расчетах были данные о плотности криля.

«Пятнистое» распределение, изменчивость размеров скоплений и концентрации в них рачков составляют препятствие для оценки обилия криля и в настоящее время, когда для его количественного учета стали применяться более совершенная гидроакустическая техника, оснащенная эхоинтеграторами, и более эффективные орудия лова. По этим причинам результаты учета рачков на ограниченных акваториях их ареала, проводимые в ряде работ, представляют интерес лишь как частные случаи проявления характера распределения животных и не пригодны для суждения об их запасе в том или ином регионе. Для иллюстрации разброса получаемых при этом величин приведем несколько примеров. При равномерном распределении криля (отсутствии агрегаций) в южной части моря Уэделла (район Ледяной Гавани Атка) в январе-феврале 1980–1981 гг. на площади в 4525 кв. миль (Siegel, 1982) его суммарная биомасса оценена в 2,91 тыс. т (в пересчете на единицу площади – 0,8 гм$^{-2}$. В приостровных и приматериковых скоплениях в западной части атлантического сектора Антарктики биомасса криля в среднем может составлять 2-10 кгм$^{-3}$, достигая максимальных значений до 30 кг.м$^{-3}$ (Rakusa-Susczczewski, 1980; Shulenberger, 1983). По данным гидроакустической съемки в марте 1981 г. в восточной части пролива Брансфилда, биомасса криля на площади в 1735 кв. миль оценена в 258 тыс. т (средняя плотность рачков составила 41,4 гм$^{-2}$) (Kalinowski, 1984).

Более сходные оценки обилия криля даются на основании крупномасштабных учетных съемок. Так, по результатам учета с помощью гидроакустического комплекса «Симрад» запас криля в западной Антарктике оценен в 210 млн.т, а рассчитанный на весь ареал рачка – около 440 млн. т (Kalinowski, Witek, 1981a). В итоге акустических съемок в рамках программы FIBEX (первого этапа реализации программы BIOMASS), выполненных с 11 судов 11 стран в Тихоокеанском, Индоокеанском и Западно-атлантическом секторах Антарктики в январе-марте 1981 г. (Hampton, 1983), запас криля на обследованной акватории в 1,3 млн. кв. миль оценен в 78 млн.т. (средняя биомасса 17,5 гм$^{-2}$). Основная часть запаса сказалась сосредоточенной в водах между 60–80° в.д. Общая масса криля в период исследований во всем ареале оценивается в 200–600 млн. т. При этом указывается, что приведенные данные имеют характер предварительных и будут уточняться.

Сравнительно лучшая, чем прежде, изученность основных компонентов экосистемы Антарктики – потребителей криля – позволила ряду исследователей в последние годы ориентировочно рассчитывать их суммарный рацион на более реальной основе, с учетом происходящих изменений в экосистеме. Потребление криля китами и тюленями, наиболее детально рассмотренное Лоузом (Laws, 1977), составляло в недавнем прошлом соответственно 43 и 64 млн. т в год; причем китами до их массового истребления, по данным автора, выедалось ежегодно около 190 млн. т криля, в связи с чем образовавшийся «излишек» его продукции

составил 147 млн. т. в год (Everson, 1977). Антарктическими птицами выедалось 14,7–20,3 млн. т криля в год (Everson, 1977), рыбами и кальмарами – соответственно 28 и 50–54 млн. т, а суммарно всеми потребителями без учета усатых китов (с использованием вышеприведенных литературных данных по рациону птиц и тюленей) – 165 млн. т (Любимова, Шуст, 1980). В обзорной работе о биологических исследованиях в Антарктике К. Оденинг и Р. Баннаш (Odening, Bannash, 1981) приводят рассчитанные величины годового потребления криля усатыми китами в прошлом в диапазоне 174–190 млн. т, а после сокращения их численности – в пределах 33–43 млн. т, птицами – в целом 38,66 млн. т, в т.ч. пингвинами – 33,14, тюленями – вслед за Лоузом – 64 млн. т. Согласно этим авторам, освободившаяся в связи с истреблением основной массы китов продукция криля составляет 131–157 млн. т в год и, по современным оценкам, его добыча в количестве 100 млн. т в год не скажется отрицательно на состоянии экосистемы Антарктики.

Существенные коррективы в представления о запасе и продукции криля Н.М. Ворониной (1981) в результате произведенных ею расчетов косвенным путем на иной основе, чем другие исследователи, по продукции организмов того же трофического уровня. Согласно этим расчетам, продукция криля в год составляет от 24 до 47 гм$^{-2}$, а средняя биомасса – от 13 до 25 гм$^{-2}$. В таком случае в расчете на весь ареал (около 19 млн. кв. км) его продукция составит 456–893 млн. т, запас – 247–475 млн.).

Сопоставление значений годовой продукции криля, рассчитанных с использованием данных Н.М. Ворониной на площадь ареала криля и ориентировочных данных о количестве криля, выедаемого его основными потребителями (200 млн. т. в год), позволило сделать вывод о недоиспользовании продукции криля (Lubimova, 1983; Любимова, 1985).

Наряду с этим, на основе математической модели трофических взаимодействий в антарктической экосистеме (Nagata Takesi, 1983) при заданных критических условиях (популяция криля не уменьшается) и наиболее вероятных значениях биомассы криля в 1 млрд. т, выедании его хищниками в количестве 110 млн. т в год, верхний предел вылова рачков определен в 110 млн. т в год.

В последующем проведенные выше величины выедания криля основными потребителями претерпели значительные изменения (Laws, 1985б 1985а): возрастание их численности, особенно обилия птиц и тюленей, привело к увеличению суммарного потребления криля до 470 млн. т.

Оценивая в целом состояние изученности распределения и запасов взрослой части популяции криля, нельзя не признать того факта, что имеющиеся к настоящему времени сведения дают лишь самое общее представление по этим проблемам и, будучи безусловно важными с точки зрения экспертных оценок, непригодны для более или менее строгих прогностических целей. Противоречивость мнений о внешних причинах

образования и распада агрегаций[2] криля и данных о его концентрации и запасах в том или ином районе, на наш взгляд, обусловлена прежде всего эпизодичностью наблюдений и их ограниченностью в пространстве. В результате за частными, локальными явлениями (например, изменениями положения скоплений в микро- и мезомасштабе и запаса в них криля) не просматривается закономерность развития процессов. Учитывая специфику объекта – огромный ареал и соответствующий ему размер популяции, неоднородность и изменчивость условий и распределения, а также предполагая, что существенные флуктуации распределения и запаса будут обусловлены, прежде всего, влиянием крупномасштабных океанологических процессов, логично ожидать выявление каких-либо закономерностей и тенденций в этих явлениях для прогностических целей на основании крупномасштабных и регулярных исследований – океанологических, гидроакустических и траловых съемок, при которых под контролем оказываются и пространственный, и временной аспекты изменений указанных характеристик.

В свете изложенного цель настоящих исследований заключалась в выявлении закономерностей изменений в хорологической структуре, размере и плотности взрослой части популяции в зависимости от факторов, вероятно, их обусловливающих, по данным прямых наблюдений на примере исследованного региона.

1.2.1 Материал и методика

В работе использованы эхолотные записи и сведения об уловах криля, полученные в основном регионе в 1973, 1977–1984 гг., а также в процессе поисково-промысловых работ в море Космонавтов в 1983 г.

Количественный учет криля (как, впрочем, и других пелагических животных) лучше производить с помощью гидроакустического комплекса, снабженного интегратором эхосигналов (например, комплекса «Симрад» и др.). Методика производства работ с такими комплексами прилагается к их техническим описаниям.

Однако еще большое число научно-исследовательских, поисковых и промысловых отечественных судов не обеспечено подобными комплексами и имеют на борту эхолоты без интеграторов. Как показал опыт работ на научно-исследовательских судах АзЧерНИРО в Индоокеанском секторе Антарктики, информация (эхозаписи), получаемая с помощью этих эхолотов, успешно может быть использована для количественного учета криля. Наряду с этим при эхолотировании получается весьма интересная информация о вертикальном и горизонтальном распределении скоплений рачков, концентрациях и параметрах скоплений и т.д., что в определенной мере оправдывает трудоёмкую обработку эхолент вручную.

---

[2] В данном случае и далее речь идет об агрегациях, по своим масштабам превосходящих уровень отдельных стай, образование которых, как известно, обусловлено поведением животных.

Методика количественного учета криля по эхозаписям и данным траловых уловов разработана в АзЧерНИРО первым автором и к.б.н. Асеевым Ю.П. и, в отличие от ранее предложенной (Асеев, 1976; Асеев, Самышев, 1978; Самышев, Асеев, 1980; Асеев и др., 1988), предусматривает возможность учета рачков в различных типах скоплений (а не только в стаях) и предполагает, соответственно, иной способ расчетов. Методика в виде инструкции вошла в «Методические указания по сбору и первичной обработке в полевых условиях материалов по биологии и распределению антарктического криля» (1982) в кратком виде, в связи с чем авторы считают целесообразным изложить её полностью.

Гидроакустический поиск (с производством эхозаписей) осуществлялся на судах в исследованном регионе непрерывно как в ходе макромасштабных океанологических съемок (по меридиональным разрезам от кромки льда до 58–60° ю.ш., расположенном через 5°, и галсами, их связывающим), так и при выполнении мезомасштабных съемок в районах крупных скоплений криля. Непрерывные эхозаписи выполнялись и в процессе поиска последних (обычно в море Содружества), и в процессе работ в промысловом режиме. При этом техника поиска (галсирование) соответствовала инструкции, составленной А.В. Лестевым, П.С. Гюльбадамовым (1976). Во время съемок осуществлялись регулярные (обычно по показаниям эхолотов) контрольные траления тралом Айзекса-Кидда в модификации Самышева-Асеева[3] и промысловыми крилевыми тралами.

Суда, работающие на поиске и промысле криля, оснащены разными эхолотами, отличающимися своими техническими характеристиками. Для производства количественного учета криля целесообразно использовать эхолоты с узкой диаграммой направленности антенн, поскольку они позволяют получать записи на эхоленте с меньшим искажением параметров облучаемых скоплений криля. К таким эхолотам относятся, например, «Сарган» (ВЧ тракт), «Омар», HAG-250, HAG-331. Так, у эхолота «Сарган» диаграмма направленности антенны при ВЧ тракте на уровне 0,7 по давлению равна 4°х4°, у «Омара» – 5°х5°, у HAG-331 – на уровне 0,5 по давлению – 10°х14° и т.д.

Основная часть эхозаписей в наших исследованиях выполнена на эхолотах HAG-331 и «Омар».

Для исключения искажений в записи эхолоты должны работать при минимально возможных значениях усиления и длительности импульса. В наших случаях эхолотирование на первом из названных эхолотов производилось при частоте импульсов 30 кГц и их длительности $0{,}5 \cdot 10^{-3}$ с, на втором – соответственно – при 150 кГц и $0{,}05 \cdot 10^{-3}$ с.

Выбор диапазона глубины эхолотирования зависит от особенностей вертикального распределения криля в том или ином районе. В Индоо-

[3] Сетная часть трала Айзекса-Кидда целиком изготовлена из мелкоячеистой (3,5 мм) дели, в связи с чем пропорционально увеличена длина трала до 29 м; а в кутце – вставная рубашка длиной 5 м из капронового газа № 7 (Самышев, 1993 б).

кеанском секторе Антарктики скопления криля наиболее часто (в 95% случаев) встречаются в пределах 0–50–70 м и лишь изредка на глубине 150–180 м. В связи с этим эхолотирование проводилось нами в диапазоне 0–200 или 0–300 м (в зависимости от типа эхолота).

Исходными для определения суммарной биомассы криля являются объем скоплений и их плотность. При определении параметров скоплений, необходимых для расчета их объемов, следует знать тип скопления, его масштаб. Ясно, например, что чем крупнее скопление, тем с большей точностью будет измерена его протяженность по ходу судна, однако тут возникает другая трудность – возможность определения его конфигурации в плане и по вертикали; представление о конфигурации крупных агрегаций можно получить лишь путём производства микромасштабной гидроакустической съемки на акватории, занятой скоплением. От типа скоплений зависит, как показал опыт, и их плотность.

По характеру эхозаписей скопления криля условно разделены нами на 3 типа (рис. 12):

1) отдельные стаи, их высота в большинстве случаев составляет 1,5–15 м, протяженность – 10–20–30 м; это наиболее плотные агрегации животных, удаленные друг от друга на сравнительно большие расстояния;

2) развитые плотные скопления, представляющие, очевидно, результат слияния большого числа стай (последние на эхоленте обнаруживаются по более плотной запаси), протяженность этих скоплений колеблется от нескольких десятков метров до нескольких километров; высота – от нескольких метров до 20–50 м и более;

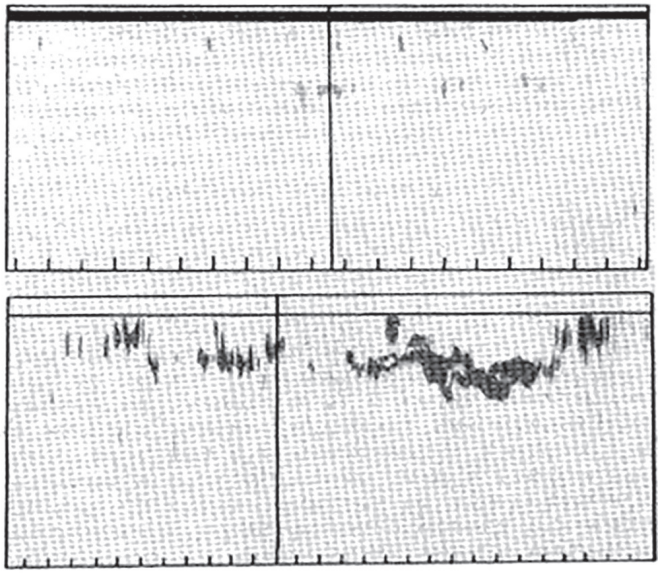


Рисунок 12. Образцы эхолотных записей криля. Эхолот HAG-331. Диапазон 0–200 м, интервал отметок 5 мин.; скорость судна около 9 узлов. Вверху – стаи и разреженные скопления, внизу – стаи и разлитые плотные скопления.

3) разреженные, хорошо фиксируемые эхолотом, часто большой (до нескольких километров) протяженности, обычны в приповерхностном слое (0–20 м).

Общий объем скоплений криля в исследуемом районе есть произведение объема облученных эхолотом скоплений на некий коэффициент, который равен отношению всей площади района и площади облучения в процессе гидроакустической съемки.

Объем мелких агрегаций (стай), которые «вписываются» по своим размерам в зону луча, рассчитывался по формуле для определения объема эллипсоида вращения:

$$V = \frac{\pi \cdot H \cdot L_{ск}}{6} \quad (м^3), \qquad (1)$$

где $L_{ск}$ – протяженность скопления (в данном случае стаи), м; Н – его высота, м.

Объем облучаемой части крупных агрегаций рассчитывался, исходя из измеренных протяженности, высоты и ширины скопления. При этом облучаемая часть агрегации на галсе судна по своей форме может быть приравнена к прямоугольнику (либо к нескольким прямоугольникам – в случае изменения высоты скоплений), у которого (-ых) за ширину может быть принята ширина луча на глубине расположения скопления, а высота (высоты) и протяженность считываются с эхоленты.

Протяженность скопления (стаи или других типов скоплений) определялась по формуле:

$$L_{ск} = \frac{Vc \cdot l_з}{V_л} - 2h \cdot tg\frac{\alpha}{2} \ (м), \qquad (2)$$

где Vc – скорость судна, м/сек; $V_л$ – скорость движения эхолентф, мм/сек; $l_з$ – протяженность записи скопления (в т.ч. стаи), мм; $2h \cdot tg\frac{\alpha}{2}$ – поправка, связанная с с полярной характеристикой эхолота; h – глубина нахождения скопления (в т.ч. стаи), т.е. расстояние от поверхности воды до середины высоты скопления, м; α – диаграмма направленности антенн у эхолота в килевой (диаметральной) плоскости, град.

Поправка приращения $2h \cdot tg\frac{\alpha}{2}$ в зависимости от h рассчитывалась по эмпирическим данным для каждого прибора. При измерении протяженности крупных агрегаций криля введение поправки приращения, учитывая неглубокое расположение скоплений криля, не имеет существенного значения. При измерении же объема отдельных стай её неучет может привести к существенным ошибкам, поскольку её относительная величина в данном случае будет значительной. Так, например, для эхолотов HAG-331 поправка на приращение стаи, расположенной на глубине 50 м, составляет около 9 м, а точнее:

$$2 \cdot 50 \text{ м} \cdot \text{tg } 5^{\circ} = 2 \cdot 50 \text{ м} \cdot 0{,}0875 = 8{,}75 \text{ м}.$$

При протяженности стаи в 10 м такое приращение составит почти 90% её истинного значения, или 45% протяженности записи на эхоленте.

Для оперативного нахождения поправки на приращение стаи в зависимости от глубины её положения и определения её протяженности по протяженности записи в зависимости от скорости движения судна можно пользоваться составленными номограммами для того или иного эхолота. При построении второй из них следует соблюдать условие: скорость протяжки эхоленты должна быть постоянной и для каждой скорости протяжки ленты строится своя номограмма. При снятии показаний (протяженности стаи) с этой номограммы следует вводить также и поправку на приращение (по первой номограмме). Например, при скорости судна 3 узла и протяженности записи 0,7 мм длина стаи на глубине 50 м составит: 20 м – 8,75 м = 11,25 м.

Высота (толщина) скопления находится с помощью масштабной линейки, установленной на самописце эхолота, либо с помощью обычной линейки с приведением результата к масштабу эхозаписи по вертикали исходя из диапазона работы эхолота и соответствующей ей эхозаписи на эхоленте.

Поправка (ΔH) к высоте скопления (H) находится по формуле:

$$\Delta H = \frac{h}{\cos\frac{\alpha}{2}} - h \text{ (м)} \qquad (3)$$

(Условные обозначения те же, что и в формулах (1) и (2)).

Ввиду узкой диаграммы направленности антенн у эхолотов и небольшой глубине погружения скоплений, поправка к высоте скопления весьма незначительна и на практике ею можно пренебречь.

При считывании высоты скопления во избежание завышения результатов учета обычно не учитывается нижняя (хвостовая) часть записи, отличающаяся малой плотностью.

Ширина облучаемой части скопления находится по формуле:

$$D = 2h \,.\, tg\, \frac{\alpha 1}{2} \text{ (м)}, \qquad (4)$$

где D – ширина облучаемой части скопления, м; h – глубина нахождения скопления, т.е. расстояние от поверхности воды до середины высоты скопления, м; α1 – диаграмма направленности антенн эхолота в плоскости шпангоутов, град. Как видно, формула (4) отличается от формулы (2) определения поправки на приращение при определении протяженности стаи лишь тем, что вместо α взята α1. В случае, если у эхолота диаграмма направленности антенн имеет одинаковые значения и в килевой (диаметральной) плоскости и в плоскости шпангоутов, т.е. α = α1, ширина облучаемой части скопления будет численно равна вышеуказанной поправки на приращение, и, следовательно, для оперативного определения ширины облучаемой части скопления может быть использована та же номограмма, что и построенная для оперативного определения этой поправки. Такое возможно при работе с эхолотами «Сарган», «Омар» (см. ранее). Для эхолота HAG-331, имеющего диаграмму направленности антенн в плоскости шпангоута 14°

(а в килевой плоскости 10°) оперативное определение ширины облучаемой части скопления производилось по предварительно построенной номограмме для

$$\alpha/2 = 7^{\circ};\ (\mathrm{tg}\ 7^{\circ} = 0{,}1258).$$

По выполненным измерениям и результатов уловов тралами производились расчеты параметров скоплений и интервалов между ними, биомассы и запасов криля. Расчеты производились на ЭВМ по двум программам при непосредственном участии ст. инженера-программиста лаборатории матмоделирования и программирования базы данных АзЧерНИРО Нощенко Г.С.

По первой программе производилась обработка данных эхозаписей на поисковых галсах в т.ч. во время переходов судна на съемках от станции к станции.

Входными данными первой программы были: 1) широта; 2) долгота 1; 3) широта 2; 4) долгота 2; 5) дата; 6) скорость судна; 7) курс; 8) время начальное; 9) время конечное; 10) размер эхоленты вертикальный; 11) размер обследованного слоя по вертикали; 12) размер 5-минутного деления по горизонтали; 13) номер скопления; 14) длина скопления; 15) высота скопления; 16) длина интервала.

По второй программе осуществлялась обработка данных эхозаписей во время тралений.

Входным данными второй программы были: 1) номер рейса; 2) номер станции; 3) номер трала; 4) широта; 5) долгота; 6) дата; 7) время лова начальное; 8) время лова конечное; 9) глубина места; 10) температура воздуха; 11) температура воды; 12) направление ветра; 13) скорость ветра; 14) волнение; 15) орудие лова; 16) скорость траления; 17) курс траления; 18) количество ваеров; 19) угол наклона ваеров; 20) глубина траления; 21) угол; 22) номер скопления; 23) длина скопления; 24) высота скопления; 25) длина интервала.

На основе имеющихся данных проводился следующий обсчет:

1. Расчет масштаба записи на эхоленте по вертикали:

$$L1 = \frac{H1}{H2}\ (\text{м/мм}), \tag{5}$$

где H_1 – предел глубины эхолотирования, м; H_2 – ширина эхоленты, мм.

2. Расчет масштаба записи на эхоленте по горизонтали:

а) приведение скорости судна, выраженной в узлах в м/сек:

$$Vc = \frac{V1*1852}{3600}\ (\text{м/сек}), \tag{6}$$

где V_1 – скорость судна, узлы (мили/час);1852 – количество метров в миле; 3600 – количество секунд в 1 часе.

б) расчет количества секунд, соответствующих на эхоленте интервалу в 1 мм:

$$K = \frac{300}{L2}\ (\text{сек/мм}), \tag{7}$$

где 300 – количество секунд в 5 мин (стандартный интервал на эхоленте); L_2 – длина интервала на эхоленте между 5-минутными отметками, мм.

в) расчет количества метров, приходящихся на 1 мм эхоленты по горизонтали:

$$L = Vc * K \text{ (м/мм)} \quad (8)$$

3. Расчет объема скопления криля:

$$Vi = Hi * L1 \left(Li * Lз - 2\, h\, tg\, \frac{\alpha}{2}\right) * 2\, h\, tg\, \frac{\alpha 1}{2} (\text{м}^3), \quad (9)$$

где Hi – размер скопления криля на эхоленте по вертикали, мм; Li – размер скопления криля на эхоленте по горизонтали, мм; $2h \cdot tg\frac{\alpha}{2}$ и $2h \cdot tg\frac{\alpha 1}{2}$ – поправки горизонтальной протяженности и ширина луча эхолота в плоскости шпангоутов для эхолотов, м.

4. Расчет суммарного объема скоплений криля на протяжении траления на галсе:

$$V = \sum_{i=1}^{N} Vi \ (\text{м}^3) \quad (10)$$

5. Расчет длин интервалов между скоплениями криля:

$$LP_i = R_i * Lз - 2h \cdot tg\frac{\alpha}{2}, \quad (11)$$

где R_i – длина интервала между записями криля на эхолоте, мм; $2h \cdot tg\frac{1}{2}\alpha$ – см. п.3.

6. Расчет суммарной длины интервалов между скоплениями криля:

$$LS = \sum_{i=1}^{N} LPi \ (\text{м}) \quad (12)$$

7. Расчет объема воды, проходящей через трал (объем облова):

$$Vв = S\text{тр}\ V_1.*1852/60*\text{Т} = S\text{тр} * L\text{тр} \ (\text{м}^3) \quad (13)$$

где Т – продолжительность траления, мин.; Sтр – площадь входного отверстия трала[4], кв. м; Lтр – протяженность траления, м;

8. Расчет длины скопления криля во время траления:

$$L\text{ск} = Li * Lз - 2h \cdot tg\frac{\alpha}{2} \text{ (м)} \quad (14)$$

9. Определение биомассы криля в скоплениях:

$$P_S = \frac{U}{L\text{ск} * S\text{тр}} \ \text{г/м}^3, \quad (15)$$

где U – улов, г.

10. Определение средневзвешенной биомассы криля на пути траления:

$$P\ \text{с/в} = \frac{U}{L\text{тр} * S\text{тр}} \ (\text{г/м}^3), \quad (16)$$

где Lтр $\cdot$ Sтр = Vв – определено в п. 7.

11. Определение суммарной биомассы криля на пути эхолотирования (на поисковом или промысловом галсе):

$$Zc = Ps * V \text{ (г)}, \quad (17)$$

[4] У трала Айзекса-Кидда в нашей модификации она составляла 6,5 м^2. Для промысловых тралов бралась площадь входного отверстия мелкоячейной крилевой вставки или крилевой приставки по данным, представленным для той или иной конструкции трала отделом добычи Управления «Югрыбпромразведка». (Составляла от 30 до 50 м^2).

где *Ps* – биомассы криля в скоплениях (п. 9); *V* – суммарный объем скоплений криля (п. 4),

или $$Zc = Pc/в * Vэ \text{ (г)}, \quad (18)$$

где *P*с/в – средневзвешенная биомасса криля на пути траления (п. 10); *V*э – объем воды на пути эхолотирования, численно равный произведению ширины облучения на путь (галс) и среднюю высоту скоплений.

12. Определение суммарной биомассы криля в исследованном районе или его части:

$$Bz = Z \cdot \frac{Sp}{Sэ} \text{ (г)}, \quad (19)$$

где *Zc* – суммарная биомасса криля на пути эхолотирования, г; *Sp* – площадь обследованного района или его части, м^2; *S*э – площадь эхолотирования, численно равная произведению ширины облучения на суммарный путь поиска, м^2.

13. Определение средневзвешенной биомассы криля в районе или его части:

$$Bс/в = \frac{Bz}{Sp} \text{ (г/м}^2\text{)}, \quad (20)$$

где *Bz* и *Sp* определены в п. 12.

14. Расчеты методами математической статистики при анализе числовых результатов.

Для выявления закономерностей распределения скоплений криля данные по объемам скоплений, их протяженности, результатам тралений наносились на карты, после чего производилось их сопоставление с данными по гидроструктуре – полем вихря поверхностного слоя вод, рассчитанным по фактическим течениям В.А. Брянцевым (Брянцев, Самышев, 1977) к нашим материалам по 1973 г., и картами геострофических течений, выполненными по фактическим наблюдениям в 1977–1984 гг. В.А. Ледниченко, Н.А. Рябчиковой и А.С. Пелевиным к материалам по соответствующим годам.

В указанные годы в основном регионе в общей сложности выполнено 10 макромасштабных гидроакустических, траловых и океанологических съемок, 10 мезомасштабных траловых и гидроакустических съемок и 1 макромасштабная комплексная съемка (океанологическая, траловая и гидроакустическая), в море Космонавтов выполнено 3 мезомасштабные траловые и гидроакустические съемки. Материалы этих съемок и легли в основу настоящего раздела работы.

Общая площадь, охваченная исследованиями в основном регионе, колебалась в разные годы в пределах 634–1289,4 тыс. кв. км, протяженность гидроакустического поиска на макромасштабных съемках – в пределах 4,6–9,2 тыс. км, количество тралений – в пределах 130–250, общее количество измеренных стай криля за весь период исследований (включая измерения в районе моря Космонавтов) – около 150 тыс.

К анализу привлечены данные по размерной структуре криля за исследованный ряд лет, подготовленные по просьбе автора ст. лаб. с в/о В.С. Ефимовым.

1.2.2. Результаты исследований и их обсуждение

Обитая в поверхностном слое (Асеев, Химица, 1976), взрослая часть популяции криля в пределах исследованного региона перемещается по сложной траектории. Основной дрейф животных происходит, очевидно, по часовой стрелке в границах региона (Масленников, 1980). Процесс перемещения животных усложняется наличием на акватории региона системы локальных круговоротов вод разного направления. Однако при этом остается несомненным очевидный факт постепенной экспатриации животных составляющими течений на север, хорошо проявляющийся в закономерных изменениях как в структуре и плотности скоплений, так и в размерно-возрастной структуре популяции.

При определенных условиях образуются агрегации криля разного масштаба, состоящие из приведенных ранее типов скоплений в различных комбинациях. Агрегации криля, представленные скоплениями всех трех типов, обнаруживались в разных участках исследованного региона. Однако отмечено, что доля рачков, представленных отдельными стаями скоплениями третьего типа (разреженными скоплениями), возрастает в направлении с юга на север. В океанической зоне, значительно удаленной от прибрежной, эти формы скоплений являются преобладающими. По наблюдениям в промысловых участках скопления рачков не остаются долго неизменными, происходит их постоянная трансформация, обусловленная суточными явлениями. Интенсивный распад скоплений на значительной площади в регионе мог происходить в считанные часы, независимо от времени суток, при резких перестройках барического поля, штормовых ветрах. Связи со сказанным предположение Марра о формировании стай животных на личиночных стадиях развития и длительное их существование, по-видимому, если и имеет место, возможно лишь в участках с очень стабильными гидрологическими условиями. В большинстве же случаев мы сталкивались с явлениями постоянного распада и новообразования скоплений. Само возникновение стай, несомненно, обусловлено активным действием рачков (Marr, 1962), о чем свидетельствует сравнительно однородный размерный состав рачков в уловах, получаемых в «точке» планктонными сетями, либо при облове отдельных стай тралами. Аналогичное заключение об однородности состава рачков в стаях сделано В.В. Шевцовым и Р.Р. Макаровым (1969) при работе в море Скотия. Различные стороны проявления активного действия рачков в стаях рассмотрены советскими, а впоследствии и американскими исследователями-аквалангистами (Несис, 1985). По данным подводных наблюдений, для рачков характерен активный поиск корма, обусловливающий значительные вертикальные и горизонтальные миграции животных. При этом отмечено, что формирование стай из одноразмерных особей из имеющейся смеси разноразмерных рачков связано с различиями в скорости плавания последних: в процессе актив-

ного перемещения более крупные особи, имеющие большую скорость плавания, отделяются от более мелких и менее подвижных.

По данным Ю.П. Асеева (1978) в ночное время суток далеко не все рачки мигрируют к поверхности: соотношение между числом стай, зафиксированных днем и ночью, составляет 2,4 : 1. Это подтверждается и нашими наблюдениями. Вместе с тем в поведении криля остается еще много неясным. Так, например, нами не найдено объяснение наблюдавшимся изменениям вертикального распределения рачков в заливе Прюдс в конце марта – начале апреля 1978 г. В начале указанного периода наблюдалось увеличение глубины залегания слоя термоклина, а затем его исчезновение. По мере его опускания отмечалось возрастание глубины погружения скоплений криля – независимо от времени суток – до 150-180 м, а с исчезновением термоклина стали отмечаться случаи образования его скоплений ночью у поверхности.

Судя по состоянию гепатопанкреаса и наполнению желудочно-кишечного тракта рачков, их наиболее интенсивное питание наблюдается в максимумах концентрации водорослей, продвигающихся на юг по мере отступления кромки льда. Так называемый «зеленый» криль (животные с увеличенным гепатопанкреасом, окрашенным в зеленый цвет – результат интенсивного питания фитопланктоном) особенно часть встречается на больших пространствах в прибрежной зоне исследованного региона до конца января – начала февраля. В последующем, согласуясь со спадом явлений «цветения» (последние встречаются лишь локальных небольших участках, обычно у кромки льда), наполнение желудочно-кишечного тракта снижается, в популяции вновь доминирует «красный» криль.

По результатам определений жирности рачков, выполненных нами в одной из агрегаций криля в районе залива Прюдс (площадью в 1300 км^2) в 1978 г., процесс откорма животных в разных её участках протекал с разной интенсивностью: жирность рачков сходного размера, пола и биологического состояния в них различна, а диапазон колебаний превышал порядок (от 2,5 до 57,0% в расчете на сухое вещество). Различая в упитанности связываются нами с различиями в биологической активности животных (см. следующий раздел этой главы). В пределах агрегаций распределение более мелких скоплений неравномерно, как неоднородны гидроструктура и распределение фитопланктона (см. далее).

Сопоставление разнообразных собственных наблюдений и литературных сведений позволяет объяснить причину неоднозначного поведения животных при одних и тех же условиях среды, отмеченного нами и другими авторами, качественными различиями животных в моменты наблюдений, выражающимися, прежде всего, в степени их накормленности и упитанности: в случае слабой накормленности и упитанности рачки совершают активные миграции в поисках пищи (обычно к поверхности, либо, как в описанном нами случае опускания и последую-

щего разрушения термоклина и вероятного опускания фитопланктона, - на глубины) и при её нахождении рассеиваются, активно питаясь; в противном случае они держатся стайно в подповерхностном слое; неоднородность пищевых условий является в конечном итоге причиной асинхронного пищевого поведения животных, порождая у исследователей противоречивые представления о его связи с факторами среды, в том числе и с пищевыми.

Размерный состав взрослой части популяции криля по данным траловых уловов в исследованном регионе представлен особями длиной от 16 до 65 мм. В масштабе региона в целом размерно-возрастная структура рачков изменяется в определенной последовательности: размер и возраст животных имеют тенденцию к увеличению в направлении с юга на север (Асеев, 1978). На фоне указанной тенденции наблюдается и случайное распределение рачков: преобладание молоди на отдельных участках северной части ареала, взрослых – в южной и т.д. (При этом соответственно – нерест рачков наблюдается практически в любой части ареала, см. ранее).

Ранее нами (Брянцев, Самышев, 1977) при сопоставлении распределений скоплений криля по данным наблюдений в январе-феврале 1973 г. с полем относительного вихря, рассчитанного по фактическим течениям для летнего зонального типа атмосферной циркуляции, была достаточно четко выявлена динамическая предпосылка образования этих скоплений.

Вся акватория исследованного региона (рис. 13) четко разделялась на две зоны: от 60 до 80° в.д. с преобладающей антициклонической завихренностью и от 80 до 100° в.д. с преобладанием завихренности циклонической. Признаки последней также обнаруживались западнее 60° в.д.

Как видно из рисунка, в распределении скоплений криля и сетного сестона, представленного в пробах главным образом фитопланктоном, а также мезозоопланктоном, существует определенная закономерность. Высокие биомассы сетного сестона (500 мгм$^{-3}$ и более) приурочены к периферии зоны с преобладающей циклонической завихренностью (восточная часть региона) и обусловлены интенсивным развитием фитопланктона при наличии вертикального перемещения вод под слоем ярко выраженного термоклина (см. следующую главу). Смещение основных масс скоплений сестона в восточную и северо-восточную окраины зоны, очевидно, связано в Антарктическим циркумполярным течением.

Концентрация сестона в зоне с преобладающей антициклонической завихренностью, напротив, наименьшие (менее 100 мгм$^{-3}$), и лишь в северо-западной части зоны наблюдалось некоторое увеличение его биомассы до 200–500 мгм$^{-3}$.

А противоположность сестону, основная масса обнаруженных скоплений криля наблюдалась в зоне с преобладающей антициклонической завихренностью (западная часть района). Причем они отличались здесь большими размерами, достигая в поперечнике 40–60 миль и были

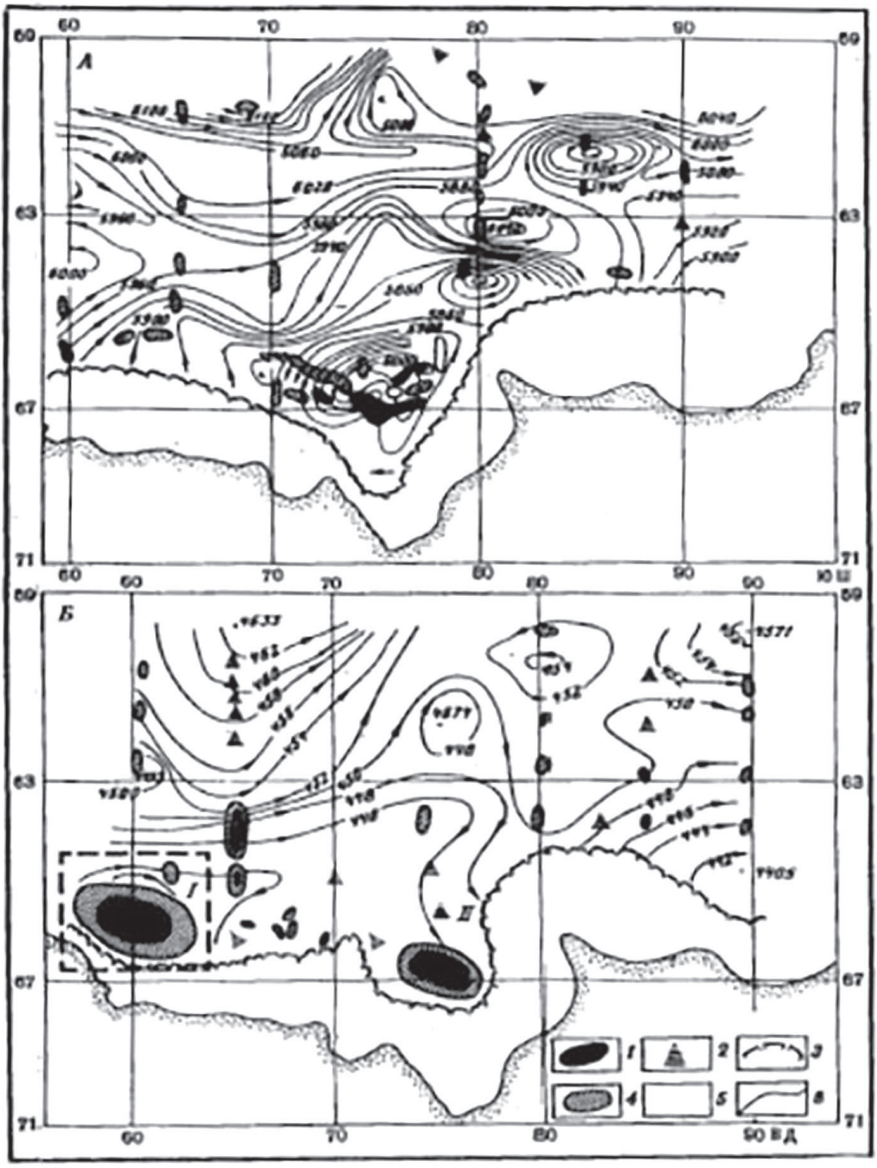


Рисунок 13. Распределение скоплений криля и динамическая карта течений в 1977 г. (А) и 1980 г. (Б). 1 – плотные разлитые скопления; 2 – разреженные скопления; 3 – стаи; 4 – районы промысловых агрегаций; 5 – границы льдов; 6 – изобары. Штриховая линия – границы мезомасштабной съемки.

представлены разным количеством (от 10 до 70) стай, расположенных в верхнем 50–100-метровом слое. Размеры стай были различными. Высота из колебалась в пределах 2–40 м, составляя в среднем около 10 м, протяженность – от 16 до 16 до 170 м, в среднем около 30 м. Стаи в скоплениях находились друг от друга на разном расстоянии – от нескольких метров до нескольких сотен метров. В восточной части региона (зона

преобладающей циклонической завихренности) скопления криля встречались редко, к тому же они были незначительных размеров и состояли из единичных стай. Приуроченность крупных скоплений криля к зоне с преобладающей завихренностью, несомненно, следует рассматривать как результат скапливающего воздействия в антициклонических вихрях. Согласование картины распределения сетного сестона и криля по данным конкретной съемки с рассчитанным полем завихренности свидетельствует об устойчивости упомянутой закономерности в сезонном масштабе.

Материалы последующих экспедиций позволили, с одной стороны, подтвердить выявленную связь, с другой – установить роль других форм движения поверхностных вод в распределении криля (Самыщев, 1983).

Как видно из рисунка 14, в феврале-марте 1977 г. по данным съемки, выполненной в 11-ом рейсе РТМ-А Чатыр-Даг», обширные промысловые скопления криля располагались в заливе Прюдс, в зоне с ярко выраженной антициклонической циркуляцией поверхностного слоя вод. В агрегациях большую долю составляли скопления второго типа. Агрегации характеризовались очень высокой плотностью (средневзвешенная биомасса рачков на этом участке составляла более 1500 мгм$^{-3}$, а суммарная биомасса криля лишь в наиболее плотной части агрегации – 5 млн. т (рис. 21; табл. 2) и большей устойчивостью в пространстве и времени (существовали практически все лето). В океанической части подобные агрегации не обнаруживались. Наряду с этим здесь какой-либо четкой связи между характером распределения скоплений криля и циркуляцией вод не выявлено. Небольшие по размеру и различные по плотности скопления сравнительно равномерно распределились по её акватории, независимо от направления циркуляции вод. Отсутствие вышеуказанной связи в океанической зоне в исследованный период объясняется, несомненно, неустойчивостью динамических явлений в гидросфере (как результат таковых в атмосфере). В пользу такого заключения свидетельствует и сравнительно низкий в целом уровень развития фито- и мезозоопланктона в океанической зоне в этот период и отсутствие связи между распределением их максимумов и характером циркуляции вод (рис. 31 а; рис. 60). Подобная закономерность наблюдалась и в последующий сезон в январе и феврале-марте 1978 г. (рис. 14 б, в). Как и в предыдущий сезон, устойчивые промысловые скопления криля располагались в заливе Прюдс, однако океанографическая ситуация здесь была изменчивой: антициклон, выявленный в период первой съемки в январе, сменился циклоном в период второй – в феврале-марте. Промысловые агрегации по своим количественным характеристикам значительно уступали агрегациям в 1977 г. Средневзвешенная биомасса рачков в них составляла в январе 260 гм$^{-2}$, а в феврале-марте – 380 гм$^{-2}$ (табл. 2, рис. 21 I).

Крупные и плотные агрегации рачков в этот период были обнаружены и в океанической зоне, на значительном удалении от берега, где судно

имело уловы криля, соответствовавшие уловам в заливе Прюдс. (Представление о сравнимости агрегаций криля в прибрежной и океанической зонах дает рисунок 15). Однако из-за неустойчивой гидрометеорологической обстановки в открытом океане (после первого же шторма) произошел распад этих агрегаций. С аналогичными ситуациями мы встречались неоднократно и в последующие годы исследований. Несомненно, продолжительность существования обширных скоплений здесь невелика и соизмерима с синоптическим периодом. Неустойчивость гидрологической структуры в целом в океанической зоне и является, очевидно, причиной постоянного разрушения появляющихся агрегаций рачков и в конечном итоге диффузии их большей части на границе ареала.

В отличие от рассмотренных сезонов, в последующие 4 сезона в прибрежной зоне преобладала циклоническая циркуляция, в связи с чем представляется интересным рассмотреть характер распределения криля в данные сезоны.

В сезон 1978/1979 гг. промысловые скопления рачков располагались по линии северной границы залива Прюдс (рис. 14). Причем они не были «компактными», как в предшествующие два сезона, а представлены мелкими агрегациями. Уловы промысловых судов в районе в целом значительно уступали уловам в предшествующие сезоны (в среднем 29 т за судосутки лова против 50 т), однако концентрация криля в локальных плотных агрегациях была сравнительно высокой – более 700 гм$^{-2}$ (рис. 21 I, I). Благодаря работе двух научных судов (РТМ-А «Чатыр-Даг» и НПС «Мыс Островского») и промыслового флота в сезон 1978/1979 представилась возможность осуществить наблюдения за трансформацией во времени скоплений как в районе залива Прюдс, так и некоторых обнаруженных скоплений в океанической зоне. В районе залива Прюдс крупные агрегации криля в декабре и январе располагались как в самом заливе (координаты центральной точки 66° ю.ш. 72° в.д.), так и в океанической зоне (63° ю.ш. 75° в.д.), на траверсе залива (рис. 16 а, б). В феврале (рис. 16 в) скопление в океанической зоне, частично распадаясь, сдрейфовала на юго-восток, а скопление из залива Прюдс, также частично распадаясь, переместилось на северо-восток. В обоих случая смещение скоплений четко согласовывалось с направлением движения вод (см. рисунок 14). В марте (рис. 16 г) скопления криля обнаруживались лишь северо-восточнее моря Содружества. Большинство агрегаций, обнаруженных в океанической зоне, распадалось в течение нескольких дней при относительно спокойной погоде (в отсутствие штормов). Наиболее крупные и плотные из них были обнаружены на НПС «Мыс Островского» 2 декабря 1978 г. между 61–62° ю.ш. и 60–65° в.д. (рис. 16 а). В течение трех недель с судна осуществлялось наблюдение за этими скоплениями. Плотность агрегаций была так высока (до 2 кгм$^{-3}$), что уловы судна за 3–8 минут траления составляли 6–13 т. Протяженность отдельных плотных разлитых скоплений достигала 200–700 м. В ус-

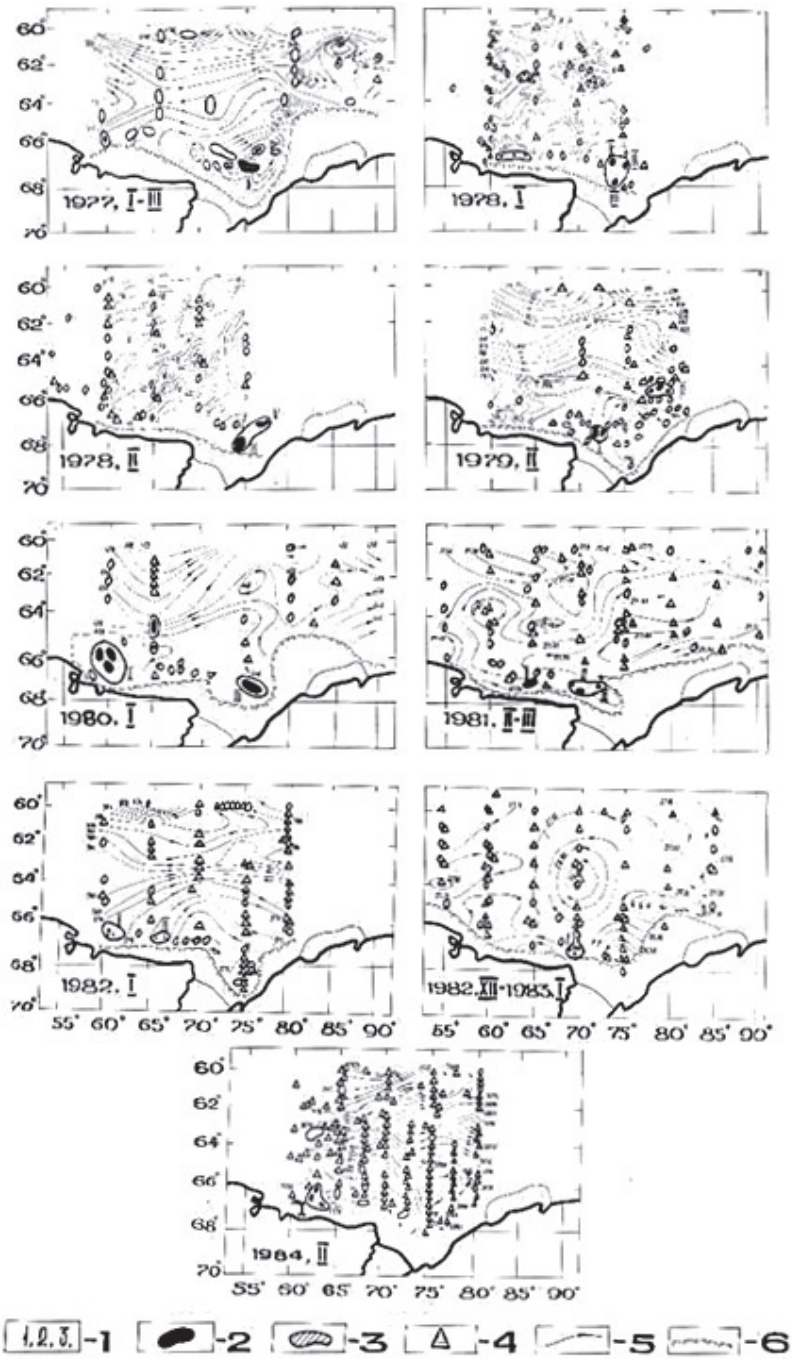


Рисунок 14. Распределение скоплений криля и схема геострофических течений и завихренности поля геострофических течений (rot $\pm\zeta \cdot 10^{-7} \cdot c^{-1}$, + - антициклон, - – циклон) в разные годы наблюдений. Условные обозначения: 1 – номера промысловых участков, 2 – плотные разлитые скопления, 3 – разреженные скопления, 4 – стаи криля, 5 – изолинии течений, 6 – кромка льда. Штриховой линией на рисунке для 1980 года очерчены границы мезомасштабной комплексной съемки.

Таблица 2. Количественные характеристики популяции криля в регионе

Год, месяц	Участок региона*)	Площадь (10^{10} м^2)	Средняя биомасса в стаях, гм$^{-3}$	Средняя биомасса (гм$^{-3}$) в зоне траления и её квадратическое отклонение		Средневзвешенная биомасса на площади, (гм$^{-2}$)	Запас, млн. т
				(гм$^{-3}$)	σ		
1	2	3	4	5	6	7	8
1977, февраль-март	Океаническая зона	88,0	-	25,0	-	85,2	75,0
	Море Содружества	13,0	-	40,0	-	154,0	20,0
	Агрегация I (75° E, 67° S)	0,32	-	80,0	12,0	1587,3	5,0
	ИТОГО:	101,32	-	-	-	-	100,0
1977-1978, декабрь-январь (1-я съемка)	Океаническая зона	50,5	100,8	24,8	4,2	100,8	50,8
	Море Содружества	12,8	42,0	20,4	2,0	48,6	6,22
	Агрегации: I (74° E, 67° S)	0,073	48,3	22,5	1,6	156,2	0,110
	II (75° E, 67° S)	0,013	40,0	21,6	1,5	34,0	0,004
	III (74° E, 68° S)	0,036	46,2	38,2	2,5	534,2	0,192
	IV (63° E, 67° S)	0,004	54,6	37,6	2,6	708,8	0,029
	ИТОГО:	63,426	-	-	-	-	57,355
1978, февраль-март (2-я съемка)	Океаническая зона	50,5	20,2	7,1	1,1	16,8	8,48
	Море Содружества	12,6	96,6	36,8	3,3	58,2	7,33
	Агрегации: V (77° E, 67° S)	0,06	86,5	27,7	1,7	178,5	0,107
	VI (74° E, 68° S)	0,24	47,9	22,5	1,4	437,4	1,05
	ИТОГО:	63,4	-	-	-	-	16,967
1979, февраль	Океаническая зона	67,3	33,0	8,8	2,9	27,1	18,23
	Море Содружества	10,5	48,4	12,8	9,0	34,0	3,57
	Агрегации I (72°30'E, 67° 30' S)	0,13	30,8	13,0	7,2	79,5	0,103
	II (79° E, 66° S)	0,13	66,0	19,1	8,5	2200,0	2,86
	ИТОГО:	78,06	-	-	-	-	24,763

Таблица 2. Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8
1980, январь	Океаническая зона	96,4	12,2	7,7	6,5	10,5	10,12
	Море Содружества	11,8	12,2	8,7	13,9	16,6	1,96
	Агрегации: I (60° E, 66° S)	1,1	29,0	7,5	3,3	48,1	0,53
	II (75° E, 67° 30') S	0,4	15,6	8,0	3,5	57,8	0,23
	ИТОГО:	109,7	-	-	-	-	12,84
1981, январь-март	Океаническая зона	117,7	56,1	5,4	4,3	14,0	16,48
	Море Содружества	10,9	119,0	7,1	-	18,6	2,02
	Агрегации: I (65° E, 67° S)	0,2	143,0	5,4	4,7	42,5	0,085
	II (70° E, 67° S)	0,11	30,6	6,0	5,2	123,6	0,136
	III (73° E, 67° S)	0,03	90,1	9,0	7,8	28,3	0,009
	ИТОГО:	128,94	-	-	-	-	18,73
1981-1982, декабрь -январь	Океаническая зона	67,3	68,0	6,2	5,3	12,7	8,56
	Море Содружества	15,7	22,0	10,0	-	21,7	3,41
	Агрегации: I (62° E, 66° 30' S)	0,7	27,7	8,2	1,9	34,0	0,238
	II (67° E, 66° 30' S)	0,4	39,8	8,8	2,0	38,.3	0,153
	ИТОГО:	84,1	-	-	-	-	12,351
1982-1983 декабрь-январь	Океаническая зона	100	70,0	3,4	-	50,4	50,4
	Море Содружества	12,6	90,0	12,8	-	21,0	2,65
	Агрегация I (70° E, 67° S)	0,08	117,8	30,6	-	58,4	0,047
	ИТОГО:	112,68	-	-	-	-	53,097
1983-1984, декабрь -февраль	Океаническая зона	66,9	144,0	1,4	-	24,2	12,3
	Море Содружества	11,9	143,0	2,4	-	67,6	8,04
	Агрегация I (70° E, 67° S)	0,5	175,0	10,0	-	153,4	0,77
	ИТОГО:	79,3	-	-	-	-	21,11
1985, февраль	Море Содружества**)	12,3	-	2,7	-	41,1	5,1
1986, февраль	Море Содружества**)	9,4	-	4,7	-	36,6	3,44
1987, февраль	Море Содружества**)	10,5	-	4,5	-	18,3	1,92

* Положение скоплений см. на рис. 14. Северная граница моря Содружества принята по 66°00' ю.ш., севернее которой (до 60° ю.ш.) расположена океаническая зона региона. Показатели для океанической зоны и моря Содружества даются без учета агрегаций.
** Океаническая зона не исследовалась, промысловых агрегаций не обнаружено.

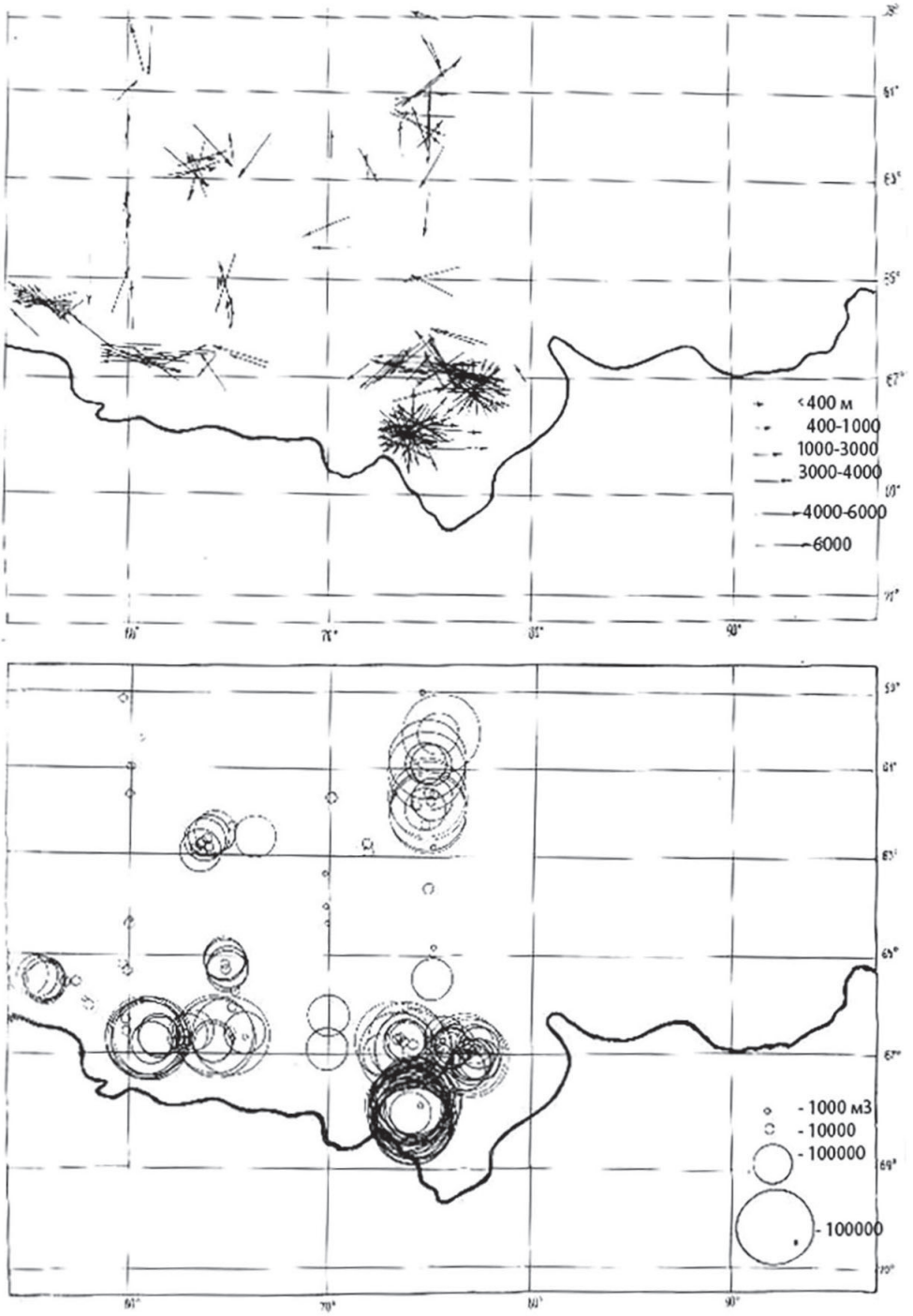


Рисунок 15. Протяженность по курсу судна (вверху) и объем (внизу) агрегаций криля в декабре 1977 – марте 1978 г. (объединенные данные по двум съемкам).

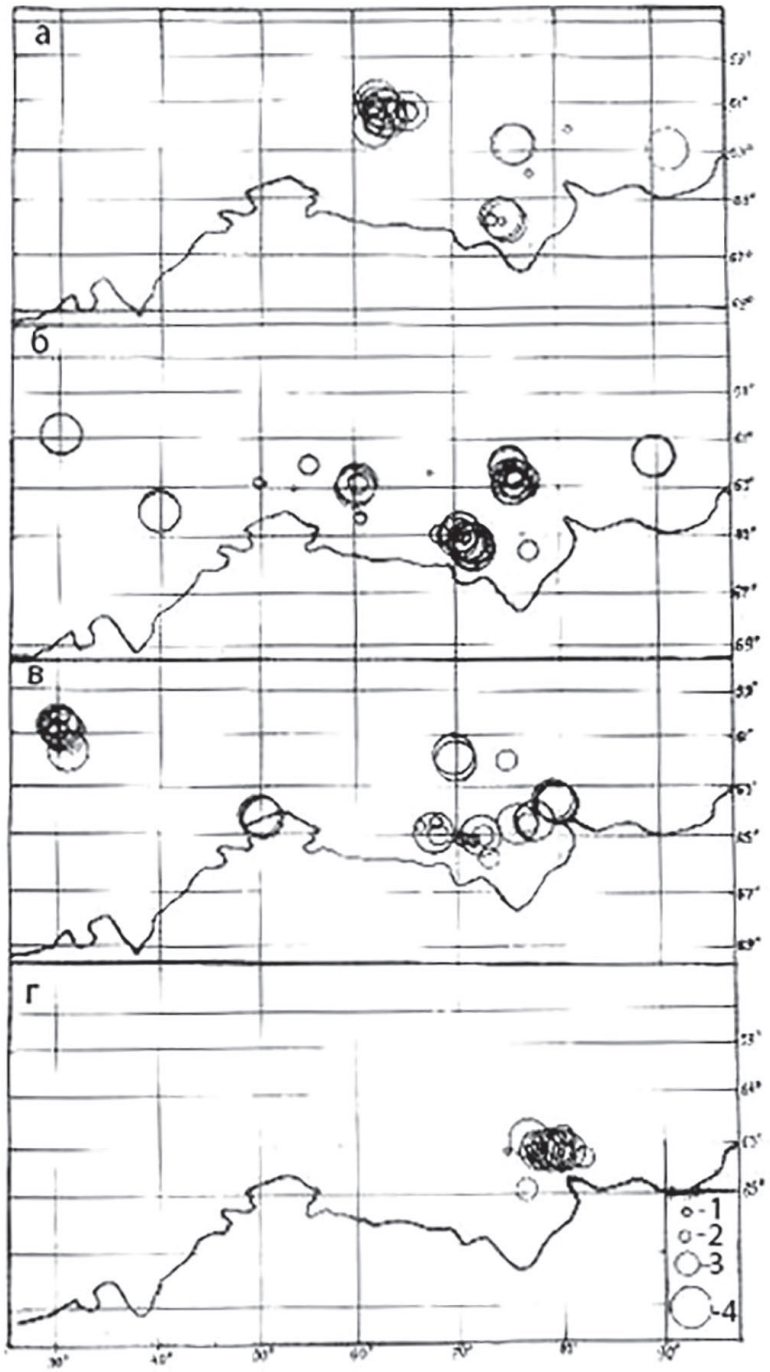


Рисунок 16. Распределение промысловых скоплений криля в декабре 1978 г. (а), январе (б), феврале (в), марте (г) 1979 г. по результатам наблюдений на РТМ-А «Чатыр-Даг», НПС «Мыс Островского» и промысловых судах. Условные обозначения: 1, 2, 3, 4 – объемы агрегаций – соответственно 10^3, 10^4, 10^5, 10^6 м^3.

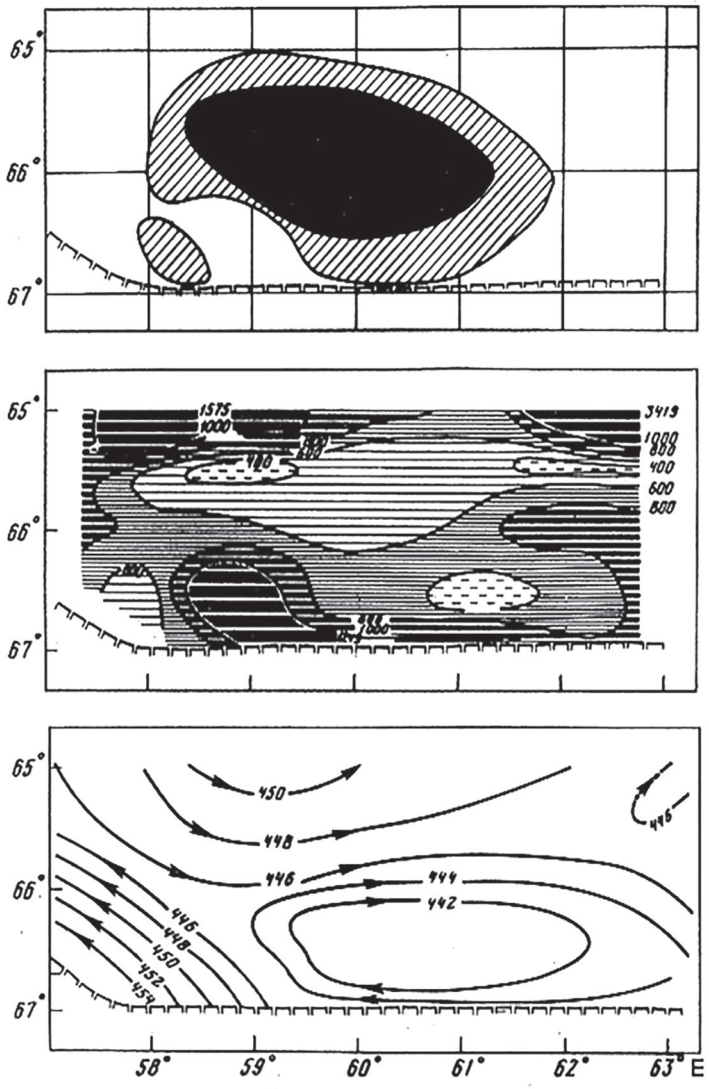


Рисунок 17. Распределение скоплений криля (вверху), биомассы фитопланктона (мгм$^{-2}$) в слое 0–100 м (в центре) и карта геострофических течений в поверхностном слое вод в районе агрегации I в 180 г. (её положение см. на рис. 14 д) (внизу) по результатам мезомасштабной съемки. Степень агрегированности скоплений криля условно отражена разной интенсивностью штриховки.

ловиях сравнительно спокойной гидрометеорологической обстановки агрегации криля отличались неустойчивостью: просуществовав 2–16 часов, они распадались на отдельные стаи, при этом часть животных рассеивалась в приповерхностном слое, затем они вновь образовывали плотные скопления, причем без видимой связи со временем суток.

Скопления рачков были представлены, главным образом, половозрелыми особями, более 90% их численности составляли животные длиной

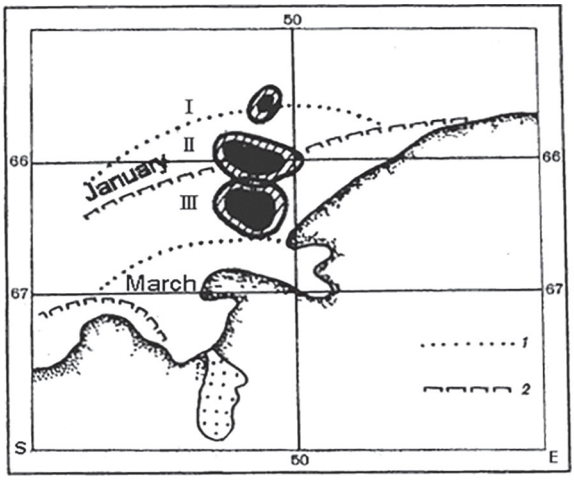


Рисунок 18. Изменение положения агрегации криля в м. Космонавтов с января по март 1983 г. Условные обозначения: I, II, III – положения агрегации соответственно 11.01.83 г., 24.01.83 г. и 05.03.83 г; 1 – граница зоны «цветения»; 2 – кромка льда.

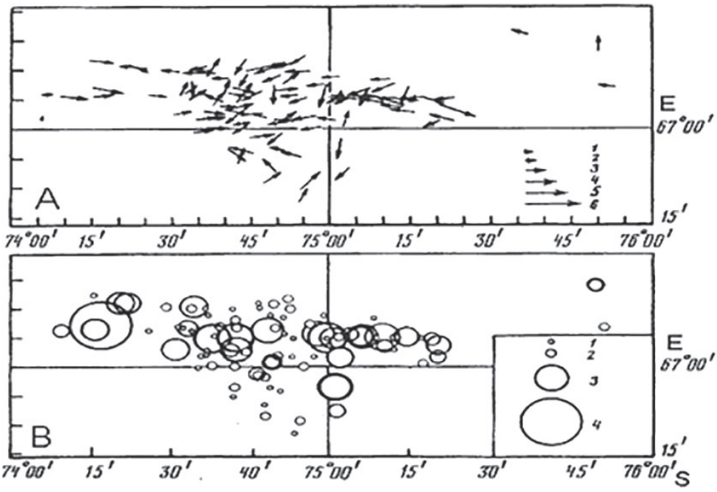


Рисунок 19. Протяженность (вверху) и объем (внизу) скоплений криля в агрегации I в 1977 г. (её положение см. на рис. 14а). Условные обозначения: протяженность – I – менее 400, 2 – 400-1000,3 – 1000–3000, 4 – 3000-4000, 5 – 4000-6000, 6 – более 6000 м; объем – 1 – 1000, 2 – 10000, 3 – 100000, 4 – 1000000 м^3.

45–60 мм. Агрегации перемещались течениями в юго-западном направлении со скоростью 3 миль в сутки (в этом же направлении происходил дрейф айсбергов). Как видно из рисунка 14, перенос скоплений осуществлялся вдоль восточной периферии циклонического круговорота, наблюдавшегося на северо-западном участке региона (62° ю.ш. 60° в.д.). К 23 декабря они оказались в 63 милях к юго-западу от исходного участка. При этом произошло снижение их плотности и размеров. В январе 1979 г. некоторая часть этих скоплений обнаруживалась в районе 63° ю.ш.

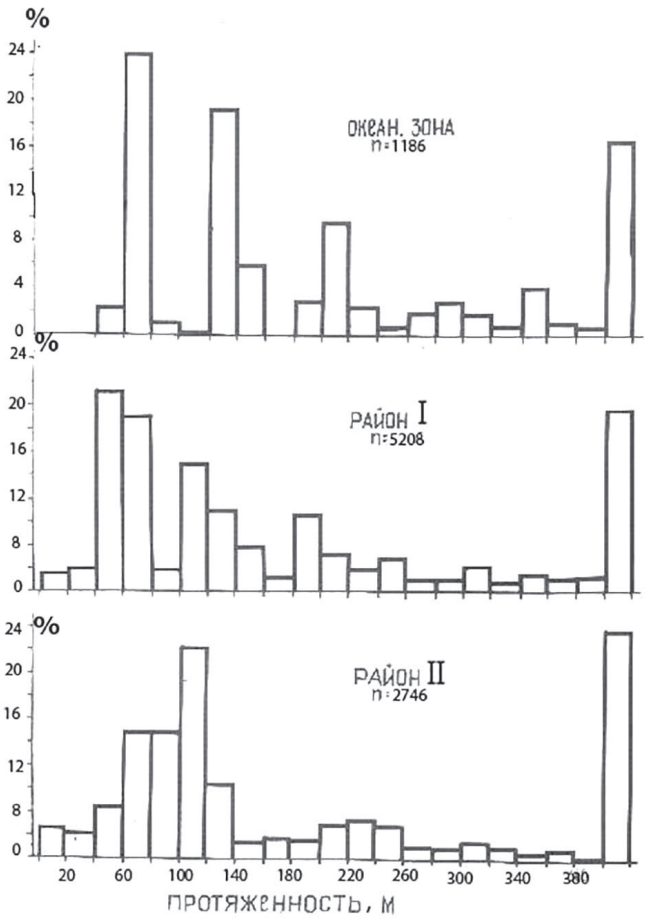


Рисунок 20. Распределение частот протяженности крилевых скоплений в океанической зоне и прибрежных агрегациях I и II в 1980 г. (их положение см. на рис. 14 д). (Максимум частот для скоплений протяженностью более 300 м связан с тем, что они даны для них в сумме).

60° в.д. (рис. 16 б). Описанный случай дрейфа скоплений рачков к югу интересен с точки зрения понимания схемы жизненного цикла криля и свидетельствует о том, что, во-первых, перенос скоплений криля имеет сложную траекторию (не только на север и северо-восток), во-вторых, не исключена возможность возврата отдельными потоками в течениях к прибрежной зоне как нерестящихся рачков, так и их икры и личинок, и таким образом, повышения эффективности пополнения запасов криля (за счет повышения эффективности нереста в мелководной зоне и повышения выживаемости молоди благодаря более высокой обеспеченности её пищей в случае смещения на юг синхронно с продвижением максимума вегетации).

В конце марта наблюдения прекратились в связи с интенсивным льдообразованием.

В следующие три года из рассматриваемых четырех лет крупные прибрежные промысловые скопления криля наблюдались преимущественно в западной части моря Содружества (рис. 14), правда, менее значительные агрегации обнаруживались в иные годы (1980, 1981 гг.) и в его центральной части (рис. 14). Несмотря на обширность агрегаций в отдельных случаях (например, агрегация I в 1980 г., рис. 14), их плотность в эти годы уступала таковой в агрегациях в предшествующие годы, средняя биомасса рачков в них колебалась в пределах 35-87 гм$^{-2}$ (рис. 21 I, I). Аналогичное распределение криля наблюдалось и в последующий 1983 г. (рис. 14), несмотря на то, что как в прибрежной зоне, так и в океанической наблюдались выраженные антициклонические круговороты поверхностного слоя вод. При этом плотность прибрежных агрегаций оставалась на уровне предшествующих трех лет (58 гм$^{-2}$) (рис. 21 I, I).

Таким образом, в отличие от океанической зоны, в прибрежной зоне региона в течение семи сезонов наблюдалось образование промысловых скоплений, местоположение и плотность которых в значительной степени зависели от типа циркуляции вод. Постоянное образование скоплений криля и их продолжительное существование в этом районе, без сомнения, объясняется орографическим фактором (главным образом глубокой изрезанностью береговой линии), придающим системе циркуляции вод большую устойчивость. Выявленные же различия в местоположении и характере скоплений криля при разных типах циркуляции объясняются различиями в динамической структуре круговоротов (Брянцев и др., 1983). Анализ гидрологических данных позволил авторам установить, что при антициклонической циркуляции вод в наибольшей степени реализуется вероятность образования затишных, благоприятных для аккумуляции планктеров, зон, чем в случае циклонических круговоротов. Причем образование таких зон в последних зависит от интенсивности развития циклона. В случаях интенсивной циклонической циркуляции (как мы видели ранее) скопления распадаются очень быстро. В зонах, где преобладают прямоточные течения, вероятность сохранения скоплений еще ниже. Исходя из изложенного, становится понятным, почему оказались неустойчивыми во времени большинство обнаруженных скоплений в океанической зоне исследованного региона.

Резюмируя изложенное, можно было бы сделать формальный вывод: лучшие условия для образования обширных агрегаций создаются в случаях устойчивой антициклонической циркуляции, несколько хуже – в циклонической, их распад происходит в прямоточных течениях и в случаях штормов; последнее наиболее вероятно в океанической зоне. Однако такое объяснение исключает роль в образовании агрегаций самих рачков, способных активно перемещаться в пространстве.

При сопоставлении данных о распределении криля и фитопланктона по результатам комплексных макромасштабных съемок, мезомасштабных учетных гидроакустических и траловых съемок в промысловых

агрегациях рачков и мезомасштабной съемки в районе промысловой агрегации I в 1980 г. (рис. 14), установлено, что между образованием агрегаций эвфаузиевых и концентраций фитопланктона существует несомненная связь. Интересно, что согласование в пространстве агрегаций криля и максимумов фитопланктона по результатам макромасштабных съемок в разные годы наблюдалось во многих случаях даже при представлении распределения биомассы водорослей в расчете на весь 100-метровый слой, как, например, для прибрежной зоны в1977 г. (агрегаций криля I), 1978 г. (I съемка) (агрегации криля I – IV), 1979 г. (агрегации криля I, II), 1981 г. (агрегации криля II, III) и 1982 г. (агрегации криля I, II) и для океанической зоны в 1978 г. (I съемка) (между 60–62° ю.ш. вдоль 75° в.д.), в 1980 г. (между 62°30' – 65°00' ю.ш. вдоль 65° в.д.) (рис. 14 и рис. 31 г). А описанный ранее распад агрегаций криля в океанической зоне в результате шторма в период I-ой съемки 1978 г. был сопряжен и со значительным снижением уровня развития здесь фитопланктона (ср. рис. 14 и рис. 31 б, в). Аналогичные изменения в эти сроки произошли и с агрегацией криля IV и со скоплением фитопланктона на западе прибрежной зоны. Эта агрегация, выявленная в период I-ой съемки 1978 г. вдоль 60°40' ю.ш. между 60–65° в.д., где наблюдался интенсивный и устойчивый антициклон, в период второй съемки, несмотря на сохранившуюся неизменной циркуляцию вод, не была обнаружена. Её распад хорошо согласуется со снижением здесь обилия фитопланктона.

Отсутствие прямой связи между положением агрегаций криля и максимумов фитопланктона в рассматриваемой проекции в некоторых случаях, как и следовало ожидать, обусловлено, с одной стороны, удаленностью станций фитопланктонных сборов, в результате чего из-за неравномерного распределения водорослей получается недостаточно полная информация об их пространственной структуре. С другой, получаемые при таком сборе сведения о фитопланктоне значительно уступают по своей информативности сведениями о распределении криля, получаемым при непрерывном на разрезах эхолотировании. Последнее обстоятельство, естественно, привносит определенную степень случайности и возможного несогласования между сравниваемыми характеристиками разных компонентов планктона. Вместе с тем обнаружение согласования между ними в большинстве случаев «с первого взгляда» свидетельствует, безусловно, в пользу вывода и наличии упомянутой связи. Выборочный анализ по случаям, где эта связь не была обнаружена при взятом способе сопоставления, подтвердил предполагавшиеся причины «отсутствия связи». В частности, при рассмотрении распределения фитопланктона в зоне агрегаций криля в 1978 г. в вертикальной проекции, вдоль 75о в.д. (рис. 37), выявлено, что максимумы фитопланктона ограничены по глубине, но имеют большое развитие в горизонтальной плоскости, хорошо соответствуя распределению агрегаций криля и в январе, и в феврале-марте (рис. 14). Следует сказать, что рас-

пределение фитопланктона с образованием максимумов в ограниченном слое вод («линз») характерно для большей части исследованного района (см. следующую главу). И эти «линзы» далеко не всегда проявляются при представлении в горизонтальной проекции данных о распределении фитопланктона, осредненных для большого (в нашем случае 100-метрового) слоя. При выполнении мезомасштабной съемки в районе промысловой агрегации I в 1980 г. (рис. 14) с интервалами между океанологическими станциями 0°30' по широте и 0°20' по долготе выявлено наличие здесь максимумов фитопланктона (рис. 17), не обнаруженных при макромасштабной съемке (рис. 30 д) из-за удаленности океанологических станций.

Анализ разных ситуаций позволил установить, что, несмотря на различия в местоположении агрегаций криля и в их количественных характеристиках, общим условием их стабильного существования являлось наличие обильного развития фитопланктона. Его концентрация в зонах обширных агрегаций животных значительно – в 3–5 раз – превышала таковую за их пределами. Во всех рассмотренных случаях биомасса фитопланктона в пределах обширных и устойчивых агрегаций криля превышала 1000 мгм$^{-3}$ (с учетом «линз). При его концентрациях менее 500 мгм$^{-3}$ агрегации не обнаруживались, либо они распадались. Естественно, что продолжительность существования агрегаций будет зависеть от складывающегося соотношения между приростом корма и пищевыми потребностями рачков. Будучи требовательными к концентрации корма, рачки вместе с тем потребляют его в сравнительно небольшом количестве. Суточный рацион взрослой части популяции, в основном формирующей агрегации, не превышает 2% (см. следующий раздел настоящей главы). При установленных нами колебаниях средней биомассы рачков в агрегациях от 35 до 1500 гм$^{-2}$ необходимый суточный прирост корма, максимально удовлетворяющий суточную потребность животных в зонах агрегаций, будет составлять 700 и 30000 мгм$^{-2}$ или (при средней высоте фотического слоя около 45 м (см. главу III) около 16 и 670 мгм$^{-3}$. Учитывая, что по нашим расчетам (см. главу III) суточный P/B – коэффициент водорослей в течение лета, особенно в прибрежной части региона, составляет в среднем более 1,0, зоны концентрации фитопланктона имеют большой «запас прочности» во времени, т.е. в случае стабилизации гидрологических условий (системы циркуляции) в участках, где биомасса водорослей превышает 1000 мгм$^{-3}$, их прирост в сравнении с потребностью рачков велик и способен обусловливать существование их скоплений длительное время. Именно этим можно объяснить, очевидно, продолжительное существование почти всех прибрежных агрегаций криля в исследованные годы. Распад их, очевидно, происходит, либо по мере выедания фитопланктона, либо при диффузии последнего в случаях изменений в гидроструктуре. Как видно из рис. 17, положение агрегации в районе, где выполнена мезомасштабная океанологическая

съемка согласуется как с циркуляцией вод, так и с зоной, обедненной фитопланктоном, что свидетельствует о выедании последнего животными. В пределах плотных скоплений криля биомасса водорослей составляла 400-600 мгм$^{-3}$, в то время как вокруг агрегаций она превышала 1000 мгм$^{-3}$, а в некоторых участках была выше 3000 мгм$^{-3}$ в слое 0–100 м. При сопоставлении рассчитанного суммарного рациона рачков с измеренной (радиоуглеродным методом) продукцией фитопланктона выявлен наметившийся дефицит корма в зоне агрегации: при суточной потребности рачков более чем в 300 мгм$^{-3}$ (плотность скоплений 29 гм$^{-3}$) прирост корма в момент наблюдений составил около 120 мгм$^{-3}$ (6 мгС·м$^{-3}$). Последовавший в марте распад скоплений, несомненно, явился результатом ухудшения кормовых условий в связи с выеданием животными фитопланктона.

Безусловно, активное начало самих рачков в образовании и распаде агрегаций заключено в их потребности питаться. (Мы здесь не касаемся проблемы стаеобразования, хотя рассматриваемый нами аспект проблемы в определенной степени примыкает к ней). «Внутренняя структура» этих агрегаций (образование скоплений разных указанных типов), очевидно, определяется, кроме того, и другими причинами – потребностями в спаривании, защите и т.д.). Подводные наблюдения за поведением криля американских аквалангистов (Несис, 1985) свидетельствуют о его чрезвычайной активности при поиске пищи и способности, наряду с известным способом отфильтровать с помощью «корзинки» взвешенные в воде частицы корма, отлавливать их на поверхности воды с помощью выставляемой из воды первой пары антенн (частицы налипают на них) и выцарапывать криофильные диатомовые водоросли изо льда. Поиск обособленных пищевых пятен рачками осуществляется организованно, в стаях. Обычная скорость стай – 0,4–0,5 км·ч$^{-1}$. При отыскании этих пятен рачки рассредоточиваются, осуществляя их индивидуальное обшаривание и выедание водорослей. В последнем случае рачки теряют общую ориентировку. В процессе перемещения стаи (при поиске кормовых пятен) рачки не питаются. Общий вывод этих наблюдений: поиск пищи крилем осуществляется целенаправленно, а его питание прерывисто. Активным поведением рачков (формированием стай при поиске пищевых пятен и при спаривании, рассредоточением животных при питании) и объясняется вышеупомянутая динамичность агрегаций.

Активное поведение крупной агрегации криля под явным влиянием пищевого фактора наблюдалось в 16-м рейсе РТМ-А «Полтава» при продолжительной работе судна в промысловом режиме в течение января-марта 1983 г. Из рисунка 18 видно, как по мере продвижения на юг «цветения» с января по март (вслед за отступающей кромкой льда) происходило соответствующее смещение агрегации, стремившейся располагаться у внешнего края зоны этого «цветения». При этом отмечены флуктуации в плотности и размере агрегации, свидетельствующие об

активном поведении животных. Так, крайние пределы биомассы отдельных стай варьировали от нескольких граммов до 73,4 кг в расчете на $м^2$. Площадь агрегации первоначально составляла $0{,}02 \cdot 10^{10}$ $м^2$, к марту она возросла до $0{,}12 \cdot 10^{10}$ $м^2$ за счет возрастания количества аккумулируемых животных. К марту средняя биомасса криля в зоне траления в пределах агрегации составляла 5 $гм^{-3}$, средневзвешенная на единицу площади – 96 $гм^{-2}$, общая величина запаса – 100 тыс. т.

И с научной, и с практической точек зрения представляет интерес рассмотрение структуры самих агрегаций. На рисунке 19 приведены сведения о протяженности отдельных групп скоплений (представленных скоплениями 1 и 2 типа) и их объема по результатам обработки эхозаписей, выполненных в период гидроакустического тралового обследования агрегации I в заливе Прюдс на РТМ-А «Чатыр-Даг» в феврале 1977 г. (рис. 14). Как видно из рисунка, крайние пределы колебаний протяженности участков отдельных групп скоплений по району в целом отличаются на порядок, а в большинстве случаев их значения отличаются не более, чем в 3–4 раза, в то время как колебания их объемов значительно шире – крайние пределы значений отличаются на три порядка, а наиболее часто встречающиеся отличаются не менее, чем на порядок. Неравнозначость объемов отдельных групп скоплений, даже расположенных рядом, свидетельствует о неоднородности гидрологического поля в микромасштабе, обусловливающего в свою очередь неоднородность биотических (в том числе пищевых) условий. Вместе с тем группы скоплений рачков с минимальными и высокими объемами практически могут встречаться одновременно в любой части промыслового района, что свидетельствует о сравнительно равномерном чередовании в пространстве благоприятных и неблагоприятных для аккумуляции криля пищевых и гидрологических условий (очевидно, вышеуказанных затишных зон). Определенное влияние на колебание размеров скоплений, несомненно, оказывают и суточные миграции, и активное самостоятельное перераспределение криля. Однако, поскольку наблюдения в темное и светлое время суток были сравнительно равномерно «распределены» в исследованном районе, это влияние, надо полагать, могло сказаться в большей мере на диапазоне колебаний объемов скоплений и в меньшей – на описанной закономерности их распределения.

Выявленная закономерность в распределении криля в промысловом районе рассмотренного типа означает (напомним, что он располагался в зоне с ярко выраженной антициклонической циркуляцией поверхностного слоя вод), что в равной степени высокий и низкий уловы промысловое судно может иметь в любой его части, в связи с чем при знании границ района ему нет необходимости в поиске криля перемещаться на большие расстояния. Это обстоятельство особенно важно учитывать в случае работы в промысловом районе большого числа судов с целью их рациональной расстановки.

При сопоставлении гистограмм по материалам макромасштабной комплексной съемки в регионе и мезомасштабных гидроакустических и траловых съемок в районах агрегаций I и II в 1980 г. (рис. 20) видно, что как в обширных и плотных агрегациях прибрежной зоны, так и в трансформировавшихся (распадающихся) океанической распределение частот протяженности (размеров) скоплений сходно: и в том, и в другом случае наблюдается преобладание скоплений определенных размеров, обусловленное, несомненно, активным действием самих животных. (Отметим при этом, что средневзвешенная биомасса рачков в океанической зоне уступала таковой в агрегации I в 5 раз, а в агрегации II – в 6 раз).

Следует также остановиться на обсуждении полученных гистограмм. Они существенно отличаются от гистограмм, отражающих распределение частот массы агрегаций, также полученных по результатам гидроакустических исследований польскими исследователями в западной Антарктике (Kalinowski, Witek, 1981a,b). Авторами произведено измерение массы 23000 скоплений криля. По их данным распределение частот этого параметра имеет логнормальный характер. В нашем случае гистограммы достаточно четко отражают лишь описываемую тенденцию распределения размеров скоплений; резкие отклонения частот некоторых классов размеров, очевидно, объясняются случайностью техники поиска и таким образом «наложением» на распределение Пуассоновского процесса. Различие в характере распределения частот разных параметров скоплений (их массы и протяженности), вероятно, обусловлено их неадекватностью. Действительно, легко предположить, что при одной и той же массе скопление криля из-за активного поведения животных под влиянием изменяющихся условий может иметь самые различные формы и, соответственно, – пространственные характеристики. Эта изменчивость, очевидно, и накладывает «отпечаток» на характер распределения частот протяженности в нашем случае.

Таким образом, представляется, что образование обширных агрегаций криля возможно лишь при благоприятном сочетании комплекса факторов, среди которых главными являются активное действие самих рачков (образование стай, поиск оптимальных, в том числе пищевых условий) и динамика вод, влияющая как непосредственно (способствуя или препятствуя агрегированию), так и опосредованно (определяя пищевые условия). Выявленная связь между флуктуациями в распределении плотных агрегаций криля и флуктуациями в положении зон интенсивного развития фитопланктона (главным образом для прибрежной зоны) представляет безусловный интерес, поскольку при этом открывается возможность оперативного поиска вероятных мест образования указанных агрегаций (например, с помощью дистанционных регистраторов пигментов, установленных на искусственных спутниках Земли или на других летательных аппаратах) и их прогноза. На реальность определения концентрации фитопланктона с летательных аппаратов и по материалам

космических съемок и подспутниковых наблюдений указывает положительный опыт отечественных и зарубежных исследований (Ванюшин, 1978; Пелевин, 1978; Суетин и др., 1983; Muralikrishna, 1983 и др.). Напротив, отсутствие подобной связи в океанической зоне, обусловленное прежде всего мозаичной сменой циркуляции вод в поверхностном слое под воздействием атмосферных процессов, лишает надежды (во всяком случае в ближайшее время) осуществлять и поиск (на вышеуказанной методической основе), и прогноз распределения криля на её обширных пространствах.

Результаты количественного учета криля в регионе по данным съемок в 1977–1984 гг. представлены в таблице 2.

Приведенные в таблице данные свидетельствуют о чрезвычайной изменчивости даже осредненных значений агрегированности криля на разных рассмотренных уровнях – начиная с отдельных стай и кончая регионом в целом. Плотность стай, в наибольшей степени определяемая поведением животных, по отдельным измерениям в регионе в разные годы колебалась от долей граммов до 6,8 кг в $м^3$. Причем случаи встречи со стаями, в которых биомасса рачков достигала максимальных значений, были единичными. В связи с этим представляется интересным привести о них более подробные сведения. Максимальная плотность (6,8 $кгм^{-3}$) была засвидетельствована при облове двух стай в агрегации I в 1979 г., расположенных в слое 10–20 м; стаи имели среднюю высоту 5,0 м, протяженность – 5,8 м, суммарный улов составил 12000 кг. В этой же агрегации при облове двух стай, расположенных в слое 10–25 м, имевших среднюю высоту 12 м, протяженность – 14 м, зафиксирована средняя биомасса в 3,3 $кгм^{-3}$ (суммарный улов 8000 кг). В агрегации I в 1981 г. при облове стаи протяженностью 26 м и высотой 7,5 м, расположенной в слое 30–40 м, установлена биомасса в 1,5 $кгм^{-3}$ (улов 2000 кг). В большинстве же случаев биомасса рачков в стаях составляла в среднем несколько десятков граммов в $м^3$ при колебаниях в разные годы от 12,2 до 323,3 $гм^{-3}$. Степень агрегированности стай не зависела от её местонахождения: и в океанической зоне региона, и в море Содружества, и в отдельных агрегациях с одинаковой вероятностью встречались стаи разной плотности.

Оценивая полученные нами результаты, следует обратить внимание на следующие аспекты. Из наших многочисленных наблюдений следует, что плотность стай криля в целом оказалась не столь высокой, как можно было бы ожидать исходя из опубликованных данных по единичным уловам и визуальным наблюдениям. Напомним, что высокая плотность рачков отмечена в стаях, находившихся в поверхностном слое вод и видимых с борта судна. По ориентировочным расчетам, произведенным на основании единичных уловов сачком, биомасса рачков в них может достигать 15 $кгм^{-3}$ (Макаров, Шевцов, 1971). По визуальным наблюдениям отечественных (Рагулин, 1969) и американских аквалангистов

(Несис, 1985) обширные стаи по концентрации неоднородны и биомасса рачков в их наиболее плотной, центральной, части может достигать 20–30–50 кгм$^{-3}$. Еще большей плотностью отличаются очень мелкие, протяженностью в 1–2 м, стаи – до 75 кгм$^{-3}$. Подобная плотность стай (73,4 кгм$^{-3}$) зафиксирована нами лишь однажды в море Космонавтов (см. выше). Различия в результатах определений плотности стай, полученных нами и приводимыми вышеуказанными авторами, обусловлены, безусловно, различиями в методике учета. В нашем случае некоторое занижение значений могло иметь место из-за нечеткости границ записи на эхоленте и связанного с этим завышения считываемых с ленты протяженностей стай. Причем наибольшее уклонение от истинных значений следует ожидать при измерениях мелких стай, составляющих в природе большую часть (рис. 20). По произведенным расчетам, средняя ошибка (в сторону увеличения) измерений протяженности облавливаемых стай длиной 40 м при скорости траления 4 узла может достигать 100%, что может привести к занижению значений их плотности соответственно вдвое. Однако некоторая нивелировка этого эффекта происходит за счет скапливающего воздействия сетного полотна трала (Гюльбадамов и др., 1983; Карпенко и др., 1983). Наконец, приводимые нами величины характеризуют среднюю плотность для стай в целом, т.е. без учета пространственной неоднородности её концентрации, и основаны на большом массиве случайных выборок, в то время как приводимые единичные уловы и визуальные наблюдения – на специально выбранных, плотных стаях или их частях.

Сама величина плотности стай криля для наших исследований не имеет принципиального значения, наиболее важными показателями являются количество рачков, соотнесенное к единице объема и площади, а также их суммарная масса в отдельных частях изученного региона и последнего в целом.

Средняя биомасса рачков в зоне траления является одним из важных показателей, характеризующих их агрегированность. Как видно из таблицы 2, её значение от 1,5 до 100 раз уступают плотности стай, причем, как и следовало ожидать, эти различия максимальны для океанической зоны (в среднем около 10 раз), несколько меньше для моря Содружества (около 5 раз) и наименьшие для агрегаций (около 3 раз). Её средние значения для всех трех участков региона претерпевали межгодовую изменчивость. В океанической зоне наиболее высокими они были в 1977 г. и в первой половине сезона 1977/1978 гг. (около 25 гм$^{-3}$); снизившись более чем в три раза во второй половине этого сезона, в последующем – до сезона 1981/1982 гг. включительно – они составляли от 5,4 до 8,8 гм$^{-3}$, затем снизились в сезон 1982/1983 гг. до 3,4 гм$^{-3}$ и до 1,4 гм$^{-3}$ в сезон 1983/1984 гг. В море Содружества в 1977 и 1978 гг. они составляли 20-40 гм$^{-3}$, и после резкого снижения в 1979 г. до 12,8 гм$^{-3}$ они продолжали снижаться до 7,1 гм$^{-3}$ в 1981 г., а с сезона 1981/1982 гг. – вновь возрастать

до уровня 1979 г. (12,8 гм$^{-3}$) в сезон 1982/1983 гг. и снизилась до 2,4 кгм$^{-3}$ в сезон 1983/1984 гг. Изменения плотности агрегаций криля имели сходный характер с изменениями его биомассы в море Содружества.

Для проверки гипотезы о достоверности различий между средними значениями биомассы криля в том или ином участке региона в разные годы были рассчитаны приближенные критерии Стьюдента и Фишера. Анализ полученных результатов показал, что для выборок всех рассмотренных участков значения превышают 95%-ный доверительный уровень, что свидетельствует о достоверном отличии выделенных выборок, несмотря на то, что данные по ряду из них имели большой разброс (среднеквадратические отклонения составляли более 50% (табл.2)).

Средневзвешенные значения биомассы криля в расчете на единицу площади характеризуют его обилие с учетом вертикального распределения животных. По существу, их отношение к биомассе рачков в единице объема воды и есть средняя высота скоплений. Последняя для океанической зоны до сезона 1982/1983 гг. и для моря Содружества во все годы колебалась от 1,5 до 4 м и лишь в сезон 1982/1983 гг. составила около 15 м; для агрегаций отмечена тенденция снижения (с колебаниями) от 19,9 м в 1977 г. до 1,9 м в 1982/1983 гг. Изменения концентрации рачков в расчете на единицу объема и вертикального «развития» их скоплений и обусловили соответствующий «вклад» в величины биомассы рачков в расчете на единицу площади и в целом их запаса в разных участках региона.

Суммарный запас криля в регионе существенно изменялся в разные годы. Максимальная величина (100 млн. т) зафиксирована в 1977 г., минимальная (12,351 млн. т) – и в сезон 1981/1982 гг. Однако поскольку в разные годы учет производился на разной по величине площади, с целью рассмотрения изменчивости запаса криля и его биомассы в расчете на единицу площади по сравнимым данным осуществим анализ для части региона, заключенной между 60–75° в.д. (северная граница – 60° ю.ш., южная – кромка льда), общей для всех съемок (рис. 21). Как видно из приведенного рисунка, количественные характеристики как в регионе в целом, так и в его отдельных частях колеблются в разной степени с тенденцией к снижению от 1977 г. к началу 80-х годов. Изменения запаса и биомассы криля в регионе в целом (рис. 21 1, 5) и в его океанической зоне (рис. 20 1, 4) практически сходны, чем обнаруживается основной вклад в их значения показателей этой зоны. Запасы криля в регионе в целом с 68 и 57 млн. т соответственно в 1977 г. и в первой половине сезона 1977/1978 гг. уже в конце последнего сократились до 17 млн. т и впоследствии, после некоторого увеличения в 1979 г., снизились до 10 млн. т в 1980/1981 гг.

Лишь в 1983 г. они возросли до 26 млн. т. В сезон 1983/1984 гг. они вновь снизились до 19,45 млн. т.

Аналогично запасу происходило изменение и средней биомассы криля – со 107 до 90 гм$^{-2}$ соответственно в 1977 г. и в первой половине сезо-

на 1977/1978 гг. до 27–29 гм$^{-2}$ в конце последнего и в 1979 г. и до 15–16 гм$^{-2}$ в 1980–1982 гг.; в 1983 и в 1984 гг. она возросла соответственно до 45 гм$^{-2}$ и 32 гм$^{-2}$. Аналогичными были колебания запаса и биомассы криля в океанической зоне, отличаясь от региона в целом лишь абсолютными значениями этих характеристик.

Как и в описанном случае, сокращение запасов и биомассы криля в море Содружества в целом (рис. 21 I, 1,3) происходило в основном за счет

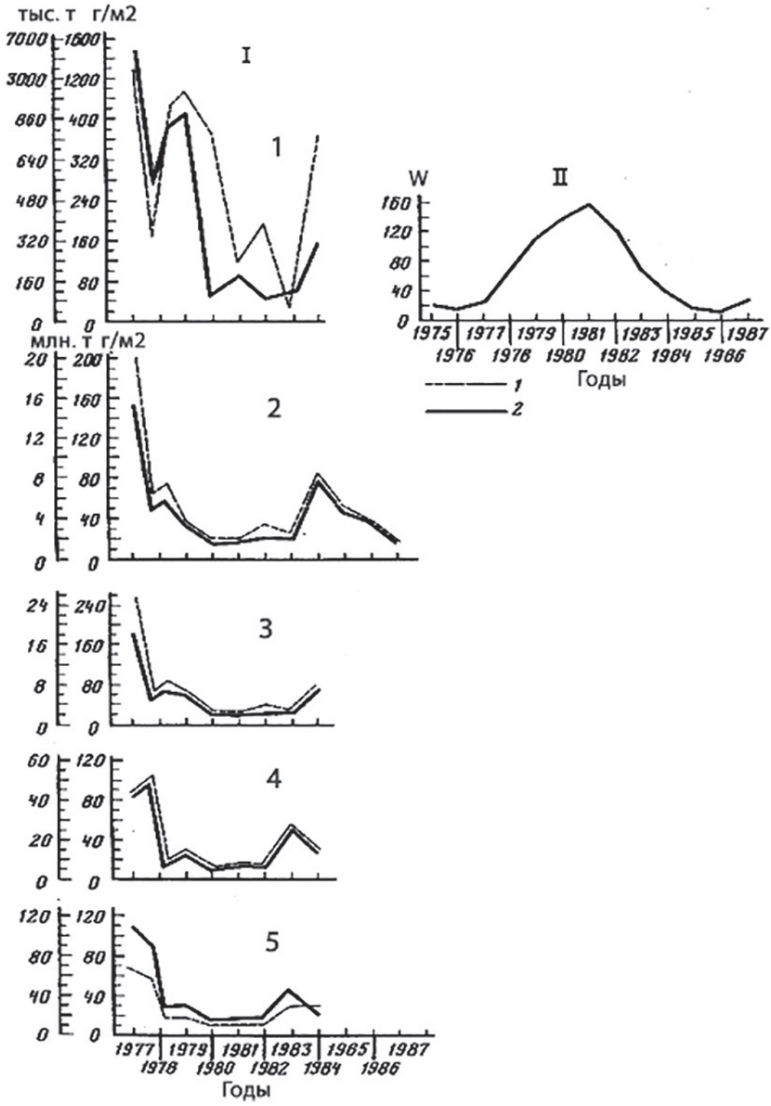


Рисунок 21(I, II). Межгодовые изменения запаса и биомассы криля в разных частях региона между 60–75° в.д. и 60° ю.ш. – кромкой льда на юге (I) и солнечной активности (II). Условные обозначения: 1 – промысловые агрегации в море Содружества, 2 – море Содружества без промысловых агрегаций, 3 – море Содружества, включая промысловые агрегации, 4 – океаническая зона, 5 – регион в целом; W – числа Вольфа; запас – в млн. или тыс. тонн; биомасса – в гм$^{-2}$.

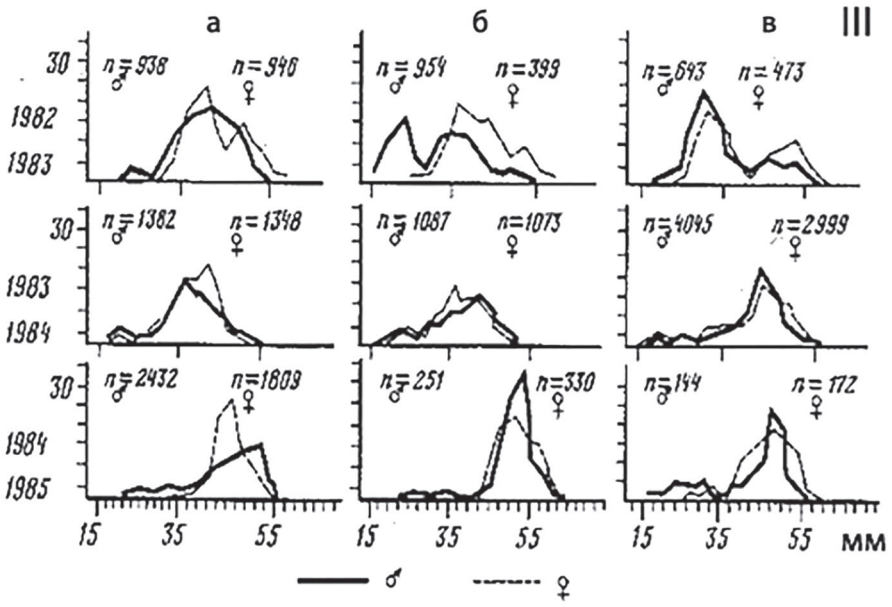


Рисунок 21 (III). Примеры размерного состава криля в разных частях региона при разной степени выноса рачков из основы ареала (сильной – в сезон 1982/83 г., слабой – в последующие годы): а – море Содружества; б – между 66° ю.ш. и АД; в – между АД и 60° ю.ш.

изменений значений этих характеристик для моря без учета промысловых агрегаций (рис. 21 1, 2). В отличие от региона в целом (точнее, от его океанической зоны), здесь резкое снижение показателей обилия криля наблюдалось уже в январе 1978 г., и затем это снижение продолжилось до 1980 г., после чего изменялось в малой степени до 1983 г. Лишь в сезон 1983/1984 гг. наметилось заметное возрастание и биомассы и запасов животных до уровня, соответствующего 1978 г.

Запасы и биомасса криля в промысловых скоплениях в море Содружества претерпевали несколько иные колебания (рис. 21 I, 1). После резкого сокращения с 5000 тыс. т и около 1600 гм$^{-2}$ в 1977 г. до 360 тыс. т и 270 гм$^{-2}$ в январе 1976 г они возросли в феврале 1978 г. до 1000 тыс. т и 390 гм$^{-2}$, затем до 3000 тыс. т и 1000 гм$^{-2}$ в 1979 г; в 1980 г. запасы криля сократились почти в 4 раза – до 760 тыс. т, а биомасса – в 20 раз – до 50 гм$^{-2}$; в последующие годы биомасса криля в скоплениях при колебаниях в пределах 35–90 гм$^{-2}$ к 1983 г. составила 60 гм$^{-2}$, а запасы сократились в 1981 г. до 230 тыс. т и после возрастания в 1982 г. до 390 тыс. т снизились почти в 10 раз – до 44 тыс. т в 1983 г. В сезон 1983/1984 гг., как и в море в целом, количественные характеристики скоплений криля возросли: биомасса – более чем вдовое в сравнении со средним уровнем в 1980–1983 гг., а запас – до уровня 1980 г.

Выявленные закономерные колебания запасов и биомассы криля, особенно в регионе в целом и в море Содружества, наталкивают на мысль о существовании в антарктической зоне крупномасштабных процессов,

вызывающих описанные флуктуации с определенной цикличностью. Сопоставление полученных нами данных с величинами солнечной активности в ряде лет исследований (рис. 21 II) показывает наличие между ними несомненной обратной связи. Механизм этой связи, по-видимому, заключается в следующем. Известно, «что при усилении солнечной активности в атмосфере Земли возрастает повторяемость меридиональных процессов», причем «… возрастание солнечной активности будет способствовать усилению (увеличению устойчивости) меридиональности там, где она уже наблюдалась» (цит. по Гирсу, 1971, стр. 176). В таком случае следует ожидать, что интенсификация меридионального переноса в гидросфере, вызванная интенсификацией атмосферных процессов, генерированных в свою очередь возрастающей активностью солнца, приведет и к соответствующей интенсификации экспатриации криля. Признаками этого явления должны быть снижение размера популяции (запаса), снижение биомассы рачков и возрастание в океанической зоне экспатриации доли молоди – в результате интенсивного выноса её из прибрежной зоны. Как было показано, первые два признака имеют место. О явном проявлении третьего признака свидетельствует рисунок 21 III. Как видно из него, в океанической зоне наблюдалось нарастающее от 1977 к 1983 году увеличение доли мелкоразмерного криля.

В плане проверки выдвинутой нами гипотезы В.А. Брянцевым (Самышев и др., 1987) произведены расчеты индексов, характеризующих интенсивность переноса вод в связи показателями интенсивности солнечной активности. При этом охвачены как исследованный ряд лет, так и предшествующий и последующий циклы. Найдено, что колебания биомассы и запасов криля сопряжены с изменчивой системой переноса вод, определяемой сложной и изменчивой системой барического поля. На основании анализа сложных связей с помощью матриц вероятности переходов от состояния к состоянию (по типу Марковских) выявлено, что возрастание количественных характеристик криля логически связано с системой следующих взаимообусловленных факторов: снижением солнечной активности, интенсивным зональным переносом с востока на запад, слабым меридиональным воздухообменом и переносом. Механизм связи представляется в следующем. Пониженная и средняя солнечная активность определяют снижение меридионального переноса и интенсификацию восточно-западного переноса. Последний в свою очередь обусловливает интенсивное ветровое перемешивание верхнего слоя вод и препятствующий экспатриации криля эффект за счет увеличения вихреобразования усиленного Западного прибрежного течения в условиях выраженных топогенных факторов и возрастания роли поперечной составляющей этого течения, направленной к берегу. Высокая солнечная активность определяет соответственно противоположные процессы в среде (и как результат – снижение количественных характеристик популяции криля). Интересно, что с направлением и интенсивностью атмос-

ферного переноса и переноса вод оказывается связанным и положение промысловых агрегаций криля в море Содружества. В 1977 и 1978 гг., когда минимальным был перенос меридиональный и максимальным зональный восточно-западный, его наиболее крупные агрегации располагались на шельфе на 75° в.д.; в годы усиленного меридионального переноса и пониженного зонального восточно-западного (1980-1982 гг.) – западнее (на 60–65° в.д.) (рис. 14). (Для последующих двух лет расчеты индексов переноса не произведены).

Найденные связи дают основание для прогноза запасов и биомассы криля в крупном пространственном масштабе – например, в нашем случае в масштабе региона и даже моря Содружества, и мест локализации прибрежных промысловых агрегаций. В.А. Брянцевым для такого прогноза выделен следующий перечень взаимосвязанных предикторов:

– значение солнечной активности, которое может быть легко экстраполировано с большой точностью на любой срок вперед;

– значение направленного меридионального и зонального переносов, предсказание которых возможно при наличии методики прогноза типа атмосферной циркуляции;

– значение разницы температур на станциях «Новолазаревская» и «Санаэ».

Что же касается промысловых агрегаций, количественные характеристики криля, в которых, безусловно, находясь под влиянием изменений в популяции в целом, испытывают большое воздействие местных океанических условий. Вышеуказанные признаки усиления экспатриации животных от начального этапа систематических наблюдений к их концу если и проявляются, то со сдвигом во времени. Например, значительное снижение запаса в промысловых агрегациях моря Содружества стало заметным лишь в 1981 г., в то время как в самом море этот процесс стал очевиден в 1978–1979 гг. При этом размерная структура рачков в агрегациях (рис. 21 III) подвергалась незначительным изменениям без выраженной закономерности.

Наконец, интересно, что подобные описанным для исследованного нами региона колебания запасов криля в промысловых скоплениях установлены отечественными научно-промысловыми и поисковыми экспедициями в Атлантическом секторе Антарктики. Так, в южной части моря Скотия в 1978 г. суммарная биомасса рачков в промысловых агрегациях составляла около $12–14 \cdot 10^6$ т, а в 1984 г. по данным учета специалистами АтлантНИРО она снизилась до $1 \cdot 10^6$ т; в районе о. Южная Георгия она составляла в указанные годы соответственно $1 \cdot 10^6$ и $0{,}003 \cdot 10^6$ т (Краткий отчет о ходе реализации комплексной целевой программы … («Криль») …, 1985). Предполагается, что эти изменения также связаны с крупномасштабными колебаниями условий среды.

При сопоставлении полученных нами данных по учету криля в исследованном районе в 1981 г. (табл. 2) с результатами акустических съемок

в рамках программы FIBEX в январе-марте 1981 г. (Hampton, 1983, см. ранее) в трех секторах Антарктики выявляется хорошее согласование значений его биомассы и запаса. Это свидетельствует, с одной стороны, о репрезентативности результатов, с другой – подтверждает ранее высказанную мысль о сравнимости данных по учету криля, полученных при производстве лишь крупномасштабных съемок.

Выявленные колебания запасов в крупных регионах дают основание полагать, что подобные колебания возможны и в пределах ареала в целом, т.е. на уровне всех популяций вида. В связи с этим вряд ли правомочно абсолютизировать полученные экстраполированием расчетные данные о размере популяции по одной или даже нескольким съемкам в том или ином регионе, как это пытаются делать некоторые авторы, в т.ч. по результатам съемки по программе FIBEX. По-видимому, даже некую «среднюю» величину запаса и биомассы криля, учитывая выявленные колебания, можно получить корректно лишь на основании многолетних наблюдений, охватывающих весь цикл этих колебаний. В противном случае можно говорить лишь о количественных характеристиках для конкретного года. В нашем случае получение таких средних представляется правомочным. По произведенным (округленно) расчетам средняя биомасса криля составляет 40 гм$^{-2}$, запас - соответственно 760 млн. т (на площади 19 млн. км^2) (Любимова, 1985) при колебаниях этих величин от 15 до 100 гм$^{-2}$ и соответственно 285–1900 млн. т. Диапазон полученных величин «перекрывает» величины, даваемые на основании разовых гидроакустических съемок (Kalinowski, Witek, 1981a,b; Hampton, 1983) и на основании расчетов (Tome, Marschoff, 1977; Green, 1977; Воронина, 1981), однако средняя биомасса оказывается выше, чем приводимая первыми авторами и Н.М. Ворониной, – соответственно в 1,3 и 2 раза, а величина запаса соответственно в 2,6 и 3,6 раза выше рассчитанной Томо, Маршоффом и Грином, и, вместе с тем согласуется с результатом косвенных расчетов Маквиллана (McQuillan, 1962), в 1,8 раза ниже таковых, полученных Пекенья (Pequegnat, 1958). По-видимому, следует согласиться с мнением Н.М. Ворониной (1981) о том, что оценки запасов криля более 2000 млн. т, даваемые некоторыми авторами, действительно являются неправдоподобными. Причем, как показывают результаты наших исследований, количественные характеристики криля испытывают большую межгодовую изменчивость, характерную для короткоцикличных форм вообще, и оценку их следует производить с учетом этих флуктуаций.

Выявленные межгодовые изменения биомассы и запасов криля позволяют предполагать, что части популяции криля в прибрежных «карманах» (например, в мере Содружества) оказываются недостаточно изолированными от океанической зоны. Причем, как было ранее показано, процесс переноса криля имеет неодностороннюю направленность, т.е. не только в направлении экспатриации. Увеличение количественных характеристик

популяции в 1984 году и в океанической зоне, и в промысловых скоплениях моря без ярко выраженного увеличения доли молоди свидетельствует о зависимости местной популяции от океанической. Это обстоятельство, во-первых, позволяет рассматривать популяцию криля как единую, не имеющую строго изолированных частей, во-вторых, указывает на необходимость учета при прогнозе промысловой элиминации рачков в промысловых скоплениях этой иммигрируемой части популяции.

Таким образом, агрегированное и неравномерное распределение антарктического криля на постларвальной стадии развития обусловлено стайным образом жизни животных и неоднородностью абиотических и биотических условий в пределах зоны их обитания – в поверхностном слое вод.

Образование обширных агрегаций рачков возможно лишь при благоприятном стечении позитивных факторов, среди которых вероятно главными являются активное поведение самих животных (поиск благоприятных условий, прежде всего пищевых) и наличие стационарных круговоротов вод, обусловливающих аккумуляцию эвфаузиевых как физически непосредственно, так и опосредованно через пищевые условия. Наиболее благоприятно сочетание этих факторов в стационированных антициклонических круговоротах, менее – в циклонических. Стационированию круговоротов способствует топогенный эффект. В зонах штормов и прямоточных течений наблюдается распад агрегаций криля.

По результатам анализа многочисленных уловов установлено, что средняя концентрация рачков в стаях невелика, составляя в большинстве случаев десятки, реже сотни гм$^{-3}$, в единичных уловах она достигала 1,5–6,8 кгм$^{-3}$ и лишь однажды – более 73 кгм$^{-3}$.

Запасы и биомасса криля в исследованном регионе в целом и в его отдельных частях испытывают существенные колебания. При этом выявлено, что флуктуации количественных характеристик криля в масштабе региона и моря Содружества достигают 6–7 крат и хорошо согласуются с изменениями солнечной активности. Установление механизма выявленной связи дает основание для прогноза как запасов и биомассы в крупном пространственном масштабе, так и мест локализации прибрежных обширных агрегаций криля в исследованном регионе.

На основании экстраполяции полученных данных о биомассе и запасе криля в регионе найдены средние и крайние значения запасов вида в ареале. При колебаниях округленных значений биомассы криля в регионе в целом от 15 до 100 гм$^{-2}$ и её среднем значении 40 гм$^{-2}$, крайние значения запаса в ареале равны 285–1900 млн. т, а средняя – 760 млн. т (при принятой площади ареала вида около 19 млн.км^2).

Выявленные флуктуации количественных характеристик криля свидетельствуют о недостаточной изолированности частей его популяции в приматериковых морях Антарктики и возможном двустороннем обмене между ними и океанической зоной.

1.3. Пищевой рацион криля и элементы его балансового равенства

Сведения о продукции криля, основанные на расчетах косвенными методами, будучи безусловно интересными и важными для ориентировочной оценки функциональной роли всей его популяции и возможных объемов промысловой элиминации, недостаточно для целей строгого прогнозирования в масштабе ареала вида ввиду известных условностей методики и совершенно неприемлемы для этих целей в масштабе каких-либо частей ареала в связи с неравномерностью распределения как самого объекта, так и других компонентов экосистемы. Представляется наиболее надежным прямой расчет продукции криля на основании данных его учета и предварительного изучения продукционных характеристик животных.

К началу наших исследований имевшиеся представления о продукционных (энергетических) характеристиках антарктического криля были основаны лишь на немногочисленных, единичных данных об уровне обмена (McWinne, Marciniak, 1964), либо на подобных данных в сочетании с расчетами по кривой роста (Чекунова, Рыкова, 1974). Наблюдения М.А. Маквинни и П. Марциньяк (1964) в большей степени посвящены выявлению реакции криля на изменения температуры и в связи с этим имеют определенный методический интерес (в плане накопления опыта по акклимации рачков к условиям эксперимента). Экспериментально определенная В.И. Чекуновой и Т.И. Рыковой (1974) интенсивность потребления кислорода рачками при 5 °С аппроксимирована уравнением $Q = 0{,}121\ W^{0{,}965}$ (Q – в мл O_2·экз.$^{-1}$·ч$^{-1}$, W – в г сырого веса) при сравнительно значительном разбросе измеренных значений. Авторами с использованием измеренных данных об обмене и расчетов прироста рачков по кривой их роста ориентировочно определены величины возможных трат на прирост и обмен и рационов на разных этапах внешнего питания и в течение всей жизни, исходя из вероятной продолжительности её в 2,5 года. Согласно авторам, общее количество фитопланктона, потребляемого рачком в течение всей жизни, составляет 60 г (сырой вес).

В последующем экспериментальные исследования биоэнергетических характеристик криля значительно интенсифицировались. Из них одна часть осуществлена в период наших исследований (1976–1980 гг.), другая – позже.

По наблюдениям У. Килза (Kils, 1978/1979) интенсивность обмена рачков при активном плавании на 40% выше «стандартного» обмена, измеренного Маквинни и Мартиньяк (1964). Автор отмечает высокую чувствительность животных к снижению насыщения воды кислородом; вместе с тем указывается на их способность к адаптации к условиям его низкого насыщения.

Польскими исследователями С. Ракуза-Сущевским и К.В. Опалинским (Rakusa-Susczczewski, Opalinski, 1978) измерена интенсивность потребления кислорода крилем при температуре. Судя по приведенным

уравнениям (при -1 °С $Q = 0{,}116\ W^{0{,}950}$, при 1,5 °С – $Q = 0{,}551\ W^{0{,}74}$, при 2,4°С $Q = 2{,}09\ W^{0{,}50}$) авторы экспериментировали с явно недостаточно акклимированными к условиям опытов животными, о чем свидетельствуют хотя бы неестественно большие, превышающие порядок, различия в интенсивности обмена рачков в узком диапазоне температур (см. далее).

И, напротив, небольшие различия в частоте сердечных сокращений у рачков в пределах -1,4 °С и +2,4 °С установлены впоследствии К.В. Опалинским (Opalinski, 1979). По данным этого автора Q_{10} в пределах указанных температур составляет для молодых особей 1,3, а для взрослых – 1,6.

По результатам определений А.Г. Наумовым и В.И. Чекуновой (1980), интенсивность потребления кислорода крилем пи разной температуре в зависимости от массы тела аппроксимируется следующими уравнениями: при 2 °С $Q = 0{,}142\ W^{0{,}851}$, при 5 °С $Q = 0{,}210\ W^{0{,}683}$, при 7 °С $Q = 0{,}752\ W^{0{,}400}$. Согласно расчетам авторов, выполненным аналогично проведенным ранее В.И. Чекуновой и Т.И. Рыковой (1974) (с некоторыми уточнениями), суммарное потребление фитопланктона за весь период жизни для самцов криля составит 62 г, для самок – 91 г. Как видно из приведенных данных, интенсивность обмена рачков при 5 °С по определениям А.Г. Наумова и В.И. Чекуновой почти вдвое, а рассчитанный суммарный рацион для самок в 1,5 раза выше, чем по определениям В.И. Чекуновой и Т.И. Рыковой.

Заслуживающие внимания по своим результатам экспериментальные исследования скорости дыхания, фильтрации и потребления пищи антарктическим крилем провела группа японских ученых в рейсе «Умитака Мару III» антарктическим летом 1980/1981 гг. по программе «БИОМАСС»/ «ФАЙБЕКС» и в Токийском университете. Скорость дыхания рачков с сухим весом в диапазоне 6,1–385,4 мг определена методом Винклера при содержании животных в ёмкостях 300 и 1000 мл или 12 л при температуре 0°С (Segawa Susumi et al., 1983). Акклимация длилась 8–12 часов. Полученная зависимость между скоростью дыхания и сухим весом выразилась уравнением $Q = 0{,}0259\ W^{0{,}8331}$. При пересчете на сырой вес (среднее содержание сухого вещества в криле 26% (Чекунова, Рыкова, 1974) уравнение будет иметь вид: $Q = 0{,}100\ W^{0{,}8331}$. Скорость фильтрации и потребления пищи рачками размером 19–55 мм и сухим весом 7– 400 мг определена при кормлении культурой *Dunaliella*, задававшейся в разных концентрациях (Kato Mitsuo et al., 1982). Зависимость между скоростью фильтрации и весом рачка выразилась уравнением $y = 16{,}4 + 0{,}205\ x$, ($r = 0{,}654$), где y – скорость фильтрации в $мл \cdot экз.^{-1} \cdot ч^{-1}$, x – сухой вес в мг. По мнению авторов, учитывая траты на дыхание и линьку, при низких концентрациях фитопланктона в море криль переходит на хищничество, включая каннибализм, случаи которого она наблюдали во время рейса. Из разноразмерной взвеси (4,8–83 мкм) криль предпочитал

потреблять пищевые частицы более 8 мкм, но в случае доминирования потребляет и частицы менее 8 мкм (Sagava Susumi et al., 1983; Opalinski et al., 1997). Ротовой аппарат позволяет крилю отлавливать мелкие частицы до 2 мкм, оптимальный размер потребляемых частиц – от 10 до 30 мкм и более (McClatchie, Royd, 1983). По данным вышеуказанных японских авторов, скорость фильтрации рачков при высоких концентрациях пищи была значительно выше, чем при низких. При бедном фитопланктоне криль становился неактивным и не мог компенсировать траты на обмен.

Возрастание интенсивности питания приводит к увеличению динамической активности и соответствующему повышению скорости потребления рачками кислорода (Ikeda, Dixon, 1984).

По наблюдениям в лабораторных условиях (Morris et al., 1983), криль питается круглые сутки, но пик активности приходится на ночь; вместе с тем отдельные спады и подъемы в фильтрационной активности отмечены и днем. Косвенным показателем большей активности в питании криля ночью и в поверхностных слоях является большая скорость синтеза липидов в этих естественных условиях. Наполнение желудка у животных снижалось днем и с глубиной. Плотность криля сильно влияет на скорость фильтрации: с повышением его плотности в опытах с 0,5 до 9,5 экз.$\cdot л^{-1}$ скорость фильтрации снижалась с 30 до 5–7 л$\cdot ч^{-1}\cdot г^{-1}$ сухого веса.

Исследования суточной активности питания *E. superba* по степени наполнения желудка и кишечного тракта (Павлов, 1972; Sawamoto Shose et al., 1983) не позволили дать однозначного ответа. По мнению первого автора, в питании рачков обнаруживается четко выраженный суточный ритм с двумя максимумами активности питания – в полночь и в полдень. И, как было ранее отмечено, с этим ритмом связываются активные вертикальные миграции рачков. Авторами второй цитируемой работы в одних случаях установлен суточный ритм в питании рачков с пиками около 0–9 и 12–15 часов, в других – отчетливых пиков активности питания не выявлено.

По результатам наблюдений (в течение суток) за изменчивостью содержания глюкозы и лактатов в гемолимфе и пищеварительной железе, а также гликогена в пищеварительной железе у рачка выявлен ночной максимум в активности питания (Mezykowski, Rakusa-Susczczewski, 1978/1979).

В обзоре данных по биоэнергетическим характеристикам антарктического криля (Clarke, Morris, 1983) авторами критически рассмотрена методика экспериментов и проанализирована пригодность результатов, полученных разными авторами, для расчета его «энергетического бюджета». По мнению авторов, имеющиеся оценки потребления кислорода рачками не позволяют судить об их основном (стандартном) обмене. Криль, хорошо перенося гипоксию, максимально потребляет кислород при его насыщении 85%. В целом скорость потребления кислорода не-

велика и её зависимость от сырого веса рачков (для случая основного обмена) предлагается описывать уравнением $Q = 0{,}0813\ W^{0{,}88}$. Криль способен отфильтровывать частицы размерами около 3 мкм, а наиболее активно – частицы размерами 10–30 мкм. Скорость фильтрации рачков в проточных сосудах – 100–1000 мл·ч$^{-1}$. Авторами предполагается, что криль питается круглосуточно с максимумом интенсивности ночью (по крайней мере, у Южной Георгии). По результатам реконструкции энергетического бюджета криля в районе о. Южная Георгия, за лето (190 суток) самцы расходуют 4,5 кДж на рост и 0,56 кДж на линьку, самки – еще 4,28 кДж дополнительно на развитие яичников. Затраты на образование тканей, плавание и питание неизвестны. При некоторых допущениях суточное потребление энергии летом у самцов оценивается в 5%, у самок – в 6% от веса тела.

На примере *Euphausia pacifica* показано (Torres, Childress, 1983), что активный обмен у эвфаузиевых (т.е. обмен во время активного длительного плавания) незначительно превышает уровень, который авторы считали стандартным, но который в действительности был «нормальным» (routine metabolism), но который слагается из основного (standard metabolism) и дополнительных трат на обмен во время обычных периодов спонтанной активности. Эксперименты по определению «стандартного обмена» (в действительности это – «нормальный» обмен) при групповом содержании животных могут привести к получению завышенных результатов. Более сильное влияние на интенсивность обмена оказывает температура, причем её влияние зависит от скорости движения рачков: при высоких скоростях движения (112 м·ч$^{-1}$) $Q_{10} = 2{,}8$, при стандартном обмене (0 м·ч$^{-1}$) $Q_{10} = 2{,}0$.

Давление вызывает значимое, но небольшое увеличение потребления кислорода. Криль способен к температурной акклимации.

Как следует из приведенного обзора, экспериментальные исследования и до, и после наших исследований ограничивались определением лишь некоторых биоэнергетических характеристик, не давая ясного представления ни о рационе, ни о его составляющих. Ориентировочные расчеты последних недостаточны для выявления функциональной роли криля и определении продукции популяции в целом. А связи с этим, безусловно, более надежными являются непосредственные, прямые определения этих характеристик.

1.3.1. Материал и методика

Рацион и его балансовые величины у антарктического криля исследовались экспериментально в экспедиционных условиях в регионе моря Содружества антарктическим летом 1976–1977, 1977–1978 и 1979–1980 гг.

Отлов животных разного размера для опытов производился тралом Айзекса-Кидда в модификации Самышева-Асеева и планктонной сетью

ДжОМ (диаметр колец 80 и 113 см, капроновый газ № 49) в пределах верхнего 200-метрового слоя. Отловленные животные с целью их акклимации предварительно содержались в аквариуме (ёмкостью 320 л) с проточной водой от 1 до 5–6 суток при температуре 0–2 °С. При длительном содержании рачков подкармливали культурой водорослей, выращивавшихся в судовой лаборатории.

Рацион животных рассчитывался по сумме балансовых величин – C = R + P + F, где C, R, P и F – соответственно величины суточного рациона, трат на обмен, прироста и неусвоенной части корма (фекалиев). Величиной жидких выделений, поскольку, как известно, она составляет незначительную долю в балансе (Сорокин, 1956), авторы посчитали возможным пренебречь.

В зависимости от целей экспериментов определение балансовых величин рациона у животных осуществлялось как радиоуглеродным методом Ю.И. Сорокина (1966), так и в сочетании этого метода с кислородным. Первый вариант экспериментов был поставлен для определения пороговых и максимальных значений концентрации корма на примере животных одной массовой размерной группы. Комбинированный способ (определение P и F радиоуглеродным методом, а R – кислородным) применен при проведении опытов с животными разного размера для установления значений балансовых величин рациона в зависимости от массы тела животных и выявления изменчивости коэффициента использования усвоенной пищи на рост (K_2) с возрастом последних.

При определении балансовых величин рациона радиоуглеродным методом в опытах использовались меченые радиоуглеродом культуры водорослей. Последние выращивались в искусственной питательной среде, в которую вводили радиоактивный углерод из расчета 200 μCu на 1 литр раствора. По достижении постоянной метки (обычно через 7–10 дней) культура сгущалась, отмывалась и хранилась при температуре около 0° в темном месте. Определение содержания углерода в водорослях (для определения их обратной удельной активности – C_r) и в теле животных производилось иодатным методом мокрого сжигания (Карзинкин, Тарковская, 1962) с последующим расчетом его количества через оксикалорийный коэффициент 3,34 (Ivlev, 1934) и энергетический эквивалент 10 кал·мг$^{-1}$С (Винберг, 1983; Platt, Irwin, 1973)[5*]. Ассортимент предложенного животным корма состоял из нескольких видов водорослей (*Gymnodinium lanskoii, G. kowalewskii, Platymonas viridis, Sceletonema costatum* и др., табл. 3) и детрита, полученного из жгутиковых водорослей. Выбор наиболее приемлемого корма производился по результатам определения так называемого индекса усвоения (Cy/C). При этом экспозиция подопытных животных на меченом корме составляла от 6 до 12 часов в зависимости от начальной концентрации корма. Определение времени прохождения пищи

[5] Следует отметить, что рассчитанное указанным методом содержание углерода в криле (табл. 4) хорошо согласуется с результатами прямых определений его в эвфаузиевых (Kotori et al., 1986).

по кишечному тракту животных перед постановкой опытов по определению балансовых величин производилось по убыванию метки фекалиев, для чего животные, содержавшиеся на меченом корме, пересаживались последовательно из сосуда в сосуд с немеченым кормом с интервалом в 10–20 минут до полного исчезновения метки. В опытах по определению балансовых величин выдыхаемый животными радиоактивный CO_2 связывался $BaSO_4$ и осаждали на фильтре, так же как и фекалии животных. Для определения усвоенного углерода животных высушивали при температуре +65 °С, растирали и приготавливали взвесь, десятую, пятую, третью части которой или полностью всю взвесь (в зависимости от размера эвфаузиевых) осаждали на фильтр. Радиоактивность осадков определяли под торзионным счетчиком ВФЛ-25 с помощью прибора ДЛ-100. Опыты производились в сосудах ёмкостью 1–3 л.

Определение интенсивности потребления кислорода животными производилось с помощью свинцово-серебряного датчика по схеме, описанной в работе Л.Б. Кляшторина и Э.И. Мусаевой (1977) в респирометрах объёмом 1 л при плотности посадки рачков 3–5 экз.·л$^{-1}$ в зависимости от размеров последних. При этом наряду с определением величины суточных трат на обмен представляло интерес выяснить период адаптации животных к условиям опыта и выявить суточную ритмику их биологической активности – с тем, чтобы, во-первых, акклимируя животных перед последующим опытом, исключить влияние на результаты их стрессового состояния, во-вторых, для расчета суточных значений балансовых величин рациона и самого рациона по данным кратковременных (1–2 часа) опытов определить коэффициенты пересчета значений для того или иного времени суток, в течение которого велись опыты.

Все опыты производились при естественных температурах воды в диапазоне от 0 до 2 °С.

Всего выполнено 120 опытов по определению балансовых величин радиоуглеродным методов и более 150 определений интенсивности обмена животных кислородным методом.

1.3.2. Результаты и их обсуждение

Непрерывными наблюдениями с помощью кислородных датчиков за дыханием животных, отсаженных в респирометры через 5–6 часов после выдерживания их без пищи, установлено ярко выраженное увеличение интенсивности их обмена в результате возбуждения в первые 6–12 часов (с момента пересадки), после чего обмен животных стабилизировался на каком-то одном уровне в зависимости от их массы (рис. 22). Очевидно, можно полагать, что этот срок для животных с массой тела в диапазоне 65,0–1200 г (7,6–120 мг С) является минимальным акклимационным периодом к условиям опыта. Причем сам характер акклимации, выраженный кривой колебаний интенсивности обмена, оказался различным у

Таблица 3. Результаты определения пищевой ценности кормов для криля

Вид корма	Концентрация корма, мг л$^{-1}$	Cr корма, 10^{-6} мгС· экз.$^{-1}$	K = 24*/ t**	Радиоактивность животных, имп.· мин.$^{-1}$· экз.$^{-1}$	Количество усвоенного углерода, 10^{-6} мгС· экз.$^{-1}$	Масса животных, мгС· экз.$^{-1}$	Cy / C), % в сутки
Detritus	81,90	15,79	2,00	1290,0	20369,10	60,90	0,0669
Gymnodinium lanskoii	20,38	5,02	2,00	6488,0	32569,76	57,64	0,1130
Platymonas viridis	96,25	2,92	2,00	2136,0	6237,12	54,23	0,0230
Dunaliella tertiolecta	65,32	4,77	2,00	2556,0	12192,12	52,69	0,0463
Sceletonema costatum	30,00	4,13	4,00	6253,0	25824,89	80,10	0,1290
Nephrochloris salina	30,00	2,80	4,00	370,0	1036,00	73,34	0,0057

* – 24 – продолжительность суток, ч; ** – продолжительность кормления животных, ч.

разных групп подопытных животных независимо от массы тела последних. На рисунке 22 изображены наиболее характерные типы колебаний интенсивности потребления кислорода животными в процессе длительного выдерживания их в респирометрах. В случае «а» очень интенсивное потребление кислорода животными, почти на порядок превышающее среднесуточное потребление, наблюдается в самом начале выдерживания. Впоследствии наблюдается спад интенсивности обмена и её стабилизация на 6-й час выдерживания. В других случаях («б», «г», «д») в процессе акклимации могут возникать «вторичные всплески» – резкие увеличения интенсивности обмена на каком-то этапе акклимации, причем в случае «д» в первый час содержания животных наблюдалось довольно низкое потребление кислорода. В некоторых случаях («г») в процессе акклимации наблюдается снижение интенсивности обмена животных при многочисленных колебаниях с затухающей амплитудой. Разнообразие характеров акклимации животных, очевидно, объясняется различиями в их физиологическом состоянии, природа которых к настоящему времени остается неясной. Сама потребность в акклимации гидробионтов перед опытами общеизвестна (Винберг, 1956 и др.). В данном же случае представляет интерес длительность периода акклимации у изученных животных. Специальному изучению периода акклимации гидробионтов к условиям опыта посвящено мало работ, в связи с чем не представляется возможным произвести широкий сравнительный анализ полученных данных с таковыми других авторов. Отметим лишь, что по длительности акклимации криль занимает промежуточное положение между планктонными копеподами (Кузьмичева, Шарф, 1980) и равноногими ракообразными (Самышев и др., 1980) на Черном море.

Наблюдениями за акклимированными взрослыми животными при их содержании в респирометрах в условиях естественного освещения фик-

сировались изменения в скорости потребления ими кислорода в течение суток. Причем приуроченность максимума интенсивности дыхания к тому или иному времени суток у животных носит ярко выраженный индивидуальный характер. У большинства животных возрастание скорости потребления кислорода наблюдалось либо в астрономический полдень, либо в астрономическую полночь – независимо от того, в период ли равноденствия (февраль) или в период антарктического дня (январь) производились опыты (рис. 23). По-видимому, представление о повышенной активности в питании и движении рачков и в полдень, и в полночь, полученное по результатам исследований наполнения желудочно-кишечного тракта интегрально для выборки (Павлов, 1969), объясняется тем, что при таком способе нивелируются индивидуальные различия в пищевом поведении (да и вообще в поведении) животных. По всей видимости, в естественных условиях суточная ритмика биологической активности (интенсивность питания, движения) у разной части популяции криля в целом имеет асинхронный характер, обусловленный комплексом факторов (накормленность животных, их упитанность, физиологическое состояние, время суток и др.), причем у большинства особей её максимум приходится на то или иное указанное выше время (либо днем, либо ночью). Интересно заметить, что произведенные нами многочисленные (более 100) определения жирности отдельных особей взрослого криля из района исследований позволили выявить чрезвычайную вариабельность её значений независимо от стадии половой зрелости животных от 2,5 до 57,0% в расчете на сухое вещество. Причем ловы животных осуществлялись в дневные часы суток на сравнительно небольшом локальном участке у северной окраины залива Прюдс в 1978 г. в агрегациях III и VI (рис. 14). Выявленная индивидуальная разнокачественность жирности – несомненный результат различий в интенсивности питания животных во времени в прошлом и их физиологического состояния. Не исключено, правда, влияние пространственной неоднородности зоны откорма животных. Однако, учитывая ограниченность района лова, влияние этой неоднородности, надо полагать, не было абсолютно определяющим различие жирности животных.

Опыты с животными разных размеров (длиной тела от 16 мм до 50 мм и соответствующей массой тела 68,0–1200,0 мг, а выраженной в количестве углерода от 7,65 мг С·экз.$^{-1}$ до 120,8 мг С·экз.$^{-1}$) позволили получить величины интенсивности их обмена в зависимости от массы тела (рис. 24 а). Она колебалась в зависимости от размеров животных от 1,37 до 0,61% массы их тела. Рассчитанная зависимость интенсивности обмена от массы тела животных (для 0 °С) выразилась степенным уравнением:

$$R = 2{,}45\ W^{-0{,}29}, \qquad (21)$$

где R – траты на обмен животных в течение суток в % т массы тела; W – масса тела животных в мг С·экз.$^{-1}$.

Для абсолютных значений R (мг С·экз.$^{-1}$·сут.$^{-1}$) эта зависимость выразилась соответственно уравнением:

$$R = 0{,}0245\ W^{0{,}71}. \qquad (22)$$

Испытания разных видов водорослей и детрита (табл. 3) показали, что большинство видов кормов достаточно эффективно усваивается подопытными животными (ср., например, с данными по Су/С, приводимыми для тропического зоопланктона в работе Т.С. Петипа и др., (1971). Однако наиболее высокий индекс усвоения оказался при кормлении культурами *Sceletonema costatum*. В связи с этим они и были в дальнейшем использованы в качестве корма во всех экспериментах по определению рациона и его балансовых величин.

Время прохождения пищи по желудочно-кишечному тракту у животных разного размера было различным и составило для животных с массой тела (сырой вес) 70–150 мг – 3,0–3,5 часа, 200–400 мг – 4,0 часа, 500–1000 м и более – 4,5–5,0 часов. Исходя из полученных результатов и определялась длительность этапов кормления в экспериментах по изучению балансовых величин рациона радиоуглеродным методом.

В интервале температур от 0 до +2 °С какой-либо закономерной изменчивости в величинах потребленного корма *E. superba* одинакового размера не выявлено, что позволяет использовать в расчетах все данные опытов, полученные в интервале этих температур.

У использованных в опытах эвфаузиевых размером от 37 мм до 42 мм и, соответственно, сырой массой тела от 500 до 600 мг (содержание

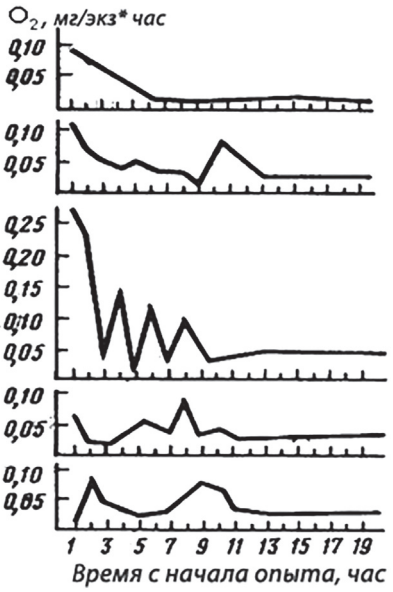


Рисунок 22. Наиболее характерные типы колебаний интенсивности потребления кислорода крилем в процессе его акклимации к условиям опытов.

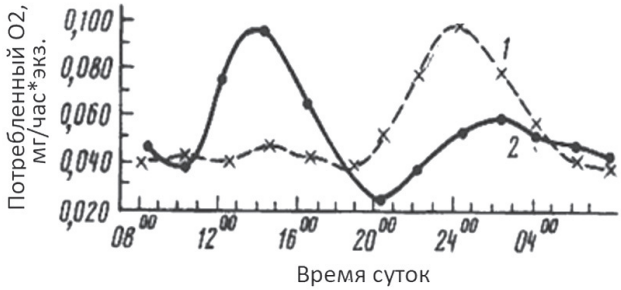


Рисунок 23. Примеры суточной ритмики интенсивности дыхания криля. 1 – январь, 2 – февраль.

углерода в теле животных от 60,4 мг С·экз.$^{-1}$ до 76,9 мг С·экз.$^{-1}$) разброс данных по балансовым величинам рациона при одних и тех же концентрациях корма оказался достаточно большим, имея сходные пределы колебаний, что, несомненно, связано с физиологической неоднородностью животных из естественных популяций. Последнее, очевидно, усугубляется и тем, что в процессе траления облавливаются животные из разных участков и скоплений. В связи с этим зависимость рационов и их балансовых величин от количества пищи рассматривалась нами для животных разной массы (в пределах вышеуказанных величин) в целом. Как видно из рисунка 25, эта зависимость проявляется достаточно четко. Следует при этом отметить, что питание *E. superba* зафиксировано при очень низких концентрациях корма (0,005 мгл$^{-1}$). С увеличением количества пищи возрастание рациона и балансовых величин происходит асимптотически. Кривая выходит на «плато» при концентрации 6–8 мгл$^{-1}$. Связь между суточным рационом животных и концентрацией корма выражается уравнением:

$$C = 0{,}5400\,(1 - 0{,}540010^{\,-0{,}1295\,Bo}) \text{ при } \sigma = 0{,}041, \qquad (23)$$

где C – суточный рацион в % от массы тела животных при той или иной начальной концентрации корма; Во – начальная концентрация корма (мгл$^{-1}$); 0,5400 – максимальный рацион, соответствующий «плато» (% от массы тела животных); σ – среднее квадратичное значение невязки.

Аналогичная связь для балансовых величин рациона аппроксимируется уравнениями:

$$R = 0{,}2100\,(1 - 10^{-0{,}1320\,Bo}) \text{ при } \sigma = 0{,}013, \qquad (24)$$
$$P = 0{,}2870\,(1 - 10^{-0{,}1015\,Bo}) \text{ при } \sigma = 0{,}042, \qquad (25)$$
$$F = 0{,}1292\,(1 - 10^{-0{,}1261\,Bo}) \text{ при } \sigma = 0{,}016, \qquad (26)$$

где R, P и F – соответственно траты на обмен, определенные радиоуглеродным методом, прирост и неусвоенная часть пищи в % от массы тела животных, максимальные значения которых соответствуют 0,21, 0,29 и 0,13%.

Полученные радиоуглеродным методом максимальные значения интенсивности обмена для одноразмерных особей криля (массой тела,

эквивалентной 60–70 мг С·экз.$^{-1}$) оказались более чем втрое ниже величин, определенных кислородным методом (ср. данные на рис. 24 а и 25). Соответственно этому и максимальные значения рациона для данной размерной группы криля, рассчитанные по сумме балансовых величин, определенных радиоуглеродным методом, уступают значениям рациона, где слагаемая величина определена кислородным методом (ср. данные рис. 25 и табл. 4). Нами не проводился специальный поиск причин выявленных различий в результатах определений интенсивности обмен разными методами. Однако можно полагать, что занижение значений обмена при радиоуглеродном методе определений произошло в связи с необычайно большим осадком

$BaCO_3$, выпадавшим в наших опытах при связывании углекислоты сернокислым барием. В результате масса осадка $BaCO_3$ в несколько раз превышала максимальное значение массы, приведенной Ю.И. Сорокиным (1966) в таблице поправок на самопоглощение осадка, а коэффициент самопоглощения осадка, определенный нами по предлагаемой методике экстраполяцией, очевидно, не соответствовал своему истинному значению. В связи с этим полученные результаты представляют интерес только с точки зрения выявления предельных концентраций корма – минимальной, при которой наблюдается питание животных, и максимальной, когда дальнейшее увеличение концентрации корма не приводит к увеличению балансовых величин и рациона в целом.

В связи с изложенным при дальнейших расчетах рациона и коэффициента K_2 нами использованы результаты определений кислородным методом.

Максимальные значения суточного прироста и неусвоенной части корма у животных разного размера (длиной от 16 мм до 50 мм и массой тела, эквивалентной содержанию углерода от 7,65 мг С·экз.$^{-1}$до 120,8 мг С·экз.$^{-1}$) при концентрации корма 10 мгл$^{-1}$ закономерно снижаются по мере возрастания массы их тела (рис. 24 b, c). Крайние значения суточного прироста и неусвоенной части корма для животных указанного диапазона размеров колеблются соответственно от 2,48% до 0,16% и от 1,78% до 0,09% их массы тела. Зависимость максимальных суточных значений этих балансовых величин от массы тела животных аппроксимируется степенными уравнениями:

$$P = 18{,}6\ W^{-0{,}98} \quad (27)$$

$$F = 16{,}35\ W^{-1{,}09}, \quad (28)$$

где P и F – максимальные значения прироста и неусвоенной части корма в % от массы тела животных; W – масса тела животных в мг С·экз.$^{-1}$.

Уравнения 21, 27 и 28 позволяют рассчитать как максимальные суточные балансовые величины для конкретных весовых групп животных, так и – путем суммирования – величины максимального суточного рациона, а кроме того проследить за изменениями коэффициента K_2 у животных по мере увеличения их размера, т.е. роста. Произведенные расчеты

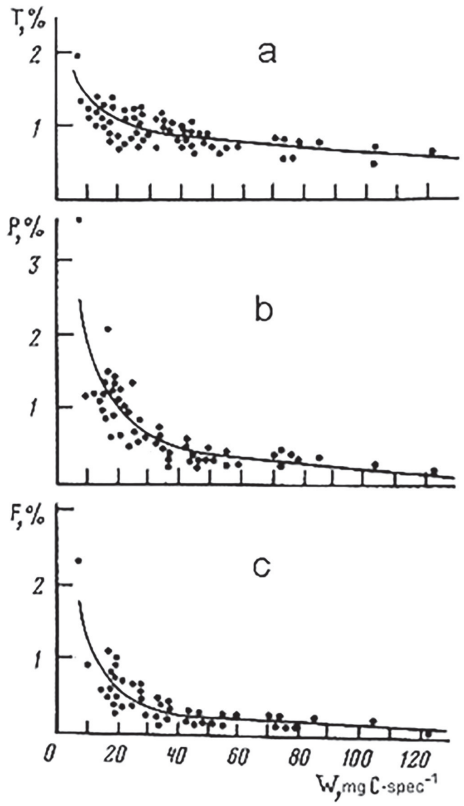


Рисунок 24. Зависимость суточных трат на обмен (a), прироста (b) и неусвоенной части корма (c) от массы тела криля (W) при концентрации корма 10 мгл$^{-1}$.

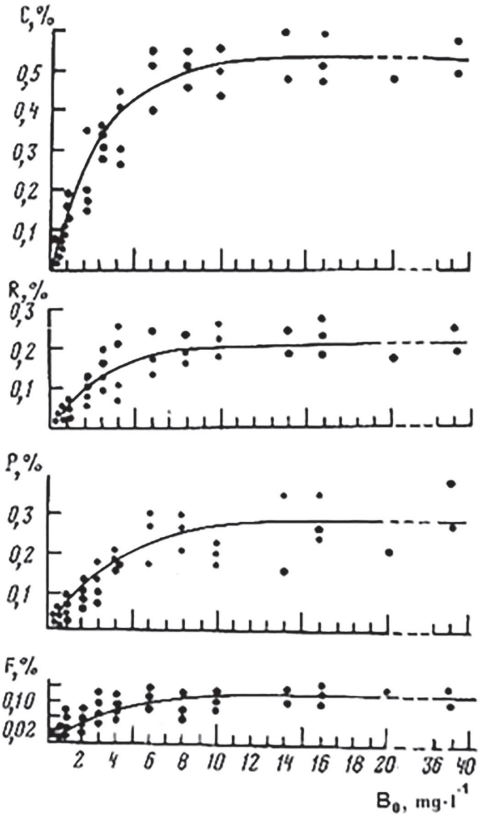


Рисунок 25. Зависимость величин суточного рациона (C), трат на обмен (R), прироста (P) и неусвоенной части корма (F) от концентрации корма (Bo).

приведены в табл. 4. В пределах колебаний массы тел животных длиной 16–50 мм их максимальные суточные рационы изменяются от 5,6% до 0,86% массы тела.

Как видно из изложенного, результаты комплекса проведенных нами экспериментальных исследований, которыми охвачен довольно широкий круг вопросов затронутой проблемы, находятся в разном отношении с данными, полученными другими авторами.

Что касается суточного ритма биологической активности криля, здесь, очевидно, уже нет оснований для разногласий: и наши, и других авторов экспериментальные данные, согласуясь с полевыми наблюдениями, подтверждают его существование с возможными максимумами в полночь и (или) в полдень. Проявление этих максимумов в тот или иной период суток, вероятно, зависит от физиологического состояния животных, прежде всего – от их накормленности; неоднородность последних по степени накормленности обусловливает асинхронность в проявлении суточного ритма для той или иной части популяции в целом.

Таблица 4. Расчетные значения суточного рациона, его балансовых величин и энергетического коэффициента роста второго порядка K_2 у различных размерно-весовых групп криля.

Длина, мм	Масса тела		Прирост P, %	Неусвоенная часть корма F, %	Траты на обмен R, %	Рацион C, %	K_2
	мг сырого веса · экз.$^{-1}$	мг C· экз.$^{-1}$					
16	67,6	7,65	2,48	1,780	1,37	5,63	0,644
18	96,0	10,40	1,84	1,270	1,25	4,36	0,595
19	115,6	13,20	1,45	0,980	1,16	3,59	0,556
22	128,0	15,00	1,28	0,850	1,12	3,25	0,533
22	136,0	17,00	1,13	0,740	1,08	2,95	0,511
23	148,0	19,00	1,02	0,650	1,05	2,72	0,493
24	162,5	21,00	0,92	0,590	1,01	2,52	0,477
26	188,3	25,00	0,78	0,48	0,96	2,22	0,448
27	206,9	27,00	0,72	0,45	0,94	2,11	0,434
27	220,5	29,00	0,67	0,41	0,92	2,00	0,421
29	258,6	34,00	0,59	0,35	0,88	1,82	0,401
29	265,2	35,00	0,56	0,34	0,87	1,77	0,392
31	279,2	37,00	0,53	0,32	0,85	1,70	0,384
33	324,5	43,00	0,45	0,27	0,82	1,54	0,354
33	335,8	45,00	0,44	0,25	0,81	1,50	0,352
33	347,8	46,60	0,42	0,25	0,80	1,47	0,344
34	369,0	49,00	0,40	0,25	0,79	1,42	0,336
35	389,0	52,00	0,38	0,22	0,78	1,38	0,328
36	412,5	55,00	0,36	0,20	0,77	1,33	0,319
37	441,2	60,00	0,33	0,19	0,75	1,27	0,306
40	550,0	71,00	0,28	0,16	0,71	1,15	0,283
41	585,6	73,00	0,27	0,15	0,71	1,12	0,276
42	640,0	77,00	0,26	0,14	0,70	1,10	0,271
42	685,0	79,00	0,25	0,14	0,69	1,08	0,266
44	845,5	85,00	0,23	0,13	0,68	1,04	0,253
48	1020,0	105,00	0,19	0,10	0,64	0,93	0,229
50	1200,0	120,80	0,16	0,09	0,61	0,86	0,208

Аналогично сходно мнение авторов о чрезвычайно широком пищевом спектре криля, способности животных отлавливать как мелкие (менее 8–10 мкм) частицы, в том числе детрит, так и крупные водоросли, и даже животных. Результаты подводных наблюдений (Несис, 1985) позволили расширить представление о способах питания криля. Все это свидетельствует не только об адаптированности животных к неблагоприятным пищевым условиям, но и об их относительно высокой пищевой активности. Последнее подтверждается и выявленным нами

широким диапазоном колебаний между пороговой концентрацией корма (0,005 мгл$^{-1}$) и его концентрацией, при которой рацион выходит на плато (6–8 мг/л).

Полученные нами результаты определений балансовых величин рациона и расчетных значений последнего в целом оказываются отличными в разной степени от таковых, приводимых разными авторами.

Для сопоставления данных по результатам измерений интенсивности обмена выразим полученное нами уравнение (22) в принятой большинством авторов форме (R – в мл O_2·экз.$^{-1}$·час$^{-1}$, W – в г сырого веса):

$$R = 0{,}052\ W^{0{,}71}, \qquad (29)$$

а уравнения, полученные другими авторами, приведем к 0 °С, принимая Q_{10} = 2,25 (Винберг, 1983) (табл. 5).

Прежде чем перейти к обсуждению приведенных результатов, следует акцентировать внимание и на принятой нами величине Q_{10}, поскольку её значения, определенные разными авторами в экспериментах, также представляют интерес в данном случае.

И.В. Ивлевой (1981) показано, что интенсивность метаболизма пойкилотермных животных при условии их полной акклимации к температуре в одинаковой степени зависит от температуры при Q_{10}=2,0–2,5.В связи с этим Г.Г. Винбергом (1983) предложено впредь до последующих уточнений для приведения скорости метаболизма пойкилотермных животных к некоторой определенной температуре принимать Q_{10}=2,5.

Как видно из таблицы 5, интенсивность обмена у криля по нашим определениям в разной степени ниже определенной другими автора-

Таблица 5. Уравнения, аппроксимирующие связь между интенсивностью потребления кислорода (R, мл O_2·экз$^{-1}$·час$^{-1}$) и массой тела (W, г сырого веса криля), приводимые разными авторами

Авторы	Температура при опытах, ° С	Уравнение	
		Полученное по результатам опытов	Приведенное к 0° С
Чекунова, Рыкова, 1974	5	$R = 0{,}121\ W^{0{,}965}$	$R = 0{,}088\ W^{0{,}965}$
Rakusa-Susczcewski, Opalinski, 1978	-1	$R = 0{,}116\ W^{0{,}95}$	$R = 0{,}130\ W^{0{,}95}$
	1,5	$R = 0{,}551\ W^{0{,}74}$	$R = 0{,}505\ W^{0{,}74}$
	2,4	$R = 2{,}09\ W^{0{,}50}$	$R = 1{,}82\ W^{0{,}50}$
Наумов, Чекунова, 1980	2	$R = 0{,}142\ W^{0{,}851}$	$R = 0{,}102\ W^{0{,}851}$
	5	$R = 0{,}210\ W^{0{,}683}$	$R = 0{,}151\ W^{0{,}683}$
	7	$R = 0{,}752\ W^{0{,}400}$	$R = 0{,}459\ W^{0{,}400}$
Segawa Susumi et al., 1982	0	$R = 0{,}0259\ W^{0{,}8331}$ (W –в сухом весе)	$R = 0{,}100\ W^{0{,}8331}$ (W – в сыром весе)
Clarke, Morris, 1983	?	$R = 0{,}0813\ W^{0.88}$ (предлагается принять на основании обзора)	–
Наши данные	0	$R = 0{,}052\ W^{0{,}71}$	$R = 0{,}052\ W^{0{,}71}$

ми. Причем, судя по уравнениям, наиболее низкие значения, полученные другими авторами, в 1,5–2 раза превышают величины, измеренные нами. К ним относятся измерения В.И. Чекуновой, Т.И. Рыковой (1974) при 5°С, А.Г. Наумова, В.И. Чекуновой (1980) при 2°С, Sagawa Susumi et al. (1982) и предлагаемые A. Clarke, D.J. Morris (1983). Результаты измерений польских исследователей (Rakusa-Susczczewski, Opalinski, 1978) при разных температурах и А.Г. Наумова, В.И. Чекуновой (1980) при других температурах превосходят результаты наших измерений в 3–10 раз. Выявленные различия между результатами наших измерений и данными других авторов, по всей вероятности, объясняются различиями в технике постановки опытов и связанных с ними различиями в степени акклимации животных к условиям экспериментов. В отличие от нас, все цитируемые авторы изучали скорость потребления кислорода крилем, используя скляночный метод с определением содержания кислорода по Винклеру. При этом методе, во-первых, исключается контроль за акклимацией животных перед постановкой опыта, во-вторых, не учитывается то количество кислорода, которое потребляется животными непосредственно после пересадки в респирометры в состоянии возбуждения, вызванном этой пересадкой. Полярографический метод, примененный нами, позволяет избежать подобных искажений: состояние животных оказывается под контролем на обоих этапах экспериментов. Причем их окончательная акклимация в нашем случае завершалась в респирометрах, в которых (при условии выдерживания в открытом виде) рачки могут пребывать длительное время, не приводя к большому снижению насыщения воды кислородом. Последняя, кроме того, перемешивалась с помощью магнитной мешалки.

С наименее акклимированными к условиям опыта животными экспериментировали польские исследователи. Наряду с нереально высокими значениями интенсивности дыхания рачков, об этом свидетельствуют также и неестественно высокие значения Q_{10} в интервалах температур, при которых производились опыты. Так, по нашим ориентировочным расчетам, выполненным по результатам экспериментов этих авторов, в интервале -1° – +1,5 °С Q_{10} получается равным 16 (!), в интервале +1,5 – +2,4 °С – около 32 (!) и в интервале -1 – +2,4 °С – около 50 (!).

В меньшей степени завышенные результаты получены советскими авторами (Чекунова, Рыкова, 1974 и Наумов, Чекунова, 1980). О недостаточной акклимации животных в экспериментах у первых авторов свидетельствует большой разброс полученных значений интенсивности обмена, у вторых – более высокие результаты, в том числе и при сходной (5°С) с температурным условием, созданным в опытах ранее В.И. Чекуновой, Т.И. Рыковой (1974) , и также неестественно высокие значения Q_{10}: в интервале в интервале +5 – +7 °С он (по результатам измерений А.Г. Наумова, В.И. Чекуновой) составил около 13 (!), в интервале +2 – +7 °С – около 10 (!), и лишь в интервале +2 – +5 °С он оказался близким к

реальному значению (около 2,5), однако на фоне явно завышенных значений.

Методические недостатки, очевидно, связанные с акклимацией, сказались и на результатах определений величины Q_{10} у других авторов. Напомним, что Маквинни и Марсиньяк (McWinne, Marciniak, 1964) в интервале 0–5°С не нашли больших различий в интенсивности обмена криля при разных температурах (Q_{10} = 1,1–1,3), в то время как в интервале 5–15 °С Q_{10} был равен 2,1. Безусловно низкими представляются значения Q_{10}, приводимые К.В. Опалинским (Opalinski, 1979) по результатам измерений частоты сокращений сердца у криля (в интервале – 1,4° – +2,4° равные для молоди 1,3, для взрослых особей – 1,6). Заключение по этому вопросу на примере *Euphausa pacifica* (Torres, Childress, 1983) (о том, что у эвфаузид Q_{10} при стандартном обмене составляет 2,0, при активном – 2,8), согласуясь с результатами исследований И.В. Ивлевой (1981) и вышеуказанным в связи с этим предложением Г.Г. Винберга (1983), надо полагать, не вызывает сомнений, а сами величины Q_{10} могут быть использованы в качестве дополнительных критериев при оценке корректности получаемых экспериментальных данных.

Серьезными аргументами, подтверждающими корректность полученных нами экспериментальных данных об обмене криля, являются четкое согласование их с массой тела животных и с другими балансовыми величинами рациона и – как итог – закономерные изменения коэффициента K_2 в их онтогенезе. Известно (Цейтлин, 1984), что произведение степеней из уравнений, аппроксимирующих зависимость обмена от массы тела и массы тела от длины организма, равно 2. С наибольшим приближением к точности выполняется это соотношение для степени из уравнения (22) связи обмена с массой тела криля, полученного нами, и степени из уравнения связи его массы с длиной тела, полученного нами ($W = 0{,}0226\ L^{2{,}78}$), а также приводимого Локером (Locker, 1973) и подтвержденного Сархажем (Sarchage, 1977/1978) ($W = 0{,}001798\ L^{3{,}3436}$), где W – масса тела рачка, мг сырого веса, L – его длина, мм; произведение степеней из уравнений других авторов значительно превышают 2. Наконец, рассчитанные нами по балансовым величинам рационы криля подтверждены экспериментально путем учета скорости потребления им фитопланктона (Kato Mitsuo et al., 1982). Так, по данным этих авторов, в воде с высокой концентрацией фитопланктона (4,93 мг хлорофилла «а»·л$^{-1}$) рачки с массой тела 240,7–247,9 мг (сухой вес) потребляли корм в количестве 1468–1915 мкгС·экз.$^{-1}$, а рачки с сухим весом тела 10,1–13,4 мг – соответственно 183–211 мкгС·экз.$^{-1}$. При средней калорийности рачков 5,0 кал·мг$^{-1}$ сухого веса, определенной нами, и энергетическом эквиваленте углерода, соответствующем 9,3 кал·мг$^{-1}$ (Винберг, 1960), 1 мг сухой массы рачка соответствует 0,53 мгС. По произведенным на основе этих равенств расчетам суточный рацион у крупных рачков, с массой тела, адекватной 128–131 мгС, составил 1,1–1,5% от последней, у мел-

ких (5,4–7,1 мгС) – 3,4–3,0% соответственно. По нашим определениям суточный рацион у рачков с массой тела, соответствующей 120,8 мгС, составил около 0,9%, а у рачков с массой тела, соответствующей 120,9 мгС, составил около 0,9%, а у рачков с массой тела 7,65 мгС – 5,63%. Некоторые различия в результатах, полученных нами и японскими исследователями, можно объяснить различиями в методах исследований: японские исследователи определяли скорость потребления пищи рачками расчетным методом по уравнению Паффенхёфера (Paffenhöfer, 1971, цит. по Kato Mitsuo et al., 1982); кроме того, указанные различия в определенной степени могут быть связаны с различиями в энергетической ценности тела организмов и с недостаточной связью с этим точностью расчетов. Большая согласованность между величинами рационов и массы тела рачков в нашем случае обусловлена, несомненно, большей корректностью примененных нами методов.

Уровень обмена у криля по нашим определениям хорошо согласуется с уровнем обмена активных ракообразных, описанных Л.М. Сущеней (1972) ($Q = 0{,}232\ W^{0{,}875}$) – при условии приведения уравнения с 20° к 0 °С.

Таким образом, принимаемые априорно или на основе завышенных значений обмена величины суточных рационов криля на уровне 5–6% представляются завышенными не менее, чем в 3 раза.

Весьма интересными представляются результаты расчетов коэффициента K_2 и его изменчивость в зависимости от массы тела рачков. Как видно из таблицы 4, по мере увеличения массы тела животных K_2 уменьшается от 0,64 (при массе тела рачка, эквивалентной 7,65 мгС) до 0,21 (при массе тела, эквивалентной 120,8 мгС). Непостоянство K_2 согласуется с кривой роста животных этого вида, имеющей S-образную форму (Чекунова, Рыкова, 1974). Причем, учитывая выявленную тенденцию, можно полагать, что K_2 у животных самого младшего и самого старшего возраста будут еще более значительно различаться. В связи с этим исключается возможность использования физиологического способа расчета продукции животных. В таком случае для расчета продукции (популяции в целом) могут быть использованы обычные способы (Методы определения…, 1968), либо потребуется определение K_2 для всех возрастов, что предполагает заведомо экспериментальное определение самого прироста. В практических целях расчет продукции взрослой части популяции, учитываемой при облове тралами, представляется возможным на основании приводимых табличных осредненных данных (табл. 4) с учетом в каждом случае её размерной структуры. На примере данных по 1980 г. (рис. 26) видно, что суммарный суточный P/B – коэффициент животных в прибрежной агрегации I, где доминировали взрослые рачки (длиной тела 45–54 мм), составлял 0,002; в океанической зоне, где преобладали рачки с меньшими размерами тела (30–42 мм), он был равен 0,004 и в прибрежной агрегации II, где большую часть составляли эвфаузиевые длиной 30–39 мм, он находился на уровне 0,006. В целом

для постличиночной части популяции в регионе суточный P/B – коэффициент составлял 0,004.

Понятно, что эти коэффициенты применимы для ориентировочных расчетов продукции взрослой части популяции криля за относительно короткие сроки. Последние будут определяться возрастным составом когорты. Более корректными будут результаты таких расчетов в случаях преобладания в ней неполовозрелых животных в возрасте 1–2 лет, элиминация которых за счет естественной смертности наименьшая (Allen, 1971). Основное же применение определенные нами величины биоэнергетических характеристик криля, как увидим далее, найдут при оценке роли его в трансформации органического вещества в изученных сообществах в расчете на одни сутки.

Таким образом, экспериментально установлено, что период акклимации криля к условиям опытов составляет не менее 6–12 часов.

На примере массовых размерных групп криля в условиях опыта выявлена ритмика интенсивности обмена животных, соответствующая по времени интенсивности их питания и двигательной активности в есте-

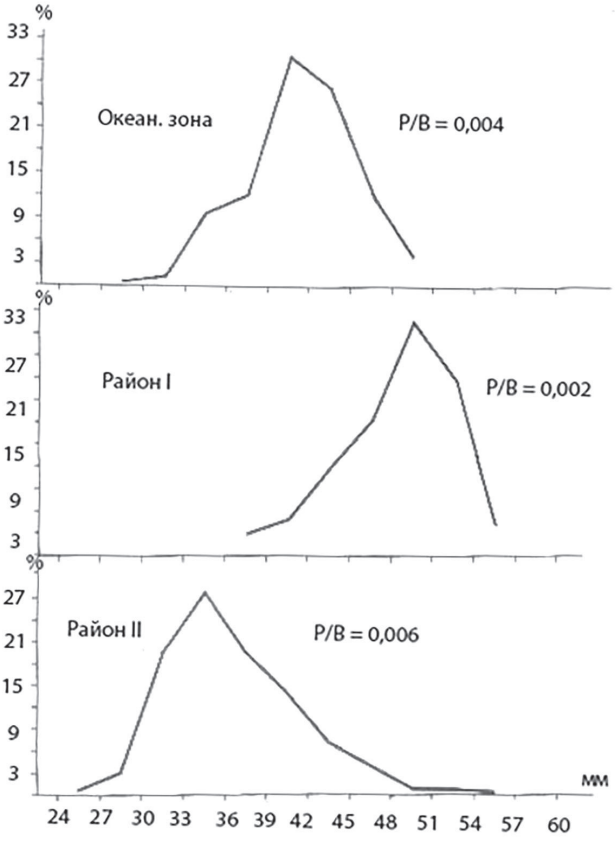


Рисунок 26. Примеры суточных P/B-коэффициентов при разной размерной структуре криля в различных участках региона в 1980 г.

ственной среде. Максимальные значения интенсивности обмена животных в большинстве случаев наблюдаются либо в полдень, либо в полночь.

Пороговая концентрация корма, при которой наблюдается питание криля, составляет 0,005 мгл$^{-1}$, максимальные значения балансовых величин рациона стабилизируются при концентрациях корма от 6–8 мгл$^{-1}$.

Максимальные значения балансовых величин рациона (и самого рациона) закономерно снижаются по мере роста животных, эти зависимости аппроксимируются степенными уравнениями.

Коэффициент использования усвоенной пищи на рост ($К_2$) у криля с возрастом снижается, что необходимо учитывать при выборе способов расчета продукции животных.

ГЛАВА II. ФИТОПЛАНКТОН: СОСТАВ, ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИИ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И УРОВЕНЬ РАЗВИТИЯ

Как уже было ранее отмечено, основные литературные сведения об антарктическом фитопланктоне обобщены Н.М. Ворониной (1977, 1981, 1984). Общие черты его развития могут быть охарактеризованы следующим образом.

Состав флоры сравнительно разнообразен (Manguin, 1960; Козлова, 1964; Hasle, 1969): в водах Южного океана насчитывается 260 видов, учитываемых при обычном микроскопировании, из которых 180 составляют диатомовые, 70 – динофлагелляты, 5 – кокколитофориды, 5 – кремнежгутиковые; причем сравнительно большой части (около 30% из 77 рассмотренных видов) антарктической флоры характерен эндемизм. Список видов продолжает пополняться (Balech, 1973; Grall, Jacques, 1982). В фитопланктоне антарктической зоны доминируют диатомовые водоросли, составляющие до 99,9% численности (Hart, 1934). Развитие водорослей в каждом случае сопряжено с максимумом для небольшого числа видов, причем на долю 1–2 из них приходится более половины общей численности (Marumo, 1953). К доминирующим в антарктической зоне относятся *Fragilariopsis nana, F. curta, F. cylindricus, Chaetoceros dichaeta, Ch. neglectus, Nitzschia subcurvata, N. closterioides*. В связи с постоянным преобладанием в сообществе водорослей небольшого числа видов индекс его разнообразия невелик – -2,0–3,0 в южной части Антарктики и значительно возрастает в зоне Антарктической конвергенции (Walsh, 1971), в Субантарктике он вновь снижается до 2,4–3,2 (Стайер, 1966; Hasle, 1969).

При люминесцентном микроскопировании в фитопланктоне выявлено присутствие очень больших концентраций микрофлагеллят (Walch, 1969), однако их функциональная роль в сообществе наннопланктона недостаточно изучена.

Сезонное развитие фитопланктона сопряжено с закономерными изменениями состава доминирующих форм на фоне присутствия в течение вегетационного периода в обилии ряда видов (Hart, 1942; Krebs, 1970; Steyaert, 1974).

Уровень развития фитопланктона не лимитируют биогенные элементы (Hart, 1934; Hardy, Gunter, 1935; Богоявленский, 1958; El-Sayed, 1968 b; Кабанова и др., 1974; Hayes et al., 1984). Мнения о лимитирующей роли микроэлементов или витаминов противоречивы: по данным одних авторов она велика (Belser, 1963; Provasoli, 1963), по данным других – несущественна (Fials, Oriol, 1984; Hayes et al., 1984). Некоторое лимитирующее воздействие на обилие диатомей оказывает снижение концентрации кремния (Hart, 1934; Clowes, 1938; Аржанова, 1974). По мнению большинства авторов наиболее важными факторами, опре-

деляющими обилие водорослей, является свет и стратификация вод в поверхностном слое (образование сезонного пикноклина) (цит. по Ворониной, 1977, 1981, 1984). Сопряженным с последним фактором является температура вод в фотическом слое, с величиной которой отмечена сильная зависимость интенсивности флуоресценции хлорофилла (Hayes et al., 1984). Однако, по мнению Н.М. Ворониной (1984), в условиях Антарктики влияние температуры на обилие водорослей незначительно; в большинстве случаев оно перекрывается воздействием других факторов. Продолжительность существования стратификации поверхностного слоя вод связана с ледовыми условиями и составляет от 6 месяцев в районе конвергенции до 1–2 месяцев в южной части Антарктики (Макаров, 1956). Толщина фотического слоя, ограниченного положением компенсационной точки (1% освещенности на поверхности), колеблется от 7 до 95 м (Hasle, 1969; El-Sayed, 1968 b; Steyaert, 1973).

Сезонный ход количественного развития фитопланктона в Антарктике по данным учета пигментов (Hart, 1942) находится в зависимости от широты; в северной части он по характеру кривой напоминает сезонное изменение обилия водорослей в вегетационный период в бореальной зоне – их концентрация нарастает от сентября-октября, достигая максимума в декабре, затем постепенно снижается до минимума в июне; в средней части начало вегетации и первый максимум сдвинуты по срокам на месяц, причем позднелетний максимум в мае незначителен; в южной части сроки вегетации ограничены с декабря по апрель с одним максимумом в феврале.

Сходная картина изменений в концентрации фитопланктона, выраженной в традиционных величинах (в биомассе сырого веса в слое 0–100 м) получена В.В. Зерновой (1983) при обобщении ею собственных и литературных материалов по широтным зонам (между 50–60° и 60–70° ю.ш.) Антарктики за период декабрь-май – для первой зоны и декабрь-апрель – для второй. При средней биомассе водорослей в первой зоне, равной 390 мгм$^{-3}$, во второй – 480 мгм$^{-3}$, изменения от весны к осени происходят с максимумами в январе (500 мгм$^{-3}$ – в первой, 990 мгм$^{-3}$ – во второй) и минимумами в мае – до 13 мгм$^{-3}$ (в первой) и апреле – до 160 мгм$^{-3}$ (во второй). В связи с отсутствием данных для зимнего периода предполагается, что биомасса водорослей опускается до единиц мгм$^{-3}$; автор условно принимает её величину равной 5 мгм$^{-3}$.

Приводимая Гартом и В.В. Зерновой схема отражает лишь в самой общей форме сроки и последовательность хода сезонных изменений в обилии водорослей на разных широтных поясах. Временные и пространственные флуктуации гидрометеорологических, в том числе ледовых, условий и особенности местных гидрографических условий (характер береговой линии и т.д.) могут стать причиной существования отклонений от изложенной схемы и привести к нарушению последовательности биологического сезона в том или ином районе (цит. по Ворониной, 1977;

1984). Размах временных изменений обилия фитопланктона в разных районах сильно варьирует. Например, по данным ограниченных наблюдений, длительность максимума концентраций колеблется от 10 дней в районе российской антарктической станции «Мирный» (Кляшторин, 1964) до 3 недель у Южных Оркнейских островов, при этом в последнем случае высокий темп продукции водорослей длился 2 недели (Horns et al., 1969). По наблюдениям в локальных районах отмечена возможность короткопериодной (в течение 3 суток) изменчивости преобладающих видов и обилия фитопланктона (от «цветения» к олиготрофии) в районе островов Баллени в марте 1977 г. (Кузьмина, 1982). Поскольку спад количества водорослей наблюдается при высоком содержании биогенов в среде, предполагается, что его причинами являются перемешивание вод (Krebs, 1970) и выедание фитофагами (Hart, 1942; El-Sayed, 1969; Horns et al., 1969). Правдоподобность снижения количества фитопланктона за счет выедания в локальных участках Антарктики показана ориентировочными расчетами для случаев образования высоких концентраций мезозоопланктеров (Воронина, 1984) и криля (Самышев, 1985а). Предполагается, что в целом характерный для Антарктики дисбаланс трофических отношений в фито- и зоопланктоне, обусловленный, прежде всего, несбалансированностью их продукционных циклов во времени и в пространстве (т.е. уровень воздействия фактора выедания, перекрываемого влиянием изменяющихся гидрологических условий), в различной степени выражен в её разных частях. Размах колебаний концентрации фитопланктона, выраженной в разных величинах, в пространстве в вегетационный период достигает двух-трех порядков (Hart, 1943; Fukaso, 1962; Козлова, 1964; El-Sayed, 1968a и др.), а выраженной в биомассе – в большинстве случаев от десятков мгм$^{-3}$ до 2–5 гм$^{-3}$ (Зернова, 1983), а максимальная биомасса сырого сестона, в котором доминировал фитопланктон, достигала 27 гм$^{-3}$ (Беклемишев, 1959) и даже 66,5 см^{3}·м$^{-3}$ (Marumo, 1953).

В вегетационный период максимальные концентрации фитопланктона расположены обычно в подповерхностном 10–25-метровом слое, с глубиной его количество убывает (Hart, 1942; Hasle, 1969), при этом степень стратифицированности фитопланктона определяется в большинстве случаев плотностной стратификацией вод (Hasle, 1969). В случаях интенсивного вертикального перемешивания распределение фитопланктона по глубине выравнивается; на поздней стадии сукцессии часто наблюдается погружение большой части клеток глубже компенсационной точки; в целом через влияние на вертикальное распределение обусловлено действие факторов, определяющих уровень развития водорослей (Воронина, 1977, 1984).

В существовании сообществ антарктического планктона определенная роль принадлежит криофильному наннопланктону (Meguro, 1962; Hoshisi, 1972), в котором диатомовые водоросли представлены разными

экологическими группами – прикрепляющимися и перманентно-планктонными (Bunt, Wood, 1963). Концентрация ледовой флоры, несмотря на невысокий темп её пополнения, может достигать очень больших величин, что обусловлено как адаптированностью водорослей к слабому свету, так и отсутствием естественной элиминации (погружения на глубину, выедания). Адаптированность водорослей к слабой освещенности проявляется в высоком содержании в них хлорофилла. Так, по наблюдениям в проливе Мак-Мёрдо (Palmisano, Sullivan, 1983) свыше 99% хлорофилла «а» из водорослей в толще льда (133–255 см) находилось в его нижнем 20-сантиметровом слое, при этом микрофлора оказалась способной к фотосинтезу при освещенности 0,02% от падающей радиации. Причем, если концентрация хлорофилла «а» в ледовом слое максимума составляла 656 мгм$^{-3}$, то подо льдом (в воде) она была в 2000 раз меньшей. По мнению Н.М. Ворониной (1977, 1984), высокое содержание хлорофилла в ледовой флоре дало повод для преувеличения её роли в жизни сообществ. Средняя концентрация хлорофилла в паковом льду при весеннем увеличении света составляет 0,1 гм$^{-2}$ (Tranter, 1982). Учитывая большую площадь сезонного льда (около 15 млн. км^2), этот автор считает, что роль ледовой микрофлоры в антарктической экосистеме может быть очень большой. Масштабность экологической роли ледовой флоры и с нашей точки зрения несомненна: при таянии льда на огромной акватории в воду высевается большое количество криофильных водорослей, часть которых продолжает развиваться в её толще. Однако количественных оценок «вклада» криофильной флоры в кормовую базу фитофагов пелагиали не существует. Можно полагать, что в качестве корма непосредственно она играет сравнительно большую роль лишь в агрегированном (во льду) виде, в частности, для криля, который способен выгрызать водоросли из тающего льда (глава I). Относительно небольшая скорость таяния последнего вряд ли может привести к созданию в толще воды высоких концентраций высеваемых водорослей, поскольку часть из них, состоящая из прикрепляющихся форм, по мере поступления в воду тотчас не погружается в глубину, другая, состоящая из перманентно-планктонных форм, разносится течениями. И, очевидно, лишь в случае сочетания основных благоприятных факторов для аккумуляции и интенсивного развития возможно образование плотных концентраций последних и эффективное использование их фитофагами.

Несмотря на относительно большое количество исследований в различных частях Южного океана, представления о региональных различиях в обилии фитопланктона и его составе в настоящее время имеют самый общий, причем достаточно противоречивый, характер. Имеющиеся в литературе сведения о составе и количественном развитии водорослей охватывают практически все сектора Южного океана. Однако в связи с масштабностью акватории, неоднородностью гидроструктуры, обусловливающей разное состояние фитоценоза в разных участках и,

соответственно, неравномерное и изменчивое во времени его состояние и распределение, создаются известные трудности для получения необходимых данных с целью сравнительной характеристики отдельных регионов. Относительно широтных различий в обилии фитопланктона известно, что одна часть исследователей единодушна во мнении о более высоком уровне развития фитопланктона в антарктической зоне, чем в субантарктической (Boden, 1949; Беклемишев, 1960; Козлова, 1964; El-Sayed, 1970 a; Семина и др., 1982; Hayes et al., 1984; Holm-Hansen et al., 1987), другая – напротив, указывает на большое обилие фитопланктона во второй из них, чем в первой (Hart, 1934; Hasle, 1969; Steyaert, 1973; Masao, 1976; Yamaguchi, Sibata, 1982; Зернова, 1983). Эти разногласия Н.М. Воронина (1984) объясняет зональными различиями в сроках протекания идентичных сезонных циклов в фитопланктоне. Автором предполагается, что в течение вегетационного периода происходит поочередная смена преобладания фитопланктона в зонах: Субантарктика (октябрь) – Антарктика (декабрь-январь) – вновь Субантарктика (осень). Рассчитанное ею по данным Гарта (Hart, 1942) среднегодовое количество растительных пигментов в разных широтных зонах Антарктики имеет тенденцию к снижению в направлении с севера на юг. При этом различие в обилии пигментов в крайних широтных зонах достигает 40%. Для сравнительной оценки трех секторов Южного океана по обилию водорослей исходных материалов по прямым наблюдениям недостаточно. Исходя из литературных данных, свидетельствующих о большем обилии фитопланктона в приледовых водах, Н.М. Воронина (1984) предположила, что атлантический сектор должен быть богаче фитопланктоном, чем другие сектора, поскольку здесь северная граница льдов лежит севернее, чем в других. Для подтверждения этого предположения автором приводятся результаты сравнительной оценки осредненных данных из материалов, собранных в 18 рейсах «Эльтанине» (El-Sayed, 1970 a). Согласно этим данным в 1 $м^3$ поверхностного слоя вод в атлантическом секторе количество хлорофилла на 71% выше, чем в тихоокеанском, а в расчете на единицу площади акватории – на 21%. Вместе с тем, как следует из обзора Н.М. Ворониной (1984), развитие водорослей происходит в неритических водах более обильно, чем в океанических. (В первых стратификация лучше выражена и более продолжительна, чем во вторых). Очевидно, что доминирование представителей определенных экологических групп, так и общий уровень развития фитопланктона в том или ином секторе Южного океана будет зависеть и от доли акватории, приходящейся на неритическую зону. Кроме того, надо полагать изрезанность береговой линии и наличие поднятий дна (мелководий) также обусловливают специфику состава и обилие водорослей (за счет топогенного эффекта). По-видимому, вышеуказанные различия в обилии водорослей в разных секторах как всего Южного океана, так и его антарктической зоны, обусловлены «вкладом» и этих

факторов. Напомним (глава I), что более выраженный топогенный эффект в атлантическом секторе, чем в других секторах, обусловливает, например, большее количество в нем личинок криля. Региональные различия в атмосферных процессах, определяющих гидроструктуру (в том числе стратификацию вод) и световые условия, по-видимому, также будут определять соответствующие различия в составе и уровне развития фитопланктона. В литературе крайне малочисленны сведения о межгодовой изменчивости состава и количества фитопланктона для крупных регионов, в том числе и для исследованного нами. Сведения о фитопланктоне в них, полученные по эпизодическим наблюдениям и потому пригодные лишь для самой общей характеристики закономерностей его распределения и развития, не могут послужить для конкретной цели – определения его функциональной роли в экосистеме того или иного региона. Как и в отношении других компонентов экосистемы, решение проблемы представляется возможным на основании систематических, осуществляемых течение ряда лет, комплексных исследований. Исходя из этих соображений и сформулированы цель и задачи исследований фитопланктона в модельном регионе.

В плане достижения конечной общей цели настоящей работы – количественного соизмерения продукционно-деструкционных процессов в пелагиали изучаемого региона – в задачи исследований фитопланктона как важнейшего компонента сообщества входило изучение его основных характеристик – состава, уровня развития, хорологической структуры и особенностей сукцессии в связи с наиболее важными факторами, их обусловливающими, на основе регулярных и комплексных наблюдений преимущественно по единой методике.

2.1. Материал и методика

В работе использованы результаты первичной обработки проб по сборам в разные годы, а также данные расчетов концентрации фитопланктона по сборам в 1977–1979 и 1981 гг., представленные М.С. Савичем в отчетах (Самышев, 1978, 1982, 1983 в, 1987 б). Сборы проб осуществлены в 1973–1983 гг. как в основном регионе, так и (в некоторые годы) в регионе моря Космонавтов, примыкающем к нему на западе (между 30–60° в.д.), в процессе выполнения в них комплексных океанологических съемок (табл. 8) со стандартной схемой положения станций (интервалы между ними 1° по широте и 5° по долготе) и при выполнении мезомасштабной съёмки в районе агрегации криля I в 1980 г. (рис.14) (с интервалами между станциями 0°30’ по широте и 1°20’ по долготе). Почти во всех случаях сбор проб производился батометрами в стандартных горизонтах 0, 10, 25, 50 и 100 м; в тех случаях, когда измерялся уровень первичной продукции, сбор проб в пределах фотического слоя (обычно до 50 м в среднем) производился в горизонтах, соответствующих 100,

50, 25, 10 и 1% освещенности на поверхности. В вегетационный сезон 1972/1973 гг. в регионе между 30–60° в.д. (две съёмки) и в январе-феврале 1973 г. в регионе между 65–95° в.д. сборы фитопланктона производились сетью Джеди (диаметр входного отверстия 37 см, газ № 38) в слоях 0–25, 25–50 и 50–100 м, причем на части акватории второго из них – также и батометрами в стандартных горизонтах. Обработка фиксированных формалином и обогащенных осаждением проб выполнена общепринятым методом под микроскопом путем идентификации форм и подсчета клеток в порциях определенного объема. Расчет биомассы водорослей произведен с использованием рассчитанного объема клеток по определенны их размерам (приравниванием их формы к тем или иным геометрическим фигурам) и умножением на удельный вес, принятый за единицу. Всего обработано около 2800 проб.

Для ориентировочной оценки истинной биомассы фитопланктона на основании сборов сетью Джеди произведен сравнительный анализ данных по сборам разными орудиями (сетью и батометрами). Сравнением данных о численности водорослей, полученных на одних и тех же станциях в январе-феврале 1973 г. по сборам сетью и батометром (рис. 27 а, б), установлено превышение первых над вторыми в среднем на порядок. Однако сходство в распределении численности фитоформ в той части исследованного района, где сборы проводились обоими методами, позволяет полагать возможным использование данных по сборам сетью как для характеристики общей закономерности их распределения во всем регионе, так и «приведения» их к данным, получаемым по сборам батометром путем соответствующих перерасчетов. При этом пересчет биомассы представляется возможным с использованием её определений по сборам батометром (рис. 27 в). Разумеется, подобные расчеты предполагают допущение, что систематический и (прежде всего) размерный составы водорослей в рассматриваемых частях региона в целом в среднем сходны. Судя по результатам расчетов биомассы водорослей (табл. 8), их сравнимости с результатами определений биомассы в другие годы со сходными гидрологическими условиями (см. далее), полученные расчетные данные не вызывают серьезных сомнений и могут быть использованы для последующего анализа.

Анализ видовой структуры и количества водорослей осуществлен с применением традиционных методов математической статистики. Оценка доминирования того или иного вида производилась по рассчитанным значениям встречаемости и доли в общей биомассе, оценка разнообразия видов – по информационному индексу Шеннона (Schannon, 1948), рассчитанному по формуле

$$H = \sum_i^n Pi\ log2\ Pi\ , \qquad (30)$$

где H – разнообразие в битах/особь, n – общее число видов, P – доля *i*-го вида от общей биомассы.

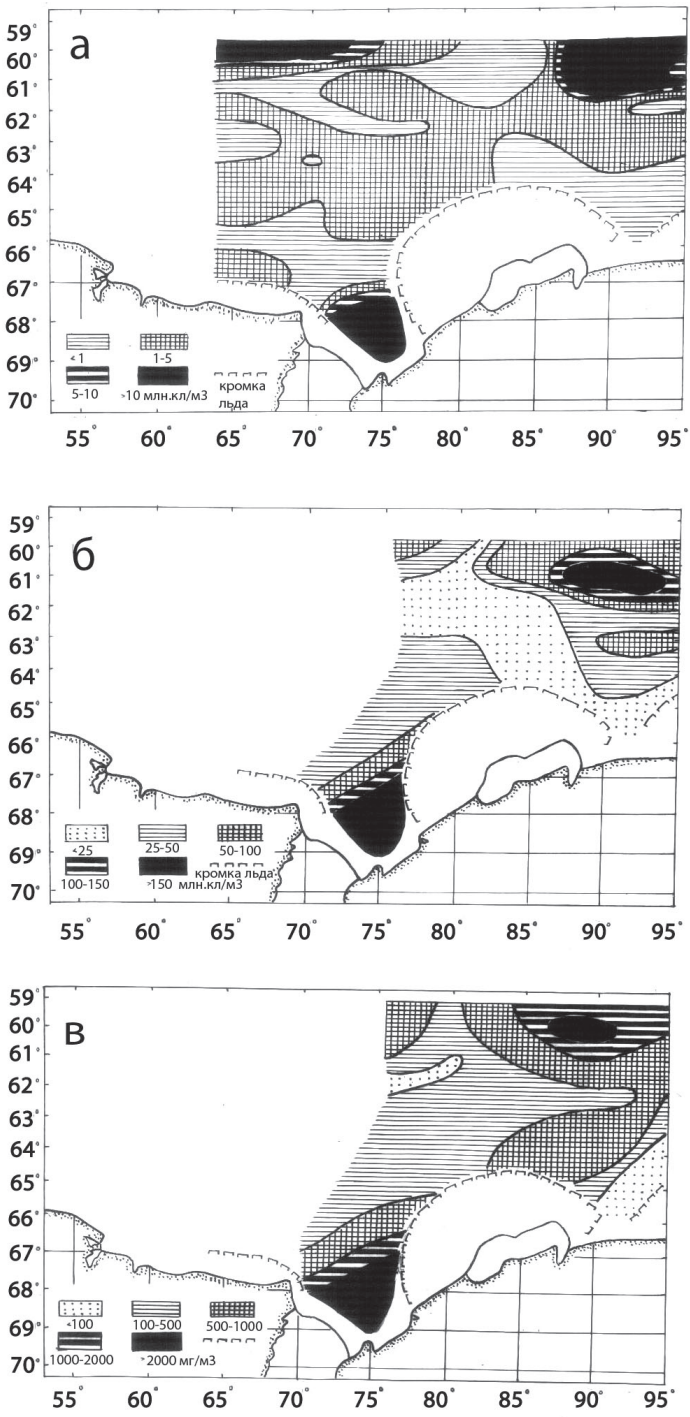


Рисунок 27. Распределение концентрации водорослей в регионе (слой 0–100 м) в январе-феврале 1973 г.; численности по сборам сетью Джеди (а) и батометром (б) и биомассы по сборам батометром (в).

Расчеты средних значений численности и биомассы фитопланктона в пространстве по исходным данным в точках отбора проб произведены после предварительной интерполяции.

К анализу привлечены синхронно полученные данные океанографических наблюдений.

При рассмотрении пространственного распределения водорослей использованы карты геострофических течений (см. выше) и сведения о положении слоя термоклина на разрезах. (Глубина максимального вертикального градиента плотности, характеризующая положение сезонного пикноклина, рассчитана нами по данным измерений солености и температуры воды в период отбора проб). При анализе межгодовой изменчивости биомассы фитопланктона в регионе использованы рассчитанные В.А. Брянцевым значения средней солености, плотности и так называемого индекса однородности для слоя 0–500 м и рассчитанные Т.М. Панкратовой (Самышев, 1985 б) значения изъятия водорослями в фотическом слое фосфатного фосфора и кремнекислоты. В первом случае данные наблюдений температуры и солености до глубины 500 м на стандартных разрезах по 70,75 и 80° в.д. были подвергнуты объемному статистическому T,S-анализу по методике, изложенной в работах О.И. Мамаева (1970) и В.А. Брянцева, А.А. Баринова (1971). Кроме обычного распределения температуры, солености и статистического распределения этих характеристик, рассчитывались средние значения в распределении объемов вод по T,S-классам. Новая характеристика, представляющая собой среднее по третьей координате (по оси Z), отражает высоту трехмерной гистограммы из значений объемов вод по T,S-классам с большим или меньшим количеством классов, т.е. равномерным или неравномерным распределением вод по классам. Поскольку данная величина отражает уровень однородность анализируемого объема вод, она названа индексом однородности (h) (Брянцев, Соболев, 1983). Во втором случае величина изъятия фитопланктоном биогенных элементов определена по разности между их концентрацией в зимний период (за которую принято их содержание в ядре холодной прослойки) и в слое фотосинтеза в летний период (Аржанова, 1974).

2.2. Состав, особенности сукцессии и распределения, обилие

Неоднородность гидрологической структуры региона (в самом широком смысле – начиная от генезиса водных масс и соответствующей связи региона с океаном в целом и кончая формированием местного разнообразия биотопа) обусловливают разнообразие в нем состава фитопланктона. Общий список встреченных форм включает 210 видов и разновидностей, в том числе диатомовых – 138, перидиниевых – 63, золотистых – 6, синезеленых – 3 (Самышев и др., 1983; Савич, Маштакова, 1983 и с учетом дополнений, сделанных позже в ходе анализа материалов).

Таблица 6. Доля массовых форм в фитоцене зимой и летом на примере региона между 30–60° в.д.

Принадлежность к группе и наименование видов	% биомассы	
	Июнь-июль1973 г.	Январь-февраль* 1979 г.
Bacillariophyta	81,2	95,2
1. *Dactyliliosolen antarctica*	18,0	19,0
2. *Fragilariopsis antarctica*	15,0	4,0
3. *Coscinodiscus sp.*	5,0	6,0
4. *Rhizosolenia sp.*	5,0	0,4
5. *Rh. hebetata f. semispina*	3,0	14,0
6. *Fragilariopsis rhombica*	3,0	2,0
7. *Thalassiothrix antarctica*	2,0	20,0
8. *Corethron criophilum*	0,4	5,5
Pyrrhophyta	9,0	4,3
9. *Exuviella cordata*	2,0	1,0
Chrysophyta	1,7	0,3
10. *Distephanus speculum*	1,6	0,2
Cyanophyta	8,1	0,2
11. *Oscillatoria thiebautii*	5,2	0,2

* По М.С. Савичу (Самышев, 1982).

Степень доминирования диатомовых водорослей в целом в фитопланктоне и их отдельных видов зависела от фазы его сукцессии. В летний сезон, на ранних (I–II) фазах сукцессии, на долю диатомовых приходилось около 95% биомассы водорослей (табл. 6), при этом из других групп фитоформ относительно большую её долю составляли перидиниевые – 4–6% биомассы, доля других групп была ничтожно малой. К зиме развитие видов, характеризующих III и IV стадии сукцессии, выражено лишь несколько более, чем летом, и протекает, как и летом, на фоне доминирования диатомей. Последние в этот период составляли около 80% биомассы фитопланктона. Слабая выраженность различий в фазах сукцессии антарктического фитопланктона в разные сезоны иллюстрируется и величинами индекса его видового разнообразия: в целом для региона летом он составлял 3,9–4,0, зимой – 4,2[1] (Самышев и др., 1983 а). Различия в сезонных состояниях антарктической флоры в наибольшей степени выражены в уровне её развития (см. далее) и числе встреченных видов. Последнее снижалось к зиме как в связи с общей депрессией в её развитии, так и в связи с льдообразованием: часть видов вмерзает в лёд, ареал других становится недоступным для исследований. Так, если число встреченных видов в летний период на акватории того или иного

[1] Приводимые величины индексов разнообразия рассчитаны для суммы выборок на всей съемке. Для отдельных выборок (проб, станций) они составляют в регионе в среднем около 2,0 (см. далее).

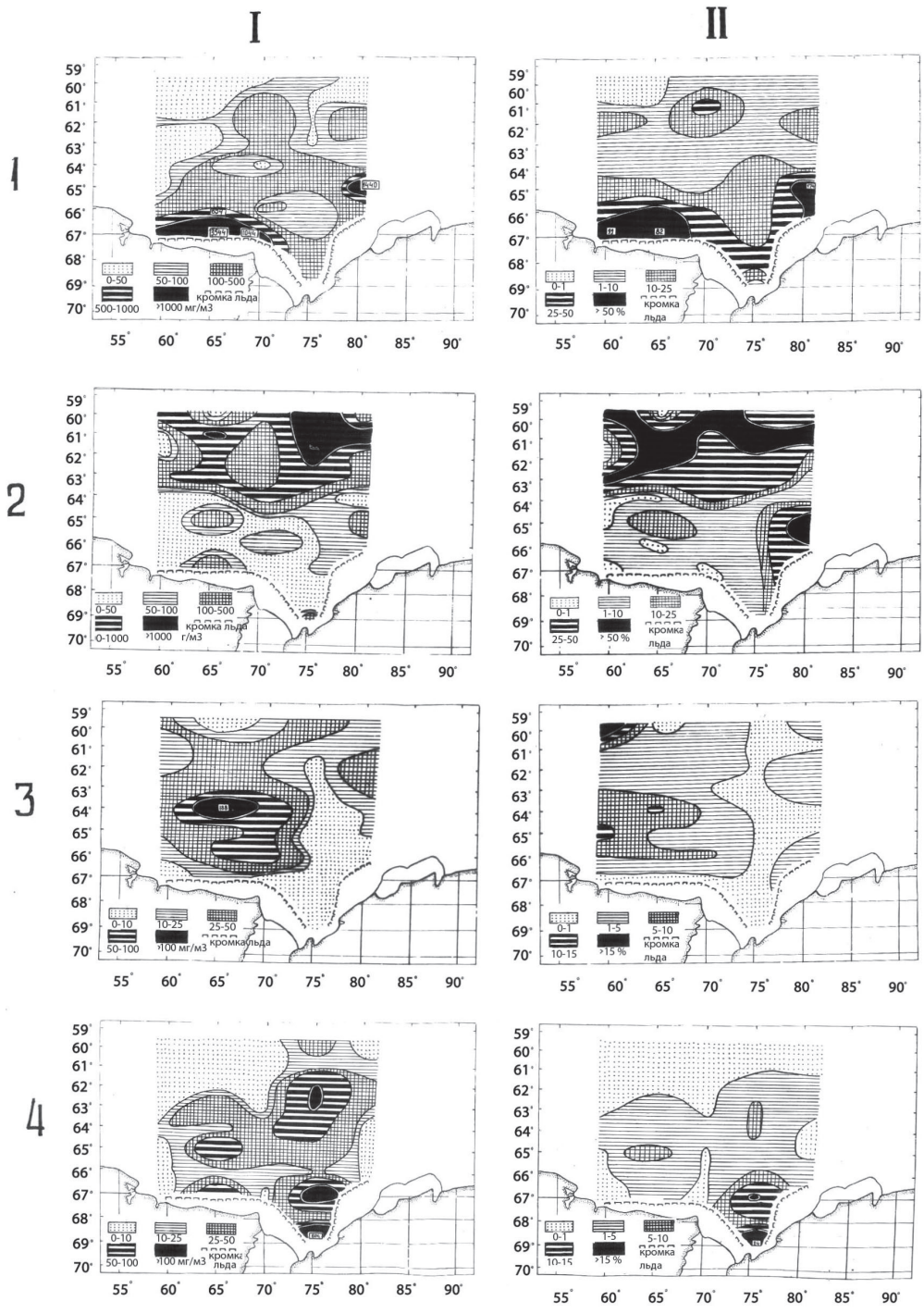
региона по данным разовой съёмки достигало 130–160 видов, в зимнее время в регионе между 30–60° в.д. оно составило 93. Вместе с тем, доминирование в фитопланктоне диатомовых, в том числе характерных и для I-ой, и для II-ой фаз сукцессии, и летом и зимой, безусловно, объясняется неустойчивостью вод, их постоянным перемешиванием – ветровым (летом и зимой) и конвективным (зимой), в результате чего протекание сукцессионного процесса, соответственно, прерывалось более или менее интенсивным развитием этих форм.

Из форм, характерных для начальной, I-ой, фазы фитопланктонной сукцессии, наиболее распространенными и массовыми являются представители рода *Fragilariopsis* и *Chaetoceros*, для последующей, II-ой, – представители рода *Rhisosolenia, Dactyliosolen antarctica*, *Corethron criophilum* и *Thalassiothrix antarctica* (табл. 6, 7). Причем для представителей мелких видов диатомей для региона в целом по данным съёмок в летний период оказывается невысокой, не превышающей, как правило, 5% общей биомассы фитопланктона. Во всех случаях в регионе в целом и на большинстве станций съёмок, рассмотренных отдельно, фиксировалась последующая стадия сукцессии, т.е. отмечалось преобладающее развитие крупных форм. Пропуски в наблюдениях первой фазы сукцессии обусловлены, несомненно, несовершенством методики исследований – растянустостью во времени традиционно выполняемых съемок. С другой стороны, из-за неоднородности гидроструктуры в регионе сама возможность зафиксировать эту фазу на всей его площади представляется проблематичной. По-видимому, её развитие имеет локальный и быстротечный характер. На это указывают, в частности, следующие факты. В летний период максимумы основных представителей, характеризующих I-ю фазу сукцессии, обнаруживаются в отдельных участках, причем не только в прилегающих к кромке льда, где логично предположить её обнаружение с наибольшей вероятностью, но и в удаленных от неё точках, давно освободившихся от ледяного покрова (рис. 28, 3,5,7). По всей вероятности, в последнем случае иногда имело место «наложение» фаз: на фоне развития II-ой фазы в результате перемешивания вод и «нарушения» вертикальной дифференциации и в связи с этим неустойчивой организацией наступает «возврат» сообщества к начальной стадии (возобновление сукцессии).

В зимний период, когда отсутствует сезонный пикноклин, проявление таких «всплесков» более заметно, поскольку постоянная диффузия элементов сообщества в условиях интенсивного и постоянного хаотичного переноса вод в большей степени негативно сказывается на развитии представителей флоры, характерных для II-ой фазы сукцессии. Именно поэтому, например, зимой 1973 года (табл. 6) биомасса одного из мелких видов диатомей – *Fr. antarctica* – в целом для региона составляла 15% общей биомассы фитопланктона. Наконец, возврат к начальной стадии сукцессии в отдельно взятых точках реализуется интенсификацией в

Таблица 7. Средняя биомасса (мгм$^{-3}$, числитель) и доля (%, знаменатель) массовых видов диатомей в фитоцене основного региона в разные годы

Вид и его географическая и экологическая природа*	1978 г.		1979 г.	1980 г.	1981г.	1982 г.	1982-1983 гг.
	Янв.	Февр.- Март	Февр.	Янв.	Февр.-Март.	Янв.	Дек.– Янв.
Rhizosolenia hebetata f. semispina, т-ант., океанический	153/27	96/24	558/49	282/51	12/2	29/2	143/26
Rh. alata f. inermis, ант., океанический	109/19	68/17	27/2,4	46/8,4	70,12	41/2,7	75/13,7
Dactylosolen antarctica, субант., океанический	54/9	57/15	102/9	39/7	185/31	336/22	106/19
Corethron criophilum, к., широконеритический	41/7	15/4	90/8	67/12	33/5,6	261/17	27/5
Thalassiothrix antarctica, ант., океанический	11/2	4/1	77/6,8	26/4,7	21/3,5	34/2,2	95/17,3
Chaetoceros dichaeta, ант., широконеритеческий	1,4/0,2	4/1	11/1	6/1	5/0,9	71/4,6	7/1,3
Fragilariopsis antarctica, субант., океанический	15/3	14/4	15/1,4	24/4,3	24/4	34/2	4/0,7
Fr. curta, ант., неритический	13/2	3/1	8/0,7	1,7/0,3	30/5	41/2,7	5/0,3
Fr. rhombica, ант., широконеритический	6/1	2/0,5	26/2,3	1,7/0,3	10/1,6	28/2	2/0,4
Synedra spatulata, ант., неритический	12/2	36/9	60/5,3	20/3,6	23/4	50/3,2	8/1,5
Nitzschia barkleyi, ант., неритический	10/2	6/1,5	14/1,3	6/1	5/1	23/1,5	7/1,3


I
II
1
2
3
4
59°
60°
61°
62°
63°
64°
65°
66°
67°
68°
69°
70°
55°
60°
65°
70°
75°
80°
85°
90°
0-50
50-100
100-500
500-1000
>1000 мг/м3
кромка льда
0-1
1-10
10-25
25-50
> 50 %
кромка льда
0-1000
>1000 г/м3
кромка льда
0-10
10-25
25-50
50-100
>100 мг/м3
кромка льда
0-1
1-5
5-10
10-15
>15 %
кромка льда

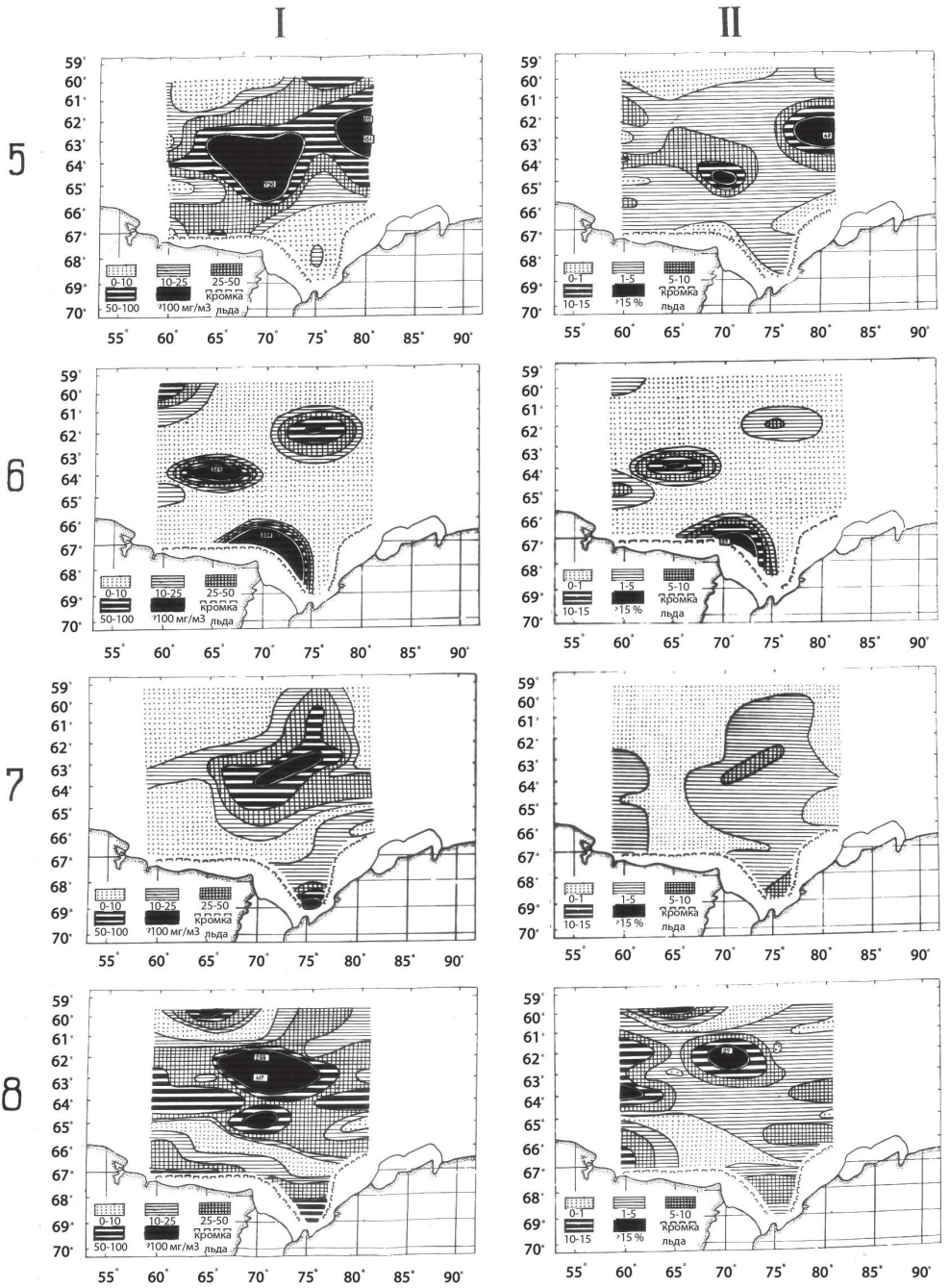


Рисунок 28. Распределение биомассы (I) массовых видов диатомей и её доли в общей биомассе фитопланктона (II) в регионе (слой 0–100 м) по результатам съёмки в январе 1982 г. Условные обозначения: 1 – *Corethron criophilum*, 2 – *Dactyliosolen antarctica*, 3 – *Fragilariopsis antarctica*, 4 – *Fr. curta*, 5 – (см. на след. странице) – *Chaetoceros dichaeta*, 6 –*Talassiothrix antarctica,* 7 – *Nitzschia barkleyi*, 8 – *Synedra spatulata.*

Таблица 8. Средние значения концентрации фитопланктона в регионах к югу от 60° ю.ш. в разные сроки (слой 0–100 м).

Год, месяц	Границы по меридианам	Концентрация		Средний объём клеток, мкм^3
		млн. кл.·м$^{-3}$	мгм$^{-3}$	
1972, XII/1973, I	30–60° в.д.	44,4*	546*	12300
1973, II	« - »	47,1*	579*	12300
1973, VI-VII	« - »	6,4	34	5310
1973, I-II	65-95° в.д.	42,6*	524*	12300
1977, I-III	60-90° в.д.	140,2*	390	2780
1978, I	60-75° в.д.	117,0	563	4800
1978, II-III	« - »	46,1	391	8500
1979, II	60-80° в.д.	114,2	1140	10000
1979, I-II	30-60° в.д.	87,0	673	7700
1980, I	60-90° в.д.	50,2	547	10900
1981, II-III	55-90° в.д.	145,2	599	4125
1982, I	60-80° в.д.	378,0	1535	4050
1982, XII/1983, I	55-85° в.д.	65,2	548	8400

* Рассчитанные значения. (Объяснение в тексте).

развитии разных характерных для неё представителей – в каждом случае при доминировании ограниченного числа видов. Последнее прежде всего определяется неравномерностью распределения популяций, её исходной концентрацией в той или иной части ареала. В ряде случаев соседство сообществ на разных фазах сукцессии отмечалось на одной и той же станции и проявлялось в доминировании характерных форм на разных глубинах. При этом, в зависимости от занимаемой сообществами позиции по вертикали, не трудно было установить направленность хода сукцессии для них в данной точке в целом: обнаружение максимумов форм, характерных для первой фазы, на глубинах 50 и 100 м, т.е. даже ниже компенсационной точки (что особенно важно для суждения, поскольку здесь заведомо не происходит прирост популяции), а форм, характерных для второй, – в поверхностных слоях свидетельствовало о последовательном «прямом» протекании процесса, при котором по тем или иным причинам (опускание под действием сил гравитации, либо вертикального, направленного вниз, движения вод) «стареющая» часть популяции мелких диатомей оказывается на больших глубинах, а интенсивно развивающаяся часть популяции крупных – над ними; напротив, иное вертикальное расположение характерных для этих фаз видов дает основание полагать о «возврате» сукцессии к начальной стадии.

Общая доля форм, характерных для I-ой фазы сукцессии, в целом для регионов летом большей частью не превышала 10–11% в общей биомассе диатомей. Лишь в 1977, 1981 и 1982 гг. она достигала 17–25%.

Интересно, что в зимний период 1973 года для региона между 30–60° в.д. в целом она составляла 30%.

Выраженность той или иной фазы сукцессии в каждом случае будет, несомненно, лимитирована степенью стабилизации известных благоприятных условий – гидрологических (стратификация вод) и световых. Летом, когда формируется сезонный пикноклин, неустойчивость вод над ним, в различной степени выраженное на разных участках акватории вертикальное перемешивание, обусловленное действием ветра, приводит к нивелированию дифференцированного процесса сукцессии. В результате чего, во-первых, её картина выглядит нечёткой, во-вторых, сравнительно длительное экспонирование исходных форм в фотическом слое позволяет развиться представителям II-ой фазы сукцессии и доминировать в фитопланктоне не только в течение большей части летнего периода, но и в последующие сроки. Именно этим и можно объяснить то, что крупные формы диатомей в целом являются доминирующими в антарктических водах (разумеется, с большей или меньшей степенью в каждом случае).

Как видно из табл. 7, в исследованном регионе из года в год наблюдалась смена доминирующей роли среди массовых представителей, характерных для II-ой фазы сукцессии. 50%-ный минимум общей биомассы фитопланктона складывался из максимумов относительных значений биомассы – трех видов в 1978 г. (*Rhizosolenia hebetata f. semispina, Rh. alata f. inermis, Dactyliosolen antarctica*), двух видов в 1979 г. (*Rh. hebetata f. semispina, Dactyliosolen antarctica*), одного вида в 1980 г. (*Rh. hebetata f. semispina*), трех видов в 1981 г. (*Dactyliosolen antarctica, Rh. alata f. inermis, Corethron criophilum*), трех видов в 1982 г. (*Dactyliosolen antarctica, Corethron criophilum, Chaetoceros dichaeta*) и трех видов в сезон 1982/1983 гг. (*Rh. hebetata f. semispina, Dactyliosolen antarctica, Corethron criophilum*). Несмотря на различия в географической природе перечисленных форм, смену их руководящей роли трудно объяснить, особенно для форм сходной природы. Вместе с тем в этом процессе усматриваются некоторые тенденции, которые, как увидим далее, согласуются с крупномасштабными изменениями в гидроструктуре региона и в связи с этим приобретают ранг закономерностей. В частности, следует обратить внимание на изменения в ряде исследованных лет доли двух океанических видов – тропическо-антарктического *Rh. hebetata f. semispina* и субантарктического – *Dactyliosolen antarctica.* Роль первого значительно возросла к 1980 году, впоследствии, в 1981 и 1982 гг., его доля резко снизилась, а роль второго, напротив, возросла: его доля увеличилась в 2–3 раза. В сезон 1982/1983 гг. роль последнего оставалась относительно высокой при сравнительно невысокой величине абсолютного значения биомассы, а роль первого вновь возросла до уровня 1978 г. На фоне этих флуктуаций с 1979 года наблюдалось в разной степени снижение роли антарктического вида *Rh. alata f. inermis*, особенно

выраженное в 1979, 1980 и 1982 гг. и эпизодическое возрастание роли космополита *Corethron criophilum* в 1980 и 1982 гг. Описанные изменения в относительной доле массовых представителей фитопланктона хорошо согласуются с изменениями в их распределении – как в смысле изменения границ максимумов развития, так и в смысле изменений площади, занятой этими максимумами, в свою очередь обусловленными изменениями в гидроструктуре региона, выразившимися в флуктуациях интенсивности водообмена между океанической (севернее линии дивер-

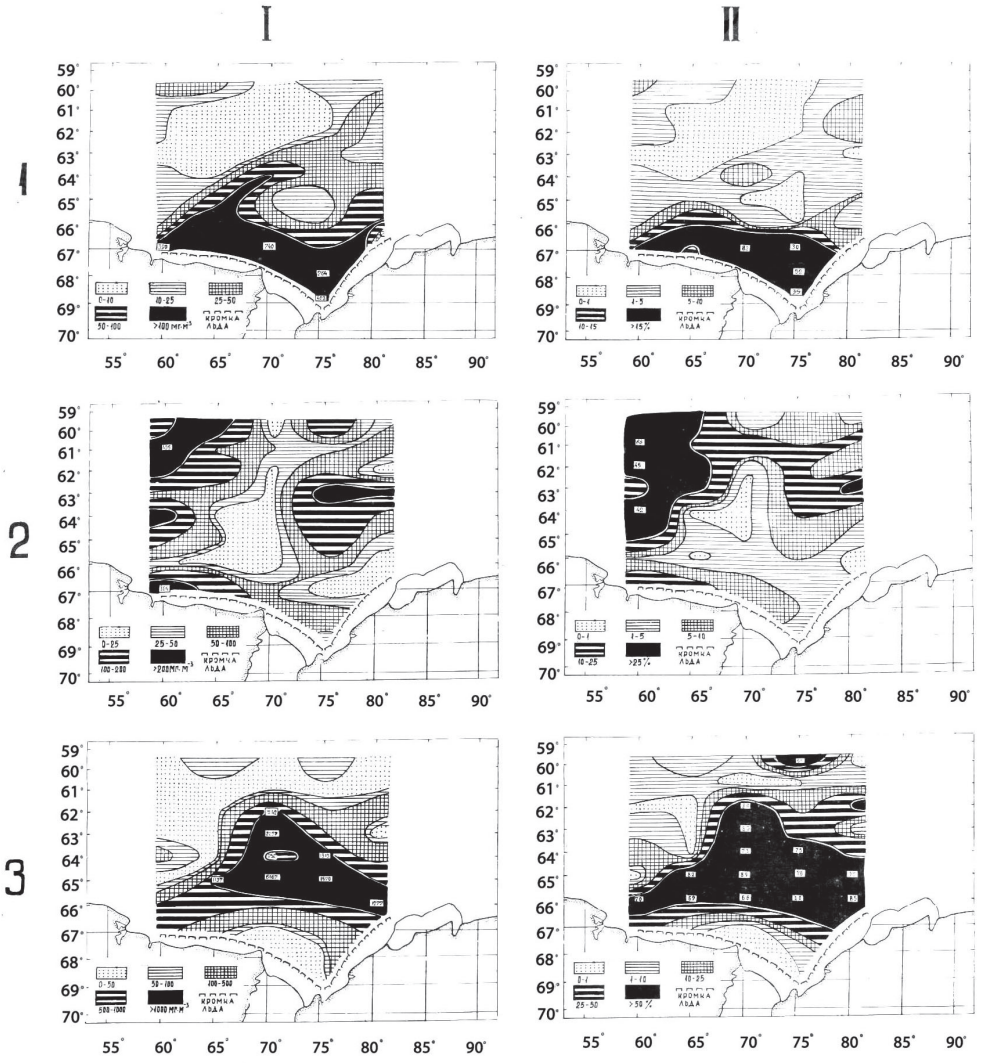


Рисунок 29. Распределение биомассы (I) и её относительных значений в общей биомассе фитопланктона (II) некоторых массовых видов водорослей в регионе в феврале 1979 г. Условные обозначения: 1 – *Corethron criophilum*, 2 – *Dactyliosolen antarctica*, 3 – *Rhizosolenia hebetata f. semispina*. I: 1 – 0–50; 2 – 50–100; 3 – 100–500; 4 – 500–1000; 5 – более 1000 мгм$^{-3}$; II: 1 – 0–1; 2 – 1–10; 3 – 10–25; 4 – 25–50; 5 – более 50%; 6 – кромка льда.

генции) и прибрежной зонами, т.е. в колебаниях интенсивности меридионального переноса вод. Последний, судя по положению максимумов показательных видов – *Dactyliosolen antarctica* – океанической зоны, *Corethron criophilum* – прибрежной (индикатор Прибрежного Западного течения) (рис. 28, 1; рис. 29; рис. 30), соответствуют траектории крупномасштабного круговорота в пределах региона – циклонического (рис. 28, 1,2; рис. 29 и соответствующие им поля течений на рис. 14), подтверждая тем самым вышеуказанное предположение о существовании подобных образований в районах приматериковых морей Антарктиды и переноса криля по их траектории (глава I). В нашем случае возрастание доли тропическо-антарктических форм в прибрежной, а прибрежных – в океанической, сопряженное с интенсивным меридиональным переносом тех и других, в период с 1978 по 1983 гг. хорошо коррелирует со снижением запаса и биомассы криля в регионе (см. гл. I, раздел 1.2), вызванным интенсивной экспатриацией животных в условиях снижения восточно-западного переноса и возрастания меридионального (разрушения системы замкнутых круговоротов и снижения эффекта удержания в них криля). Примечательно расположение максимумов вышеуказанных

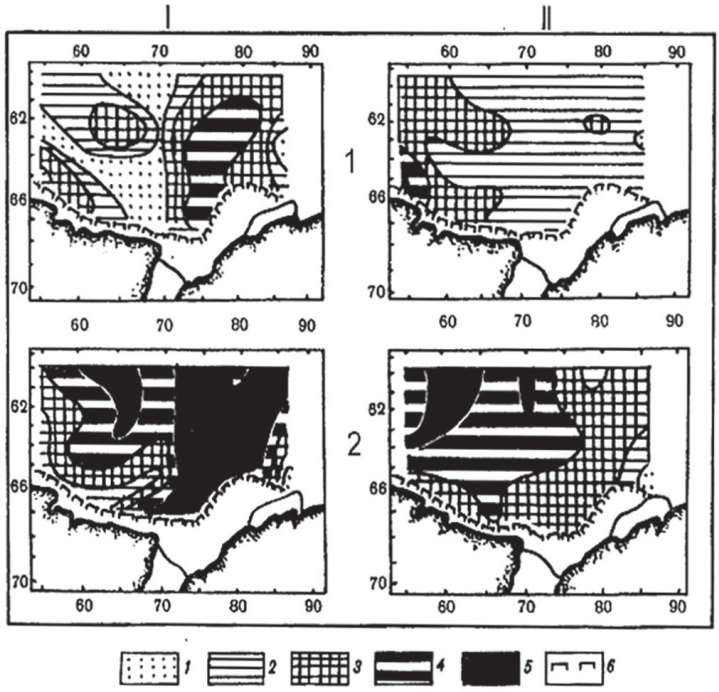


Рисунок 30. Распределение биомассы (I) и её относительных значений в общей биомассе фитопланктона (II) некоторых массовых видов водорослей в регионе в декабре 1982 г. – январе 1983 г. Условные обозначения: 1 – *Corethron criophilum*, 2 – *Dactyliosolen antarctica*. I: 1 – 0–50; 2 50–100; 3 – 100–500; 4 – 500–1000; 5 – более 1000 мг м$^{-3}$; II: 1 – 0–1; 2 – 1–10; 3 – 10–25; 4 – 25–50; 5 – более 50%; 6 – кромка льда.

показательных видов в подобных случаях: они имеют выраженную тенденцию располагаться по периферии региона (рис. 29, 2; рис. 30, 1,2), а в некоторых случаях даже хорошо иллюстрируют характер завихренности поля (рис. 29, 1). В случае для 1979 г. расположение максимумов *Rh. hebetata f. semispina* в центральной части круговорота является дополнительным подтверждением, с одной стороны, выраженности стационированного крупномасштабного циклонического круговорота с границами по периферии региона, с другой – отсутствие краевого эффекта в образовании максимумов *Dactyliosolen antarctica* по периферии в результате подъёма вод в зоне дивергенции. В случае слабой выраженности этого круговорота максимумы биомассы вышеуказанных массовых видов океанической и прибрежной зон были относительно четко разграничены антарктической дивергенцией (рис. 28, 1,2). При этом положение максимумов других видов очень четко сопряжено либо с дивергенцией (см. далее), либо с кромкой льда (рис. 28, 3–8).

Резюмируя изложенное, отметим, что приведенный нами список видов, доминирующих в антарктической фитопланктоне, отличается от такового, приведенного в литературе тем, что в последний включены далеко не все массовые виды, характерные для второй фазы его сукцессии. На большей части антарктической зоны существуют условия для реализации этой фазы, причем по времени в «затяжной» форме (в стационированных циркуляционных системах). Кроме того, вряд ли оправдано считать этот состав неизменным. Разнообразный и изменчивый характер переноса водных масс и неравномерность в распределении популяций видов разной географической природы, безусловно, обусловливают изменчивость источника форм, получающих массовое развитие при благоприятном стечении факторов.

Соответственно специфике сукцессионных процессов – асинхронному протеканию их в отдельных точках – наблюдалось неравномерное распределение количества водорослей (рис. 28–31). Причем эта картина калейдоскопически изменялась как в течение сезона (рис. 31, б, в; рис. 32), так и в разные годы (рис. 31, а-з). Абстрагируясь от деталей, количественное распределение фитопланктона в регионе в самом общем виде может быть охарактеризовано следующим образом. Обильное развитие водорослей (биомасса более 1000 мгм$^{-3}$ в слое 0–100 м) наблюдалось как в прибрежной (приледовой), так и в океанической зонах. В первом случае эти максимумы связаны с благоприятствующим топогенным эффектом, создающимся у берега (кромки льда), особенно при его глубокой изрезанности, во втором – с дивергенцией, которая претерпевает изменения, пересекает регион с юго-запада (около 64–65^{o} ю.ш. на 55^{o} в.д.) на северо-восток (около 62^{o} ю.ш. на 90^{o} в.д.). Выраженность максимумов биомассы водорослей (их масштаб) и конфигурация имели довольно четкую связь с преобладающим типом переноса вод, выявленным по распределению показательных видов. В случае выраженности

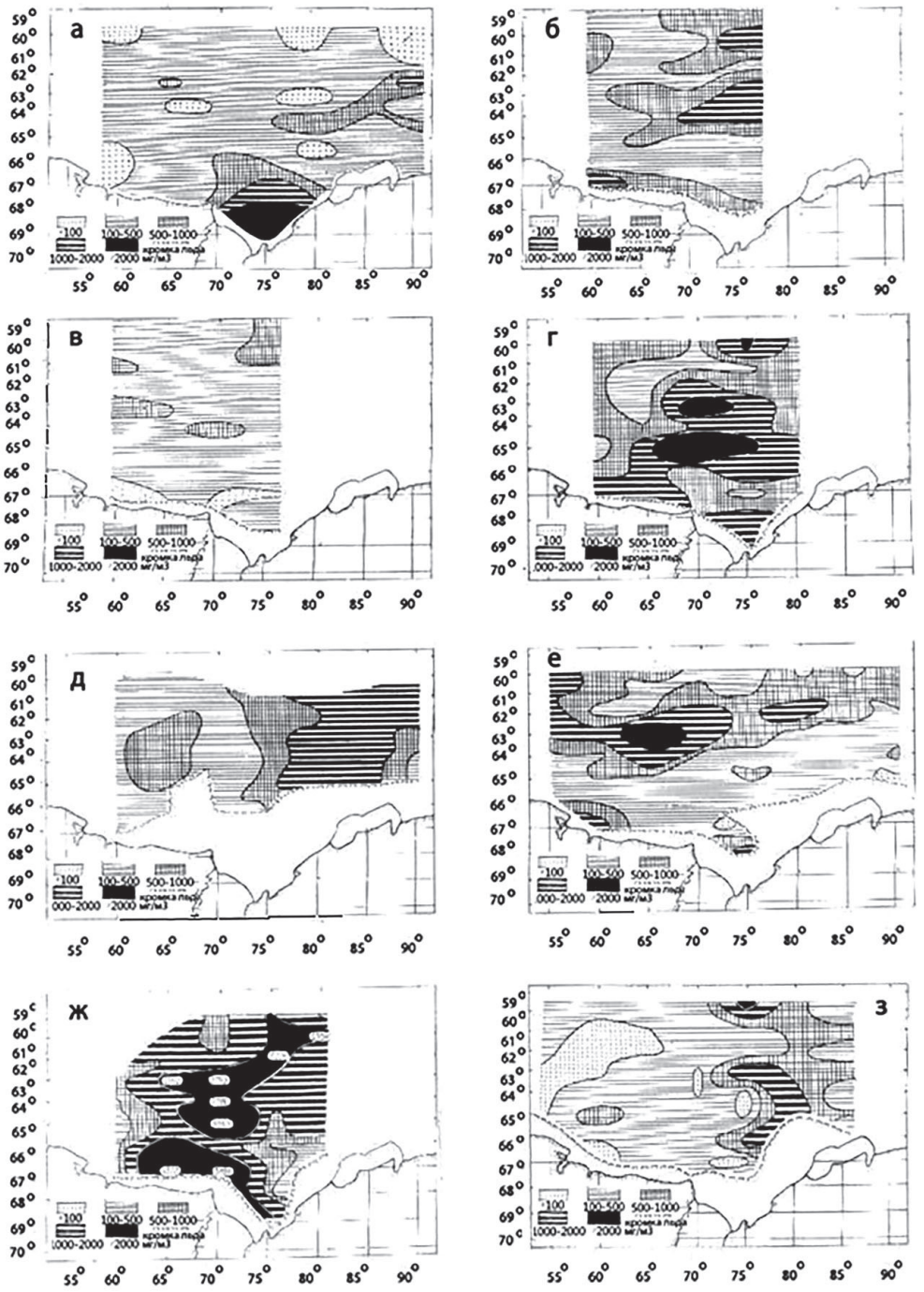


Рисунок 31. Распределение биомассы фитопланктона в основном регионе (слой 0-100 м) по результатам съёмок в январе-марте 1977 (а), в яваре и феврале – марте 1978 (б, в – соответственно), в феврале 1979 (г) (по Савичу, Маштаковой, 1983), в январе 1980 (д), в феврале 1981 (е), в феврале 1982 (ж) и в декабре – январе 1982/1983 гг. (з).

основного зонального (восточного) переноса вод максимумы биомассы фитопланктона в океанической зоне были вытянуты вдоль дивергенции, в направлении этого переноса (рис. 31, а, б, в, е; рис. 32). При развитии меридионального переноса вод воздействием крупномасштабного циклонического или антициклонического круговоротов максимумы биомассы водорослей располагались либо в их центре (рис. 31, г, ж), либо по их внешнему краю (рис. 31, д, з). При этом в результате меридионального переноса вод максимумы океанической и прибрежной зон «сливались», особенно при их расположении по внешнему краю круговорота, а их большая (общая) ось была ориентирована меридионально.

Таким образом, на основании многочисленных наблюдений в течение ряда лет можно сказать определенно, что при характеристике региональных различий в уровне развития фитопланктона в антарктической зоне (южнее Антарктической конвергенции, в пределах ареала криля)

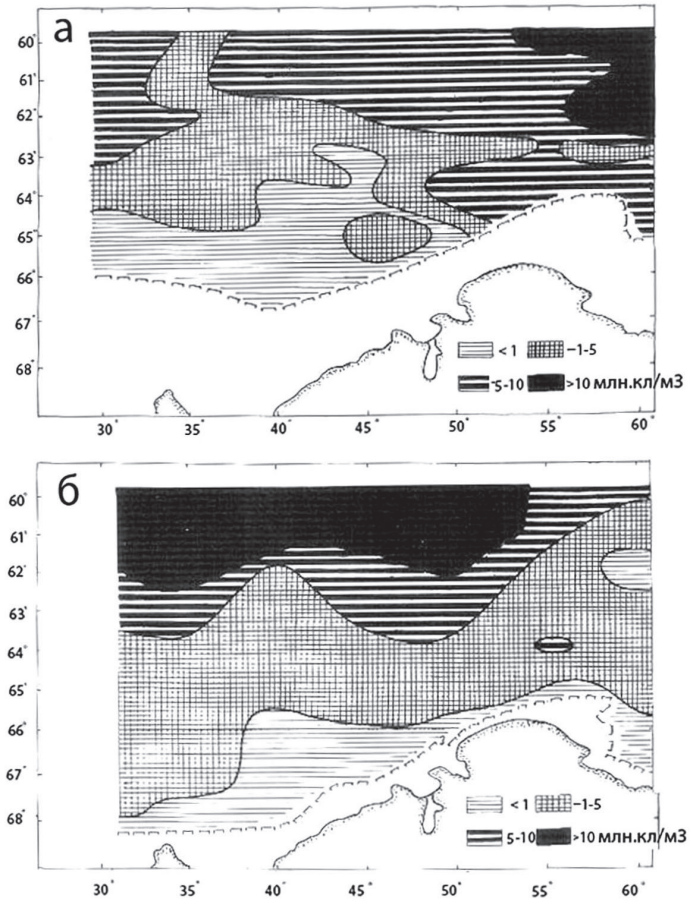


Рисунок 32. Распределение численности фитопланктона в регионе моря Космонавтов в декабре 1972 г. – январе 1973 г. (а) и феврале 1973 г. (б) по М.С. Савичу (Самышев, 1975). (Сборы сетью Джеди, слой 0–100 м).

нет оснований считать однозначно более богатой либо только её дивергентную (Козлова, 1964), либо только её приледовую (прибрежную) (Воронина, 1984) части. Обилие в них водорослей определяется характером завихренности поля течений под влиянием атмосферных процессов, изменчивых во времени и в пространстве.

Более детальное рассмотрение распределения биомассы фитопланктона при разных океанографических условиях позволило глубоко понять механизм образования её максимумов (и – соответственно – причину пространственной неоднородности количественного распределения водорослей) и временную изменчивость уровня его развития в регионе в целом.

Общеизвестное лимитирование аккумуляции фитопланктона стратификацией вод иллюстрируется характером его распределения в зимний период (рис. 33). В условиях отсутствия сезонного пикноклина и связанного с этим интенсивного вертикального перемешивания вод развивающийся на свободной от льда акватории фитопланктон распределен на отдельных станциях сравнительно равномерно по вертикали во всем 100-метровом слое. Изолинии его биомассы преимущественно вытянуты в вертикальном направлении. При этом, несмотря на дефицит света в регионе в целом (допускаемый нами априорно для зимнего периода), на фоне в общем низкого уровня развития водорослей проявление пространственной неоднородности их биомассы, особенно в горизонтальной плоскости, имело место и в этом случае. Судя по согласованию картины горизонтального распределения биомассы фитопланктона в поверхностном и 100-метровом слое в целом (рис. 34, а) с таковой солености у поверхности в период наблюдений (Хунов и др., 1973) (максимумы фитопланктона удовлетворительно соответствовали минимумы

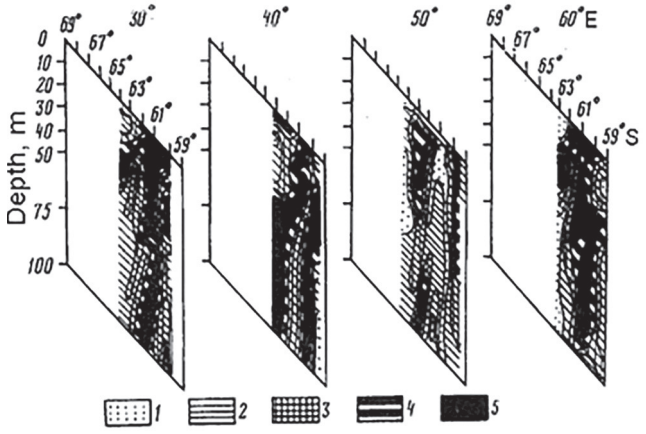


Рисунок 33. Распределение биомассы фитопланктона на меридиональных разрезах в регионе моря Космонавтов в июне – июле 1973. 1 – более 10; 2 – 10–20; 3 – 20–30; 4 – 30–40; 5 – более 40 мгм$^{-3}$.

солености), в зимний период выравнивание океанографических характеристик в разных частях акватории, свободной ото льда, происходит не одновременно в связи с пространственной неоднородностью атмосферных процессов.

Наличие участков с пониженной соленостью у поверхности следует рассматривать как остаточное явление летней стратификации с соответствующим эффектом относительного обилия в них фитопланктона. Появление максимумов биомассы последнего на глубинах, превышающих положение компенсационной точки (см. далее), свидетельствует об опускании водорослей по мере их развития и отмирания под действием сил гравитации, а также в результате конвективного перемешивания

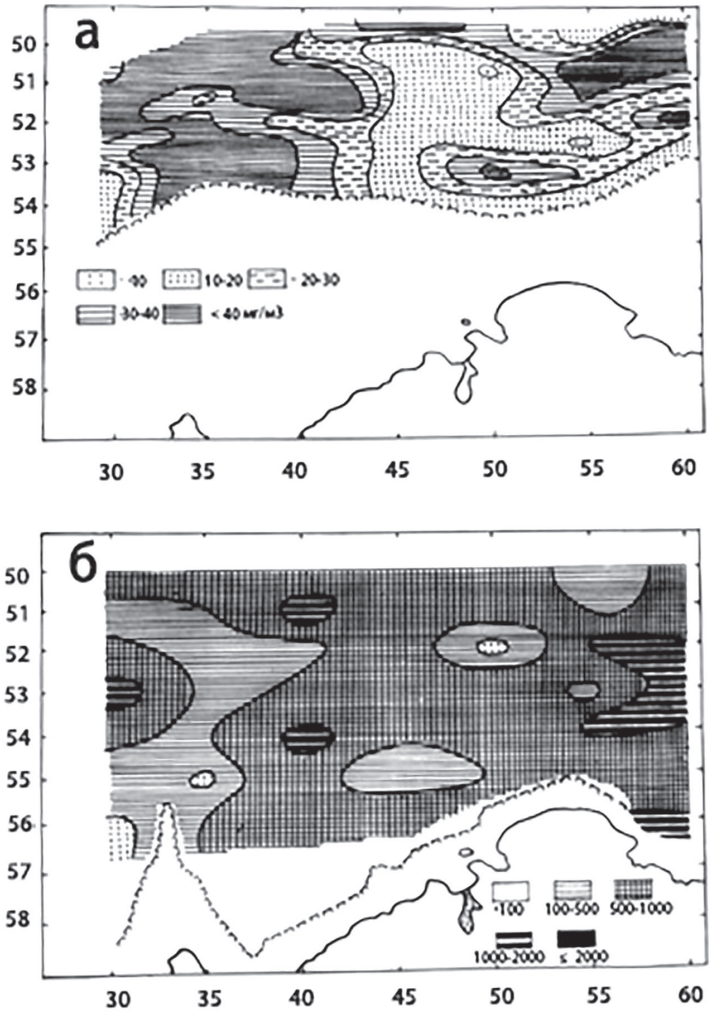


Рисунок 34. Распределение биомассы фитопланктона в слое 0–100 м в регионе моря Космонавтов зимой (а, июнь-июль 1973 г.) и летом (б, январь-февраль 1979 г.). б – по Савичу (Самышев, 1982).

вод. В этих условиях одновременно лимитировался как процесс аккумуляции водорослей (средние значения их численности и биомассы для слоя 0–100 м составляли соответственно 6,4 млн. кл·м$^{-3}$ и 34 мгм$^{-3}$), так и процесс их направленного развития – сукцессии, вызывая постоянный «возврат» её к начальной фазе (см. выше), что отразилось на среднем размере клеток в целом (5300 мкм^3) (табл. 8). В летний период, когда практически на большей части акватории исследованных регионов формируется сезонный пикноклин, в связи с чем (а также в связи с улучшением световых условий) общий уровень развития водорослей возрастает в 20–30 и более раз (табл. 8. Наблюдавшаяся при этом неоднородность в распределении их количества (рис. 31; рис. 34 б; рис. 35) обусловлена, как и зимой, системой локальных круговоротов – с той разницей, что последние летом существуют в условиях относительной вертикальной стратификацией вод. Согласование максимумов биомассы водорослей с завихренностью поверхностного слоя вод как в прибрежной (приледовой), так и – во многих случаях – в открытых частях региона (рис. 31 а-ж и соответствующие им поля течений на рис. 14) указывает на относительную стационарность этих образований, вместе с тем, судя по временной изменчивости их положения (рис. 31 б, в; рис. 32), – возможность сноса их течениями. (Понятно, что со стационарностью вихрей зачастую одновременно сопряженными оказываются и обилие, и фаза сукцессии фитоценоза). При этом решающую роль в образовании максимумов фитопланктона играет глубина залегания сезонного пикноклина. Как видно из рисунков 36 (3) и 37 (внизу), последний в большинстве случаев наиболее высоко расположен прибрежной зоне и по мере удаления от материка глубина его залегания возрастает. Естественно, что при этом в указанном направлении соответственно возрастает глубина вертикального перемешивания води изменяются условия аккумуляции фитопланктона. Обусловленность максимумов биомассы водорослей глубиной положения пикноклина иллюстрируются рисунками 35 (2, 3) и 37. Наиболее активное развитие фитопланктона в антарктических водах по условиям освещенности происходит на световой глубине до 25 м (глава III). При общей тенденции изменения в глубине залегания пикноклина в меридиональном направлении оптимальное положение его верхней границы (до 25 м) если и наблюдалось, то обычно – либо у кромки льда, либо в зоне Антарктической дивергенции.

Реализация же этого благоприятного условия имела место лишь при наличии вышеуказанных стационированных круговоротов, препятствовавших интенсивной диффузии клеток в течениях. В противном случае, несмотря на развитие пикноклина, аккумуляции фитопланктона не происходило. Благоприятным сочетанием оптимальных условий (неглубокое, до 25 м, положение верхней границы пикноклина и стационированные круговороты) и можно объяснить одинаково высокую продуктивность по фитопланктону прибрежной зоны и зоны Антаркти-

ческой дивергенции (см. выше). Проникновение максимумов биомассы фитопланктона на большие глубины в прибрежной зоне обусловлено опусканием шельфовых вод. Появление максимумов биомассы водорослей в некоторых местах под пикноклином можно объяснить их горизонтальным сносом из соседних участков, где положение пикноклина (и – естественно – положение максимумов биомассы фитопланктона) было более глубоким.

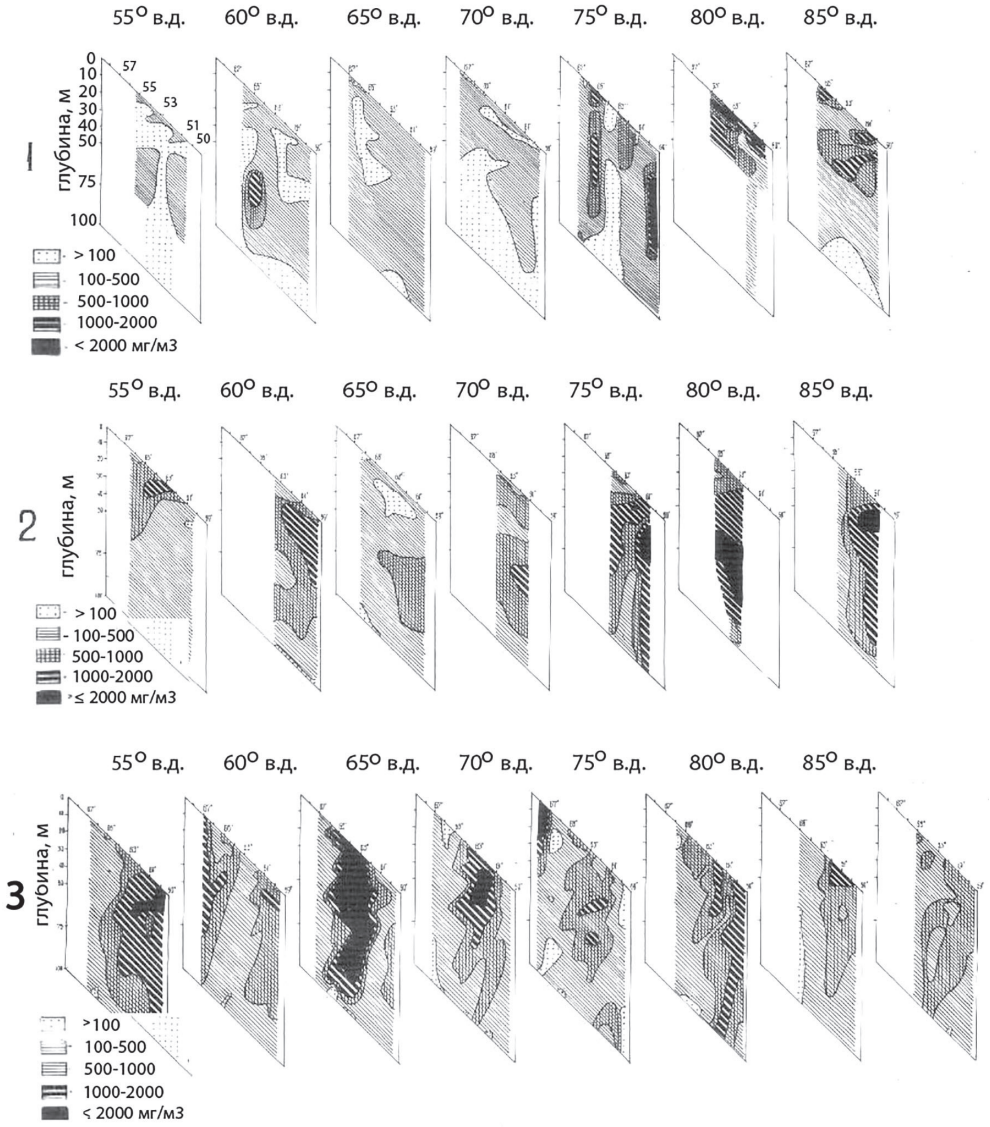


Рисунок 35. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона (мгм$^{-3}$) на меридиональных разрезах в разные месяцы антарктического лета: 1 – в декабре-январе (1982/1983 гг.), 2 – в январе (1980 г.) и 3 – в феврале (1981 г.).

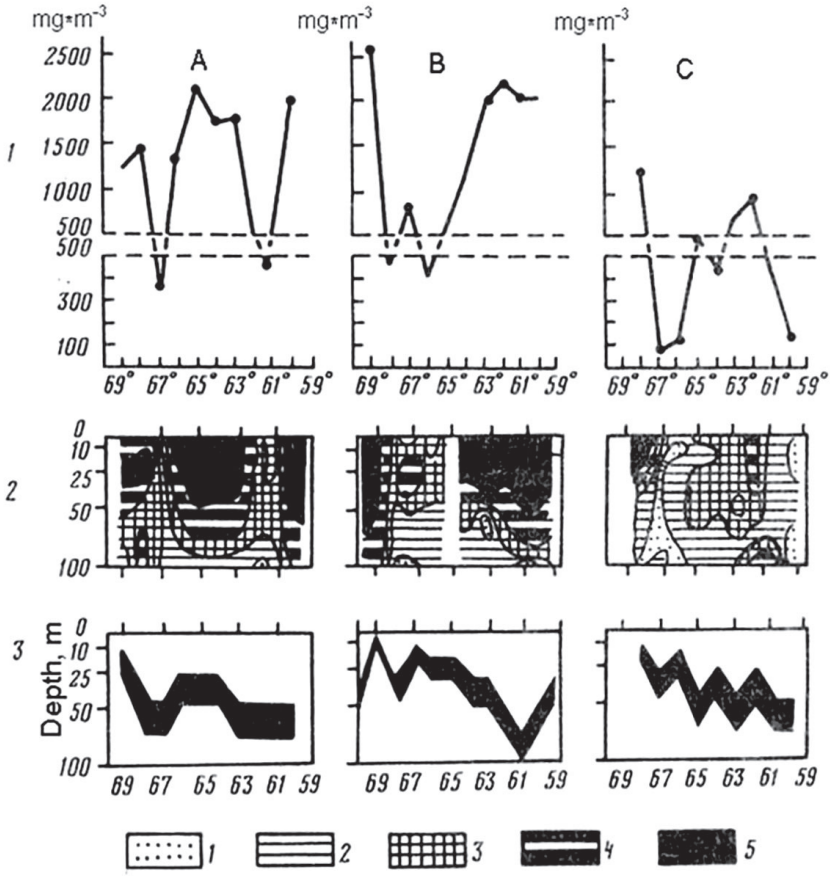


Рисунок 36. Средние значения биомассы фитопланктона (мгм$^{-3}$) для слоя 0–100 м (1), её вертикальное распределение (2) и положение пикноклина (3) на разрезе по 75° в.д. в феврале 1979 г. (А), 1982 г. (В) и 1981 г. (С). 1 – менее 10; 2 – 10–20; 3 – 20–30; 4 – 30–40; 5 – более 40 мгм$^{-3}$.

Высокие концентрации фитопланктона в северной части исследованных регионов, иногда отмечавшиеся на больших пространствах (рис. 32), безусловно – результат сноса течениями развивающихся в вихрях водорослей из зоны Антарктической дивергенции. Соответственно заглублению пикноклина здесь наблюдалось интенсивное погружение стареющих популяций фитоформ (рис. 35).

В свете изложенного недостаточно корректными, а порой неверными представляются объяснения причин аккумуляции и распределения фитопланктона в исследованном регионе, данные М.С. Савичем и Г.П. Маштаковой (1983) по сборам в наших экспедициях в 1977–1979 гг. В частности, авторы видят основную причину аккумуляции водорослей традиционно в образовании термоклина, кстати, не приводя схемы его положения. При наложении на приводимые ими рисунки, отражающие вертикальное распределение водорослей, схем рассчитанной нами глу-

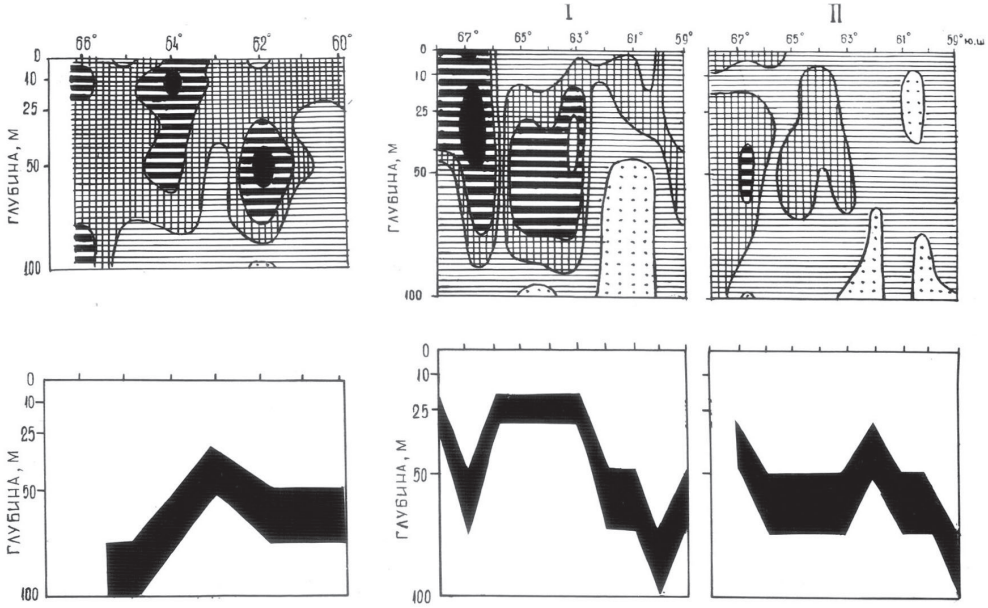


Рисунок 37. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона (вверху) на разрезах вдоль 55° в.д. в январе-феврале 1979 г. по М.С. Савичу (слева) (Самышев, 1982), вдоль 75° в.д. в марте 1978 г. (I) и феврале 1979 г. (II) (по Савичу, Маштаковой, 1983) и положение пикноклина (внизу). (Условные обозначения для биомассы водорослей см. на рисунке 36).

бины залегания пикно- и термоклина (рис. 37)[2*] и трудно придти к однозначному выводу, к которому пришли авторы. Совершенно необоснованной и противоречащей выводу об определяющей роли термоклина является попытка авторов объяснить временные колебания обилия фитопланктона в северной части региона (64–52° ю.ш.) «неустойчивостью динамических явлений» (цит. по Савичу, Маштаковой, 1983, стр. 30). О зависимости обилия водорослей в этой части региона (где глубокое положение пикноклина препятствует их аккумуляции) от прибрежной зоны и зоны Антарктической дивергенции было сказано выше.

Принимая во внимание изложенный механизм процессов в регионе, в приведенном рисунке можно, по существу, усмотреть отражение различных фаз трансформации фитопланктонных агрегаций в соответствующих участках – от образования максимумов до их диффузии. Эта картина может быть отражена в определенной степени универсально (интегрально) с применением индекса разнообразия по Шеннону на примере наблюдений в январе 1980 г. (рис. 38). Сопоставляя приведенный рисунок с рисунками 31 (д) и 35 (2), не трудно заметить согласование распределения значений индекса и биомассы водорослей, особенно четкое при рассмотрении его в целом для слоя 0–100 м. Интенсивная вегетация водорослей в системе

[2] По нашим расчетам положение сезонного пикноклина и термоклина в регионе несколько различаются, причем – всегда у кромки льда и иногда – на разном расстоянии от неё.

круговоротов между 80–90° в.д. (рис. 14) завершилась аккумуляцией водорослей на всем протяжении акваторий – от приледовой до крайней северной исследованной части с преобладанием одного вида – *Rhizosolenia hebetata f. semispina*. Доля последнего в биомассе фитопланктона (превышавшей в точках максимумов 2000 мгм$^{-3}$) достигала 95%, при этом индекс разнообразия фитоценоза снижался соответственно до 0,5 бит/экз. В западной части, где наблюдался обширный циклонический перенос, аккумуляции водорослей не наблюдалось, несмотря на существование выраженного пикноклина, их низкой биомассе соответствовали и более высокие (1,5–2,0 битэкз.$^{-1}$) значения индексов разнообразия сообщества. Незначительное «тлеющее» развитие фитоформ в самой западной части и на большей части северной окраины происходило без существенного преобладания того или иного вида. На северной окраине восточной, продуктивной, части региона высокий уровень развития фитопланктона наблюдался на фоне высоких (в среднем для 100-метрового слоя) значений разнообразия форм (до 2,5 битэкз.$^{-1}$и более). Судя по высоким значениям первичной продукции в фотическом слое (глава III), преобладанию в нем разнообразных мелких диатомей и заглубленному положению максимумов *Rh. hebetata f. semispina* на фоне преобладания последнего и в более глубоких слоях, здесь происходило возобновление сукцессионного процесса в поверхностном слое.

Влияние фактора освещенности на распределение водорослей осуществляется через влияние гидроструктуры. Выедание, безусловно, может в определенной мере сказаться на количественном распределении фитопланктона. Однако, во-первых, в связи со слабой сбалансированностью продукционного цикла в Антарктике влияние короткоцикличных фитофагов будет сказываться со смещением по срокам, во-вторых, их ощутимое воздействие при бурном развитии фитопланктона в летний период возможно лишь при очень больших концентрациях животных, что наблюдается крайне редко. Последнее справедливо и для криля. Сопоставлением карт распределения фитопланктона и зоопланктона в разные годы в регионе в целом трудно выявить признаки выедания первого вторым, хотя ориентировочными расчетами это влияние в некоторых случаях можно доказать. Выше (глава I) такими расчетами подтверждено влияние фитопланктона в агрегациях криля. Сезонные изменения в обилии фитопланктона в антарктической зоне на огромной акватории, по площади соизмеримой с исследованными нами регионами, по известным причинам можно описать и объяснить лишь в самых общих чертах. При сравнительной бедности видового состава и менее выраженном доминировании отдельных видов (и, соответственно, наиболее высоком индексе видового разнообразия) (см. выше), средняя биомасса и численность водорослей зимой в слое 0–100 м в регионе между 30–60° в.д. (по ледовым условиям – соответственно, в его северной части) составляли соответственно 34 мгм$^{-3}$ и 6,4 млн. кл.·м$^{-3}$ (табл. 8). Из-за перма-

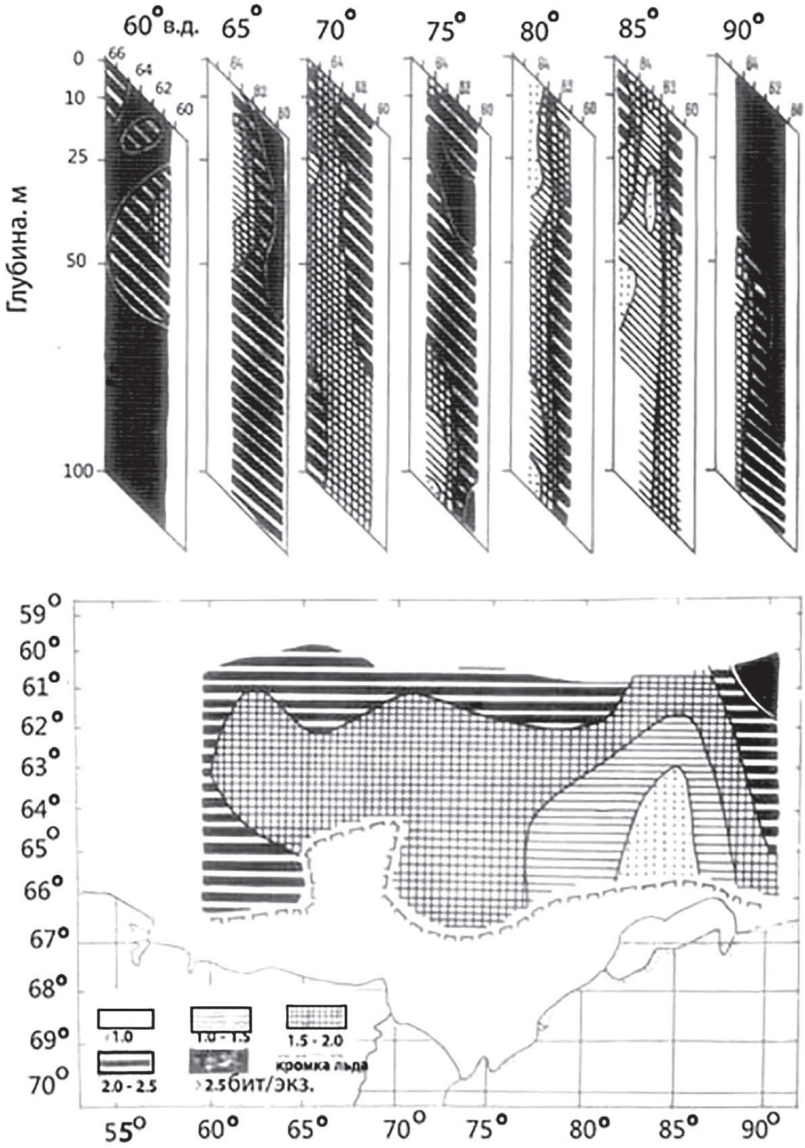


Рисунок 38. Распределение величин индексов разнообразия фитопланктона в январе 1980 г. на меридиональных разрезах (вверху) и в среднем для слоя 0–100 м (внизу).

нентного состояния сообщества – постоянного возобновления сукцессий, средний объем клеток водорослей невелик (5300 мкм^3), а в связи с отсутствием большого количества потребителей основными факторами, лимитирующими накопление и соответственно – обилие – фитопланктона являются стратификация и свет.

Причем последний в определенной мере обусловлен первым. Летом, при значительном возрастании числа видов и выраженном доминиро-

вании небольшой их части, преимущественно крупных форм, биомасса фитопланктона в слое 0–100 м в среднем превышала 500 мгм$^{-3}$, а численность – 40 млн. кл.· м$^{-3}$ при среднем объеме клеток более 12000 мкм^3. Причем, как показали результаты анализа, повторными съёмками в данном регионе не выявлено существенных изменений в уровне развития фитопланктона от начала лета и его середине (табл. 8). Учитывая относительную точность рассчитанных значений численности и биомассы для этих съёмок путем приведения результатов определений по уловам сетью Джеди параллельно полученными данными на части региона по сборам батометрами, рассмотрим процесс внутрисезонных изменений в фитопланктоне на примере основного региона, где сборы осуществлены корректно, батометрами. Для этой цели пригодны данные наблюдений на двух съёмках, выполненных в регионе последовательно в январе и феврале 1978 г. При сравнительно несущественных изменениях в составе доминирующих форм водорослей в целом структура фитоценоза претерпела изменения, удовлетворительно объясняющиеся пребыванием его в разные сроки на разных фазах сукцессии и естественной элиминацией массовых видов (в результате отмирания и выедания фитофагами). В начале лета (январь) на фоне интенсивного развития фитопланктона в регионе в целом (для слоя 0–100 м средняя биомасса 560 мгм$^{-3}$, средняя численность 117 млн. кл.· м$^{-3}$) в его составе была значительной доля мелких форм с объемами клеток до 1000–2000 мкм^3, в связи с чем средний объем клеток в фитоценозе составлял 4800 мкм^3 (табл. 8). Во второй половине лета концентрация водорослей в целом снизилась (средняя биомасса 390 мгм$^{-3}$, численность 46 млн. кл.· м$^{-3}$) – преимущественно за счет видов, доминировавших в его первой половине; при этом несколько видоизменился состав второстепенных форм, незначительно возрос индекс разнообразия фитоценоза в целом (4,0 бит · экз.$^{-1}$ против 3,9), значительно возросла доля крупных клеток (объём 10^4–10^5 мкм^3) – в основном доминирующих видов, средний объем клеток в фитоценозе увеличился почти вдвое (8500 мкм^3). Описанные изменения в структуре фитопланктона происходили на фоне обилия в регионе его основных потребителей – криля (глава I, раздел 1.2), относительно высоких концентраций массовых видов мезопланктона (глава V) и изменений в гидроструктуре региона, в связи с чем о вкладе каждого из этих факторов можно судить лишь с определенным приближением. Например, учитывая, что потребление фитопланктона крилем мезопланктерами составляет незначительную часть от рассчитанной величины первичной продукции (главы IV, IX), в то время как доля доминировавших в нем крупных форм (преимущественно *Rh. hebetata f. semispina*) оставалась от января к февралю неизменной при сокращении численности вдвое, можно с достаточным основанием сказать, что общая элиминация фитопланктона была обусловлена прежде всего отмиранием этих крупных форм и диффузией фитопланктона в результате изменений в гидроструктуре региона. Су-

ждения Н.М. Ворониной (1984) о возможном влиянии выедания фитопланктона зоопланктоном, очевидно, справедливы для более поздней фазы сукцессии сообществ, когда продукция водорослей значительно снижается (см. главу IX).

По среднемноголетним значениям обилия фитопланктона (около 550 мгм$^{-3}$ в летний сезон) исследованный регион сопоставим с антарктической зоной в целом. Напомним, что рассчитанная для последней среднесезонная для лета биомасса фитопланктона составляет от 480 мгм$^{-3}$ (Зернова, 1983) до 600 мгм$^{-3}$ (Воронина, 1984). Однако, как показали наши регулярные наблюдения, уровень развития фитопланктона летом в регионе может претерпевать сильные межгодовые флуктуации, связанные, как увидим далее, с изменениями в гидроструктуре.

Размах межгодовых колебаний обилия фитопланктона в регионе в летний период существенно перекрывает колебания внутри сезона того или иного рассматриваемого года наблюдений (табл. 8, рис. 39). Амплитуда этих колебаний достигает 300%. В ряде лет исследований максимальных значений средняя для 100-метрвого слоя концентрация водорослей в регионе достигала в 1979 и 1982 гг. (численность и биомасса соответственно 114,2 и 378 млн.кл.·м$^{-3}$ и 1140 и 1535 мгм$^{-3}$). Как видно из состава доминирующих видов (табл. 7) и из среднего размера клеток (табл. 8) в одни и те же месяцы наблюдений, но выполненных в разные годы, межгодовые различия в уровне развития фитопланктона не могут быть объяснены разным состоянием его сукцессии в разные месяцы исследований: амплитуда этих различий сходна и для января, и для февраля. Поскольку по произведенным нами расчетам (глава VIII) фактор выедания водорослей фитофагами для этих месяцев не значим, указанные колебания логично объяснить колебаниями абиотических условий, и прежде всего тех, которые, как было показано, определяют степень аккумуляции развивающегося фитопланктона – высокое положение пикноклина и наличие стационированных круговоротов. Эти условия наиболее оптимально сложились в 1979 и 1982 гг. Указанное согласование можно проиллюстрировать на примере наблюдений на меридиональном реперном разрезе вдоль 75^{o} в.д. (рис. 36). Интенсивная завихренность поля (рис. 14) и связанное с ним высокое положение пикноклина обусловили аккумуляцию фитопланктона в 1979 и 1982 гг. (средняя биомасса на разрезах составила соответственно 1300 и 1500 мгм$^{-3}$ в слое 0–100 м), в то время как в 1981 г. при меньшей выраженности благоприятных условий уровень его развития на разрезе был сравнительно не высок (480 мгм$^{-3}$).

Сопряженным с указанными условиями представляется еще один фактор, определяющий уровень развития фитопланктона и вместе с тем объясняющий механизм его накопления. Это – интенсивность вертикального перемешивания вод над сезонным термоклином. Его роль заключается в том, что благодаря интенсивному вертикальному пере-

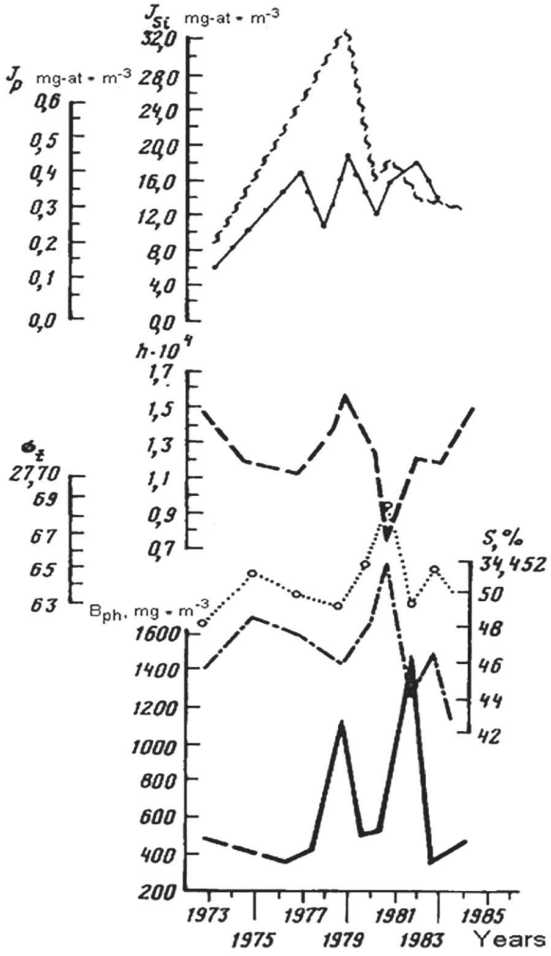


Рисунок 39. Межгодовая изменчивость в регионе моря Содружества: 1 – биомассы фитопланктона в слое 0–100 м (Bph) (по данным из таблицы 8); 2 – солености (S‰); 3 – условной плотности (σt); 4 – индекса однородности (h·10^4) для слоя 0–500 м; 5 – величины изъятия водорослями фосфатов (Jp) и 6 – величины изъятия водорослями кремнекислоты (Jsi) в фотическом слое.

мешиванию клетки водорослей более длительно находятся в наиболее освещенной зоне, чем в случае жесткой стратификации вод и неминуемого погружения их на глубины с малой освещенностью под действием сил гравитации. Одновременно с этим происходит вынос биогенов из менее освещенной части фотической зоны в более освещенную. (Как нами показано (глава III), наиболее интенсивная вегетация водорослей в регионе происходит в верхней части фотического слоя, ограниченной глубиной, соответствующей примерно 25% освещенности, – до 15–20 м. Содержание же биогенов (в частности, фосфатов) в фотическом слое велико и допускает возможность очень большого прироста водорослей). В результате нарастание биомассы фитопланктона в первом случае

происходит более эффективно. Воздействие вышеуказанного фактора на межгодовую изменчивость в уровне развития водорослей проявляется в корреляции биомассы последних с величинами, характеризующими интенсивность вертикального перемешивания вод, – обратной со значениями средней солености и плотности вод и прямой – с индексом их однородности в слое 0-500 м. Здесь следует пояснить физический смысл индекса океанографических характеристик, с которыми связаны флуктуации в обилии фитопланктона. При анализе установлено, что для данного конкретного случая при наблюдённом пространственном распределении анализируемых характеристик средняя соленость имеет обратную связь с индексом однородности. Сравнение гистограмм солености в характерные годы (гистограммы не приводятся) выявлено, что в год минимальной однородности (например, 1981 г.) гистограмма по своему диапазону в 2,5 раза превосходит таковую при максимальной солености (например, 1979 г.). При этом она включает на 14 диапазонов больше (через 0,1%) для низких значений. Таким образом, очевидно, что высокий уровень однообразия термохалинной структуры при пониженной средней солености свидетельствует о том, что в слой, ограниченный глубиной 500 м (фактически изменения происходят в верхнем 100-метровом слое), в некоторые годы проникает большее количество распреснённой воды. Уровень однородности, следовательно, отражает интенсивность ветрового перемешивания вод и среднюю толщину верхнего однородного слоя. Средняя условная плотность, рассчитанная по значениям температуры и солености, качественно отражает признаки пониженной стратификации при низкой солености и высоком индексе однородности. Естественно, что при таких оценках подразумевается не абсолютное количество распреснённых вод, а их доля в ограниченном 500-метровой глубиной и указанными географическими границами блоке. В связи с этим недостаточное соответствие абсолютных значений сопоставляемых характеристик (фитопланктона и океанографических) вполне понятно. Последнее, кроме того, очевидно, связано и со сравнительно широким диапазоном температуры и солености, оптимальных для развития водорослей.

Ранее было указано, что наиболее благоприятные условия для аккумуляции фитопланктона в регионе (как, надо полагать, и в других регионах ареала криля) создаются в зонах Антарктической дивергенции и прибрежной. При сопоставлении значений биомассы фитопланктона этих зон в разные годы с величинами аномалий концентрации и условными величинами биохимического изъятия фосфатов выявляется довольно четкая согласованность между ними (рис. 40) со значимым коэффициентом корреляции (более 0,8), в то время как подобное сопоставление для всего региона не позволило выявить удовлетворительной связи (рис. 39). Найденная связь свидетельствует о стационарности процессов развития фитопланктона в прибрежной зоне и зоне Антарктической дивер-

генции. Соответствие значений биомассы фитопланктона в этих зонах в разные годы таковым в регионе в целом, с учетом большой части региона, приходящейся на них, свидетельствует об определяющей роли этих зон в продуктивности региона. Оба сделанных нами заключения в сумме являются дополнительным подтверждением важности стационированных круговоротов как одного из компонентов условий, определяющих аккумуляцию развивающегося фитопланктона. Таким образом, широко известная обусловленность обилия водорослей в антарктической зоне стратификацией вод и светом по своему существу неоднозначна. Степень реализации этой связи в свою очередь обусловлена выраженностью ряда позитивных факторов – 1) небольшой глубиной положения пикноклина, 2) развитием системы стационированных круговоротов, препятствующих сносу и диффузии размножающихся водорослей, и 3) интенсивность вертикального перемешивания вод над пикноклином. Именно эти «тонкости», вероятно, и определяют успешную реализацию вышеуказанной связи и обилие фитопланктона в антарктической зоне.

Таким образом, при сравнительно большом разнообразии видов (210 видов) в антарктическом фитопланктоне доминируют около десятка видов – из диатомовых различной географической природы.

Изменчивость доли доминирующих видов во времени (сезон, год) в пространстве удовлетворительно объясняется пребыванием фитоценоза на определенной фазе сукцессии и случайным стечением благоприятных условий для интенсивного развития того или иного вида.

Неустойчивость в гидроструктуре обусловливает перманентное состояние фитопланктонного сообщества – постоянное возобновление сукцессии, «возврат» фитоценоза и его ранней стадии развития, с чем и связано доминирование в нём доли диатомей вообще, и крупных их форм, в частности.

Обильное развитие водорослей в той или иной части антарктической зоны определяется сочетанием, в некоторой степени, сопряжённых факторов – неглубоким положением сезонного пикноклина, наличием системы стационированных круговоротов, препятствующих сносу и диффузии размножающихся водорослей, и интенсивным вертикальным перемешиванием вод над пикноклином.

По выраженности условий, благоприятных для аккумуляции водорослей, и уровню развития последних в регионе выделяются прибрежная зона и зона Антарктической дивергенции, что позволяет оценивать их продуктивность в равной мере.

Сезонные изменения в фитоценозе протекают на фоне в различной степени выраженных признаков сукцессионных явлений. Крайние состояния его (летом и зимой) характеризуются большими различиями в составе (примерно 2 : 1 соответственно) и обилии (примерно 20–30 : 1). Внутрисезонные различия в его состоянии выражены характеристиками в меньшей степени и соответствуют представлениям о ходе сукцессии

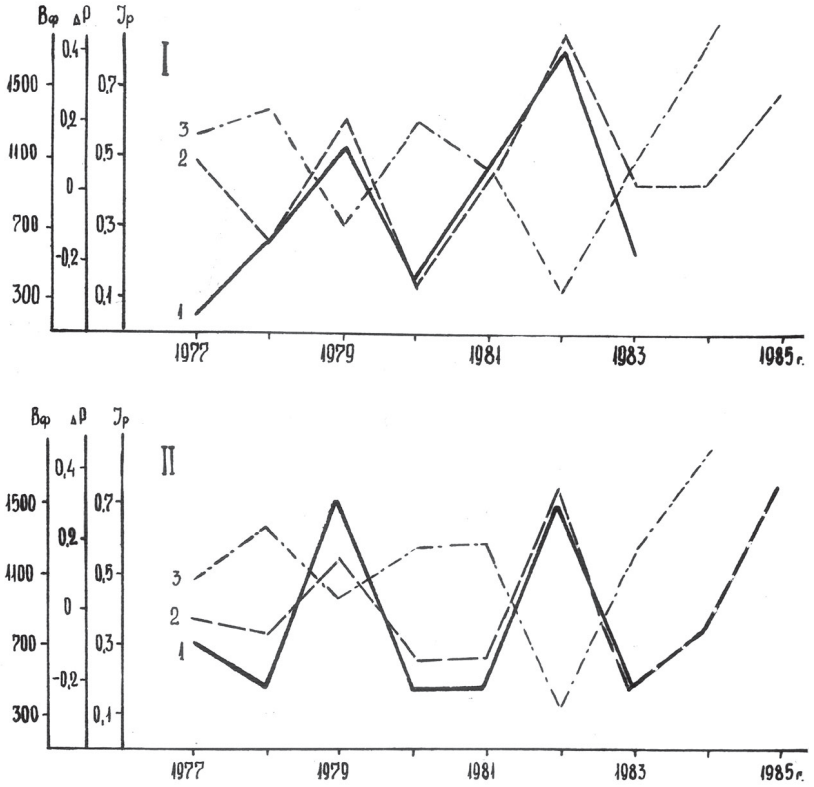


Рисунок 40. Межгодовая изменчивость биомассы водорослей (Вф, мгм$^{-3}$ (1)) в слое 0–100 м, среднемноголетних аномалий концентрации фосфатов (Jp, мкг-атл$^{-1}$ (2)) и условных величин биохимического изъятия фосфатов (ΔP, мкг-атл$^{-1}$ (3)) в фотическом слое в разных частях региона моря Содружества: I – в зоне Антарктической дивергенции, II – на акватории, расположенной южнее этой зоны по Панкратовой (Самышев, 1985 б).

сообщества на фоне максимума его биомассы, естественной элиминации зрелой части и перманентного «возврата» к начальной стадии развития.

Межгодовые колебания в уровне развития фитопланктона в регионе достигают 300%, определяются таковыми в прибрежной зоне и зоне Антарктической дивергенции и обусловлены изменчивостью вышеуказанных факторов, благоприятствующих развитию и аккумуляции водорослей.

ГЛАВА III. УРОВЕНЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Исследованиям первичной продукции в Антарктике посвящено очень большое количество работ, выполненных преимущественно в экспедициях. Обзор основных результатов из них сделан Н.М. Ворониной (1984). Анализ литературы по проблеме выявил удручающую противоречивость результатов измерений и расчетных значений первичной продукции и в Южном океане, и в его антарктической зоне. Измеренные величины первичной продукции в зависимости от пространственного и временного масштаба их соотнесения различаются на 2–3 порядка. Рассчитанные на год значения продукции водорослей в Южном океане различаются на порядок (от 16 до 180 $гС \cdot м^{-2}$) (Воронина 1984). В связи с создавшейся ситуацией, очевидно, дальнейшее обсуждение накопленных результатов не имеет перспективы без рассмотрения методической стороны проблемы.

На возможность получения заниженных величин первичной продукции в океане при их определении широко распространённым скляночным радиоуглеродным методом указывали многие исследователи (обзор в работе Ю.И. Сорокина, 1971а). Предполагавшиеся причины погрешностей можно разделить на 2 группы: 1) связанные с техникой проведения измерений (негативное воздействие на размножение водорослей их изолированности в склянках, потери радиоуглерода в виде растворенных ассимилятов и при отмывании меченого фитопланктона, осажденного на фильтры, неверное определение радиоактивности в связи с недоучетом обратного рассеяния); 2) связанные с достоверностью выборок (пропуск максимумов развития в пространстве и во времени, недоучет бентосных и симбиотических водорослей). По мнению Ю.И. Сорокина (1971а) указанные погрешности в сумме могут дать ошибку в 3–4 раза при расчете годовой продукции. Глубокий анализ причин возможных методических погрешностей и факторов, обусловливающих величину измеряемой радиоуглеродным методом первичной продукции, сделан О.И. Кобленц-Мишке и В.И. Ведерниковым (1977). По мнению авторов, ошибки определений первичной продукции этим методом, связанные с техников их проведения, не столь велики. Относительные суммарные случайные отклонения, находящиеся в обратной связи с величиной продукции, достигают 100% при очень низких значениях последней (0,1 $мгС \cdot м^{-3}$). Относительные величины систематических ошибок как техники, так и разных схем измерений первичной продукции радиоуглеродным методом не превышает 50%. На основание анализа влияния света на эффективность фотосинтеза указанные авторы сделали заключение, что радиоуглеродный метод позволяет получать реальные величины «по крайней мере в нижней части эвфотического слоя… Глубже получаются завышенные данные …» (цит. по Кобленц-Мишке, Ведерникову,

1977, стр. 197). Авторы указывают также на несовершенство имитации спектрального состава проникающей радиации при применении разных светофильтров в процессе экспозиции проб. Авторы отмечают разную скорость поглощения биогенных элементов в природных условиях и инкубаторах. Тем не менее, особенности минерального питания в обоих случаях «в общих чертах» сходны. Впоследствии появился целый ряд работ, в которых приводятся различные, вновь выявленные факторы, обусловливающие получение некорректных результатов. В частности, занижение измеренных значений первичной продукции в тропической зоне Атлантики в 4-10 раз связывается с применением склянок малого объема, менее 4 литров и при этом длительной (12 часов) экспозицией проб (Gieskes et al., 1979; Baars, 1980). По мнению этих авторов причиной указанного занижения является повреждение хрупких микрофлагеллят в маленьких склянках при их контакте со стенками и малая оборачиваемость биогенов из-за недостаточного количества зоопланктона в склянках малого объема. Использование склянок объемом 4 л и кратковременная (в течение 2 часов) экспозиция позволяли получать в 5–15 раз более высокие значения первичной продукции, чем при работе со склянками объемом 200 мл и экспонировании проб в течение 12 часов. Авторами сделан вывод о необходимости основательного пересмотра данных по первичной продукции Мирового океана. Вместе с тем, в опытах со склянками объемом от 125 до 1000 мл больших различий в результатах измерений первичной продукции фитопланктона в прибрежных водах Южной Африки не обнаружено (Brown, 1982). Такое же заключение сделано при измерении первичной продукции в гиперэвтрофном озере кислородным методом (Berger, 1984). На результаты измерений первичной продукции скляночным методом оказывает влияние тип стекла (Smith, Baker, 1980; Worrest et al., 1980). По данным первых авторов биологически эффективная доза УФ-радиации снижалась на 6% при использовании кварцевого стекла, на 13%, если применялся пирекс, на 22%, если использовались склянки из стекла витон. Эффект влияния в условиях опыта снижался с глубиной. По данным вторых, также указывающих на разную проницаемость УФ-радиации различных типов стекла, ассимиляция радиоуглерода культурной диатомеи *Thalassiosira pseudonana* в склянках из кварца, пирекса и обычного стекла зависела от способа освещения. При освещении белой люминесцентной лампой она была сходной в склянках из всех типов стекла, при комбинированном освещении с применением солнечной лампы и системы фильтров для УФ-части спектра (290–320 нм) она была разной для склянок из разного типа стекла. Авторы указывают на необходимость учета выявленного эффекта при отборе склянок из того или иного стекла для определения первичной продукции. Сравнивая количество углерода, поглощенного фитопланктоном и определенного прямым измерением углеродного обмена, с полученным радиоуглеродным методом, группа авторов (Öquist

et al., 1982) пришли к выводу, что метод C^{14} дает заниженные результаты для водорослей с интенсивным дыханием. Экспериментальными данными установлено существование различий в ответных реакциях фитопланктеров на изменяющиеся условия – освещенности (Крупаткина, 1980; Hitchcock, 1980; Perry et al., 1981; Marra, Heinemann, 1982; Hardings et al., 1982 и др.) и содержания и состава биогенов (Slawyk, 1979; Terry, Caperon, 1982 a, 1982 b и др.), неучет которых, естественный при относительно кратковременных экспозициях в опытах, может привести к получению некорректных результатов.

Таким образом, существующая противоречивость результатов определений первичной продукции и в Антарктике, и в Мировом океане вообще обусловлена отсутствием общих подходов к проблеме: в каждом случае реализовывались разные факторы ошибок. Аналогичная ситуация сложилась и в отношении учета продукции фитопланктона скляночным кислородным методом ранее (Иваненков, 1983). В качестве альтернативы предлагаются разные методы: проведение дополнительных измерений некоторых физиологических характеристик фитопланктона наряду с определением его продукции (Eppley, 1981); полный учет продукции кислорода в водоёме (Иваненков, 1983); применением расчетных методов оценки продукции фитопланктона по данным о хлорофилле, свете и температуре (Öquist et al., 1982) и т.д.

В процессе комплексных исследований структуры антарктического планктона мы также столкнулись с проблемой недоучета величины первичной продукции, осуществляя её определения радиоуглеродным методом. С целью воспроизведения значений продукции фитопланктона, близких к реальным, нами осуществлен её расчет с использованием математической модели, разработанной сотрудниками Одесского отделения ГОИН Л.А. Виноградовой и Л.П. Фетисовым в порядке творческого сотрудничества АзЧерНИРО и Одесским отделением ГОИН (ОдО ГОИН). Кроме того, для суждения о достоверности полученных при этом результатов подключены данные ориентировочных расчетов пополнения взвешенного органического вещества (ВОВ) в исследованном регионе в течение лета.

3.1. Материалы и методика

Сбор материалов осуществлен при выполнении трех океанологических съёмок в основном регионе в 15-ом, 17-ом и 19-ом рейсах НПС «Скиф» – соответственно 1 – 25 января 1980 г., 1 февраля – 7 марта 1981 г. и 20 декабря 1982 г. – 14 января 1983 г. Океанологические станции располагались равномерно на акватории с интервалом в 1^{o} по широте и 5^{o} по долготе.

Первичная продукция определялась радиоуглеродным методом в модификации Ньюхауза (Newhose, 1967). Освещенность поверхности моря

в течение всего светлого времени суток измерялась ежечасно люксметром Ю-16. Прозрачность воды определялась с помощью диска Секки. В работе использованы 6–7-литровые батометры, склянки из пирекса объемом 130–140 мл, фильтры «Сынпор» с порами 0,85 мкм, торцовые счетчики БФЛ-25 и декадно-счетная установка ДП-100-АД-М или установка Б-4. Дозировка радиоуглерода осуществлялась из расчета его активности $5–10^5$ имп.·мин$^{-1}$·мл$^{-1}$ на склянку. Отбор проб производился с горизонтов, соответствующих 100, 50, 25, 10 и 1% освещенности на поверхности, на станциях, приходившихся по времени на полдень. Их экспонирование происходило в инкубаторах под нейтральными светофильтрами, имитировавшими освещенность в горизонтах отбора, в течение второй половины дня (10 часов) (285 проб).

Модельные расчета первичной продукции выполнены по наблюдениям на съемке в регионе моря Содружества в сезоне 1982/1983 гг. (20.XII.1982 г. – 14.I.1983 г.) на 23 станциях (115 проб) (Самышев и др., 1987а).

Расчеты пополнения ВОВ выполнены по наблюдениям в регионе в 1980 – 1985 гг. (глава VII).

Для расчета продукции фитопланктона (мг сыр. веса·м$^{-3}$·ч$^{-1}$) весь списочный состав водорослей за исследованный период был разделен на 5 размерных групп со следующими пределами объемов клеток: менее $5·10^3$, $5–10·10^3$, $10–50·10^3$, $50–100·10^3$ и более $100·10^3$ мкм^3. Первичная продукция для каждой размерной группы рассчитывалась по уравнению:

$$P_i = B_{oi} (e^{\mu_i} – 1) \qquad i=1\ldots n$$
$$P_r = \sum P_i, \qquad (31)$$

где P_i – первичная продукция i-ой размерной группы, n – число размерных групп, B_{oi} – начальная биомасса i-ой группы, мг сыр. веса·м$^{-3}$, μ_i – удельная скорость фотосинтеза i-ой группы, P_r – суммарная часовая продукция фитопланктона.

Удельная скорость фотосинтеза (μ) определялась на каждом временном шаге (час) для конкретного средневзвешенного объема клетки в пределах каждой выделенной размерной группы по модифицированному уравнению Волленвайдера (Vollenweider, 1965).

$$\mu = \mu_m J (\gamma^2 + J^2)^{-0,5} [1 + (\frac{0,1J2}{\gamma})]^{-0,5P} \qquad (32)$$

В уравнении (32) μ_m, γ, P – функции освещенности (J, Е·м$^{-2}$·час$^{-1}$), объема клетки (V) и обеспеченности клеток неорганическим фосфором (Sд). Последняя величина определяется как частное от деления концентрации фосфора на общую численность фитопланктона на горизонте (Sд, мкг Ркл.$^{-1}$).

$$\mu_m = 5,2\ V^{-0,2} \cdot S_д^{\ 0,05} \qquad (33)$$
$$\gamma = 0,01\ V^{\ 0,3} \qquad (34)$$
$$P = 0,3\ V^{\ 0,1} \qquad (35)$$

Влияние температуры на максимальную удельную скорость фотосинтеза (μ_m) учитывалось поправкой (f (T°), вычисляемой по уравнению:

$$f(T) = \exp\{-0{,}7\ V^{-0{,}09}\ (\frac{T-Topt}{\check{T}-Topt})^2\}, \quad (36)$$

где T – текущая температура воды на данном горизонте, °C,

Topt – оптимальное значение температуры, при котором температурная поправка равна единице,

$$\check{T} = \{\ \frac{T\ min\ при\ T < T\ opt}{T\ opt\ при\ T > T\ opt}\ \}.$$

Значения T min, T opt, T max для каждого размерного класса фитопланктона в пределах наблюдавшихся температур приводятся в таблице 9.

В модели приняты следующие ограничения и допущения:

В пределах шага моделирования (один час) существует пропорциональность между удельной скоростью фотосинтеза, ростом биомассы клеток и потреблением ими фосфора.

Средневзвешенный объем клетки i-ой группы и её химический состав постоянны.

Автотрофный рост прекращается при нулевых значениях освещенности или концентрации фосфора.

В модели не учитываются процессы выедания фитопланктона и регенерации фосфора.

Для часовых интервалов в течение светового времени суток для каждой размерной группы фитопланктона рассчитываются μ_i, B_{oi}, доля отмирающей биомассы клеток (сумма $B_{oi} + P_i$), суммарные величины численности и продукции всех групп, обеспеченность клеток фосфором и убыли фосфора, использованного в процессе фотосинтеза.

Начальная биомасса водорослей для следующего часа определяется как сумма начальной биомассы и продукции за предыдущий шаг с поправкой, учитывающей долю отмерших за предыдущий час клеток:

$$Bo_{(j+1)} = (Bo_{ji} + P_{ji}) \cdot (1 + S_{ji}), \quad (37)$$

где j – номер шага по времени, S_{ji} – доля отмершей биомассы i-ой группы для j-го шага по времени.

Смертность фитопланктона в относительных единицах (S_i) рассматривалась как функция факторов, определяющих относительную удель-

Таблица 9. Значения T min, T opt, T max для предела температур от -2 °C до 9 °C

Размерный класс, мкм3	T min	T opt	T max
Менее 5000	-1	2	8
5000–10000	-1	2	6
10000–50000	-2	3,5	9
50000–100000	-1	2	4
Более 100000	-1	2	4

ную интенсивность фотосинтеза (μ/μ_m) для каждого средневзвешенного объема клетки, используемого в расчете:

$$S_i = 4{,}17 \cdot 10^{-4} \exp\{(4{,}07 + 0{,}0196 \ln V_i) \exp(-0{,}5 \frac{\mu i}{\mu mi})\} \quad (38)$$

Остаточное содержание фосфора на каждом временном шаге определялось как:

$$[P]_{j+1} + 1 = [P_j - P_j K^p], \quad (39)$$

где $[P]_j$ – концентрация фосфора на предыдущем шаге моделирования, P_j – продукция водорослей на предыдущем шаге моделирования, K^p – относительное содержание фосфора в клетках диатомовых по Хагмайеру (Hagmeier, 1961).

Таким образом, необходимыми параметрами для расчета величин первичной продукции за любой отрезок времени являются:

1. Часовые значения освещенности за каждый час светлого времени суток ($E \cdot м^{-2} \cdot час^{-1}$, ФАР). (По произведенным нами расчетам из равенств в работах (Strickland, 1958; Westlake, 1965), 1 $E \cdot м^{-2} \cdot час^{-1}$ ФАР = $Lx \cdot час^{-1}$: 30000 = 10,82 $кал \cdot см^{-2} \cdot час^{-1}$).

2. Средневзвешенные объемы клеток и начальные биомассы для выбранных размерных групп фитопланктона ($мкм^3$ и мг сыр. веса$\cdot м^{-3}$ соответственно).

3. Начальная концентрация фосфора в воде (мкмоль $P\text{-}PO_4 \cdot л^{-1}$).

4. Температура воды, °С.

Величина продукции фитопланктона за сутки вычислялась как сумма часовых величин продукции за весь светлый период суток.

3.2. Результаты и обсуждение

По океанографическим условиям, световому режиму вегетации водорослей и гидробиологическим характеристикам исследованный регион в годы изучения первичной продукции мало различался, все важнейшие показатели компонентов планктона находились на уровне среднемноголетних (за исключением биомассы и запасов криля). Толщина фотического слоя в январе 1980 г. составила в среднем 53 м при колебаниях от 39 до 78 м, в феврале-марте 1981 г. и декабре 1982 г. – январе 1983 г. – соответственно 45 и 44 м при колебаниях соответственно от 36 до 52 м и от 20 до 90 м.

Измеренные значения суточной первичной продукции в разные годы исследований в регионе отличались в небольшой степени. При колебаниях на отдельных станциях от 68 до 314 $мгС \cdot м^{-2}$ фотического слоя в январе 1980 г., от 46 до 506 $мгС \cdot м^{-2}$ в феврале-марте 1981 г. и от 28 до 314 $мгС \cdot м^{-2}$ в декабре 1982 г. – январе 1983 г. средние величины для этих сроков составили соответственно 150, 140 и 136 $мгС \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$. Во всех случаях сходной была и встречаемость станций с относительно высокими значениями первичной продукции: 35–40%, 15–20% и 5–10% с величинами соответственно более 100, более 200 и более 300 $мгС \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$.

Полученные нами величины согласуются с данными по продукции фитопланктона антарктической зоны одних авторов (Кляшторин, 1964), несколько уступают данным других (Кабанова и др., 1974; Jacques et al., 1982) и в несколько (в среднем в 6) раз ниже данных третьих (El-Sayed, 1966). Как было отмечено ранее, по методическим (техническим) причинам ошибки определений первичной продукции радиоуглеродным методом не столь велики. В связи с этим, надо полагать, что существенные различия между данными разных авторов по тому или иному району, равно как и широкие пределы колебаний измеряемых значений, обусловлены естественными факторами, а точнее – степенью их реализации в условиях проводимых измерений. Для антарктической зоны наиболее важными факторами являются свет, стратификация вод, выедание (обилие) водорослей (El-Sayed, 1966). (Здесь следует пояснить, что на измеренных значениях первичной продукции стратификация вод как фактор, способствующий аккумуляции водорослей, будет сказываться через их обилие).

Рассмотрим, в какой степени выражается лимитирующий эффект этих факторов на измеренных значениях первичной продукции в нашем случае.

Для района в целом в конце весны – начале лета (декабрь-январь)[1] в условиях интенсивной солнечной радиации, в период завершения первой фазы сукцессии фитопланктона в начале второй (наряду с мелкими диатомеями среди водорослей интенсивно развивались и крупные) максимумы значений первичной продукции приходились на горизонт 50%-ной освещенности (рис. 41, 1), т.е. свет не лимитировал в целом развитие водорослей в этот период. К середине (январь) и к концу лета (февраль-март) зона светового оптимума смещается к поверхности. В первом случае это согласуется с фазой сукцессии (в планктоне преобладают крупные формы, для роста которых адаптация к высокой интенсивности света более благоприятна, чем для мелких (Крупаткина, 1980). Во втором случае, несмотря на преобладание мелких диатомей (первая фаза сукцессии), зона светового оптимума также была в приповерхностном слое и согласуется со снижением интенсивности солнечной радиации (ФАР) в среднем в 1,5 раза и возрастанием содержания ВОВ (в конечном счете также фактора светового режима) в 3 раза по сравнению с раннелетним периодом (глава VIII). Как мы видели ранее, измеренные в разные сроки вегетации значения первичной продукции для района в целом мало различались, в то время как содержание водорослей в середине и конце лета в 1,5 раза было выше, чем в его начале. Соответственно этому отличались и суточные P/B-коэффициенты (0,19 в начале лета против 0,13 в его середине и конце).

[1] Сходство океанографических условий в районе в исследованные годы и закономерные изменения в развитии короткоцикличных форм сестона – фито- и бактериопланктона, а также в содержании ВОВ (главы II, IV, VII,IX) дают основание рассматривать их как сезонные.

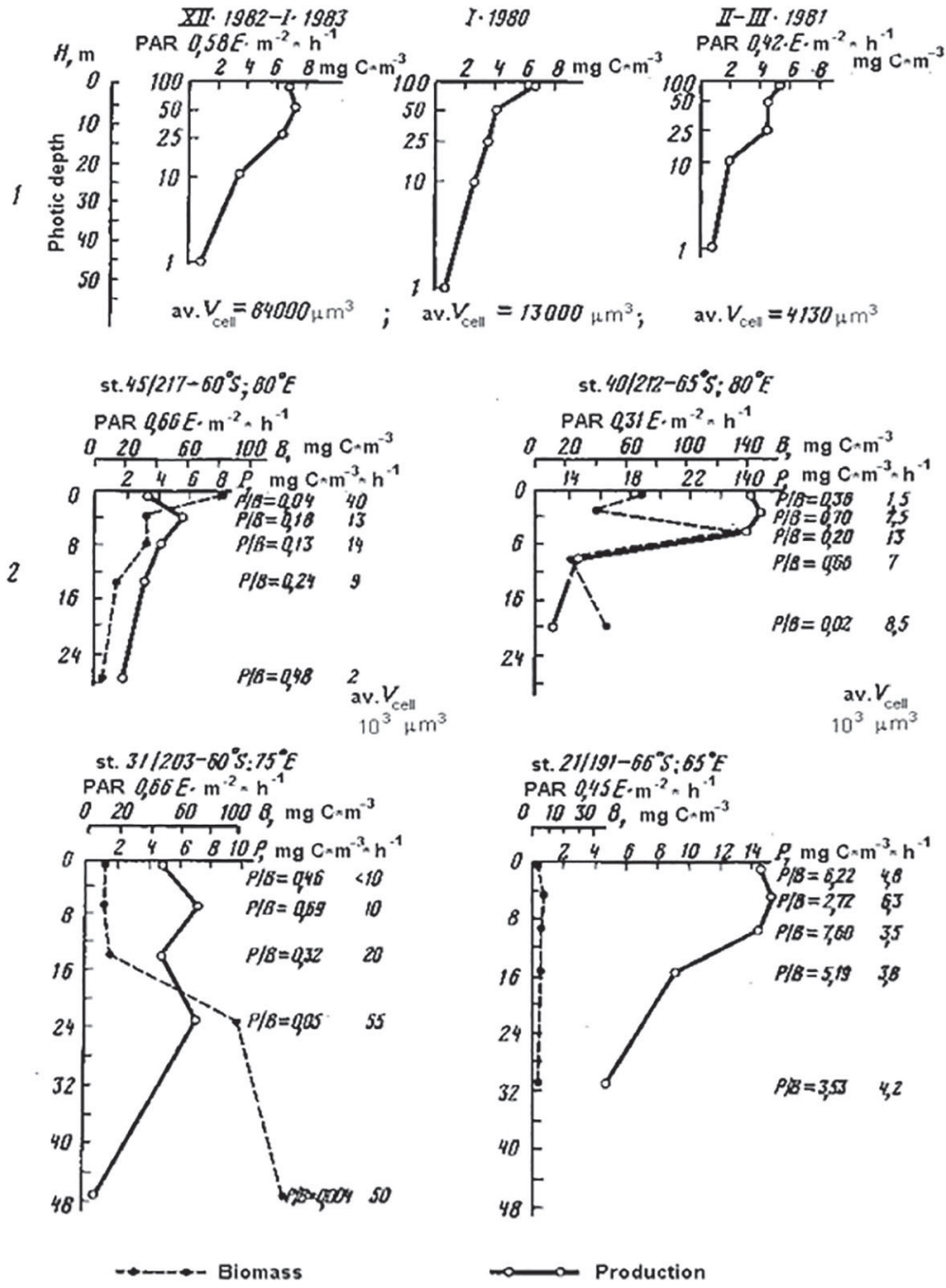


Рисунок 41. Вертикальное распределение количественных характеристик фитопланктона – продукции (P, мгС·м$^{-3}$·день$^{-1}$), биомассы (B, мгС·м$^{-3}$), объема клеток и освещенность на поверхности (J, Е·м$^{-2}$·час$^{-1}$) для региона в целом в разные сроки лета (1) и на характерных по состоянию фитоценоза станциях в декабре 1982 – январе 1983 г. (2). Световая глубина – в % от освещенности на поверхности.

При рассмотрении на отдельных станциях связь между распределением величин первичной продукции и определяющими их факторами выглядит еще более сложной, что обусловлено асинхронностью протекания процессов в разных участках исследованного района. К концу фазы интенсивной вегетации (как правило, в северной части района, ранее освобождающейся ото льда) при обилии фитопланктона и интенсивной солнечной радиации его продукция сравнительно невысока (рис. 41, 2, ст.ст. 45/217, 31/203). В фитопланктоне преобладали крупные формы диатомей (вторая фаза сукцессии), суточные P/B-коэффициенты невысокие, в среднем характерные для «фоновых» в фотическом слое в целом, а в случаях опускания водорослей до глубин 1%-ной освещенности они понижались до тысячных долей. Поскольку концентрации фосфора и кремния в воде в таких случаях были высокими (соответственно на уровне 50–70 и 1000–2000 мкгл$^{-1}$ и более), можно предполагать, что лимитирующими факторами могли быть другие элементы, например, железо и микроэлементы, как это имеет место в районах интенсивных апвеллингов (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977). Напротив, в начальных фазах вегетации, которые чаще удается наблюдать на юге вблизи кромки льда, уровень измеренной первичной продукции оказывался высоким в условиях умеренной освещенности (рис. 41, 2, ст.ст. 21/191, 40/212). Причем, как видно из приведенных примеров, на ст. 21/191 зафиксирована первая фаза первой сукцессии водорослей (последние представлены мелкими диатомеями): при очень низкой биомассе клеток их продукция в фотическом слое выше втрое, чем на ст. 45/217 (10,2 мгС·м$^{-3}$ против 3,4 мгС·м$^{-3}$), а суточный P/B-коэффициент – в 24 раза (5,05 против 0,21). На ст. 40/212 наблюдалась более поздняя, чем на ст. 21/191, фаза развития водорослей (конец первой – начало второй), их биомасса была значительно выше. Соответственно высокими были и значения первичной продукции, превышающие таковые в фотическом слое на ст. 45/217 в 4,7 раза (15,7 мгС·м$^{-3}$ против 3,4); при этом суточные P/B-коэффициенты были выше лишь в 2 раза (0,40 против 0,21).

Неадекватность формальной связи между измеренными значениями первичной продукции, с одной стороны, обилием фитопланктона и интенсивностью солнечной радиации – с другой на отдельных станциях хорошо иллюстрируют карты распределения их величин на акватории съемки в декабре-январе (рис. 42, а, б, г). В конце лета (рис. 43) в условиях пониженной солнечной радиации карта распределения измеренных величин первичной продукции хорошо согласуется с распределением величин ФАР на поверхности, но, как и в начале лета, ничего общего не имеет с картой распределения биомассы фитопланктона.

Из изложенного следует, что измеряемые значения первичной продукции в значительной степени обусловлены тем, в какой фазе сукцессии фитопланктона они определяются. В целом невысокие величины первичной продукции при обилии фитопланктона в исследованном ре-

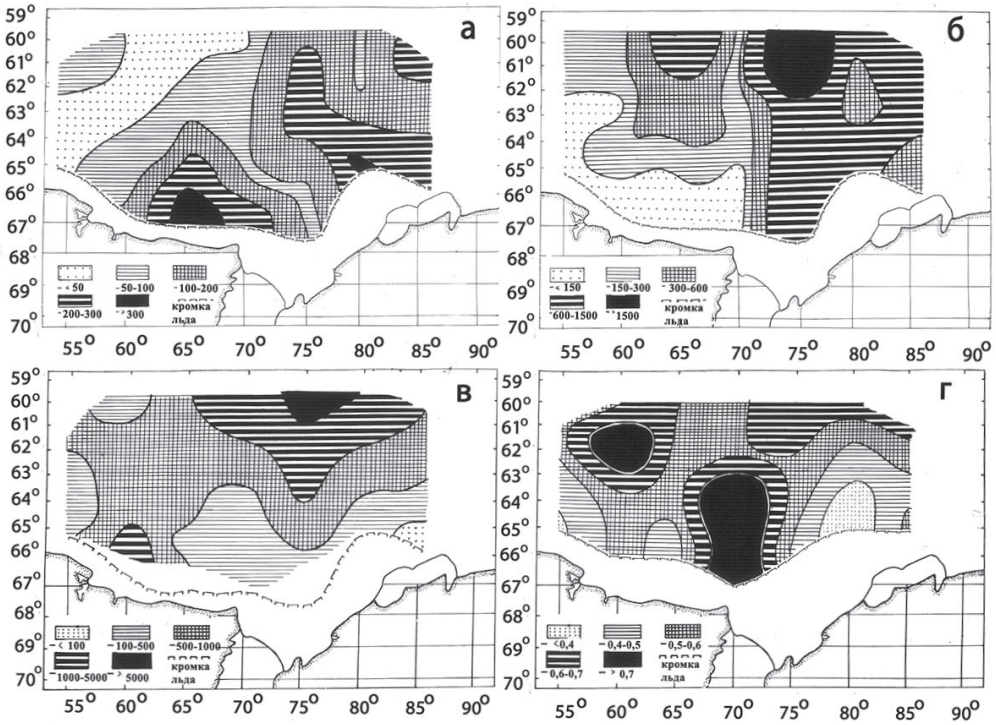


Рисунок 42. Горизонтальное распределение продукции фитопланктона (мгС·м$^{-2}$·день$^{-1}$) измеренной (а), рассчитанной по модели (в), биомассы водорослей (мгС·м$^{-2}$, б) в фотическом слое и освещенности на поверхности (J, Е·м$^{-2}$·час$^{-1}$, г) в декабре 1982 г.–январе 1983 г.

гионе и рассмотренные примеры в отдельных точках наводят на мысль о том, что уровень первичного продуцирования в антарктических водах определяется кратковременными вспышками развития фитопланктона в локальных участках, где создаются благоприятные условия (свет, стратификация вод). Из-за растянутости съемок во времени и удаленности станций вероятность обнаружения этих максимумов чрезвычайно низка (см. выше), в связи с чем в большинстве случаев измерения интенсивности продуцирования водорослей приходятся на фазы в разной степени «удаленные» от их пика. В зависимости от степени этой «удаленности» находятся и результаты измерения их продукции. Надо полагать, существенные различия между данными (причем в большинстве случаев заниженными) измерений первичной продукции у разных авторов для одного и того же района обусловлены разной степенью реализации вышеуказанных факторов ошибок, т.е. разной степенью некорректности выборок.

Рассчитанные с помощью математической модели величины первичной продукции по материалам сборов в 19-ом рейсе НПС «Скиф» колебались в широких пределах, «перекрывая» по диапазону колебаний её измеренные значения. При этом отмечено, что рассчитанные уступали

измеренным в тех редких случаях, когда измерения производились в точках, где наблюдался интенсивный фотосинтез на начальной фазе сукцессии водорослей, например, как на уже известных станциях 12/191, 40/212 (табл. 10); и напротив, когда в точках измерений на фоне высокой биомассы интенсивность фотосинтеза (по измерениям) была низкой, а фитоценоз находился на второй-третьей фазе развития, рассчитанная величина первичной продукции превосходила измеренную максималь-

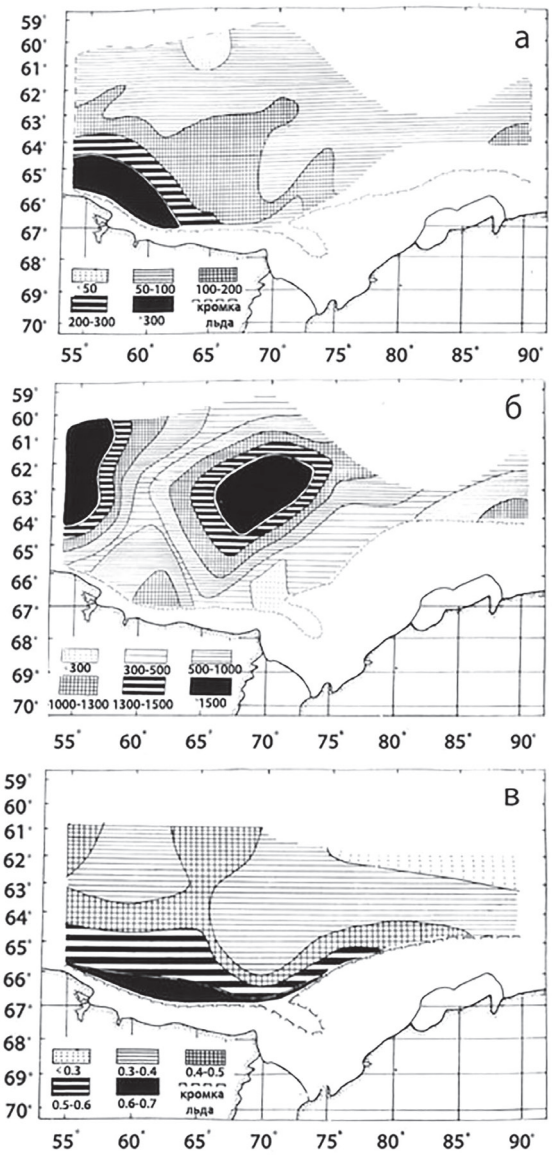


Рисунок 43. Горизонтальное распределение измеренной продукции (мгС·м$^{-2}$·день$^{-1}$, а), его биомассы (мгС·м$^{-2}$, б) в фотическом слое и освещенности на поверхности (J, Е·м$^{-2}$·час$^{-1}$, в) в феврале-марте 1981 г.

Таблица 10. Сравнительная характеристика измеренных и рассчитанных величин первичной продукции на примере станций, рассмотренных в рисунках 41, 42 (в расчете на день)

№№ ст.	Горизонт отбора проб, м	Величина первичной продукции				Отношение рассчитанной продукции к измеренной	
		измеренной		рассчитанной			
		на горизонте, мг С · м$^{-3}$	в фотическом слое, мг С · м$^{-2}$	на горизонте, мг С · м$^{-3}$	в фотическом слое, мг С · м$^{-2}$	на горизонте	в фотическом слое
21/191	0,0 4,7 9,5 15,5 31,0	14,55 15,37 14,60 9,20 4,88	315	21,70 22,90 2,24 4,82	165	1,49 1,49 0,15 0,52 0,04	0,5
40/212	0,0 3,0 6,0 10,0 20,0	25,85 26,61 25,62 14,43 0,97	314	8,21 8,45 21,14 0,68 0,08	117	0,32 0,32 0,83 0,05 0,08	0,4
31/203	0,0 7,0 14,0 23,0 46,0	4,64 7,26 4,92 5,25 0,63	195	182,30 285,27 32,78 20,08 0,75	3227	39,29 39,29 6,66 3,82 1,19	16,6
45/217	0,0 4,0 8,0 13,5 27,5	3,14 5,70 4,22 3,2 1,87	93	249,87 453,60 36,90 7,86 0,09	2567	79,58 79,58 8,74 2,46 0,05	27,5

но (как, например, в точках измерений на фоне высокой биомассы интенсивность фотосинтеза (по измерениям) была низкой, а фитоценоз находился на второй-третьей фазе развития, рассчитанная величина первичной продукции превосходила измеренную максимально (как, например, на ст. 31/203, 45/217); во всех других случаях рассчитанные значения превышали измеренные в разной степени главным образом в зависимости от обилия водорослей. В связи с этим карта распределения рассчитанной продукции фитопланктона хорошо согласуется с распределением его биомассы (рис. 42 в, б). Таким образом, рассчитанные величины первичной продукции в большей степени отражают её уровень в недавнем прошлом, чем в момент отбора проб. При колебаниях от 0,14 до 27,5 средняя величина отношения рассчитанных значений первичной продукции к измеренным в фотическом слое на акватории съёмки составила 7,5, а без учета данных по тем станциям, где это отношение было менее 1,0, она составила 9,4 (табл. 10).

На реальность рассчитанных значений первичной продукции указывают и результаты ориентировочных расчетов интенсивности пополнения ВОВ в регионе за счет фитопланктона – причем даже без учета его части, ассимилированной потребителями (табл. 11).

Таблица 11. Средние значения первичной продукции в регионе моря Содружества, определенные разными способами и величины пополнения ВОВ (мгС·м$^{-2}$·день$^{-1}$)

Сроки съёмок	Величины первичной продукции в фотическом слое		Пополнение ВОВ за счет фитопланктона* в слое 0–100 м
	Измеренные ^{14}С-методом	Рассчитанные по модели	
20.XII 1982 – 14.I 1983 гг.	136	1280	-
1-26.I 1980 г.	150	-	1300
1.II – 7.III 1981 г.	140	-	2530
2-24.XII 1983 г.	126	-	-
2-26.II 1984 г.	41	-	330

* Без учета ассимилированного гетеротрофами части потребленного фитопланктона.

Для съемок в сезоны 1982/1983, 1980 и 1981 гг., когда в связи со сходными условиями среды структура исследованного сообщества в регионе была сравнительно сходной (см. главы I, II, IV-VII), рассчитанные величины первичной продукции и пополнения ВОВ были одного порядка. В сезон 1983/1984 гг. интенсивность пополнения ВОВ превосходила среднее значение измеренной продукции водорослей лишь в 4 раза. В целом низкое содержание ВОВ и относительно невысокая интенсивность его накопления в сезон 1983/1984 гг. ассоциируются со слабой аккумуляцией планктона в регионе в связи с интенсивным выносом последнего составляющими течений. Этот эффект привел, в частности, к резкому снижению биомассы мезозоопланктона в рассматриваемый сезон (глава V).

Подобные же различия между значениями измеренной и рассчитанной на основании балансового подхода первичной продукции получены другими авторами для антарктических (Slawyk, 1979) и для тропических (Baars, 1980) вод. Аналогичные результаты получены способом полного учета продукции кислорода (Иваненков, 1979). Такое совпадение результатов позволяет с большой уверенностью полагать, что накопленные к настоящему времени сведения о первичной продукции Мирового океана по данным измерений традиционно используемыми радиоуглеродным и кислородным методами (есть основание считать, что это касается и метода, основанного на учете пигментов) представляют собой в разной степени искаженные, преимущественно заниженные величины. Диапазон различий между истинными и измеренными величинами в частных случаях колеблется в широких пределах, в среднем для большого массива данных он близок у всех авторов. Имеющиеся некоторые различия в результатах того или иного автора могут быть объяснены массой возможных методических ошибок. В данном случае более принципиальным является сам факт установления значительного несоответствия измеренных величин первичной продукции истинным.

В свете изложенного представляет интерес сравнить полученные нами результаты с данными измерений других авторов в диапазоне из-

вестных пределов. К полученной нами реальной величине первичной продукции в регионе, равной в среднем для вегетационного периода 1500 мгС·м$^{-2}$·сутки$^{-1}$, из измеренных в Антарктике оказывается наиболее близкой средняя величина, приводимая Эль-Саидом (El-Sayed, 1966), уступающая нашей всего лишь в 1,5 раза.

Исходя из полученной величины, не трудно рассчитать суммарную продукцию в регионе за летний сезон (1,5 гС·м$^{-2}$·сутки$^{-1}$ · 100 дней = 150 гС·м$^{-2}$). Собственно, эта величина близка к годовой, поскольку ледовый покров схватывает наибольшую часть региона, включая прибрежную зону и зону Антарктической дивергенции. Вместе с тем, надо полагать, величина продукции в свободной от льда части региона зимой будет ниже, чем летом, не адекватно различиям в количестве фитопланктона, поскольку последний, не накапливаясь, постоянно уносится на глубины и не учитывается точно. Тем не менее, вклад этой части региона в общую продукцию фитопланктона в нем невелик. Если допустить, что среднесуточная продукция в ней зимой в 10 раз ниже, чем летом, то учитывая занимаемую ею площадь (около 25% от площади региона), её вклад в суммарную продукцию здесь за остальной период года составит около 10 гС·м$^{-2}$. В результате суммарная первичная продукция в регионе в год составит 160 гС·м$^{-2}$. Эта цифра укладывается в диапазон существующих оценок (16–180 гС·м$^{-2}$), наиболее близка к максимальной величине оценок Ю.И. Сорокина (1973 а) (50–180 гС·м$^{-2}$). По-видимому, нет больших оснований для сомнений в том, что в антарктической зоне, как и в Мировом океане в целом, реальные величины первичной продукции значительно превышают измеренные скляночными методами.

Таким образом, противоречивость результатов измерений первичной продукции скляночными методами в разных районах Мирового океана обусловлена рядом причин. Среди них наиболее важными являются причины, связанные с достоверностью выборок. Неоднородное и локальное распределение фитопланктона, асинхронность его сукцессии в пространстве, кратковременность вспышек развития водорослей при существующей системе сбора материала создают реальные условия для получения в разной степени заниженных результатов при измерении первичной продукции скляночными методами.

Реальная оценка уровня первичной продукции представляется возможной на основе комплексного учета бюджета энергии или вещества в экосистеме или (и) на основе математических моделей.

Результаты расчетов величины первичной продукции в исследованном регионе, выполненных на основании математической модели, хорошо согласуются с данными ориентировочных расчетов пополнения ВОВ в течение лета.

По произведенным расчетам реальная величина первичной продукции в регионе (и в антарктической зоне в целом) в вегетационный период составляет в среднем 1,5 гС·м$^{-2}$·день$^{-1}$, а в расчете на год – около 160 гС·м$^{-2}$.

ГЛАВА IV. БАКТЕРИОПЛАНКТОН: КОНЦЕНТРАЦИЯ, ПРОДУКЦИЯ, БАКТЕРИАЛЬНАЯ ДЕСТРУКЦИЯ

Роль гетеротрофной микрофлоры в естественных водоёмах заключается главным образом в деструкции мёртвого органического вещества и синтезе его собственной биомассы (Zo Bell, 1946; Родина, 1951; Кузнецов, 1962, 1970; Романенко, 1967, 1972; Seki, Zo Bell, 1967; Сорокин, 1970, 1970 а, 1971а,б; Sorokin, 1971; Strickland, 1971). Крупномасштабность этих процессов, определившая еще в тридцатые годы прошлого века развитие водной микробиологии, обусловлена, с одной стороны, огромным количеством мёртвого органического вещества в Мировом океане, с другой – исключительно высокой воспроизводительной способностью самих микроорганизмов. По современным данным общее содержание органического вещества в водах Мирового океана составляет от $0{,}76 \cdot 10^{18}$ – $1{,}03 \cdot 10^{18}$ г С (Williams, 1971, 1975) до $2{,}0 \cdot 10^{18}$ г С (Скопинцев, 1981). При этом на водный гумус приходится из них около 90% (Krey, 1952) или – в абсолютных величинах, по данным В.А. Скопинцева (1981), $1{,}8 \cdot 10^{18}$ г С. По первым ориентировочным расчетам А.С. Крисс и Е.А. Рукиной (1952) в течение года бактериальному разложению в океанской воде подвергается 6–15% органического вещества. По расчетам Ю.И. Сорокина (1971 б) с использованием данных, полученных более совершенным способом, общее количество растворённого органического вещества, подвергающегося деструкции в течение года в водах Мирового океана, составляет $8{,}4 \cdot 10^{16}$ г С или около 5% от его концентрации. Таким образом, не более чем через каждые 20 лет происходит полное обновление органического вещества в океане благодаря микробиологическим процессам. Чтобы лучше представить себе масштабность этих процессов, сопоставим эти величины с количеством населения Мирового океана. По расчетам В.Г. Богорова (1965) общая биомасса растительного и животного населения Мирового океана составляет $34{,}27 \cdot 10^{9}$ т; произведя расчет в величинах углерода, получим около $3{,}4 \cdot 10^{15}$ г С. Это более, чем в 20 раз меньше того количества растворенного органического вещества, которое подвергается разложению бактериями в течение одного года.

Образующиеся при этом в толще воды растворимые минеральные соединения углерода, азота, фосфатов и других элементов вновь включаются в круговорот вещества в результате жизнедеятельности водных растений, а синтезируемая биомасса бактерий составляет важный компонент пищевых ресурсов в водоёмах.

Исследования роли микроорганизмов в круговороте биогенных элементов и их трофической роли в экосистемах в наилучшей степени проведены применительно к пресным водоёмам, в особенности к прудам. Причем следует указать, что основоположниками прудовой микробио-

логии являются советские микробиологи А.Г. Родина и С.А. Кузнецов (цит. по Антипчук, 1983). Этими исследованиями заложены научные основы удобрения прудов, интенсификации рыболовства.

Применительно к морским экосистемам исследования бактериопланктона находятся, условно выражаясь, на описательно-аналитическом этапе – изучение состава, уровня развития, специфики роли в экосистемах отдельных участков Мирового океана. Усилиями отечественных и зарубежных исследователей накоплены сравнительно полные данные о составе и географическом распределении микробного населения Мирового океана. Эти сведения обобщены и представлены в монографии А.Е. Крисса и др. (1964). Получены определенные представления об уровне развития и функциональной роли гетеротрофной микрофлоры в водах разной трофности. Многочисленные сведения разных авторов обобщены в сводках Зобелла (Zo Bell, 1946), А.Е. Крисса (1959), в обзоре Ю.И. Сорокина (1973 б). При этом следует отметить, что в связи с различиями в примененных методах результаты исследований разных авторов зачастую трудно сопоставимы. Особенно это касается концентрации и продукции бактерий. Одни авторы (лавным образом зарубежные) производят учет бактерий путем посевов их на питательные среды, другие – (преимущественно отечественные исследователи) – прямым микроскопированием. Причем даже в последнем случае разными авторами использовались разные способы и средства концентрирования микроорганизмов перед микроскопированием, в связи с чем, как выяснилось позже (см. далее), получены разные результаты. Метод определения биомассы бактерий по АТФ является весьма дорогим и к тому же оказался несовершенным (Strickland, 1971). Определение продукции бактерий одни авторы производили по данным интенсивности размножения, установленным методом прямого счета, другие – по интенсивности гетеротрофной ассимиляции, установленной радиоуглеродным методом.

Опыт последних лет исследований подтвердил мнение Ю.И. Сорокина (1973 б) о перспективности внедрения принятых в лимнологии методов изучения микрофлоры – определения её биомассы методом прямого микроскопирования, а продукции - радиоуглеродным методом. Эти методы находят всё более широкий круг сторонников среди исследователей микробиологических процессов в мире.

Несмотря на то, что количество микробиологических работ, выполненных в океане, велико, указанные различия в методах исследований значительно снижают ценность многих из них, одновременно сужая круг работ, имеющих достоверную информацию для характеристики концентрации и продукции бактерий в разных его частях.

Установлено (Сорокин, 1973 б), что концентрация бактерий в верхнем 100-метровом слое морских водоёмов в 1,5–2 раза ниже таковой в пресных водах такого же уровня трофности по величине первичной продукции. Пределы выявленных концентраций бактерий для морских

вод разной трофности следующие: для эвтрофных (заливы, лагуны) – численность клеток 1,5–4 млн.·мл$^{-1}$, биомасса – 0,5–2,0 гм$^{-3}$, для мезотрофных (воды умеренных зон, прибрежные воды тропической зоны) – соответственно – 0,3–1,5 млн.·мл$^{-1}$ и 0,05–0,5 гм$^{-3}$, для олиготрофных (эпипелагиаль тропической зоны, глубоководные участки океана) – соответственно – 0,05–0,15 млн.·мл$^{-1}$ и 0,005–0,05 гм$^{-3}$. С глубиной концентрация бактерий снижается, опускаясь на глубинах больше 100–200 м на порядок и более. Увеличения её наблюдаются в толще вод в случаях стратификации (образование слоя сезонного термоклина или пикноклина).

Для ряда видов морских фильтраторов бактериопланктон может служить пищей, не уступающей по своей ценности водорослям. Нижний предел концентрации бактерий, при которой осуществляется нормальное питание этих животных, составляет 0,1–0,3 гм$^{-3}$. Эта концентрация свойственна для мезотрофных вод. Пищевая роль бактериопланктона для грубых фильтраторов, преобладающих в морском мезопланктоне, значительно возрастает благодаря способности микроорганизмов образовывать агрегации. Доля бактерий в агрегатах особенно высока вблизи прибрежных продуктивных участков, достигая 20–40% общей биомассы. Здесь следует сказать, что своеобразные агрегации некоторые бактерии образуют, прикрепляясь к частицам взвеси (и детрита), повышая его пищевую ценность. Это явление, отмеченное в свое время для пресных вод (Родина, 1971), наблюдается и в морских водах, преимущественно вблизи эстуариев рек и в заливах, причем доля и гетеротрофная активность прикрепленных к взвеси форм находится в прямой зависимости от концентрации субстрата.

Сведения о продукции бактерий в океане до сих пор остаются весьма скудными. Тем не менее, имеющиеся данные позволяют получить представление о величинах продукции в водах разной трофности и некоторых закономерностях их изменения в пространстве.

Высокий уровень продукции бактерий отмечен в эвтрофных водах прибрежных зон Черного моря (Сорокин, 1970), Японского моря (Карапетян, 1971), в поверхностном слое района перуанского апвеллинга (Сорокин, Мамаева, 1980), в лагунах атоллов (Сорокин, 1971 а, 1972), где её минимальные величины составляют 0,2–0,3 г С·м$^{-3}$, а максимальные достигают 0,8–1,0 г С·м$^{-3}$ в сутки при колебаниях суточного P/B-коэффициента в зависимости от трофности и температуры воды от 0,3 до 1,3. По данным Ю.И. Сорокина (1973) для мезотрофных вод (на примере Японского моря) величины суточной бактериальной продукции колеблются в пределах 0,006–0,2 г С·м$^{-3}$, а в поверхностных олиготрофных водах Тихого океана и Черного моря её средние значения колеблются в пределах 0,01–0,03 г С·м$^{-3}$. При этом выявлено, что величина суточного P/B-коэффициента бактерий в тропической зоне достигает максимума – 0,5–2,0, что в первую очередь объясняется высокой температурой вод. Как пра-

вило, в направлении от прибрежной зоны в океаническую, и с глубиной продукция бактерий снижается с образованием максимумов в обоих случаях (Сорокин, 1971 а,б; Sorokin, 1971). Возникновение максимумов продукции в открытом океане связано с подъёмом вод (например, экваториальный апвеллинг) и хорошо согласуется с максимумом первичной продукции. В вертикальной проекции на фоне снижения обнаружены два максимума: один – узкий – расположен в фотическом слое и своим образованием обязан интенсивной жизнедеятельности водорослей, другой – протяженный и соизмеримый по уровню продукции с первым – на глубине 400-600 м, у нижней границы основного термоклина; его расположение согласуется с максимумом содержания детрита и бактерий; причина самого образования второго слоя максимума усматривается в формировании здесь значительных градиентов плотности, а возрастания в нём бактериальной активности – в прогреве промежуточных вод. В более глубоких слоях фактическая продукция бактерий снижается до ничтожно малых величин, что связывается с низкой температурой воды.

При анализе структуры экосистемы в тропической зоне океана установлено, что создаваемая здесь за счет первичной продукции энергия недостаточна для покрытия потребностей гетеротрофной части сообщества, в связи с чем для его нормального существования необходим дополнительный источник энергии (Сорокин, 1971 а,б, 1978; Vinogradov et al., 1972; Сорокин и др., 1978). Предположено, что этим источником является антарктическая зона, где при сравнительно высокой продукции фитопланктона интенсивность разложения органического вещества бактериями должна быть невелика вследствие низких температур (Сорокин, 1971 б). Согласно гипотезе, органическое вещество из антарктической зоны переносится в тропическую промежуточными антарктическими водами. Их подъём и последующий прогрев в поверхностном слое приводит к интенсивному развитию бактерий, которые, включаясь в пищевую цепь, восполняют недостаточную энергию для консументов 1 порядка. При этом следует указать, что как к моменту появления указанной гипотезы, так и к настоящему времени изученность количественных характеристик бактериопланктона антарктической зоны океана была и остается крайне недостаточной. Исследования ряда авторов (Мельников, 1972; Крисс, 1973; Мицкевич, Крисс, 1975) показали, что количество и гетеротрофная активность бактерий в антарктических водах чрезвычайно низки. По данным этих авторов в поверхностном слое антарктических вод численность бактерий составляет около 4 тыс. кл·мл$^{-1}$, биомасса – около 0,1 мг С·м$^{-3}$, а продукция (по расчетам на основании определенной биомассы) – 0,03 мг С·м$^{-3}$, что на два порядка ниже, чем в мезотрофных водах бореальной зоны океана (см. выше). Эти данные критически рассмотрены в работе Ю.И. Сорокина, В.К. Федорова (1978). В ней показано, что значительное занижение результатов объясняется погрешностями в методике – потерями бактерий при их концен-

трировании на мембранных фильтрах. Авторами с применением метода прямого счета на мембранных фильтрах определена численность, а радиоуглеродного – продукция и деструкция бактерий на двух разрезах, пересекающих пространство от субтропической конвергенции до Антарктической дивергенции в Тихом океане (по 148° и 150° в.д.) в январе – первой половине антарктического лета. Полученные авторами результаты резко отличны от приведенных прежде другими исследователями. Установлено, что в период исследований численность бактерий в антарктических водах колеблется в пределах 30–175 тыс. кл.·мл$^{-1}$, а биомасса – соответственно – от 0,8 до 2,1 мг С·м$^{-3}$. В пределах эвфотической зоны распределение бактерий сравнительно равномерно, их наибольшее количество отмечено в поверхностном слое воды. Продукция бактерий была сравнительно невысокой, в связи с чем их суточные P/B-коэффициенты находились в пределах 0,1-0,2. Низкие значения бактериальной продукции и деструкции, по мнению авторов, дают основание для подтверждения вероятности прежде высказанного предположения (Сорокин, 1971 б) о том, что органическое вещество антарктических вод служит дополнительным источником энергии для экосистем тропической зоны океана.

Крайне низкие концентрации бактерий в антарктических водах получены позднее при определениях Гансоном (Hanson, 1980). В январе в проливе Дрейка, по данным этого автора, численность и биомасса микроорганизмов на поверхности составляли соответственно 10–30 тыс. кл.·л$^{-1}$, и 20–30 нг АТФ.л$^{-1}$, возрастая в три и более раз на глубинах 50 и 100 м. Глубже 200 м биомасса бактерий снижалась до 5 нг АТФ·л$^{-1}$. Автором установлена невысокая гетеротрофная активность микрофлоры: скорость потребления ими глюкозы в целом на три порядка ниже, чем в умеренной зоне океана. Аналогично численности и биомассе скорость потребления глюкозы микроорганизмами на глубинах 50–100 м в 2–3 раза выше, чем на поверхности. В верхнем 100-метровом слое 90% потребленной глюкозы приходится на свободноплавающих бактерий (фракция 0,4 мкм), несмотря на то, что 50-80% биомассы приходится на бактерий во фракции более 3 мкм. Глубже большая часть глюкозы (80%) потребляется бактериями из фракции более 3 мкм.

Приводимые Гансоном концентрации бактерий на три порядка ниже значений, представленных в работе Ю.И. Сорокина и В.К. Федорова. Такое расхождение данных, очевидно, объясняется, прежде всего, методическими причинами. Кроме того, безусловно, различия в результатах в определенной степени могут быть обусловлены различиями в трофности вод и в фазах сукцессии планктона вообще.

В последующей работе этого автора с соавторами (Hanson et al., 1983) приводятся иные данные о численности и продукции бактериопланктона этого района и юго-восточной части Тихого океана в конце антарктической зимы. В юго-восточной части Тихого океана максимальные

численность бактерий и частоты деления клеток зарегистрированы во фронтальной зоне – в районе Антарктической конвергенции: 20-350 тыс. кл.·мл$^{-1}$ и 11%. К северу от полярного фронта эти величины снижались до 100-200 тыс. кл.·мл$^{-1}$ и 3–5% соответственно, оставаясь почти неизменными от поверхности до глубины 600 м. В проливе Дрейка концентрация бактерий выше в 2–3 раза. Максимальные величины (1 млн. кл.·мл$^{-1}$ и 16%) отмечены к югу от полярного фронта и у кромки льдов. Продукция бактерий, рассчитанная по величине потенциальной константы скорости их роста и биомассе, а юго-восточной части Тихого океана колебалась в пределах 0,62–4,1 мкг С·л$^{-1}$, а в проливе Дрейка – в пределах 2,6–17,1 мкг С·л$^{-1}$ в день. Продукция бактериопланктона составляла 15–45% от первичной продукции.

Сходные результаты в этих и других районах Антарктики получены впоследствии разными авторами (Mulling, Priddle, 1987; Delille et al., 1988).

В плане поставленной общей цели – исследования структуры и функционирования антарктического планктона – в задачу наших исследований антарктического бактериопланктона входило определение его численности, биомассы, продукции и интенсивности деструкции бактериями органического вещества при естественных условиях и на этой основе – определение их функциональной роли в антарктической экосистеме.

4.1. Материалы и методика

Материалы по бактериопланктону в основном регионе собраны при выполнении океанологических съёмок в 15-ом, 17-ом и 19-ом рейсах НПС «Скиф». В первых двух рейсах производилось определение продукции бактерий, в последнем, кроме того, осуществлен сбор проб бактериопланктона для учета его численности и биомассы. В работе использованы также материалы сборов для количественного учета бактерий и сведения об их продукции в рейсе РТМ-А «Эврика» в Атлантической части Антарктики (АЧА).

Отбор проб осуществлен на станциях определения первичной продукции винипластовыми 6–7-литровыми батометрами с горизонтов 100, 25 и 1%-ной освещенности – в основном районе исследований, а в Атлантическом секторе – еще и с горизонтов 50 и 10%-ной освещенности. В первом случае бактериопланктон изучался на каждом горизонте сбора отдельно, во втором – пробы на разных горизонтах смешивались в равных пропорциях.

Общая численность бактерий анализировалась прямым счетом по А.С. Разумову (1932, 1947, 1955) на мембранных фильтрах Сынпор с порами 0,1–0,3 мкм и поперечным сечением 22 мм. На окрашенных 10%-ным раствором эритрозина в 5%-ном растворе карболки высушенных

препаратах (фильтрах) при увеличении микроскопа 1350х в 10 полях зрения просчитывались бактерии и определялись их размеры.

А.С. Троицким и Ю.И. Сорокиным (1967) при расчете биомассы пресноводного бактериопланктона в сыром весе предложено вносить поправку на усыхание. Согласно В.И. Романенко и С.И. Кузнецову (1974) «факт усыхания мелких бактерий не установлен» (цит. из стр. 121); если же усыхание имеет место, его эффект нивелируется окрашиванием клеток (толщиной слоя краски на её поверхности). В связи с этим при определении размеров бактериальных клеток нами не вводилась какая-либо поправка на усыхание. Объем клеток определялся по формулам для соответствующих геометрических фигур (для кокков – шара, для палочковидных – цилиндра). Умножением среднего объема клеток на их удельный вес, принятый равным 1,0, и численность определялась биомасса бактерий. Общее количество обработанных проб 75.

Продукция бактерий определялась радиоуглеродным методом В.И. Романенко (Романенко, 1964; Сорокин, 1971; Романенко, Кузнецов, 1974). В склянки объемом 100–200 мл с пробами воды после двухчасового выдерживания их в темноте (во избежание световой ассимиляции CO_2 фитопланктоном) вносился 1 мл предварительно очищенного от химических примесей перегонкой и взвесей фильтрованием через мембранный фильтр с порами 0,1–0,3 мкм раствор радиоактивного карбоната с исходной радиоактивностью $9{,}2 \cdot 10^5$ имп.·мин.$^{-1}$·мл$^{-1}$. Пробы экспонировались в темноте при естественной температуре в течение одних суток, после чего бактериопланктон осаждался на мембранные фильтры с порами 0,1–0,3 мкм и поперечным сечением 22 мм. Радиоактивность бактерий измерялась под торцовым счетчиком ВФЛ-25 с помощью декадно-счетной установки ДП-100-АД-М или установки Б-4 (пересчетный прибор ПП-16). Общее число изученных проб 285.

С целью выявления преобладающей размерной фракции в бактериопланктоне а 19-ом рейсе НПС «Скиф» на части станций продукция бактерий определялась параллельно в пробах воды, в разной степени очищенных от фракций сестона. Одна группа проб получалась фильтрованием воды через капроновый газ № 70 (фракция до 70 мкм), другая – как обычно – вначале через капроновый газ № 70, затем через нуклеопоровый фильтр с диаметром пор 2 мкм (фракция до 2 мкм). По результатам измерений радиоактивности судили об относительной доле указанных фракций. Выполнено 33 параллельных измерений.

Величина бактериальной деструкции нами определялась расчетным методом. При этом мы исходили из известных эмпирических соотношений между деструкцией и продукцией, найденных разными авторами. Так, согласно В.И. Романенко (1965) соотношение между деструкцией (мг O_2·л$^{-1}$) и продукцией (мг С·л$^{-1}$) составляет 8,5, согласно Ю.И. Сорокину (1971 б) – 8,1–8,3. Соотношение между этими характеристиками, выраженными в одних единицах (например, в мг С) будет составлять по

данным указанных авторов около 3,0, что соответствует $К_2$ бактерий (коэффициент использования энергии второго порядка В.С. Ивлева (1938), равному 0,25 (из уравнения Г.Г. Винберга (1956) $К_2 = \frac{Р}{Р+Д}$, где Р и Д – соответственно продукция и деструкция (дыхание) бактерий, в сумме составляющие величину ассимиляции). По данным Ю.И. Сорокина (1977) $К_2$ у бактерий в открытых водах Тихого океана составляет 0,25, по расчетам В.Н. Грезе (1980) и экспериментальным данным М.Н. Лебедевой (1976) $К_2$ бактерий открытой части Черного моря составляет соответственно 0,282 и 0,223, по экспериментальным данным Ю.И. Сорокина и Т.И. Мамаевой (1980) $К_2$ бактерий в районе Перуанского апвеллинга находился в среднем около 0,32. По мнению последних авторов низкие величины $К_2$ (0,22–0,25), полученные в экспериментах, могут объясняться присутствием в пробах, наряду с бактериями, других микрогетеротрофов, за счет которых возрастает показатель дыхания, входящий в знаменатель при расчете $К_2$. Авторы предлагают принимать за истинную величину $К_2$ значения выше 0,3. В соответствии с этим предложением нами в расчетах принята величина $К_2$, равная 0,32. В таком случае согласно уравнению $Д = Р \cdot \frac{1-К2}{К2} = Р \cdot 2,125$ при условии выражения Д и Р в одинаковых единицах (Сорокин, Мамаева, 1980).

При пересчете биомассы бактерий, выраженной в сыром весе и в количестве органического углерода, использовался коэффициент 10 (Троицкий, Сорокин, 1967).

К анализу привлечены материалы рейсовых наблюдений температуры и солености, использованных нами для расчетов максимумов градиента условной плотности в основном регионе, сведения по первичной продукции (глава III), фитопланктону (глава II), взвешенному органическому веществу (глава VII) и карты геострофических течений (глава I).

4.2. Результаты исследований и обсуждение

При микроскопическом анализе бактериопланктона установлено, что его основная масса (более 90% численности) и в основном регионе исследований, и в АЧА представлена кокками, палочковидные формы ни в одной пробе не превышали 10%. Согласно сводки А.Е. Крисса и др. (1964) в антарктической зоне Индийского океана (южнее 60° ю.ш.) видовой состав бактерий сравнительно однообразный, наиболее распространенными и массовыми являются четыре объединенных вида: из кокков – *Micrococcus radiates* и *M. albicans*, из палочковидных – *Pseudomonas sinuosa* и *Bacillus catenula*. Можно полагать, указанные виды и составляли основу изученного нами бактериопланктона.

Гетеротрофная активность бактерий в параллельных пробах, полученных фильтрацией через газ № 70 и нуклеопор, оказалась сходной (табл. 12). Отклонения радиоактивности параллельных проб находились в пределах ±25, в среднем на уровне ±14,5%. Величины этих отклоне-

ний лежали в пределах точности самого радиоуглеродного метода. В характере отклонений отсутствовала какая-либо направленность: частоты отклонений разного знака сходны. Всё это свидетельствует о том, что в пределах исследованного фотического слоя бактериопланктон был представлен в основном фракцией до 2 мкм.

О причине доминирования кокков в планктоне долгое время не было убедительных объяснений. А.Ф. Антипчук (1983) предприняла попытку объяснить это явление с физиологической точки зрения: «наибольшей скорости размножения при наименьшей затрате кислорода обладают микроорганизмы кокковидной формы» (цит. по Антипчук, 1983, стр. 56). Выявленная автором связь между величиной поверхности клеток и потреблением ими кислорода дала основание ей апеллировать к «закону поверхности». Произведенные нами расчеты по экспериментальным данным А.Ф. Антипчук показали, что уравнения связи между обменом и размерными характеристиками – площадью и объемом клеток – имеют сходные степени ($Q = 0{,}073\ S^{0.58}$ и $Q = 0{,}236\ V^{0{,}66}$, где Q – суточный расход кислорода, $1 \cdot 10^{-8}$ мгклетку$^{-1}$, S – величина поверхности бактерий, мкм^2, V – их объем, мкм^3). Таким образом, указанное сходство формальной связи позволяет трактовать её произвольно, и в альтернативу мнению о применимости «закона поверхности» и бактериопланктону с достаточным основанием может быть принята общепризнанная для пойкилотермных форм закономерность связи между обменом и массой (объемом) тела. Иными словами, доминирование кокков в бактериопланктоне связано с их малым объемом клеток не в меньшей мере, чем с их высокой удельной поверхностью. При крайней несбалансированности продукционных циклов и трофических отношений в антарктическом планктоне и значительном преобладании летом фитопланктона последний служит основным источником питательных веществ для гетеротрофной микрофлоры. Как было сказано ранее (главы II, III), развитие антарктического фитопланктона характеризуется кратковременными вспышками, и в условиях неустойчивой гидроструктуры происходит, наряду с возобновлением сукцессии водорослей, постоянная трансформация их скоплений – снос течениями, погружение стареющей части популяции на глубины – в обоих случаях, как правило, с последующей диффузией максимумов. Кратковременность благоприятных условий и низкая температура воды, ограничивающая темп развития микрофлоры вообще, в итоге позволяют развиться в большом количестве только наиболее мелким формам – коккам, обладающим более высокими продукционными характеристиками.

Как видно из рисунка 44 и таблицы 13, численность бактерий в отдельных пробах в декабре 1982 г. – январе 1983 г. колебалась в широких пределах – от 150 до 1770 тыс. кл.$\cdot$ мл$^{-1}$, а средние значения для фотического слоя по отдельным станциям – от 214 до 776 тыс. кл.$\cdot$ мл$^{-1}$; биомасса бактерий изменялась, соответственно, в отдельных пробах в пределах 6,0–40,0 мг С$\cdot$м$^{-3}$, а на станциях для фотического слоя в целом – от 221,0

Таблица 12. Радиоактивность бактерий в пробах воды, полученных фильтрацией через газ № 70 (А) и газ № 70 – нуклеопор (В) в 19-ом рейсе НПС «Скиф»

Широта S°	Долгота E°	Горизонты отбора проб, м	Радиоактивность имп · мин$^{-1}$		Отклонение А от В, %
			А	В	
63°00	55° 00	0,0 18,0 62,0	25,3 25,3 15,7	21,0 28,4 14,5	+20,5 -10,9 +7,6
65°00	“ – “	0,0 14,0 46,0	16,6 9,3 9,3	18,6 10,6 11,0	-12,0 -14,0 -18,3
66°00	60° 00	0,0 12,5 39,0	11,6 10,9 7,2	14,2 8,2 9,0	-22,4 +24,8 -25,0
67° 00	70° 00	0,0 9,5 31,0	9,8 18,2 30,2	10,5 19,2 25,5	-7,1 -5,5 +15,6
65°00	“ – “	0,0 11,6 39,0	26,8 33,2 24,2	32,5 35,5 22,8	-9,8 -6,9 +5,8
62°00	“ – “	0,0 14,0 46,0	36,2 22,1 30,2	34,1 27,4 29,2	+5,8 -24,0 +3,3
60°00	75° 00	0,0 14,0 46,0	16,3 15,6 27,2	17,7 17,3 24,4	-8,6 -10,9 +8,1
63° 00	“ – “	0,0 6,0 20,0	6,7 14,8 10,2	5,5 12,8 12,8	+17,9 +13,5 -23,5
65° 00	80° 00	0,0 6,0 20,0	13,0 30,0 27,0	15,3 26,7 23,3	-17,7 +11,0 +13,7
60° 00	“ – “	0,0 8,0 27,5	13,7 15,3 38,3	13,0 12,5 40,0	+5,1 +18,3 -4,4
61° 00	85° 00	0,0 10,0 33,0	6,0 6,0 17,0	5,5 7,0 20,1	+8,3 -16,7 -24,1

до 1146,0 мг C·м$^{-2}$; в среднем же для района численность бактерий составила 427 тыс. кл.· мл$^{-1}$, биомасса – 9,8 мг C·м$^{-3}$ или 438 мг C·м$^{-2}$. Продукция бактерий в течение суток по определениям в отдельных пробах колебалась от 0,07 до 3,49 мг C·м$^{-3}$, а для фотического слоя в целом – от 0,35 до 2,81 мг C·м$^{-3}$ или 21–101 мг C·м$^{-2}$; средние значения суточной продукции бактерий в районе – 1,09 мг C·м$^{-3}$ или 49 мг C·м$^{-2}$ для фотического слоя. Суточный P/B-коэффициент по результатам определений продукции и биомассы бактерий в отдельных пробах варьировал в пределах 0,02-0,31, а по станциям для фотического слоя в целом – от 0,04 до 0,20, составив в среднем для всего района 0,12. Величина бактериаль-

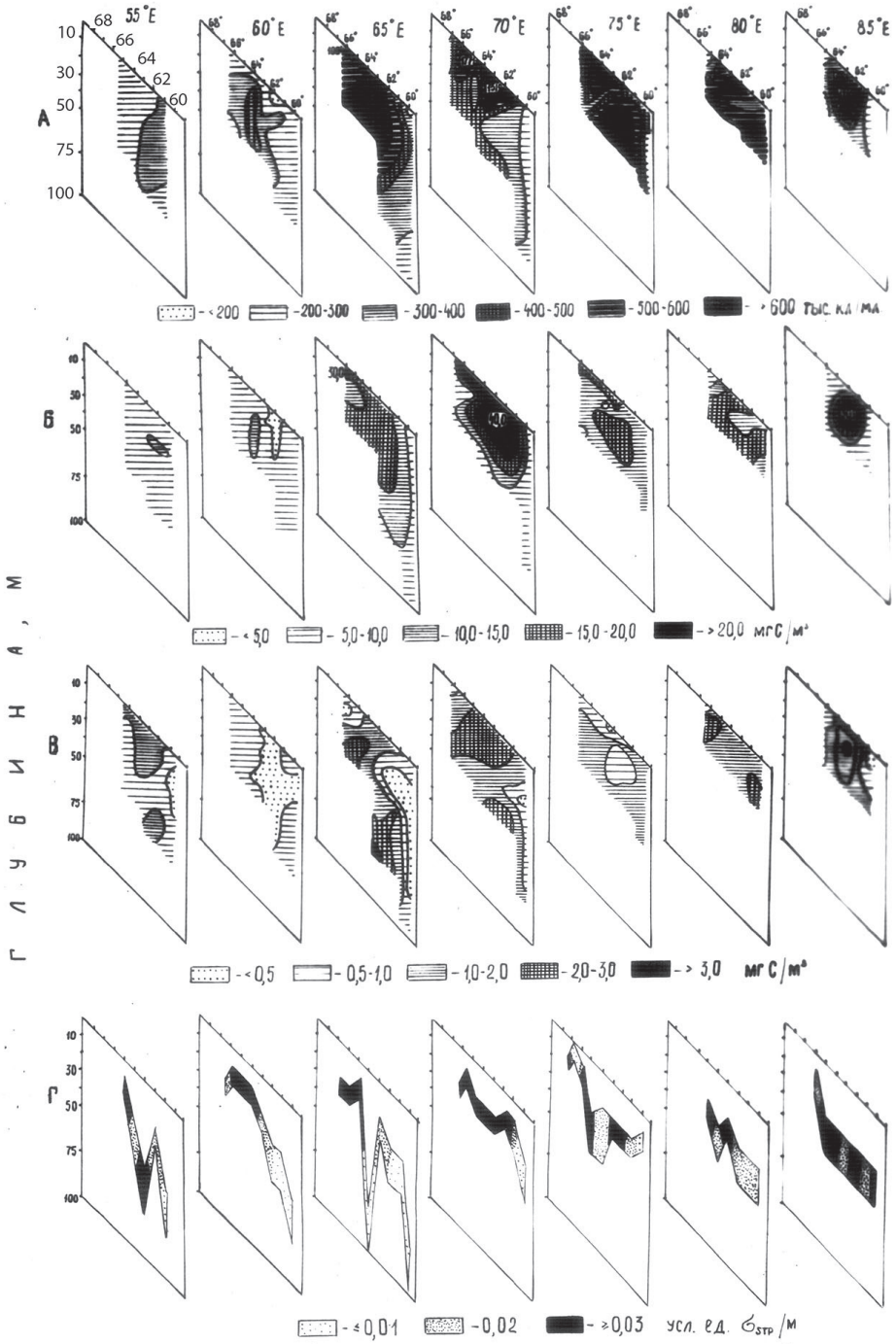


Рисунок 44. Распределение численности (А), биомассы (Б), суточной продукции (В) бактериопланктона и положение максимумов градиента уловной плотности ($\sigma_{STP} \cdot м^{-1}$) (Г) на меридиональных разрезах съемки, выполненной в районе моря Содружества в 19-ом рейсе НПС «Скиф» (декабрь 1982 г. – январь 1983 г.

ной деструкции на отдельных стациях составила от 45 до 215 мг $C \cdot м^{-2}$, а в среднем по району – 104 мг $C \cdot м^{-2}$ в сутки.

Максимальные концентрации и величины продукции микроорганизмов расположены в зоне Антарктической дивергенции над сезонным пикноклином (рис. 44). В случаях слабой выраженности последнего и его опускании (главным образом севернее вышеуказанной линии фронта) концентрация бактерий и соответственно их продукция в 2-5 и более раз ниже, причем с глубиной не изменяясь или изменяясь в малой степени. Концентрации 100-200 тыс. кл.$\cdot$ $мл^{-1}$ являются характерными в таких случаях. Аналогичные концентрации и подобное распределение бактерий от поверхности до глубины 600 м отмечены и для зоны к северу от Антарктической конвергенции в Атлантическом секторе Антарктики (Hanson et al., 1983). Надо полагать, эти концентрации типичны для всей толщи поверхностных антарктических вод ниже пикноклина (в случае его выраженности) в мезотрофных районах Антарктики, к каковым относится и исследованный нами регион (см. далее).

По данным сборов в Атлантическом секторе Антарктики (южнее 58°30' ю.ш.) бактериопланктон в фотическом слое также представлен преимущественно (более 90% численности) кокками. Общая численность бактерий здесь составила в среднем несколько более 300 тыс. кл.$\cdot$ $мл^{-1}$ (табл. 14) при колебаниях от 64 до 648 тыс. кл.$\cdot$ $мл^{-1}$, средняя биомасса в фотическом слое – 425 мг $C \cdot м^{-2}$ при колебаниях от 74 до 1009 мг $C \cdot м^{-2}$, средняя величина их суточной продукции более 37 мг $C \cdot м^{-2}$ при колебаниях от 21 до 101 мг $C \cdot м^{-2}$.

В расчете на 1 $м^3$ воды биомасса бактерий составила 9,7 мг С при колебаниях от 1,9 до 19,4 мг С, а их суточная продукция – 0,85 мг С при колебаниях от 0,49 до 2,76 мг С. Соответственно этим величинами суточные P/B-коэффициент бактерий составил в среднем 0,09 при колебаниях от 0,03 до 0,23. Средняя величина суточной бактериальной деструкции в этом районе составила около 80 мг $C \cdot м^{-2}$ при колебаниях от 25 до 305 мг $C \cdot м^{-2}$.

Продукция бактерий в Индоокеанском секторе в январе 1980 г. и феврале 1981 г. была значительно выше, чем в Атлантическом (рис. 45, 46). В обоих случаях её средняя величина в фотическом слое была практически сходной – соответственно 85 и 88 мг $C \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$ для фотического слоя при колебаниях 38–151 и 18–182 мг $C \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$ соответственно, а в расчете на 1 $м^3$ составили в 1980 г. 1,6 и в 1981 г. – 2,0 мг С при колебаниях в первом случае в пределах 1,0 – 2,8, во втором – 0,5–4,4 мг С. Этим значениям в соответствии находились и значения бактериальной деструкции. В 1980 г. её средняя величина составила 180, а в 1981 г. – 187 мг $C \cdot м^{-2} \cdot$ сутки$^{-1}$ при колебаниях в первом случае в пределах 81–320, во втором – 39–387 мг $C \cdot м^{-2} \cdot$ сутки$^{-1}$ (Самышев и др., 1987). Приведенные результаты определения обилия и продукции бактерий в целом согласуются с данными для других районов Антарктики (Сорокин, Федо-

Таблица 13. Концентрация, продукция бактерий и бактериальная деструкция в фотическом слое района моря Содружества в декабре 1982 г. – январе 1983 г.

Координаты		Численность, тыс. кл.·мл$^{-1}$	Биомасса, мг С·м$^{-2}$	Продукция		Суточный Р/В-коэффициент	Деструкция, мг С·м$^{-2}$
ю.ш.	в.д.			мг С·м$^{-2}$ ·сутки$^{-1}$	мг С·м$^{-3}$ ·сутки$^{-1}$		
61°00’	55°00’	336	514	40	0,64	0,08	85
63°00’	“ – “	426	540	100	1,62	0,19	213
65°00’	“ – “	249	283	35	0,77	0,12	74
66°00’	60°00’	289	273	30	0,77	0,11	64
64°00’	“ – “	414	372	27	0,70	0,07	57
62°00’	“ – “	214	347	23	0,35	0,07	49
“ – “	65°00’	320	734	37	0,41	0,05	79
63°00’	“ – “	617	1146	99	1,38	0,09	210
66°00’	“ – “	643	513	22	0,71	0,04	47
67°00’	70°00’	354	270	44	1,42	0,16	94
65°00’	“ – “	579	544	82	2,10	0,15	174
62°00’	“ – “	545	360	72	1,55	0,20	153
60°00’	“ – “	282	500	64	0,82	0,13	136
“ – “	75°00’	405	425	63	1,38	0,15	134
63°00’	“ – “	621	290	16	0,79	0,06	34
66°00’	“ – “	429	432	54	1,38	0,13	115
65°00’	80°00’	409	234	34	1,70	0,15	72
62°00’	“ – “	550	403	31	1,13	0,08	66
60°00’	“ – “	553	408	74	2,70	0,18	157
61°00’	85°00’	267	221	24	0,73	0,11	51
63°00’	“ – “	776	695	101	2,81	0,15	215
65°00’	“ – “	297	253	21	0,64	0,08	45
В среднем		427	438	49	1,09	0,12	104

ров, 1978; Hanson et al., 1983), показывая, вместе с тем, возможность значительных колебаний этих величин в пространстве и во времени в зависимости от трофности вод и фазы сукцессии в целом. В этом плане прежде всего интересно сопоставить данные по Атлантическому и Индоокеанскому секторам. Первый отличается от второго более низкими количественными характеристиками бактерий, но более высокими значениями первичной продукции (в среднем около 230 мг С·м$^{-3}$ · день$^{-1}$ против 130) (табл. 14, рис. 47 а, б). В первом случае продукция бактерий составляла 16% от величины первичной продукции, во втором – более 69%. (Интересно, что это соотношение при принятии в качестве исходной рассчитанное нами для антарктической зоны значение первичной продукции (1500 мг С·м$^{-2}$ · день$^{-1}$, глава III) для АЧА и нашего региона не столь различно и составляет соответственно 2,5 и 3,3%). Учитывая,

Таблица 14. Концентрация, продукция бактерий и бактериальная деструкция в антарктической зоне Атлантического океана

Дата	Широта S°	Долгота E°	Горизонты отбора проб, м	Численность, тыс. кл. · мл$^{-1}$	Биомасса, мг С · м$^{-2}$	Продукция в сутки		Суточный P/B-коэффициент	Бактериальная деструкция в сутки, мг С · м$^{-2}$	Первичная продукция в день, мг С · м$^{-2}$	Температура воды на 0 м (°С)
						мг С · м$^{-2}$	мг С · м$^{-3}$				
25.01.81	58°30’	07°28’	0;4;8;14;28	153	128,8	20,1	0,72	0,15	42,7	237,1	1,02
28.01.81	63°00’	05°00’	0;4;8;14;28	234	196,0	23,7	0,85	0,12	50,4	183,3	1,42
31.01.81	65°22’	02°39’	0;4.5;9;14.5;29	106	92,8	20,4	0,70	0,22	43,4	385,3	1,89
4.02.81	68°13’	03°59’	0;5.5;11;18;36	305	331,2	12,4	0,34	0,04	26,4	210,1	1,16
8.02.81	60°05’	21°27’	0;6.5;13;22;44	307	404,8	20,6	0,47	0,05	43,8	291,6	0,54
11.02.81	55°32’	30°15’	0;6;12;19.5;39	131	152,1	27,8	0,71	0,18	59,1	259,4	1,14
16.02.81	57°31’	32°59’	0;9;17.5;29;58	340	591,6	38,6	0,67	0,07	82,0	193,7	1,06
19.02.81	61°25’	32°50’	0;6;12;19.5;39	64	74,1	-	-	-	-	203,2	-0,10
22.02.81	68°47’	31°00’	0;4.5;9;14.5;29	474	411,8	14,1	0,40	0,03	30,00	217,1	-0,21
25.02.81	69°52’	07°02’	0;6.5;13;21;42	175	222,6	5,8	1,09	0,20	97,3	211,5	0,13
28.02.81	70°00’	02°59’	0;8.5;17;28;56	561	940,8	47,2	0,84	0,05	100,3	254,8	-1,42
9.03.81	69°10’	12°58’	0;7.7;15.4;26;52	648	1008,8	143,7	2,76	0,14	305,4	248,1	-1,29
13.02.81	64°24’	12°00’	0;8.7;17.4;29;58	571	974,4	35,0	0,60	0,04	74,4	90,5	1,26
В среднем				313	425,3	37,5	0,85	0,09	79,7	229,7	0,51
16.03.81	52°08’	14°00’	0;6;12;20;40	510	612,0	22,1	0,55	0,04	47,0	131,5	2,22
19.03.81	48°18’	07°50’	0;6.5;13;22;44	168	220,0	15,7	0,36	0,07	33,4	139,8	5,08
54.03.81	46°39’	07°02’	0;7;13;23;26	115	161,0	37,3	0,81	0,23	79,3	210,5	6,31
25.03.81	44°43’	03°53’	0;6.5;15;22;44	-	-	58,7	1,33	-	124,7	293,2	13,50
2.04.81	41°54’	01°10’	0;5;10;16.5;33	88	85,8	83,4	2,53	0,97	177,2	316,1	11,92
5.04.81	41°53’	01°08’	0;5.5;11;18;36	87	93,6	71,5	1,99	0,76	151,9	325,3	11,73

что интенсивное развитие бактериопланктона наступает со сдвигом во времени, после максимума развития фитопланктона, можно с уверенностью говорить о том, что сообщество планктона в целом в Атлантическом секторе находилось на более ранней фазе сукцессии, чем таковое в Индоокеанском. Аналогичное заключение можно сделать на основании сопоставления данных по концентрации и продукции бактерий, с одной стороны, и данных по первичной продукции, концентрации фито-

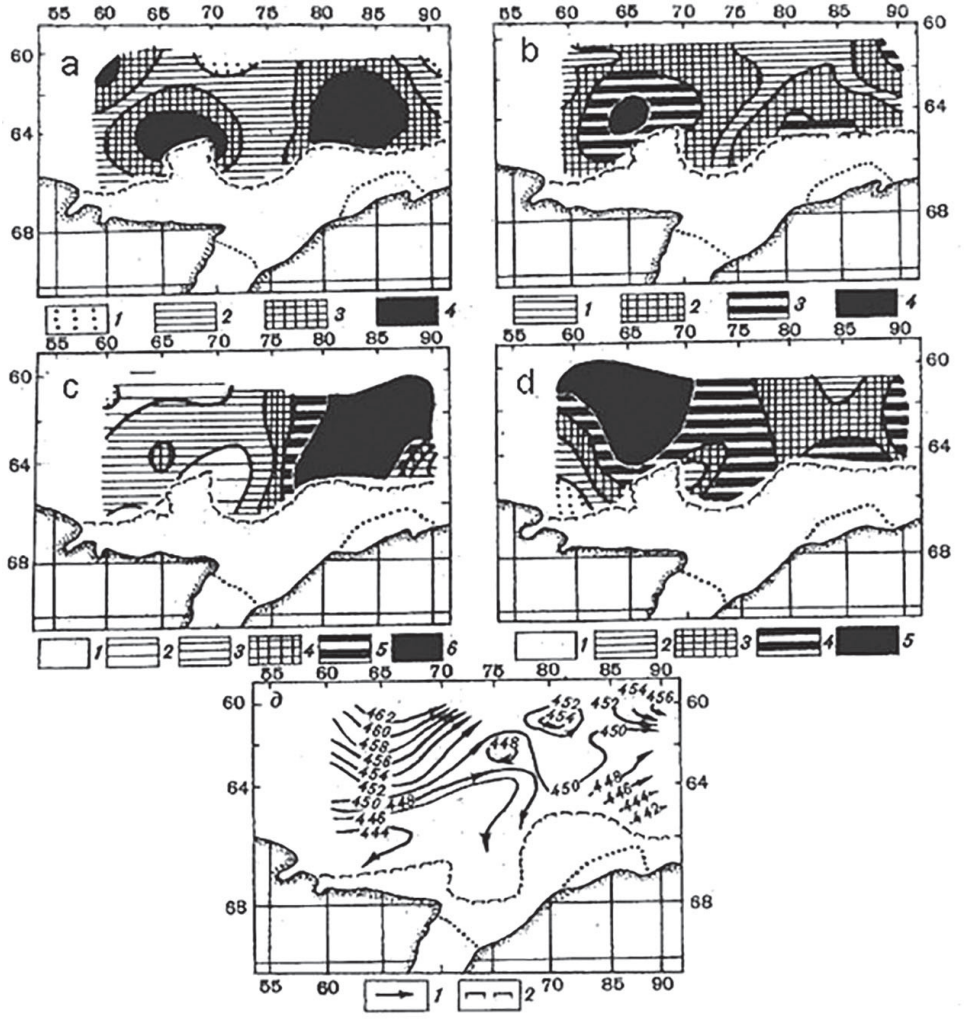


Рисунок 45. Распределение продукции бактерий (a), первичной продукции (b), биомассы фитопланктона (c), ВОВ (d) в фотическом слое, геострофические течения у поверхности в январе 1980 г. в районе моря Содружества (e).

Условные обозначения: а: 1 – менее 50; 2 – 50–70; 3 – 70–100; 4 – более 100 мг $C \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$; б: 1 – менее 100; 2 – 100–200; 3 – 200–300; 4 – более 300 мг $C \cdot м^{-2} \cdot день^{-1}$; в: 1 – менее 300; 2 – 300–600; 3 – 600–900; 4 – 900–1200; 5 – 1200–1500; 6 – более 1500 мг $C \cdot м^{-2}$; г: 1 – менее 75; 2 – 75–100; 3 – 100–125; 4 – 125–150; 5 – более 150 г $м^{-2}$ (сухой вес); д: 1 – линии тока, 2 – кромка льда.

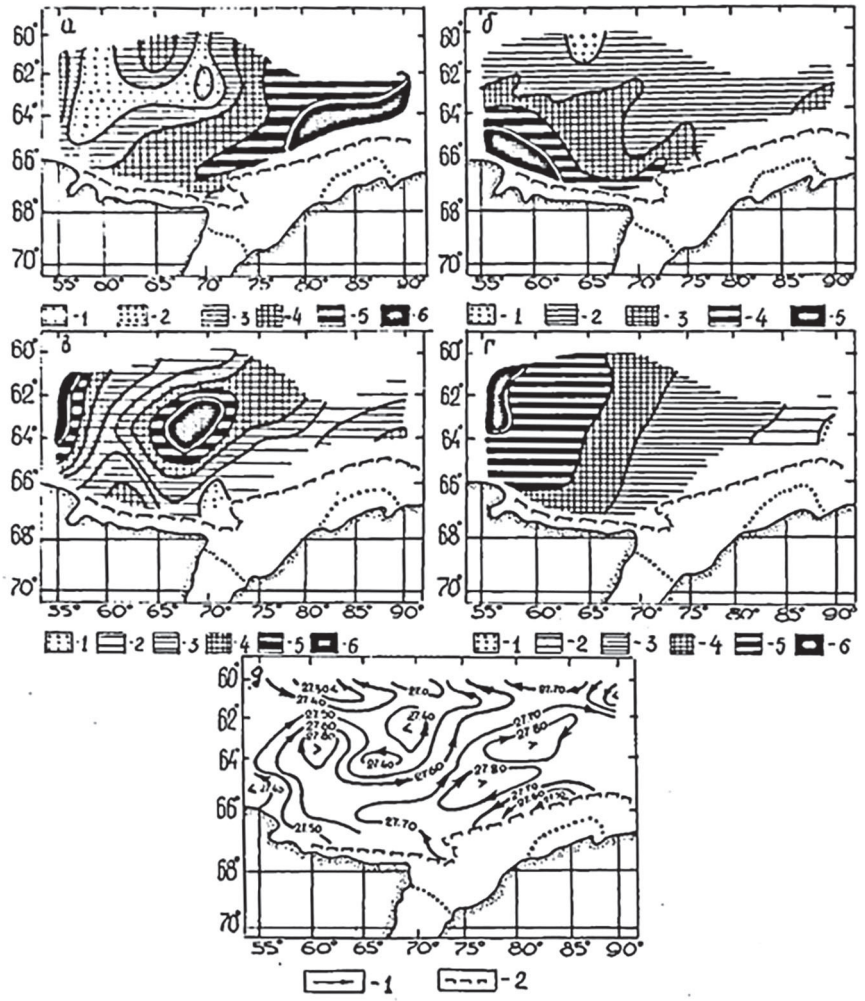


Рисунок 46. Распределение продукции бактерий (а), первичной продукции (б), биомассы фитопланктона (в), ВОВ (г) в фотическом слое, геострофические течения у поверхности (д) в феврале 1981 г. в районе моря Содружества.

Условные обозначения: а: 1 – менее 20; 2 – 20–50; 3 – 50–70; 4 – 70–100, 5 – 100–150, 6 – более 150 мг $C \cdot м^{-2} \cdot$ сутки$^{-1}$; б: 1 – менее 50; 2 – 50–100; 3 – 100-200; 4 – 200–300, 5 – более 300 мг $C \cdot м^{-2} \cdot$ день$^{-1}$; в: 1 – менее 300; 2 – 300–600; 3 – 600–900; 4 – 900–1200; 5 – 1200–1500; 6 – более 1500 мг $C \cdot м^{-2}$; г: 1 – менее 125; 2 – 125–175; 3 – 175–225; 4 – 225–275; 5 – более 275 г $м^{-2}$ (сухой вес); д: 1 – изолинии условной плотности, 2 – кромка льда.

планктона и содержанию ВОВ, – с другой. Для Атлантического сектора (табл. 14) между количественными характеристиками бактерий и величиной первичной продукции на отдельных станциях не обнаружено какой-либо связи. Для Индоокеанского сектора подобные связи оказались невозможным описать однозначно.

В январе 1980 г., в разгар лета, когда еще достаточно сравнительно высока интенсивность вегетации водорослей на большей части исследо-

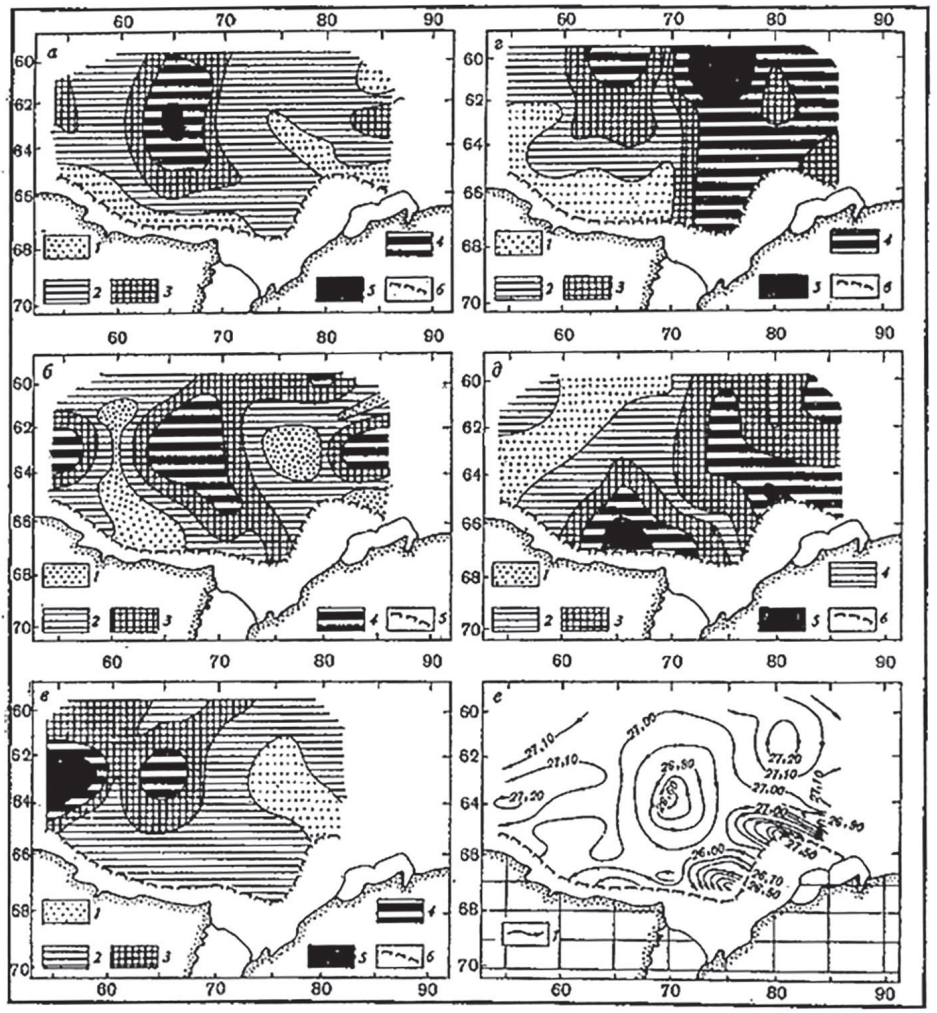


Рисунок 47. Горизонтальное распределение в фотическом слое биомассы (а), суточной продукции бактерий (б), взвешенного органического вещества (в), фитопланктона (г), величин дневной первичной продукции (д) и геострофическая циркуляция поверхностных вод (е) в районе моря Содружества в декабре 1982 г. – январе 1983 г.

Условные обозначения: а: 1 – менее 300; 2 – 300–500; 3 – 500–700; 4 – 700–1000; 5 – более 1000 мг $C \cdot м^{-2}$; 6 – кромка льда; б: 1 – менее 30; 2 – 30–50; 3 – 50–70; 4 – более 70 мг $C \cdot м^{-2}$; 5 –кромка льда; в: 1 – менее 50; 2 – 50–100; 3 – 100-150; 4 – 150–200; 5 – более 200 $гм^{-2}$; 6 – кромка льда; г: 1 – менее 500; 2 – 500–1000; 3 – 1000-2000; 4 – 2000-5000; 5 – более 5000 мг $C \cdot м^{-2}$; 6 – кромка льда; д: 1 – менее 50; 2 – 50–100; 3 – 100-200; 4 – 200–300; 5 – более 300 мг $C \cdot м^{-2}$; 6 – кромка льда; е: – изолинии условной плотности.

ванной акватории (уровень измеренной первичной продукции для района в целом составил 150 мг $C \cdot м^{-2} \cdot день^{-1}$), максимумы продукции бактериопланктона довольно хорошо согласуются с максимумами первичной продукции, фитопланктона и ВОВ (рис. 45). Характерным для района являлось сравнительно однородное поле течений, преимущественный перенос вод на восток и образование обширного циклонического круго-

ворота лишь в его южной центральной части (рис. 45 e). Соответственно происходило и перемещение компонентов сестона без существенных сдвигов в пространстве максимумов представителей из разных трофических уровней. При средней биомассе фитопланктона 1170 мг $C \cdot м^{-2}$ содержание ВОВ в этот период было равно 100 $г м^{-2}$ сухого вещества или $50 \cdot 10^3$ мг $C \cdot м^{-2}$ фотического слоя. Наибольшие различия между абсолютными значениями согласующихся максимумов разных компонентов скорее всего – результат смещённости во времени фаз сукцессии: сравнительно большое количество фитопланктона в восточной части района (рис. 45 c) при сравнительно невысоком уровне его продукции (рис. 45 b), обилие ВОВ в западной части района (рис. 45 d) при сравнительно меньшем количестве фитопланктона (рис. 45 c), являющегося основным источником детрита.

В феврале 1981 г. интенсивность вегетации водорослей несколько снизилась (средняя величина первичной продукции 130 мг $C \cdot м^{-2}$, биомасса фитопланктона 1050 мг $C \cdot м^{-2}$), а содержание ВОВ увеличилось вдвое и составило 228 $г м^{-2}$ сухого вещества или $114 \cdot 10^3$ мг $C \cdot м^{-2}$ в фотическом слое, уровень бактериальной продукции и деструкции практически мало изменился в сравнении с таковым в январе (см. ранее). Для района в этот период характерны неоднородность динамического поля (рис. 45 e) и на общем фоне «старения» планктонного сообщества в целом отчетливо наблюдалась смещённость зон интенсивного развития или обилия рассматриваемых компонентов сестона во всех случаях (рис. 46 а, б, в, г). Последнее – безусловно, результат сдвигов в пространстве и времени фаз сукцессии в планктоне.

Аналогичная смещённость зон с максимумами показателей для бактерий, с одной стороны, а для фитопланктона и первичной продукции, с другой, выявляется при сопоставлении данных, полученных в декабре 1982 г. – январе 1983 г. (рис. 47 а, б, г, д). Напротив, положение зон обилия и интенсивной продукции бактериопланктона удовлетворительно согласуется с положением зон повышенного содержания ВОВ (рис. 47 а, б, в). Сопоставление полей распределения биологических характеристик с картой геострофических течений (рис. 47 е) показывает, что максимумы первых расположены во всех случаях по периферии циклонических круговоротов или ниже от них по течению. Судя по полученным данным, на большей части акватории фаза интенсивной вегетации водорослей к периоду съёмки завершилась, лишь в отдельных случаях вблизи кромки льда уровень первичной продукции был высок (рис. 47 д). По-видимому, она (фаза) протекает в сравнительно короткий срок после освобождения акватории от льда и в большинстве случаев не захватывается наблюдениями. При этом, вероятно, создается большая часть первичного вещества, продуцируемого в вегетационный период. (См. главы II и III).

В связи с изложенным уместно указать на существующие в литературе разные мнения относительно связей между интенсивностью развития

гетеротрофных бактерий и некоторыми – в т.ч. рассмотренными нами – факторами среды. Так, по данным полевых наблюдений, на интенсивность развития бактерий больше влияла биомасса фитопланктона, чем величина первичной продукции (Fuhrman et al., 1980), между численностью бактерий и цветением воды установлена высокая степень корреляции (Gocke, Hoppe, 1982), экспериментально установлено, что интенсивность развития гетеротрофной микрофлоры зависит от количества органического вещества, выделяемого фитопланктоном (Straŝkrabova, Descrtova, 1981; Wolter, 1982) и в то же время: в полевых условиях между распределением гетеротрофных бактерий и концентрацией феопигментов корреляция была слабой (Hashimoto, 1982), либо эта связь была обратной (Ducklow, Kirchman, 1983) и т.д. Подобные примеры разных трактовок можно было бы привести и в отношении связи бактериопланктона с другими характеристиками. Безусловно, отсутствие (точнее – не выявление) формальной связи между отдельными явлениями единого продукционно-деструкционного процесса обусловлено фрагментарностью самих полевых наблюдений и их растянутостью во времени, в результате чего они «выпадали» на разные фазы, либо – что в конечном итоге то же самое – в период наблюдений происходило перемещение в пространстве компонентов сестона, причем в зависимости от режима и скорости перемещения исследователь сталкивался с разными ситуациями в распределении отдельных компонентов сестона.

Оценивая в целом количественные показатели бактериопланктона в антарктической зоне, следует обратить внимание на следующие аспекты.

При сравнительно низком P/B-коэффициенте, обусловленном низкой температурой воды (табл. 14)[1], уровень развития бактерий в исследованных районах достигает величин, характерных для мезотрофных вод, их биомасса соизмерима с биомассой мезозоопланктона антарктической зоны (Самышев, 1983 б, 1986, Самышев и др., 1987).

Испытывая сезонные колебания (в нашем случае закономерные изменения величин первичной продукции, биомассы фитопланктона, ВОВ[2] и показателей бактериопланктона от декабря 1982 – января 1983 гг. к середине января 1980 г. и далее – к февралю-марту 1981 г. (рис. 48) дают основание рассматривать их как сезонные), она достигает своего максимума к концу вегетационного сезона: если средняя биомасса бактерий в фотическом слое в декабре-январе составила (по данным прямого учета 9,7 мг $C \cdot м^{-3}$), рассчитанная (пересчетом значений продукции с использованием величины суточного P/B-коэффициента 0,1) средняя биомасса

[1] Как видно из табл. 14, колебания суточного P/B-коэффициента бактерий от 0,03 до 0,23, наблюдались в интервале температур -1,42 – +6,31 °C без всякой закономерной связи с их значениями; на станциях, расположенных в субантарктической зоне, где температура воды была около 12 °C, P/B-коэффициент возрастал до 0,9–1,00.

[2] Содержание ВОВ в слое 0–100 м изученного района в рассматриваемые сроки соответственно изменялось в такой последовательности: $70 \cdot 10^3$; $92{,}5 \cdot 10^3$ и $214{,}5 \cdot 10^3$ мг $C \cdot м^{-2}$ (глава VII).

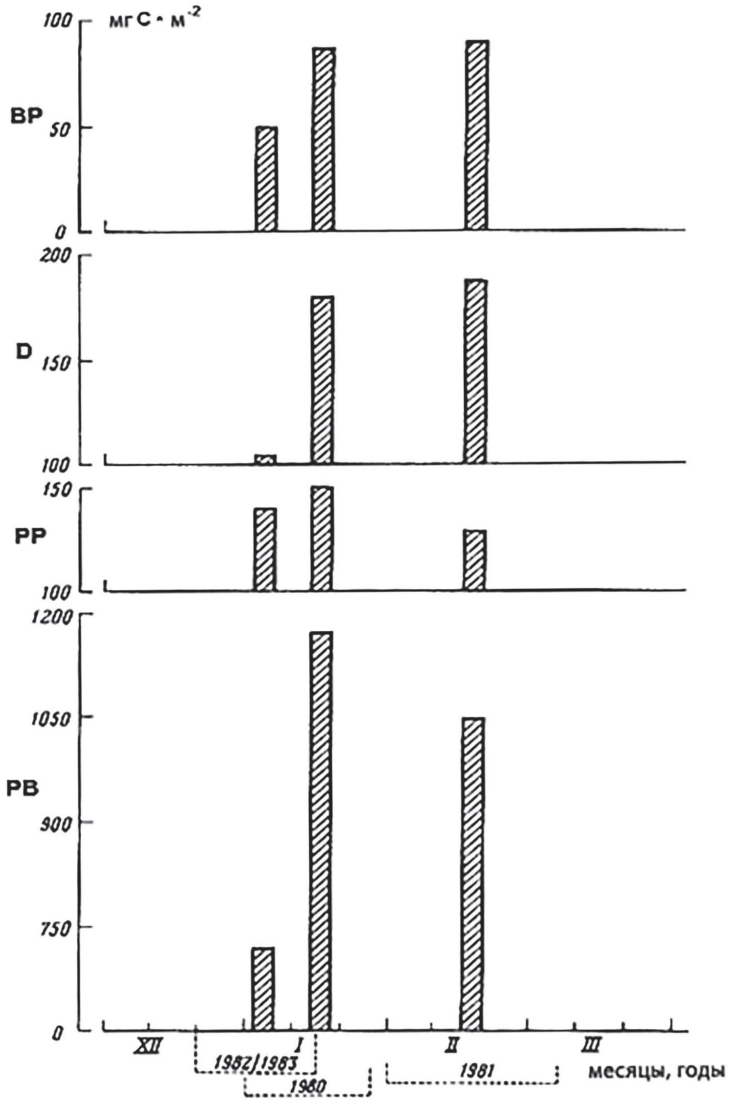


Рисунок 48. Изменение средних значений суточной продукции бактерий (BP) и бактериальной деструкции (D), дневной первичной продукции (PP) и биомассы фитопланктона (PB) в фотическом слое в районе моря Содружества в течение лета по наблюдениям в разные годы (сроки наблюдений очерчены штрихами).

бактериопланктона в январе 1980 г. достигала 16,0 мг $C \cdot м^{-3}$, в феврале 1981 г. – 20,0 мг $C \cdot м^{-3}$ в фотическом слое. И в отличие от тропической или умеренной зон океана, где деструкционная роль бактерий чрезвычайно высока (Сорокин, 1982 а,б) благодаря прежде всего удельной скорости роста, а также концентрации клеток, в антарктической зоне она достигает сравнительно высоких значений благодаря их высокой концентрации, максимум которой приурочен к начальному периоду гете-

ротрофной фазы сукцессии сообщества, наступающей вслед за максимумом развития фитопланктона и последующим его отмиранием. При этом, естественно, что в последующем процесс потребления первичного вещества начинает преобладать над его продуцированием.

Таким образом, бактериопланктон в антарктической зоне (в пределах ареала криля) представлен преимущественно кокками. Их доминирование в бактериальной флоре антарктических вод находит удовлетворительное объяснение в неустойчивости гидроструктуры, определяющей своеобразие сукцессионных явлений в планктонных сообществах, и прежде всего – в фитопланктоне. Из-за кратковременности вспышек в его развитии и постоянной трансформации его скоплений, выражающейся в различных формах элиминации (большей частью – диффузией и погружением на глубины), из гетеротрофной микрофлоры в относительно большом количестве успевают развиться наиболее мелкие формы, к которым относятся кокки.

Концентрация бактерий может достигать значительных величин, по биомассе соизмеримых с биомассой мезозоопланктона, и зависит от трофности вод того или иного региона и фазы сукцессии планктона. По уровню развития бактериопланктона основной регион исследований сходен с Атлантическим сектором ареала криля.

Распределение бактерий по вертикали хорошо согласуется с выраженностью и положением сезонного пикноклина (их максимум обычно над пикноклином), а по горизонтали – с фазой сукцессии фитопланктона.

Несмотря на невысокую удельную продукцию бактерий (P/B-коэффициент в среднем около 0,1), их продукция, выраженная в абсолютных значениях, и – соответственно – деструкция, обусловленные высокой концентрацией микрофлоры, относительно велики. В зависимости от фазы сукцессии средние величины продукции бактерий составляли от 16 до 70% измеренных значений первичной продукции. Величины бактериальной деструкции в основном регионе исследований от начала лета к его середине возрастали более чем в 1,5 раза и достигали более 180 мг $C \cdot м^{-2}$ в фотическом слое, знаменуя критический период сукцессии планктона в целом – начало спада максимума водорослей и наступление максимума его гетеротрофной фазы.

ГЛАВА V. МЕЗОЗООПЛАНКТОН

Зоопланктон является наиболее изученной частью планктонных сообществ антарктической зоны и Южного океана в целом и в таксономическом, и в зоогеографическом отношениях. Практически по всем основным группа зоопланктеров имеются сводные работы отечественных и зарубежных авторов, в которых представлены сведения по их морфологии, таксономии, распространению. Перечень этих работ представлен в монографии Н.М. Ворониной (1984). Работа Н.М. Ворониной, как уже было отмечено нами ранее (Введение), составляет новый этап исследований планктона Южного океана – с экосистемных позиций. Из основных компонентов планктонного сообщества зоопланктону уделено в ней наибольшее внимание в соответствии с основным профилем исследований автора и поставленной цели – обобщить обширные материалы, собранные в многочисленных экспедициях Института океанологии АН СССР. На основании собственных данных и критического анализа литературных сведений Н.М. Ворониной ему дана характеристика в самых разных аспектах – начиная от его таксономической структуры и кончая функциональной ролью его основных компонентов в сообществах Южного океана. Результаты исследований и обобщений автора многогранны и одновременно отражают состояние изученности широкого круга вопросов данной темы. Основываясь прежде всего на результатах обобщений Н.М. Ворониной (1984), суть современных представлений о зоопланктоне антарктической зоны Южного океана можно обрисовать следующим образом.

По расчетам Н.М. Ворониной (1984) в зоопланктоне Антарктики, бедной крилем (*E. superba*), доминирует мезозоопланктон (91% биомассы), а в её регионах, богатых крилем, на долю мезозоопланктона приходится 20–40% общей биомассы животного планктона. Заметим при этом, что выделение зон, бедных крилем, сделано автором со ссылкой на данные В.И. Долженкова (1976). В обоих случаях в антарктическом мезозоопланктоне преобладают копеподы (72,8% биомассы), а среди последних – 3 вида – *Rhincalanus gigas*, *Calanoides acutus* и *Calanus propinquus*. Наряду с этим для мезозоопланктона Антарктики характерно присутствие большого числа мелких (менее 1 мм) копепод из Cyclopoida и Calanoida. Количественное соотношение видов изменчиво в пространстве и во времени и обусловлено разными причинами – различием в сроках размножения разных видов, особенностями условий в локальных районах и т.д.

Большинство видов имеет циркумполярное распространение.

В мезозоопланктоне наиболее разнообразно представлены копеподы (60 видов), среди которых с поверхностным слоем вод связаны 13 эндемиков (в т.ч. *Calanoides acutus, Calanus propinquus, Metridia gerlachei, Scolecithricella glacialis, Pareuchaeta* a*ntarctica*).

Другие группы зоопланктона менее разнообразны по составу и значительно уступают по своему обилию (за исключением *E. superba*).

Основой ареала антарктических видов (рассмотрено на примере *Calanoides acutus*) является зона прибрежных циркуляций, летом животные меридиональными составляющими течений переносятся на север, зимой – с глубинными на юг. В связи с этим, надо полагать, успех в воспроизводстве у зоопланктеров будет зависеть прежде всего от того, в какой степени благоприятными окажутся условия в основе ареала (см. далее).

На севере биогеографическая граница антарктической фауны довольно четко ограничена Южным Полярным фронтом (ЮПФ), однако эмиграция антарктических форм в субантарктическую зону (и, напротив, иммиграция в антарктическую зону представителей субантарктической фауны) возможны при смешении поверхностных вод на ЮПФ или в результате переноса антарктических животных промежуточной антарктической водой (на север) и субантарктических – глубинной (на юг).

Сведения о питании зоопланктеров очень ограниченны и существующие представления о нем основаны на результатах просмотра содержимого кишечников главным образом трех вышеуказанных массовых видов копепод (Воронина, Суханова, 1976; Арашкевич, 1976). Сделанный при этом вывод однозначен: рассмотренные виды –неизбирательные фильтраторы.

Наиболее глубоко изучены жизненные циклы массовых видов мезозоопланктеров (прежде всего – копепод), в чем, безусловно, большая заслуга принадлежит Н.М. Ворониной.

Особенности жизненных циклов зоопланктеров определяются их малой специализированностью, которая в свою очередь обусловлена разнообразием и изменчивостью биотопов. В результате сложившиеся приспособительные свойства популяций имеют определенную противоречивость: наряду с выраженными закономерными процессами развития форм в пространстве и во времени отмечается их вариабельность. Наиболее общие черты жизненных циклов следующие. Размножение большинства видов и откорм молоди приурочены к летнему периоду и происходит в поверхностном слое вод. Большая часть этих популяций совершает вертикальные миграции – суточные, сезонные или онтогенетические, которые обусловливают протекание процесса их развития в разных водных массах. При выраженной пластичности циклов установлено расхождение их этапов у разных видов во времени. Эта особенность наиболее ярко продемонстрирована на примере массовых видов копепод. Причем оказалось, что подъём к поверхности весной и опускание на глубины осенью популяций разных видов происходят в разной последовательности: весной наиболее высокое положение занимает ядро популяции *C. acutus*, глубже – *C. propinquus* и еще глубже – *Rh. gigas*; осенью опускание популяций происходит в последовательности *C. acutus* - *Rh.*

gigas – C. propinquus. Различия в сроках протекания жизненного цикла у разных видов обусловливают и пространственную разобщенность их максимумов, которая впоследствии может усугубляться и гидрологическими условиями (например, термоклином). Асинхронность развития зоопланктеров, имеющих позитивные последствия (снижение эффекта выедания потомства одних видов взрослыми особями других. Снижение пищевой конкуренции, повышение степени сбалансированности в системе фитопланктон – зоопланктон), объясняется различиями в вертикальном распределении и в возрастном составе зимующих частей их популяций. По ориентировочным расчетам численность рачков в период онтогенеза от I до VI копеподитов (т.е. до последнего этапа существования генерации после зимовки) сокращается примерно на порядок. Колебания обилия зоопланктона по сезонам специфичны для разных широтных зон. При средних значениях его биомассы в зимний период около 30 мгм$^{-3}$ (Будниченко, 1983) для северной (в Индоокеанском секторе – от ЮПФ до 60^{o} ю.ш.) и средней (от 60^{o} ю.ш. до АД) зон сроки повышенных биомасс ограничены октябрем-ноябрем и апрелем-маем. В обеих зонах нарастание биомассы в течение лета происходит с её кратковременным спадом, связанным с отмиранием отнерестившихся особей, в результате чего в ходе сезонного изменения биомассы зоопланктона отмечается два пика: в северной зоне – в декабре и феврале (около 80 и 120 мгм$^{-3}$ соответственно), в средней – в декабре и марте (около 75 и 95 мгм$^{-3}$ соответственно). В южной зоне (акватория к югу от АД) возрастание биомассы зоопланктона (от 0 мгм$^{-3}$) от декабря к апрелю происходит также с двумя пиками – в январе и марте (около 45 и 75 мгм$^{-3}$ соответственно) (летний период ограничен исключительно сроками льдообразования). Распределение зоопланктона на акватории пятнистое и обусловлено как особенностями сезонного цикла у видов (максимумы биомассы образуются за счет преднерестовых скоплений животных весной, либо за счет новых генераций летом), так и гидрологическими факторами (перенос животных составляющими течений к ЮПФ и накопление их у поверхности в зоне опускания вод и на глубинах – в зоне подъёма последних). Обилие зоопланктона характерно для фронтальных зон – Антарктической дивергенции и ЮПФ. В трофической сети мезозоопланктон занимает одно из важных мест. Представляющие его в основном копеподы потребляют фитопланктон (преимущественно), а также детрит, РОВ, простейших и бактерий, сами являются пищей для рыб, усатых китов, планктоноядных хищников и кальмаров. В годовом цикле развития максимумы обилия зоопланктона во всех трех широтных зонах следуют с отставанием за максимумами обилия фитопланктона: на большей части акватории Южного океана этот разрыв составляет около двух месяцев, в южной зоне – около одного. На основе имитационного моделирования определены временные изменения в обилии популяций трех массовых видов копепод и значений их продукционных характеристик. В тече-

ние года численность животных в зависимости от возрастного состава зимующего фонда в условиях среды (прежде всего – сроков вегетации фитопланктона) колеблется более чем на порядок, биомасса – более чем в 2 раза. На основании модельных расчетов среднегодовая биомасса зоопланктона для всей Антарктики составила 20,6 гм$^{-2}$, что близко к рассчитанной по данным непосредственных измерений сырых проб – 25,6 гм$^{-2}$ (Foxton, 1956). Среднегодовые P/B-коэффициенты рачков для всей Антарктики составили: у *C. acutus* – 4,4, у *C. propinquus* – 3,6, у *Rh. gigas* – 5,3. Рассчитанная суммарная для трех видов копепод годовая (вторичная) продукция составила 54 гм$^{-2}$, для всех видов копепод-фильтраторов – 62 гм$^{-2}$, а для всего зоопланктона (без простейших) – 70 гм$^{-2}$. По произведенным ориентировочным расчетам Н.М. Ворониной суммарная годовая продукция копепод примерно на порядок превышает таковую криля, в связи с чем автор делает вывод о том, что копеподы являются основными потребителями фитопланктона.

Как видно из изложенного, современные представления о мезозоопланктоне довольно обширны и составляют хорошую основу для дальнейших, более детальных, исследований в обоих аспектах – в направлении выявления общих закономерностей его функционирования и в направлении выявления региональных особенностей их проявления. Исходя из конечной цели настоящей работы и состояния изученности вопросов, исследования мезозоопланктона в основном регионе сведены нами к решению двух задач: 1) изучению состава, распределения и обилия мезозоопланктона и 2) изучению его трофической структуры.

5.1. Состав, распределение, уровень развития мезозоопланктона

Имеющиеся сведения о составе и обилии мезозоопланктона в исследованном нами регионе (как, впрочем, и в других регионах) основаны на эпизодических сборах на разрезах, значительно удаленных друг от друга (Воронина, 1984, рис. 51). Естественно, что полученные при этом данные, безусловно важные и пригодные для общей характеристики мезопланктона в масштабе антарктической зоны в целом (см. выше), недостаточны для характеристики региональных особенностей его состава и обилия и тем более – межгодовой изменчивости последнего. В связи с этим в комплексе проведенных регулярных исследований в регионе изучению состава и обилия мезозоопланктона, как одного из важных компонентов планктонного сообщества, было уделено соответствующее внимание.

5.1.1. Материал и методика

В работе использованы преимущественно данные первичной обработки мезозоопланктона по сборам в основном регионе исследований

в летний период 1977-1984 гг. (табл. 1) сетью ДжОМ (входное отверстие 0,5 м^2, капроновый газ № 49) фракционно до глубины 2000 м на макросъёмках (по схеме, описанной в разделе 1 главы I) и результаты обработки проб, полученных в 1979 и 1980 гг. одновременно при облове тотально в слое 0–100 м сетью Джеди (входное отверстие 0,1 м^2, газ № 70). К анализу привлечены также сведения о мезозоопланктоне по сборам сетью Джеди (газ № 49) фракционно до глубины 500 м на съёмках (по той же схеме, что и в основном регионе) в регионе моря Космонавтов (между 30–60° в.д.) зимой (в июне – начале июля) и летом (в январе) 1973 г., представленные в (Самышев, 1976, 1987 б; Будниченко, 1983).

Обработка сгущенных и фиксированных 4%-ным формалином проб осуществлена в камере Богорова общепринятым методом (Киселев, 1969). Всего обработано около 1800 проб.

5.1.2. Результаты исследований и их обсуждение

Состав сетного мезозоопланктона в основном регионе и прилегающем к нему моря Космонавтов в целом типичен для высокоширотной антарктической зоны. И летом, и зимой среди преобладавших в нем копепод (от 80 до 99% численности и более 70% биомассы) по биомассе доминировали 4 известных вида – *Calanoides acutus, Calanus propinquus, Rhincalanus gigas* и *Metridia gerlachei* (табл. 15), в связи с чем как распределение биомассы всего мезозоопланктона (летом), так и сезонные и межгодовые флуктуации его обилия определялись количественным развитием прежде всего этих таксонов. Из других видов наиболее массовыми были из Calanoida – *Ctenocalanus vanus, Microcalanus pygmaeus, Scilithricella glacialis*, из Cyclopoida – *Oithona similis, Oncea curvata, Microsetella norvegica* (табл. 16). Наряду с этими мелкими видами, обилие которых определялось исключительно их высокой численностью, в составе мезозоопланктона заметную роль играли крупные формы, на долю которых при их сравнительно небольшой численности приходилось иногда в сумме до 10–25% его биомассы – *Pareuchaeta antarctica, Haloptilus oxycephalus, Heterorhabdus austrinus*. Роль других таксонов, характеризующихся чрезвычайным разнообразием, в целом невелика. Можно лишь полагать, что те ил иные из них образуют локальные скопления, однако, очевидно, не столь обширные, как вышеуказанные массовые виды, и потому на фиксируемые при принятом методе облова планктона тотально в слоях большой протяженности: нивелируются различия в плотности организмов в разных частях этих слоёв.

В период зимней депрессии в вегетации фитопланктона и в размножении зоопланктона последний в целом по численности более чем на 90% был представлен старшими возрастными группами. В этом отношении наиболее показательна возрастная структура популяций массовых интерзональных видов (табл. 17). Причем, с учетом общих концентраций

Таблица 15. Состав и обилие массовых видов мезозоопланктона в слое 0-500 м в разные месяцы года

Наименование видов	Июнь–июль 1973 г. (регион между 30° и 60° в.д.		Январь 1978 г.		Февраль 1978 г.	
	мг · м$^{-3}$	%	(регион между 60° и 75° в.д.)			
			мг · м$^{-3}$	%	мг · м$^{-3}$	%
Calanoides acutus	1,2	6,3	8,2	9,3	7,0	9,7
Calanus propinquus	0,4	2,1	1,7	1,9	1,8	2,5
Rhincalanus gigas	74	38,9	33,6	38,4	50,7	70,4
Metridia gerlachei	1,6	8,4	3,5	3,9	3,6	5,0
Остальной зоопланктон	8,4	47,3	41,0	46,5	8,9	12,4
В с е г о	19,0	100,0	88,0	100,0	72,0	100,0

рачков, их различий у разных видов в разных слоях, можно усмотреть признаки (как остаточные явления прошедших летом сукцессионных процессов) смещенности циклов всех четырех таксонов, описанных Н.М. Ворониной (1984) для трех из них. Относительная численность *C. acutus* и *Rh. gigas* в поверхностном (0-100 м) слое ничтожно мала (табл. 16), а в более глубоких слоях, где их концентрация почти на порядок выше (ср. данные таблиц 15 и 16), представлена (как, впрочем, и у поверхности) в основном III-IV копеподитами – у первого и II-III копеподитами – у второго (табл. 17). Характерны различия и в относительной численности других стадий у этих видов: у *C. acutus* практически отсутствовали I и VI копеподиты, многочисленны были II копеподиты; у *Rh. gigas*, наряду с небольшим количеством всех других стадий в верхних слоях вод, характерным было присутствие сравнительно большого количества старших копеподитов в более глубоких слоях, особенно в слое 200–500 м. Относительная численность *C. propinquus* в слое 0-100 м была в 20, а *M. gerlachei* – в 200 раз выше, чем у каждого из названных выше двух видов, а в более глубоких слоях она снижалась у обоих более чем в 2 раза (ср. данные таблиц 15 и 16). Судя по наблюденным остаточным явлениям, к осени у *C. acutus* размножение было практически завершено, у остальных видов этот процесс не завершился окончательно – причем в разной степени у каждого. У *C. propinquus* и *Rh. gigas* последовательный сдвиг их циклов вслед за циклом *C. acutus* хорошо проявляется в большей относительной численности в популяциях младших копеподитов (у первого больше, чем у третьего, а у второго – больше, чем у первого). Присутствие в популяциях обоих видов одновременно всех возрастных групп – от I до VI копеподитов (причем доля последних, несомненно представляющих генерацию предшествующего года, в некоторых слоях доходит до 15–24%) – свидетельствует о том, что в условиях короткого лета у части этих популяций нерест вообще

не происходит. Этот момент, как увидим далее, является одним из важных, определяющих обилие популяции в регионе вообще и в течение вегетационного периода, в частности. Возрастная структура *M. gerlachei* (представительность I-V копеподитов) и относительно высокая общая численность её популяции свидетельствует, во всяком случае, о том, что конечная фаза периода размножения у этого вида еще более продвинута, чем у остальных тех видов. На продолжавшееся зимой размножение *C. propinquus* и *M. gerlachei* указывет также наличие их яиц и науплиев (Будниченко, 1983). Особенно многочисленными они были в северной части региона, достигая в слое 0–100 м более 1500 экз.·м$^{-3}$, в то время как в южной их численность была на порядок ниже. В связи с малочисленностью вышеуказанных массовых интерзональных видов копепод и более глубоким положением их популяций в толще вод, в верхнем 100-метровом слое основная роль зимой принадлежала сравнительно многочисленным мелким видам и прежде всего – *Ctenocalanus vanus* и *Oithona similis*. Вместе с еще одним массовым видов – *Microcalanus pygmaeus* – они представляли более чем на 82% численность всего мезозоопланктона и более чем на 62% биомассу всех копепод.

Таблица 16. Состав мезозоопланктона в слое 0–100 м зимой (июнь-июль 1973 г.) в регионе между 30–60° в.д. при его численности 736 экз.·м$^{-3}$ и биомассе 25 мгм$^{-3}$ по Э.В. Будниченко

Наименование видов или групп	% численности	% биомассы (для копепод)
Calanoides acutus	0,01	0,64
Calanus propinquus	0,20	5,40
Rhincalanus gigas	0,01	4,48
Metridia gerlachei	2,06	17,20
Ctenocalanus vanus	18,48	22,27
Microcalanus pigmaeus	12,44	8,11
Spinocalanus abissalis	0,03	0,04
Scolecithricella glacialis	0,37	0,97
Pareuchaeta antarctica	0,03	3,14
Heterorhabdus austrinus	0,04	1,18
Haloptilus oxicephalus	0,08	2,38
Oithona similis	51,64	39,40
O. frigida	0,73	0,64
Oncaea conifera	0,08	0,12
O. curvata	3,43	0,50
Polychaeta	0,16	-
Euphausiacea	0,39	-
Varia	6,13	-
И т о г о	100,00	100,00

При сравнительно высокой численности мезозоопланктона в целом в слое 0–100 м, равной 736 экз.·м$^{-3}$, его биомасса в этот период составила 25 мгм$^{-3}$. Увеличение относительной численности интерзональных форм с глубиной не приводит к возрастанию общего обилия мезозоопланктона для слоя 0–500 м, и биомасса последнего еще ниже, чем в слое 0–100 м, – 19 мгм$^{-3}$, т.е. и здесь вклад вышеуказанных мелких форм в биомассу мезозоопланктона велик.

Кроме того, наличие икры науплиев и младших копеподитов веслоногих рачков в северной части региона, где фитопланктона было относительно больше, свидетельствует о наличии и функциональной связи между фито- и мезозоопланктоном: даже в условиях зимы у зоопланктеров проявляется способность к реализации благоприятных кормовых условий. Вместе с тем, очевидно, это свойство по срокам его проявления

Таблица 17. Возрастная структура популяций массовых видов копепод зимой (июнь-июль 1973 г.) (по Э.В. Будниченко) (в %)

Слой лова, м		0-25	25-50	50-100	100-200	200-500
Calanoides acutus	I	0	0	0	0	0
	II	0	3	7	0	2
	III	30	4	48	2	14
	IV	30	88	18	87	39
	V	40	5	27	10	45
	VI	0	0	0	1	0
Calanus propinquus	I	2	1	0	0	0
	II	19	5	8	11	0
	III	37	59	23	52	0
	IV	15	15	18	7	48
	V	24	15	37	15	52
	VI	3	5	14	15	0
Rhincalanus gigas	I	1	4	1	2	0
	II	80	52	32	25	11
	III	16	30	66	63	36
	IV	0	0	0.7	4	11
	V	0	6	0.1	3	18
	VI	3	8	0.9	3	24
Metridia gerlachei	I	0	46	17	26	20
	II	4	9	5	30	40
	III	6	13	16	33	9
	IV	42	4	36	0	24
	V	47	27	23	6	4
	VI	1	1	3	5	3

специфично для вида и фазы цикла. Так, при попытке экспериментировать с копеподитами *Rh. gigas* на III-IV стадиях, отловленными осенью на больших глубинах (в слое 800–500 м) (зимующий фонд популяции), нами установлено, что животные не потребляли предложенный корм – не зависимо от его вида (разные виды меченого фитопланктона, детрит) и концентрации (от 0,05 до 10 мгл$^{-1}$).

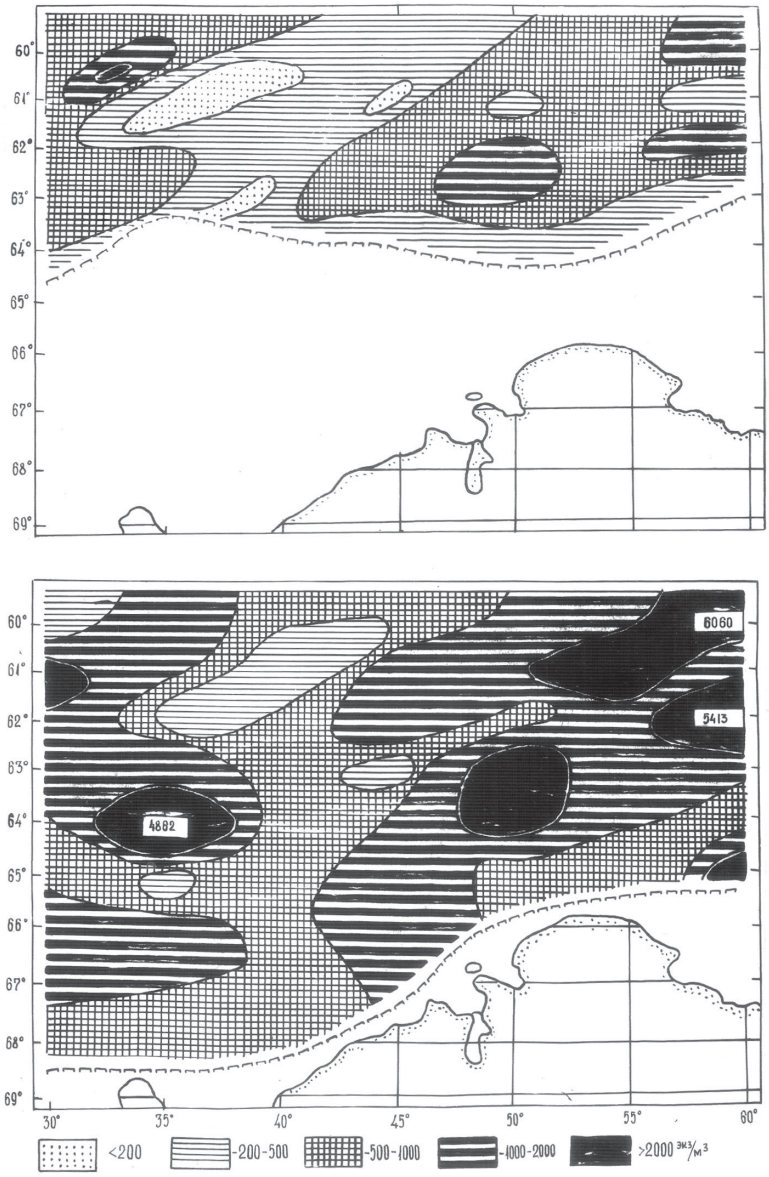


Рисунок 49. Распределение численности мезозоопланктона зимой (июнь-июль 1973 г., вверху) и летом (январь 1973 г., внизу) в регионе моря Космонавтов (слой 0–100 м) по Э.В. Будниченко (Самышев, 1976).

С наступлением лета, с подъёмом к поверхности интерзональных форм и интенсивным их размножением, последние определяют состав и обилие мезозоопланктона практически во всей исследованной толще вод. Рассмотрим результат трансформации в составе мезозоопланктона летом на примере данных наблюдений в основном регионе по материалам двух последовательных съёмок – соответственно – в январе и феврале 1978 г. (временной интервал между наблюдениями составил около одного месяца), позволяющих интерпретировать этот результат, исходя из известных представлений о жизненном цикле трех массовых видов, и высказать определенное суждение о жизненном цикле четвертого – *M. gerlachei*.

Как видно из табл. 15, в январе на долю четырех интерзональных массовых видов приходилось более 53% биомассы мезозоопланктона в слое 0–500 м, в феврале их роль возросла (более 87%). В обоих случаях в их биомассе доминирующее место занимали *Rh. gigas* и *C. acutus*. Причем биомасса первого от января к февралю возросла в 1,5 раза, а биомасса второго несколько снизилась, и, соответственно, изменились соотношения в их доле: в январе 4 : 1, в феврале – 7 : 1. Доля *C. propinquus* и *M. gerlachei* в биомассе мезозоопланктона в течение лета сравнительно невелика и изменялась незначительно с тенденцией возрастания от января к февралю. В целом в сравнении с зимним периодом в середине лета численность мезозоопланктона преимущественно за счет массовых интерзональных форм в исследованных регионах в годы с благоприятными условиями (см. далее) возрастает более чем в 2 раза, а биомасса – более чем в 4 раза. Так, в январе 1973 г. в регионе моря Космонавтов численность и биомасса мезозоопланктона в слое 0–100 м составили соответственно 1540 экз.$\cdot$м$^{-3}$ и 94 мгм$^{-3}$ (против 736 экз.$\cdot$м$^{-3}$ и 25 мгм$^{-3}$ в июне-июле 1973 г.) (ср. данные по численности в эти сроки на рис. 49); в основном регионе в годы с благоприятными условиями летом его биомасса в слое 0–100 м составляла около 120 мгм$^{-3}$ (рис. 62). Изменения роли массовых видов копепод в мезопланктоне и количественных соотношений между ними в течение лета происходили в общем в соответствии с представлениями об асинхронности их жизненных циклов. Однако в этой смене отмечены некоторые особенности, вероятно, обусловленные летним периодом, и потому характерные для высокоширотных зон вообще, а также связанные с неоднородным распределением массовых форм в их ареале, и прежде всего – их зимующего фонда, приводящим как к разной степени его реализации в воспроизводстве 4 разных видов, так и к разным смещениям их циклов во времени, и, наконец, вызванные спецификой условий в регионе, их изменчивости в пространстве и во времени. При анализе уловов сетью Джеди из газа № 70 в январе (1980 г.) и в феврале (1979 г.) было установлено (табл. 18), что в регионе начало лета знаменуется интенсивным размножением прежде всего мелких копепод (*Ctenocalanus vanus, Microcalanus pygmaeus, Oithona similis*),

Таблица 18. Количественные характеристики сетного «микрозоопланктона» в январе и феврале в основном регионе. (Слой 0–100 м)

Название видов, групп	Январь 1980 г.				Февраль 1979 г.			
	численность		биомасса		численность		биомасса	
	тыс. экз.· м$^{-2}$	%	мгм$^{-2}$	%	тыс. экз.· м$^{-2}$	%	мгм$^{-2}$	%
Foraminifora	21,3	11,3	32,0	5,5	5,5	6,0	21,8	3,8
Tintinnoinea	2,0	1,1	3,1	0,5	1,6	1,7	2,8	0,5
Limacina helicina	5,9	3,1	94,7	16,3	15,6	17,0	250,3	44,3
Oicopleura spp.	10,6	5,6	97,8	16,9	9,2	10,0	84,4	14,9
Ova varia	6,0	3,2	14,5	2,5	0,9	1,0	2,2	0,4
Ova Calanoida	8,8	4,7	15,8	2,7	10,8	11,8	19,5	3,4
Ova *Oithona* spp.	22,2	11,8	2,2	0,4	4,2	4,6	0,4	0,1
И т о г о	31,0	16,5	18,0	3,1	15,0	16,4	19,9	3,5
Naupl. *Calanus* sp.	3,6	1,9	30,4	5,2	7,7	8,4	64,9	11,4
“ – “ *Rh. gigas*	0,6	0,3	24,1	4,1	0,3	0,3	11,0	1,9
“ – “ Calanoida	16,4	8,7	26,3	4,5	0,8	0,9	1,2	0,3
“ – “ *Oithona* sp.	18,2	9,7	18,2	3,1	3,9	4,2	3,9	0,7
“ – “ Harpacticoida	0,7	0,4	0,7	0,1	0,1	0,1	0,0	-
И т о г о	39,5	21,0	99,7	17,0	12,8	13,9	81,8	14,2
I –III cop. Calanoida	6,2	3,3	31,6	5,4	5,1	5,6	26,1	4,6
“ – “ *Oithona* sp.	16,4	8,7	34,3	5,9	13,6	14,8	28,6	5,0
“ – “ *Oncea* sp.	4,8	2,5	5,2	0,9	2,8	3,1	3,1	0,5
И т о г о	27,4	14,5	71,7	12,2	21,5	23,5	57,7	10,1
IV-V cop. *Oncea* spp.	3,9	2,1	9,0	1,5	4,6	5,0	10,5	1,8
Imago *Oncea* spp.	20,0	1,1	6,8	1,2	2,6	2,8	8,7	1,5
Всего Copepoda	103,8	55,2	204,6	35,0	56,4	61,6	177,9	31,1
Прочие	39,0^{xxx}	20,5	135,5	23,3	2,5^{x}	2,7	28,5^{xx}	5,0
Весь сетной «микрозоопланктон»	188,6	100,0	582,2	100,0	91,8	100,0	567,9	100,0
В том числе: а) «мирный» зоопланктон Protozoa	23,3	12,4	35,1	6,0	7,1	7,7	24,6	4,3
Pteropoda	5,9	3,1	94,9	16,3	15,6	17,0	250,3	44,3
Appendicularia	10,6	5,6	97,6	16,9	9,2	10,0	84,4	14,9
Прочие	45,0	23,7	50,02	25,8	3,4	3,7	30,7	5,4
Copepoda	97,9	52,0	188,8	32,3	49,3	53,8	158,7	27,8
б) хищники I-IV cop. *Oncea*	5,9	3,2	15,8	2,7	7,2	7,8	19,2	3,3

x – преобладают Imago *Microcetella norvegica.*
xx – преобладают larvae Polychaeta.
xxx – преобладают Rotatoria.

предваряя размножение вышеуказанных более крупных четырех видов каланоид (Самышев и др., 1983). Ко второй половине лета относительная численность их яиц и науплиев резко сокращалась, возрастала роль их младших копеподитов. Характерным при этом являлось возрастание от января к февралю относительной численности *Oncea spp*. Естественно, что в общей биомассе мезозоопланктона доля этих мелких копепод значительно уступала доле поднимающихся на нерест более крупных массовых копепод. Судя по распределению максимумов численности разных возрастных групп, соотношению последних у разных видов в январе и феврале 1978 г. (рис. 50–57), подъем и размножение массовых видов копепод происходили с известной смещенностью во времени.

В большинстве случаев смещенными в пространстве были и максимумы численности этих видов. Наряду с этим обращают на себя внимание следующие особенности. Как видно из рисунков, ни у *C. acutus*, ранее всех начинающего подъем и нерест, ни тем более у *Rh. gigas* зимующий фонд не успевает подняться для размножения в поверхностный, богатый фитопланктоном слой вод. До конца лета значительная часть популяций, особенно популяции *Rh. gigas*, оказывается в глубоких слоях воды. Чрезвычайная малочисленность

C. propinquus как на ранних стадиях развития в поверхностном слое, так и взрослых животных на глубинах, по-видимому, объясняется той же причиной. Сроки размножения *M. gerlachei* в регионе, по-видимому, тоже смещены, и их максимум нарастает позже, чем у всех трех вышеуказанных видов. Как и у других видов, часть перезимовавшего фонда её популяции во второй половине лета оказывается еще на больших глубинах. Именно по этой причине, очевидно, размножение части популяций *Rh. gigas* и *M. gerlachei* растягивается до поздней осени (как мы видели это на примере региона моря Космонавтов в июне-июле 1973 г.). Таким образом, ограниченность срока вегетационного периода в высокоширотной зоне является одним из факторов, лимитирующих воспроизводство массовых форм, особенно тех, сроки подъёма и размножения которых смещены на более позднее время летнего сезона. Асинхронность циклов и разобщенность максимумов концентрации у разных видов в пространстве в период весенне-летнего подъёма имеют своим следствием в конечном итоге, с одной стороны, соответствующий разный вклад их в общую биомассу мезопланктона в отдельных участках толщи вод (ср. рис. 50–57 и рис. 58), с другой – и это, вероятно, наиболее важно с точки зрения эффективности воспроизводства популяции – приуроченность их максимумов к различным по гидрологическим и кормовым условиям участкам, в результате чего популяции разных видов заведомо получают неодинаковые шансы для успешного размножения.

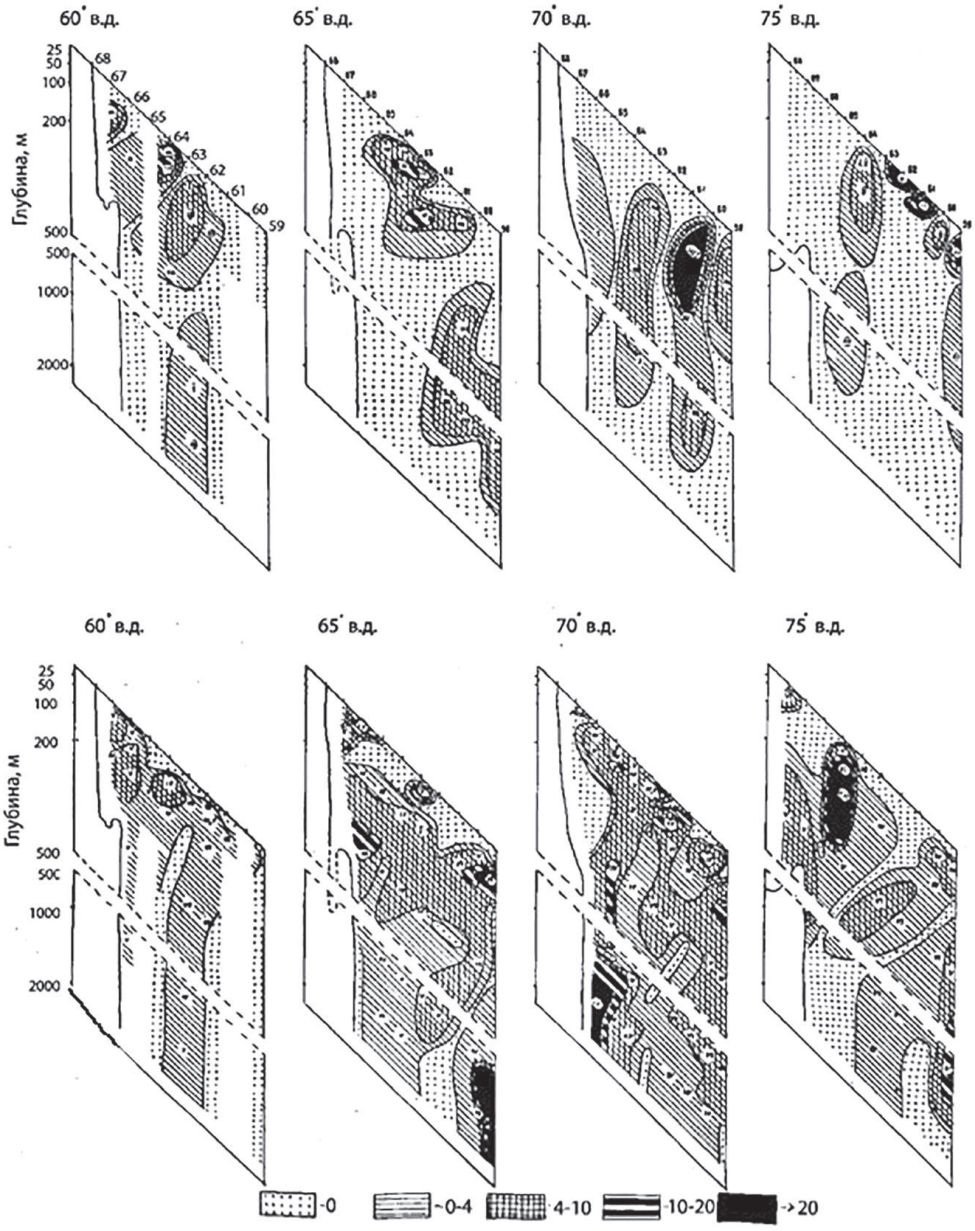


Рисунок 50. Распределение *Calanoides acutus* в январе 1978 г. Меридиональные разрезы на первой макросъёмке в основном регионе. Вверху – I-III копеподиты, внизу – IV-VI копеподиты (экз.·м$^{-3}$). Римскими цифрами обозначены участки с преобладанием соответствующих копеподитов.

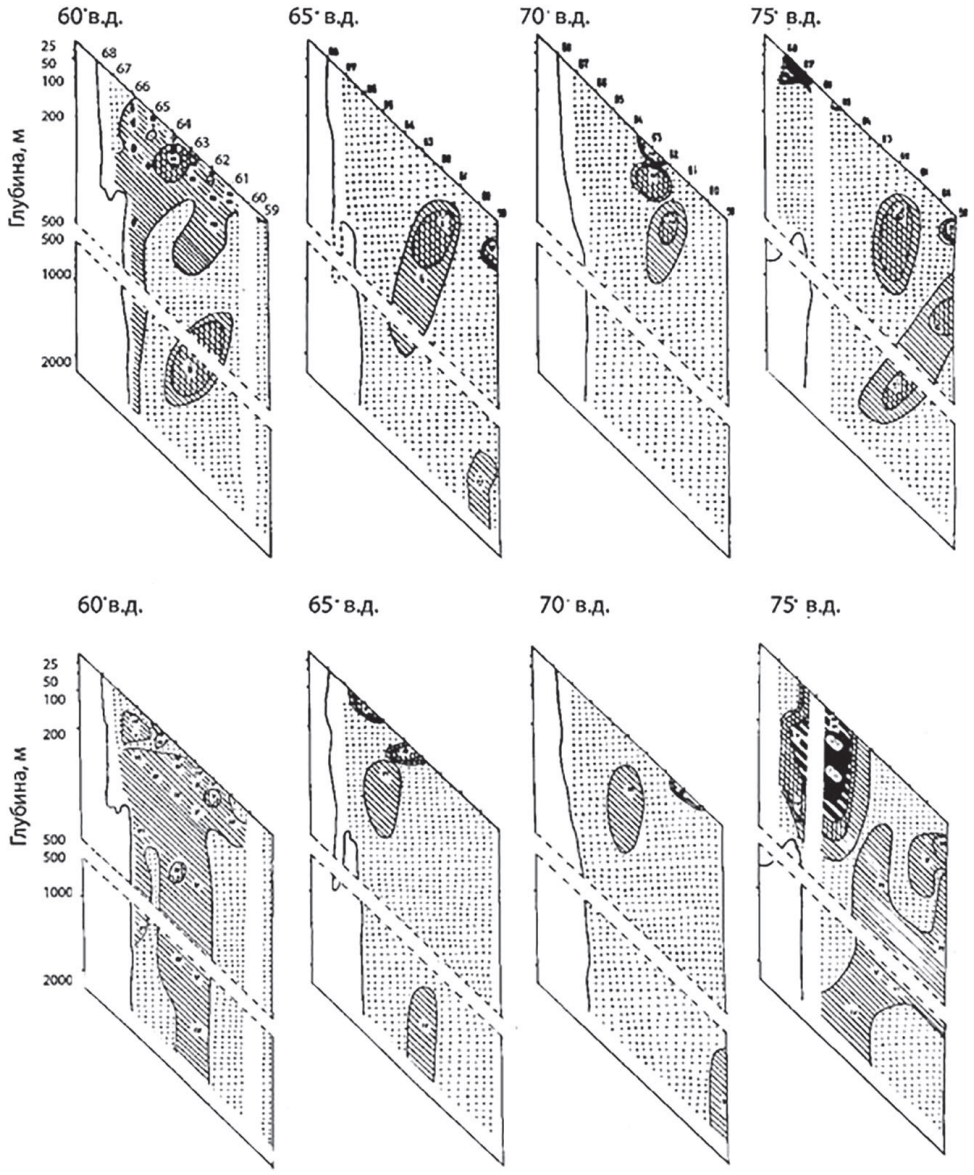


Рисунок 51. Распределение *Calanus propinquus* в январе 1978 г. Условные обозначения те же, что и на рисунке 50.

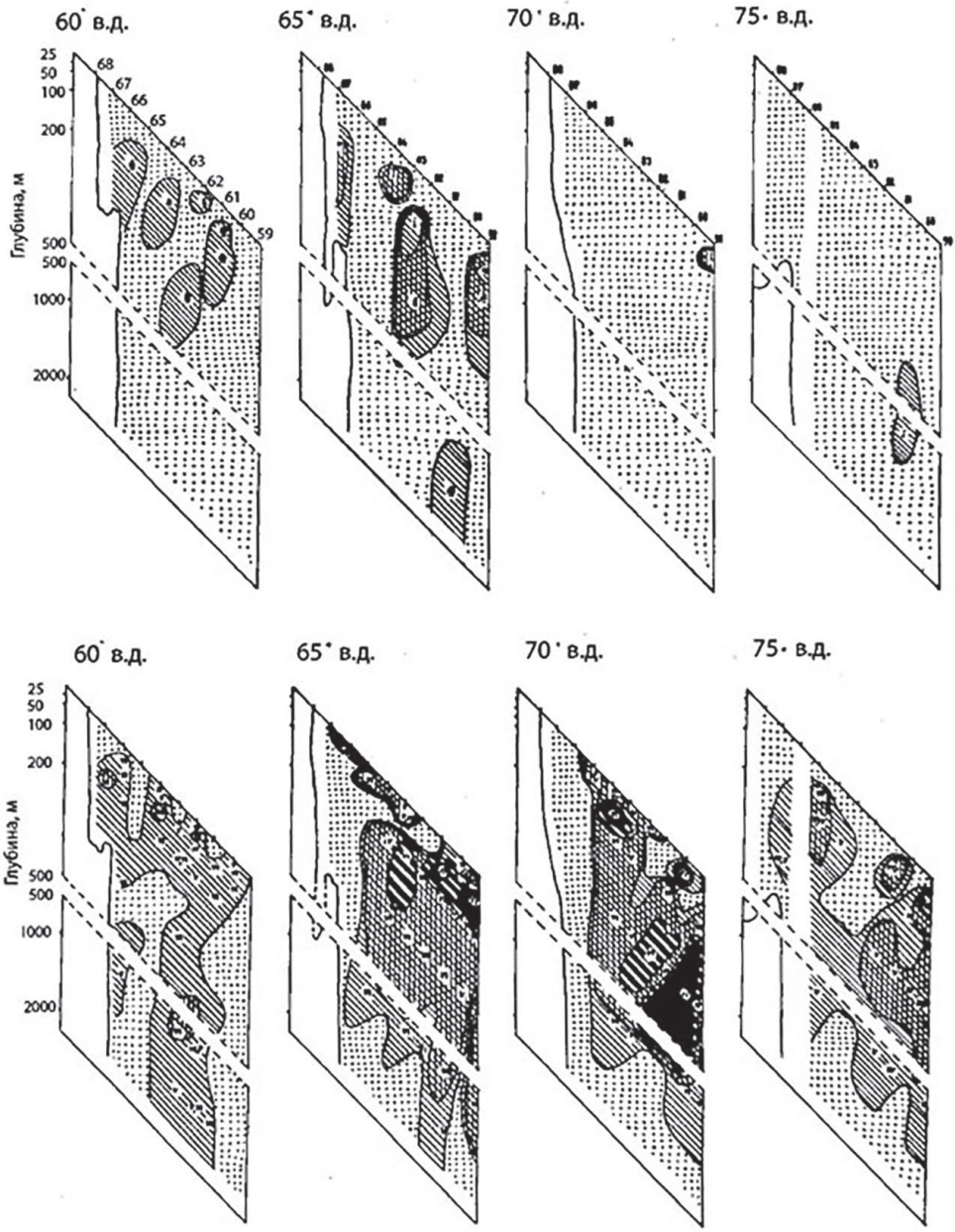


Рисунок 52. Распределение *Rhincalanus gigas* в январе 1978 г. Условные обозначения те же, что на рисунке 50.

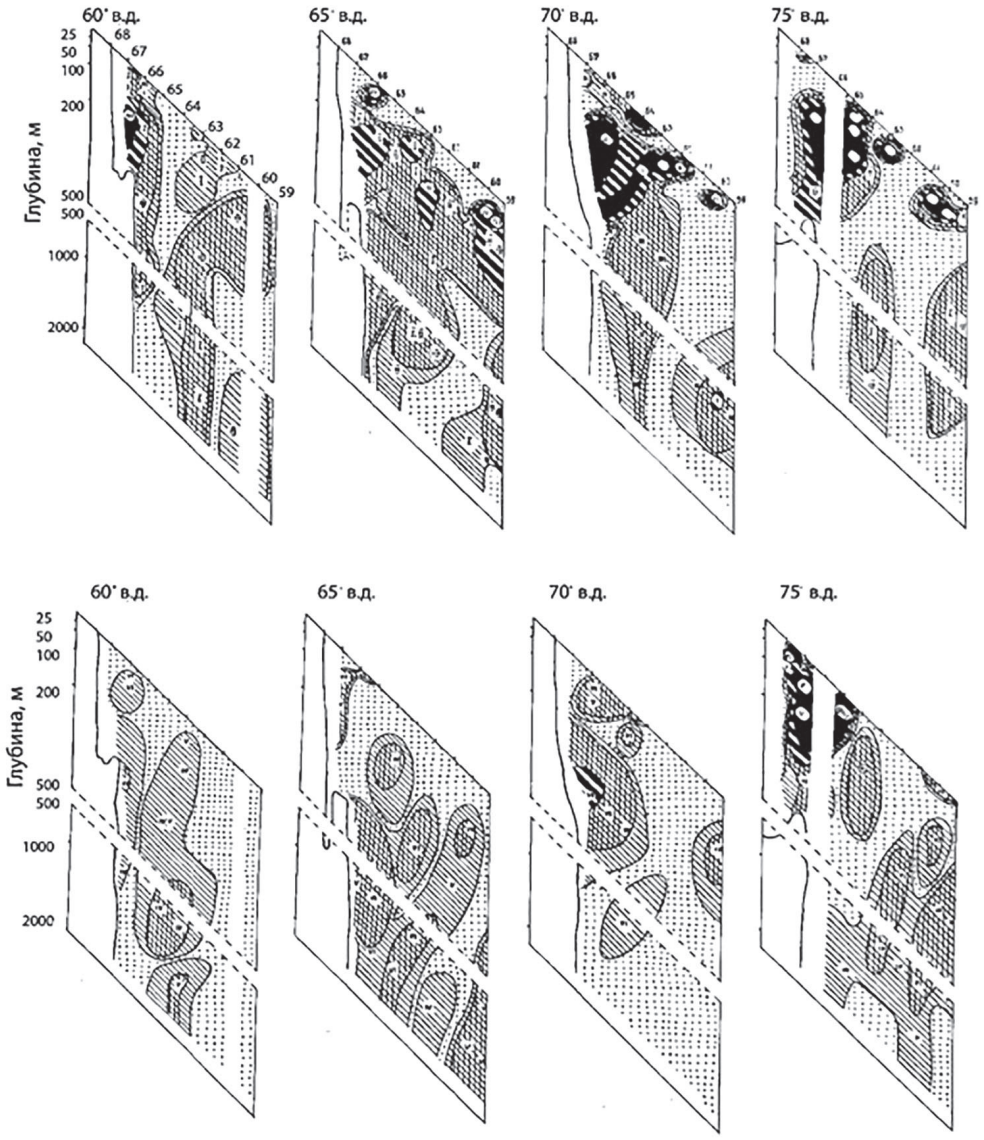


Рисунок 53. Распределение *Metridia gerlachei* в январе 1978 г. Условные обозначения те же, что и на рисунке 50.

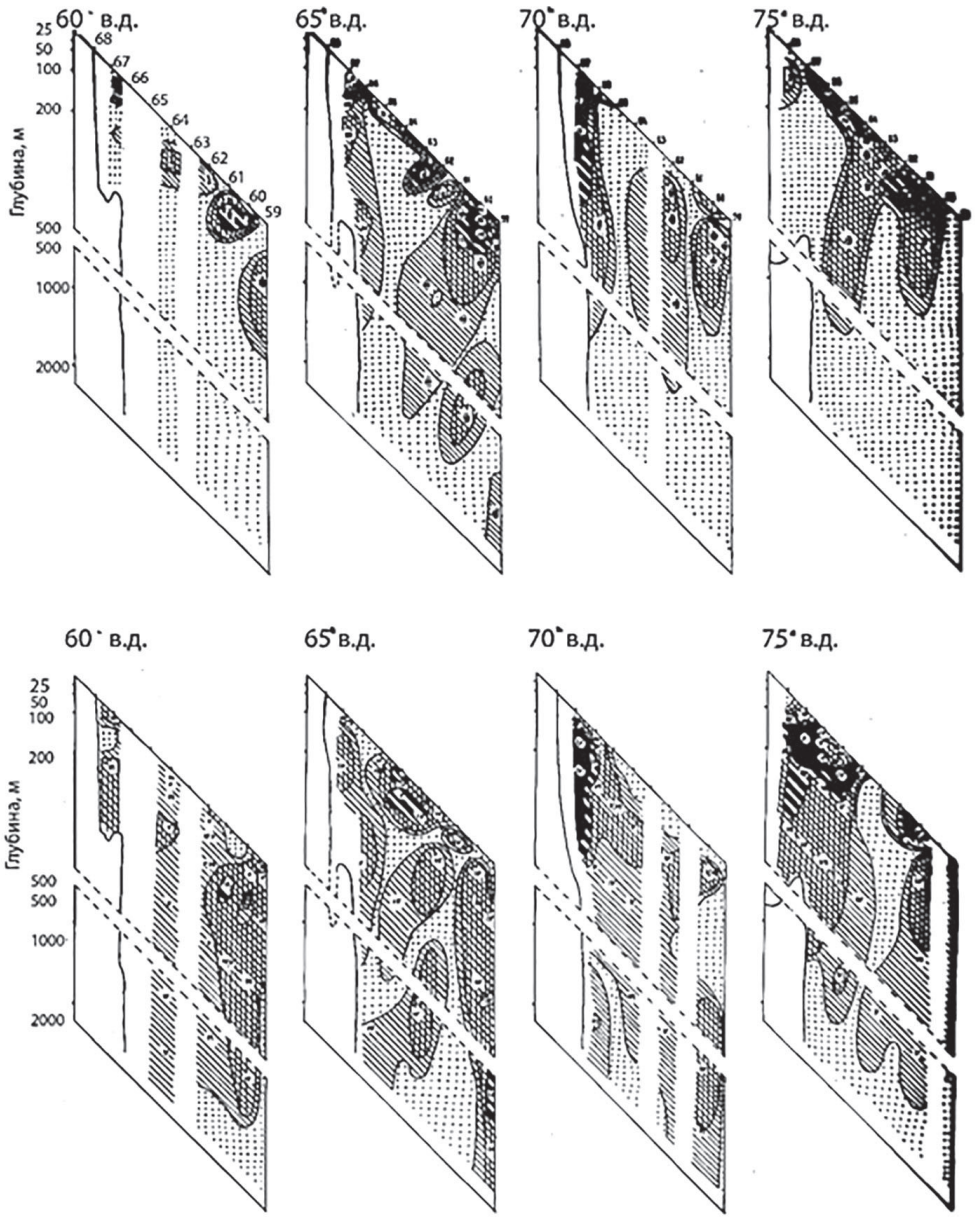


Рисунок 54. Распределение *Calanoides acutus* в феврале 1978 г. (Вторая съёмка). Условные обозначения те же, что и на рисунке 50.

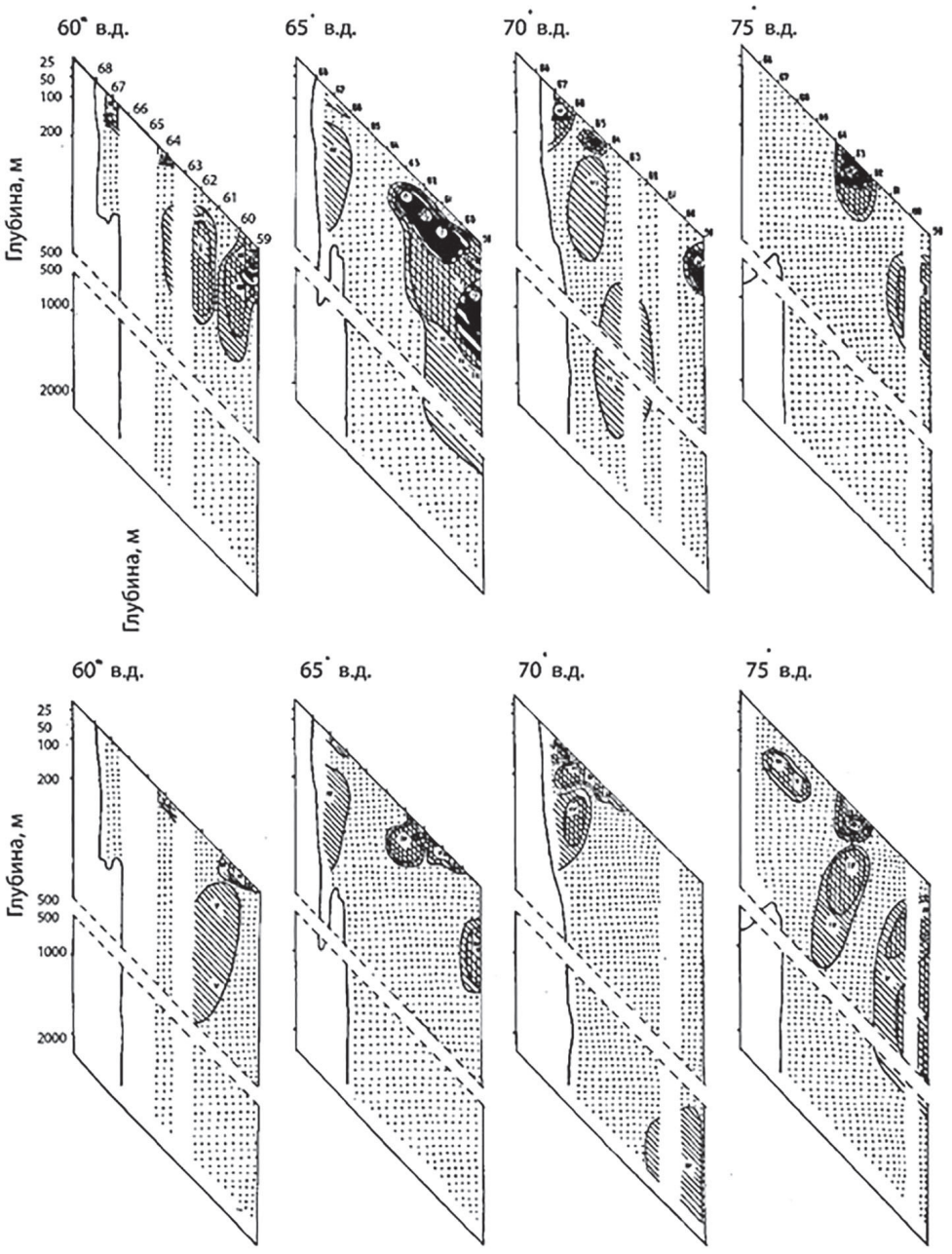


Рисунок 55. Распределение *Calanus propinquus* в феврале 1978 г. Условные обозначения те же, что и на рисунке 50.

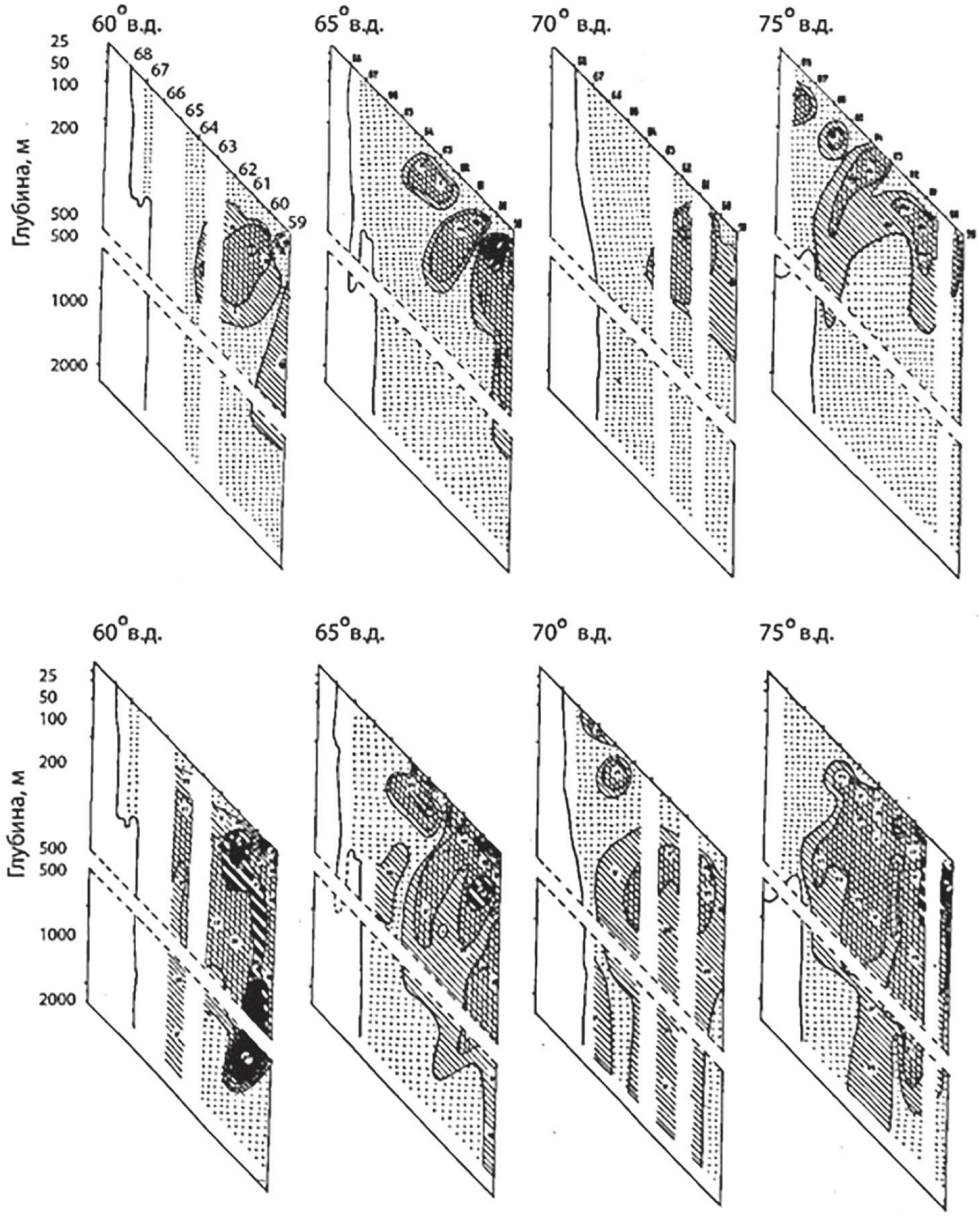


Рисунок 56. Распределение *Rhincalanus gigas* в феврале 1978 г. Условные обозначения те же, что на рисунке 50.

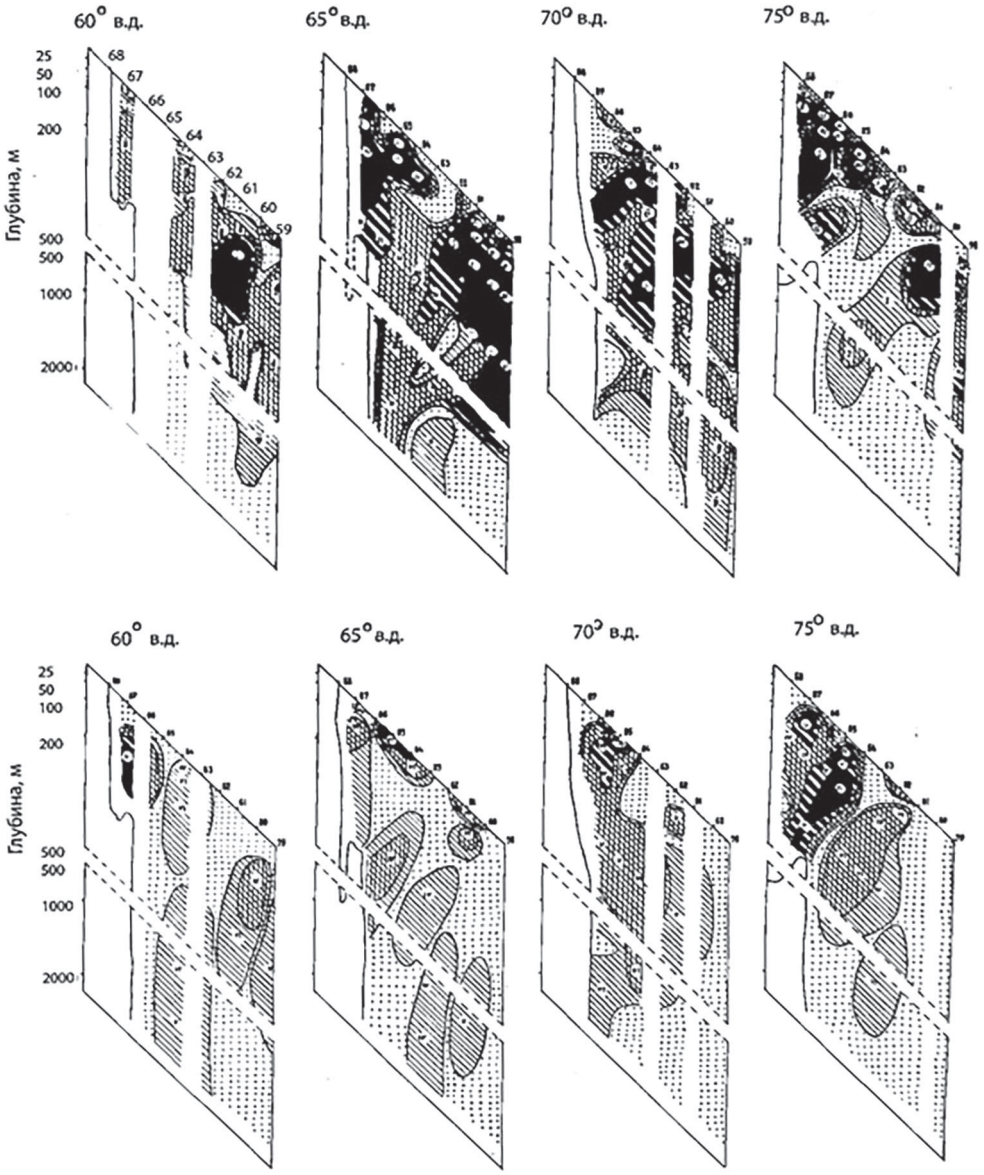


Рисунок 57. Распределение *Metridia gerlachei* в феврале 1978 г. Условные обозначения те же, что и на рисунке 50.

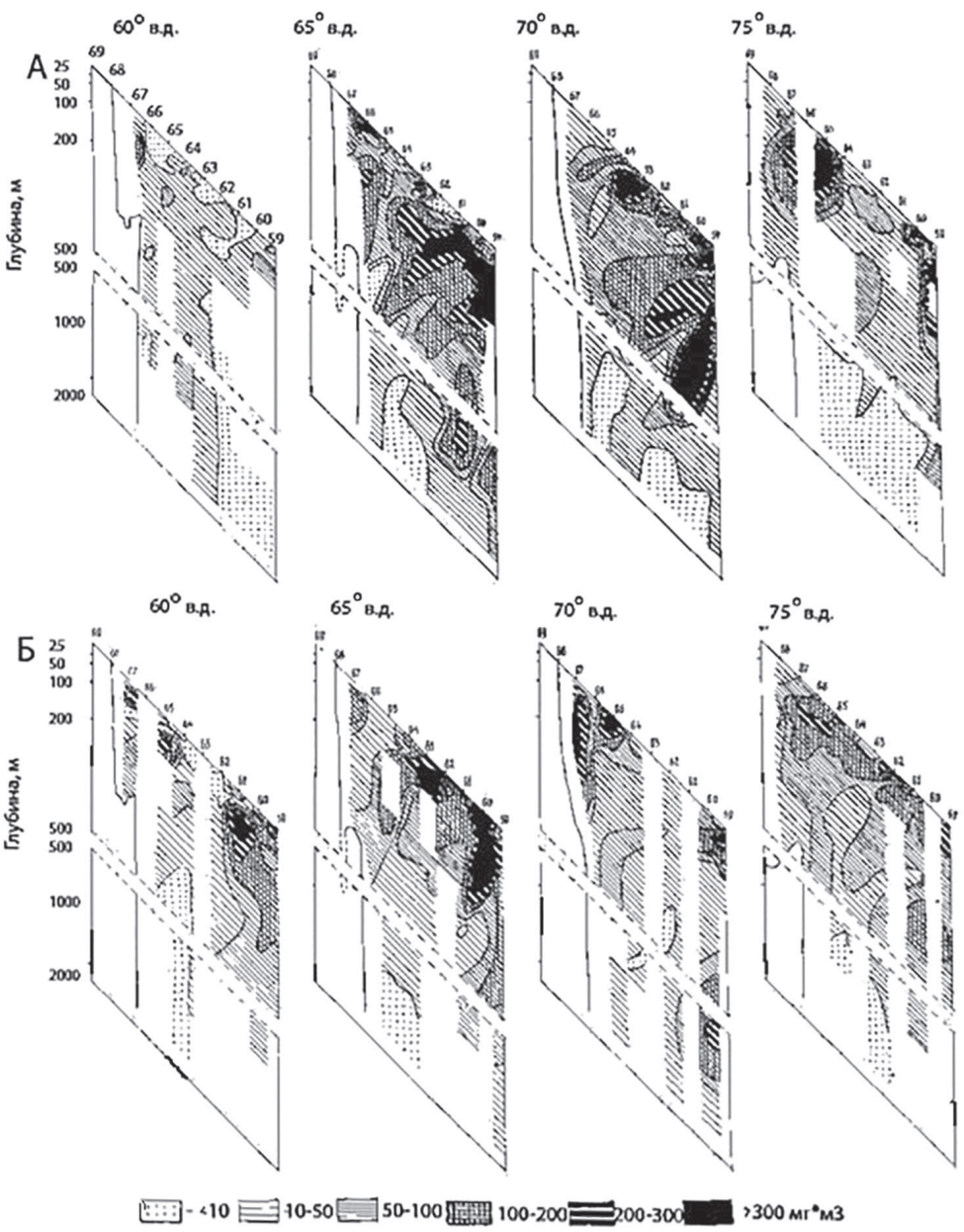


Рисунок 58. Распределение биомассы мезозоопланктона на меридиональных разрезах в январе (А) и феврале (Б) 1978 г.

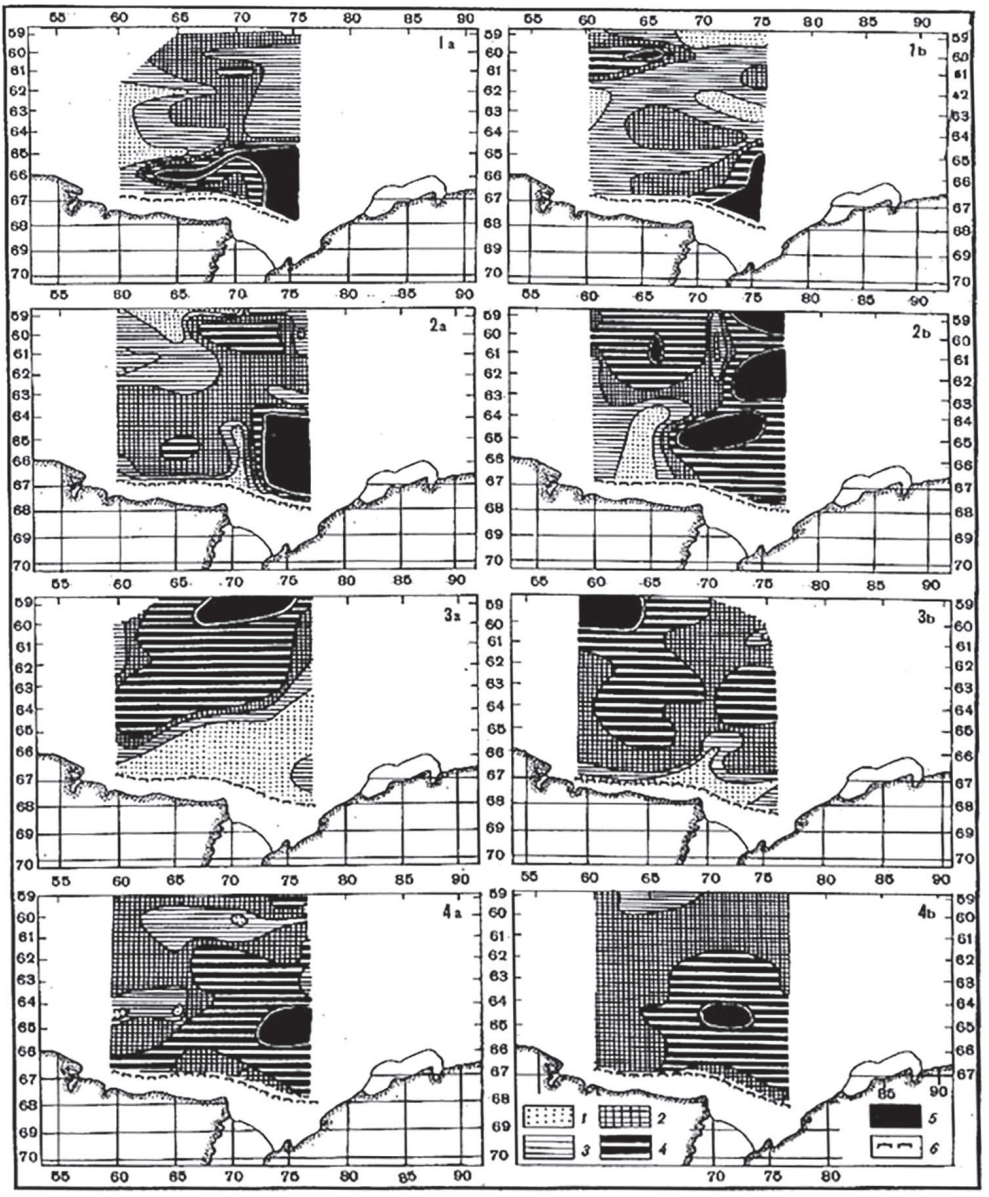


Рисунок 59. Распределение биомассы массовых видов копепод в слое 0-500 м в январе (слева) и феврале (справа) 1978 г. (мгм$^{-2}$): 1 – *C. acutus*; 2 – *C. propinquus*; 3 – *Rh. gigas*; 4 – *M. gerlachei*. 1 – 0; 2 – 0-100; 3 – 100–1000; 4 – 1000–10000; 5 – более 10000; 6 – кромка льда.

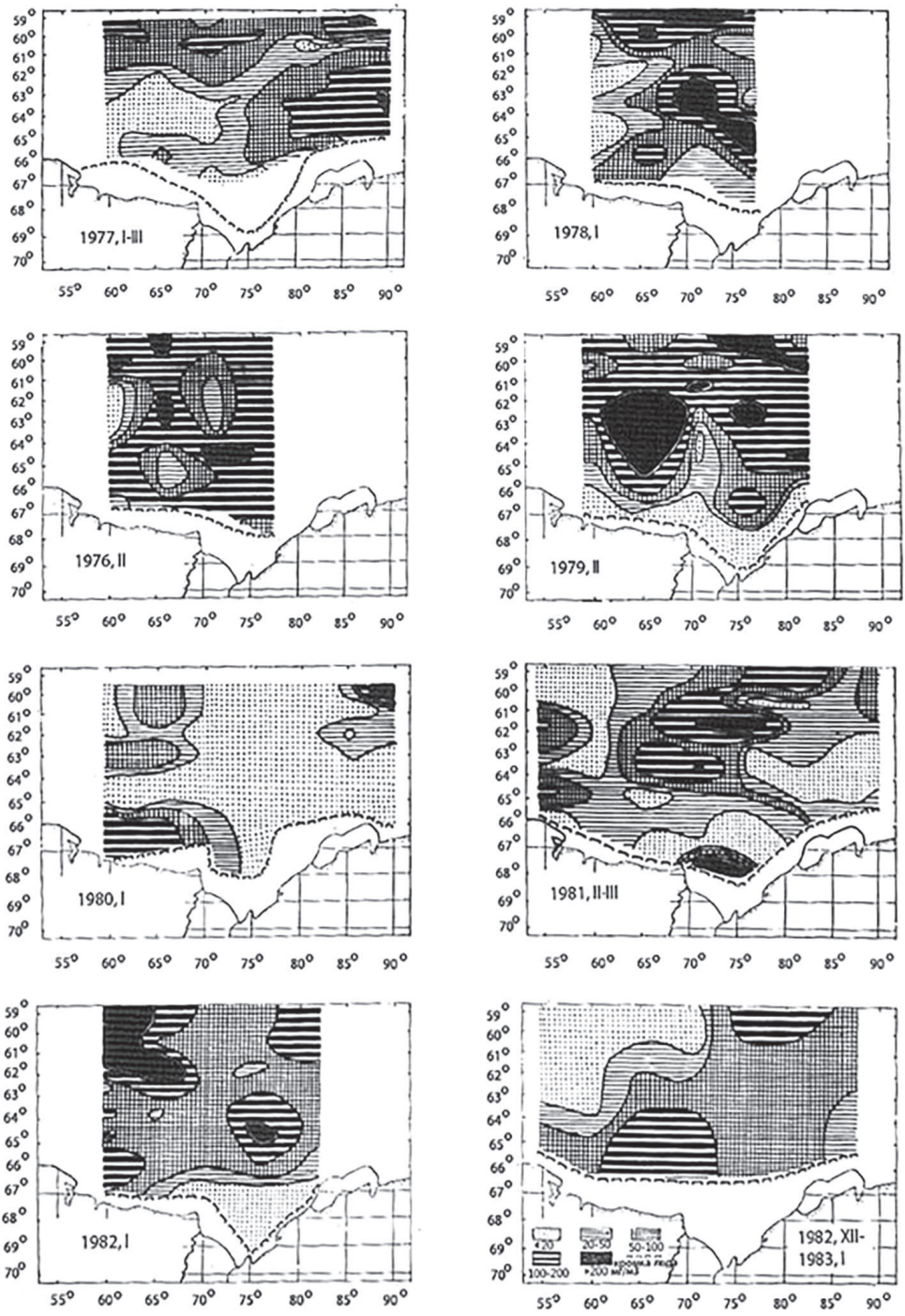


Рисунок 60. Распределение биомассы мезозоопланктона в слое 0–100 м в разные годы (мгм$^{-3}$). (На каждой схеме указаны год и месяц выполнения съёмок).

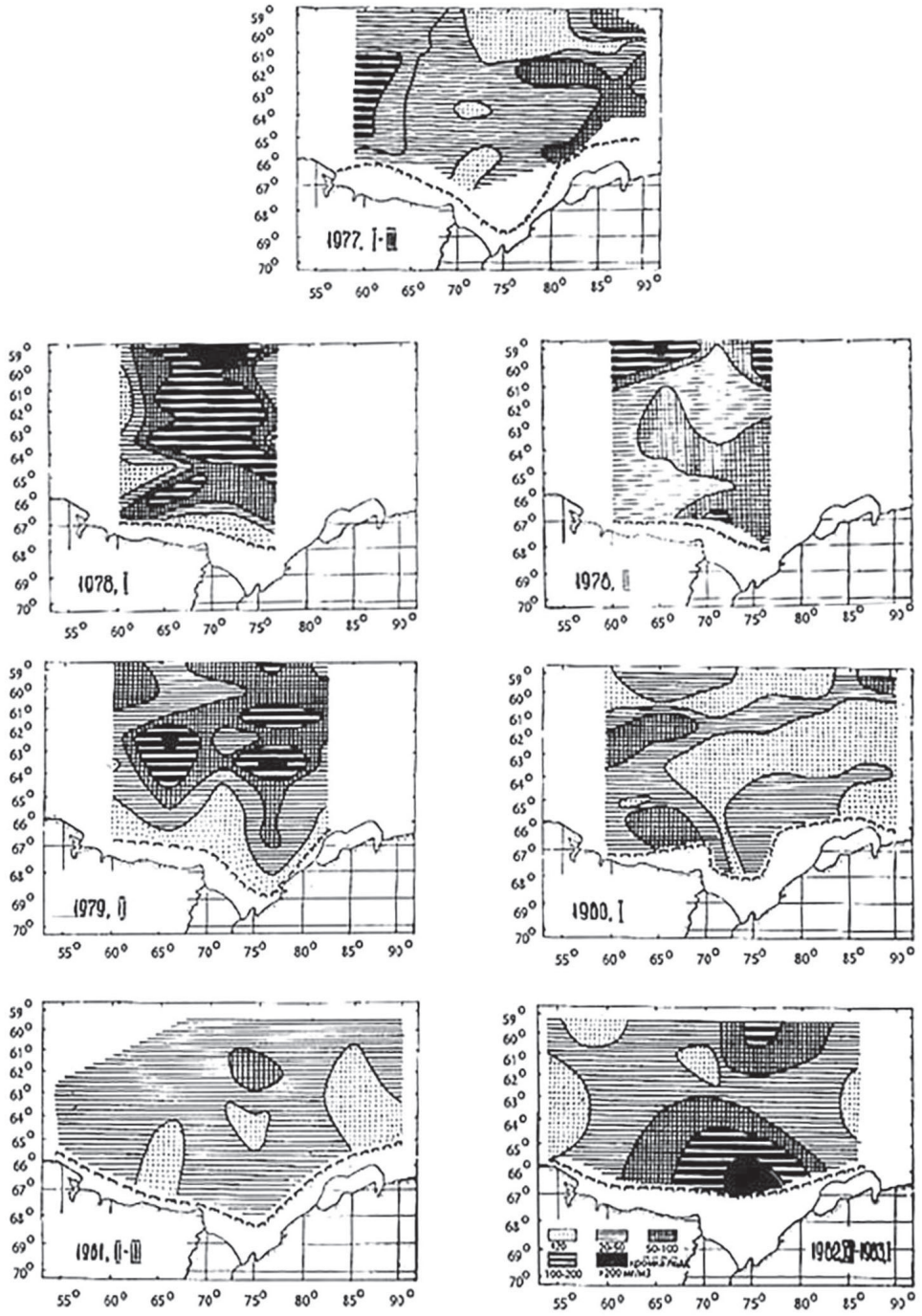


Рисунок 61. Распределение биомассы мезозоопланктона в слое 0–500 м в разные годы (мгм$^{-3}$). (Условные обозначения те же, что и на рис. 60).

Максимумы численности одних видов оказываются в системе стационированных круговоротов в прибрежной зоне или в зоне Антарктической дивергенции, где обилен фитопланктон, максимумы других или их части – за пределами этих зон (рис. 59) или вовсе выносятся течениями на север, в более бедные фитопланктоном участки, тем самым снижается эффект размножения популяций. (Возможные негативные последствия такого выселения для антарктических форм обсуждены Н.М. Ворониной (1984)). По-видимому, различный эффект в воспроизводстве у разных видов в каждом случае (летнем сезоне) определяет и соответствующее соотношение их количественных характеристик (доля в биомассе). Аналогичное предположение правомочно в отношении мезопланктона в целом. Элементарное сопоставление картин распределения биомассы мезозоопланктона (рис. 60, 61, 49) с таковыми распределения количества фитопланктона (рис. 31, 32) показывает определенную их согласованность по фону обилия сравниваемых компонентов планктона в разные годы наблюдений в основном регионе и регионе моря Космонавтов. Безусловно, различия в деталях распределения, в том числе недостаточное согласование в положениях максимумов вполне естественны и могут быть обусловлены разными причинами – выеданием фитопланктона животными, попаданием поднимающейся части зимовавшего фонда популяции в зоны, бедные фитопланктоном и т.д. В этом плане лучшее согласование, как и следовало ожидать, наблюдалось между положением зон обилия фитопланктона и численностью зоопланктеров, когда последние были представлены новыми генерациями (рис. 49, внизу и рис. 32, вверху; рис. 50–57 и рис. 37, 1), что, безусловно, следует рассматривать как результат позитивного воздействия благоприятных пищевых условий на воспроизводство частей популяций животных в указанных зонах. Примечательным в распределении максимумов численности зоопланктёров в этом случае является их приуроченность к тем же участкам, где наблюдались стационированные циркуляции, в свою очередь обусловливавшие аккумуляцию развивающегося фитопланктона (глава III), – в прибрежной зоне и зоне Антарктической дивергенции. В связи с этим правомочно предполагать, что и эффективное размножение и – соответственно – общее обилие мезозоопланктона будет обусловлено, во-первых, тем, в какой степени выражена система этих циркуляций во времени и пространстве, во-вторых, тем, какая часть размножающихся зоопланктёров после подъёма к поверхности окажется в поле стационированных круговоротов. В противном случае зоопланктёры по мере подъёма их к поверхности на откорм и нерест будут выноситься составляющими течений из основы их ареала. В результате следует ожидать и низкий уровень их развития в регионе. Изложенные предположения достаточно убедительно подтверждаются при рассмотрении данных по общему уровню развития мезозоопланктона в регионе за ряд лет исследований (рис. 62). В характере межгодовой изменчивости в обилии ме-

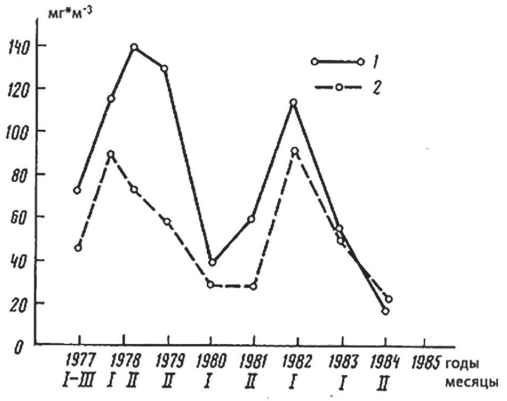


Рисунок 62. Межгодовая изменчивость биомассы мезозоопланктона в основном регионе для слоя 0–100 м (1) и 0–500 м (2). На оси абсцисс для каждого года указан месяц выполнения съёмки.

зопланктона в регионе много общего с изменениями в уровне развития фитопланктона (рис. 39, 40). Наряду с этим в тенденции снижения обилия мезопланктона в ряде лет и особенно в его значительных спадах в отдельные годы (1980, 1981, 1984) усматриваются общность этих изменений в мезопланктоне с межгодовыми колебаниями количественных характеристик популяции криля (рис. 21).

Анализ сопоставляемых данных позволяет следующим образом интерпретировать специфику детерминированных связей для отдельных компонентов планктона – водорослей, мезопланктона и криля. Уровень развития фито- и мезопланктона и обилие криля сопряжены с одним общим фактором – степенью завихренности поля течений в регионе. Механизм этой связи в отношении фитопланктона рассмотрен нами ранее в главе II, а в отношении криля – в главе I. Различия в характере кривых, отражающих межгодовые колебания в обилии фитопланктона и криля, обусловлены, естественно, различиями в скорости их ответных реакций на благоприятные условия, определяющихся продолжительностью их жизненных циклов. В этом смысле мезозоопланктёры занимают некоторое промежуточное положение между ними. Являясь более короткоцикличными, чем криль, они в большинстве случаев успевают реагировать на благоприятные пищевые условия, создающиеся в течение одного сезона, в связи с чем и межгодовые флуктуации их обилия более четко согласуются с флуктуациями в уровне развития фитопланктона. Минимальный временной предел этой связи, очевидно, ограничен сроком, необходимым для откорма в соответствующих преднерестовых онтогенетических превращений животных. В противном случае даже интенсивное развитие фитопланктона, если оно происходит в виде кратковременных вспышек и его скопления незамедлительно разрушаются в результате изменений в гидроструктуре, не будет эффективно сказываться на воспроизводстве мезозоопланктёров. Такой же эффект неадекват-

ности можно ожидать и в случае постоянного выноса поднимающегося перезимовавшего фонда популяций составляющими течений в поверхностном слое на фоне интенсивного развития фитопланктона в регионе. В данном случае снижение обилия мезопланктёров будет иметь две причины – выселение животных из основы ареала и недостаток пищи, поскольку априорно можно допустить, что вынос скоплений фитопланктона после разрушения системы стационированных круговоротов сопровождается диффузией этих скоплений. Катастрофически низкий уровень развития мезозоопланктона в регионе в 1984 г. (биомасса в слое 0–100 м – 14 мгм$^{-3}$, в слое 0–500 м – 20 мгм$^{-3}$) при сравнительно высокой биомассе фитопланктона (по предварительным данным обработки проб она находилась на уровне среднемноголетней – т.е. около 600 мгм$^{-3}$ в слое 0–100 м), согласование спадов в количестве мазопланктёров со снижением биомассы и запасов криля в разные годы, и особенно в указанном 1984-м, свидетельствуют о преобладающем негативном воздействии на популяции мезопланктёров в эти годы неблагоприятных гидрологических условий – слабой выраженности стационированных круговоротов и интенсивного выноса их составляющими течений из основы ареала.

Резюмируя всё выше изложенное на примере исследованных нами регионов, можно с полным основанием сказать, что в ряде факторов, определяющих обилие мезозоопланктона в летний сезон в высокоширотной Антарктике, несомненно, значимыми являются продолжительность сроков вегетационного периода, лимитирующих долю участия в размножении нерестового фонда популяций, особенно видов, циклы которых значительно смещены во времени, гидрологические условия – наличие и выраженность системы циркуляций, с которыми связаны, с одной стороны, интенсивность выселения нерестовой части популяций, с другой – возможность аккумуляции развивающегося фитопланктона, т.е. создания благоприятных пищевых условий для откорма планктонных животных.

Таким образом, мезозоопланктон исследованных регионов по составу типичен для высокоширотной Антарктики и среди преобладающих в нём копепод более 50% биомассы составляли 4 массовых вида – *Calanoides acutus, Calanus propinquus, Rhincalanus gigas* и *Metridia gerlachei*. Среди мелких форм, роль которых возрастала в поверхностном слое вод в зимний период, доминировали *Ctenocalanus vanus, Microcalanus pygmaeus* и *Oithona similis*.

В течение лета максимумы интенсивности нереста массовых форм сменяются в последовательности: мелкие копеподы (*Ctenocalanus vanus, Microcalanus pygmaeus, Oithona similis*) – *Calanoides acutus – Calanus propinquus – Rhincalanus gigas – Metridia gerlachei*.

Смещённость жизненных циклов, проявляющаяся в асинхронности сроков нереста и разобщённости максимумов обилия у разных видов в пространстве, в условиях короткого лета имеет своим следствием то, что определённые части их популяций не успевают подняться в поверх-

ностный слой и осуществить нерест. В результате создаются реальные предпосылки для ограничения размеров этих популяций.

Уровень развития мезозоопланктона испытывает сезонные и межгодовые флуктуации. В слое 0–500 м его биомасса в зимний период составляла 19 мгм$^{-3}$, в летний – колебалась в разные годы (1977–1984) в пределах 20–90 мгм$^{-3}$.

Сезонные флуктуации в обилии мезозоопланктона обусловлены сезонными явлениями в жизненном цикле массовых интерзональных видов. Межгодовые колебания в уровне развития мезопланктёров связаны с изменениями в режиме существования системы циркуляций в основе их ареала, в большинстве случаев проявляющихся в адекватных изменениях фитопланктона, и, несомненно, связаны и с последними. Интенсивный вынос интерзональных форм из основы ареала составляющими течений в поверхностном слое вод по мере подъёма животных на откорм и нерест приводит к резкому (более чем на порядок) снижению их обилия в высокоширотной Антарктике.

5.2. Трофическая структура зоопланктона

Представление о функциональной роли компонентов в зоопланктоне немыслимо без знания его трофической структуры. И если в этом отношении зоопланктон умеренной и тропической зон океана изучен сравнительно полно (Гейнрих, 1963; Арашкевич, 1969, 1970; Пономарева и др., 1971; Тимонин, 1969, 1973; Самышев, 1970, 1971; Флинт, 1975; Виноградов, 1980; Виноградов и др., 1977; Виноградов, Семенова, 1975 и др.), сведения о трофической структуре антарктического зоопланктона, как уже было ранее сказано (в разделе 1 настоящей главы), чрезвычайно ограничены. Немногочисленные данные анализов кишечного содержимого ограниченного числа видов зоопланктона (Hart, 1934; Andrews, 1966; Воронина, Суханова, 1976) не позволяют с достаточной полнотой осветить затрагиваемую проблему. В связи с этим при исследованиях структуры антарктических планктонных сообществ изучение трофической структуры зоопланктона стало одной из важных задач. В соответствии с ней предстояло: 1) произвести ревизию и систематизацию массовых и ряда второстепенных форм зоопланктона по характеру питания, 2) установить схему пищевых связей между выделенными функциональными группами в планктонных сообществах и 3) рассмотреть закономерности распределения организмов из разных трофических групп на примере конкретного региона, исследованного нами.

5.2.1. Материал и методика

Выделение трофических групп среди зоопланктёров производилось на основе комплексного изучения – 1) экспериментально по интенсив-

ности накопления радиоактивного углерода при скармливании животным меченого фитопланктона, 2) изучение состава пищи животных в естественных условиях по данным анализа содержимого их желудочно-кишечного тракта и 3) ревизии ротовых придатков (у копепод). Примененный комплексный подход позволяет получать наиболее точное представление о принадлежности изучаемых форм к тому или иному трофическому уровню (Арашкевич, Тимонин, 1978).

Экспериментальные исследования осуществлены в 19-ом рейсе НПС «Скиф» антарктическим летом 1982-1983 гг. в основной регион работ. Методика постановки опытов в основе была идентичной, примененной в работах Е.Г. Арашкевич (1970), В.Д. Чмыра (1985) и В.Д. Чмыра, Ю.А. Загородней (1981).

С целью получения достаточного количества животных для экспериментов облов зоопланктона осуществлялся сетью ДжОМ в местах его высоких концентраций, выявлявшихся в ходе океанологической съёмки, обычно в пределах слоя 0–100 м. Отлов эвфаузиевых производился прицельно промысловым тралом. В опытах использованы культуры водорослей *Monochrisis* sp. и *Gymnodinium lanskoii* (средние объемы клеток 80 и 620 мкм^3 соответственно) с удельной радиоактивностью $16{,}5 \cdot 10^{-6}$ мг С·имп.$^{-1}$. Опыты проводились при температуре воды, сходной с температурой в естественных условиях – +1,0 – +3,0 °С, в сосудах емкостью 3 л. Зоопланктону, после его акклимации к условиям опыта, в течение 10–12 часов скармливалась культура меченого фитопланктона. Начальная концентрация последней в опытных сосудах доводилась до 5,0 мгл$^{-1}$, что превышало среднюю концентрацию водорослей в естественных условиях на порядок, однако соответствовало биомассе естественного фитопланктона в зонах его интенсивного развития. Аналогично повышенной была и концентрация животных разных трофических групп в сосудах в сравнении с их концентрацией в природе. Животные содержались на меченом корме в течение суток, затем они отмывались и выдерживались в течение трех-пяти часов[1] в морской воде с немечеными водорослями (концентрации корма и животных те же, что и на стадии опыта со скармливанием меченых водорослей). Затем производилось фиксирование животных, их сортировка по систематическим и размерно-весовым группам и измерение полученной ими радиоактивности. По значению удельной радиоактивности (отношение радиоактивности к единице массы тела) определялось принципиально отношение животных к одной из трех основных трофических групп – растительноядным, эврифагам и хищникам. Всего выполнено 35 опытов с представителями 39 таксономических групп разного уровня. Каждый опыт повторялся трижды. По результатам по-

[1] Определенное нами предварительно максимальное время прохождения пищи у представителей массовых видов мезозоопланктона при вышеуказанных температурах воды не превышает трех часов, а у макрозоопланктёров – пяти часов.

вторных опытов рассчитывались средние значения удельной радиоактивности для животных одного вида и сходной массы тела.

Содержимое желудочно-кишечного тракта изучено у представителей 23 таксонов, причем у массовых копепод – по возрастным группам (копеподитам). Методика изучения аналогична изложенной в работах (Самышев,1971; Самышев и др., 1986). В разных по обилию фитопланктона участках основного региона из слоя 0–100 м взято 20 проб и произведено вскрытие 1500 животных.

Ротовые придатки изучены у 20 видов копепод.

На основании анализа содержимого желудочно-кишечного тракта и изучения особенностей строения ротовых придатков произведена более детальная дифференциация исследованных форм по характеру их питания и с учетом экспериментальных данных изученные зоопланктёры разделены на функциональные группы по схеме, принятой в работе Л.А. Виноградовой и др. (1979). Для построения схемы пищевых связей фитопланктон (из основного региона) по результатам его исследований прежде (Самышев и др., 1983, 1987) также классифицирован на размерно-функциональные группы по признаку изменения веса клетки на 0,5 логарифма (в этих пределах содержание углерода, определяющее продукционные возможности клетки, изменяется незначительно (Strathmann, 1967). На основании выделения функциональных групп составлена матрица потока вещества в планктонном сообществе, в целом дающая представление о схеме основных трофических связей в нём с учетом изменений пищевого спектра потребителей в онтогенезе.

С целью изучения закономерностей распределения зоопланктёров из разных трофических групп использованы сетные сборы, осуществленные при выполнении океанологических съёмок в регионе моря Космонавтов (между 30–60° в.д.) в январе-феврале и июне-июле 1973 г. (две съёмки) и в основном регионе (между 60–90° в.д.) в январе и феврале-марте 1978 г. (две съёмки), феврале 1979 г. и декабре-январе 1982–1983 гг. Сборы зоопланктона осуществлены сетью ДжОМ (диаметр входного отверстия 80 см, капроновый газ № 49) по схеме съёмок, изложенной в разделе 1 главы I настоящей работы. Горизонтальное распределение трофических групп зоопланктона изучено по сборам в слое 0–100 м во все годы наблюдений, вертикальное – по сборам в стандартных слоях до 2000 м (0–25, 25–50, 50–100, 100–200, 200–500, 500–1000, 1000–2000 м) в 1978 г.

В работе использованы карты геострофических течений в поверхностном слое вод, выполненные по материалам съёмок сотрудниками АзЧерНИРО (см. раздел 2 главы I), в том числе некоторые опубликованные.

5.2.2. Результаты и их обсуждение

Данные экспериментальных исследований позволяют произвести предварительное разделение зоопланктёров на три хорошо различаю-

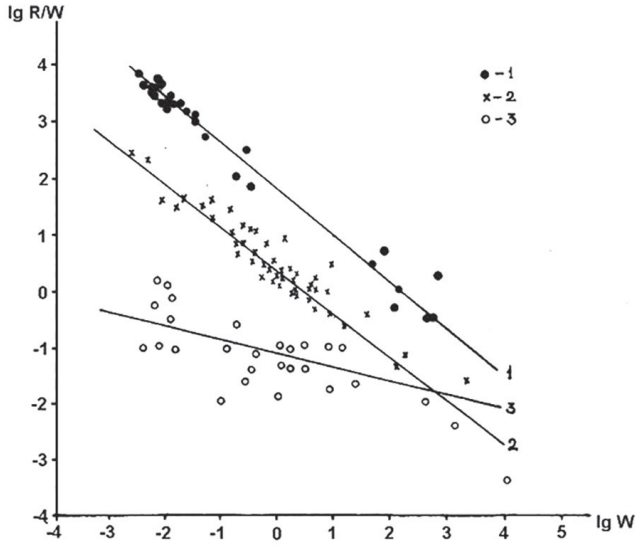


Рисунок 63. Значения удельной радиоактивности у организмов из разных трофических групп (1 – фитофаги, 2 – эврифаги, 3 – хищники).

щиеся по удельной радиоактивности группы (рис. 63). Группа животных с наибольшей удельной радиоактивностью по условиям экспериментов может быть отнесена к потенциальным фитофагам. Связь между удельной радиоактивностью и массой тела у животных этой группы аппроксимируется уравнением

$$\frac{R}{W} = 57{,}5\ W^{-0{,}84}, \qquad (40)$$

где R – радиоактивность животных, имп.·мин$^{-1}$·экз.$^{-1}$, W – масса тела животных, мг (сырой вес).

Группа животных с наименьшей удельной радиоактивностью – потенциальные хищники, у которых и связь между удельной радиоактивностью и массой тела выражена весьма слабо:

$$\frac{R}{W} = 0{,}07\ W^{-0{,}24} \qquad (41)$$

Промежуточное положение занимает третья группа – потенциальные эврифаги:

$$\frac{R}{W} = 2{,}51\ W^{-0{,}79} \qquad (42)$$

Дисперсионным анализом установлено, что по величинам удельной радиоактивности фитофаги отличаются от эврифагов и хищников при уровне значимости 0,05. Сходство степеней в уравнениях (40) и (42) позволяет оценить различие удельной радиоактивности фитофагов и эврифагов во всем диапазоне массы тел зоопланктёров: у первых она выше, чем у вторых более чем в 20 раз. Между величинами $\frac{R}{W}$ у эврифагов и

хищников максимальное различие (при наименьших массах тел сравниваемых форм) достигает 2–3 порядков; у крупных форм это различие незначительно.

Аналогом рассматриваемого показателя – удельной радиоактивности – является «индекс усвоения» Су/С, предложенный Ю.И. Сорокиным (1966). Известно, что сущность этого показателя определяется условиями опыта. Последние задаются в эксперименте исходя из конкретной задачи. В нашем случае, можно полагать, заданные условия – высокие концентрации фитопланктона и длительное содержание животных на меченом корме – позволили в наибольшей степени проявить эффективность усвоения растительной пищи представителями разных трофических групп (и тем самым выявить эти группы), о чем свидетельствует тот факт, что для фитофагов этот показатель находится в четкой зависимости от массы их тела, т.е. для обеих групп животных реализован максимально возможный рацион.

По результатам определений удельной радиоактивности представители разных таксонов отнесены к выделенным основным трофическим группам (табл. 19).

Как и в случае с совокупностью видов, величина удельной радиоактивности среди особей отдельно взятого вида находятся в обратной зависимости от массы тела (и – соответственно – возраста) животных (рис. 64, 65), отражая общеизвестную связь (Сущеня, 1975) между количеством потребленной пищи и массой тела животных, и тем самым дополнительно свидетельствуя о корректности произведенной нами дифференцировки форм по трофическим группам на основании экспериментальных данных. (Уравнения, описывающие эти связи, аналогичны приведенным – для представителей той или иной трофической группы).

Таблица 19. Состав основных трофических групп зоопланктёров по данным экспериментальных исследований

Фитофаги	Эврифаги	Хищники
Clausocalanus laticeps	*Calanoides acutus*	*Oithona similis*
Clausocalanus arcuicornis	*Calanus propinquus*	*Oithona frigida*
Scaphocalanus brevicornis	*Metridia gerlachei*	*Oncaea curvata*
Spinocalanus magnus	*Metridia curticauda*	*Euchaeta biloba*
Spinocalanus antarcticus	*Rhincalanus gigas*	*Pareuchaeta antarctica*
Ctenocalanus venus	*Rhincalanus nasutus*	*Microsetella norvegica*
Stephus longipes	*Onchocalanus frigidus*	*Euchirella rostramagna*
Microcalanus pygmaeus	*Thysanoessa macrura*	*Corycaeus* sp.
Drepanopsis pacificus	*Salpae* sp.	*Heterorhabdus farrani*
Nauplii	*Larvae salpae* spp	*Gaidius tenuispinus*
Copepoda	Hyperiidae	Chaetognatha
Euphausia superba	*Scolecithrix pollaris*	
	Spongiobranchoea australis	
	Clione antarctica	
	Tomopteris carpenteri	
	Gastropoda	

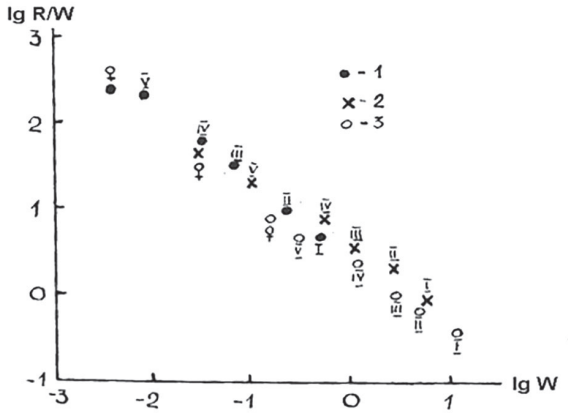


Рисунок 64. Изменение удельной радиоактивности у копеподитов массовых видов эврифагов *Metridia gerlachei* (1), *Calanus propinquus* (2) и *Rhincalanus gigas* (3). (R – имп.·мин$^{-1}$·экз.$^{-1}$; W – мг (сырой вес).

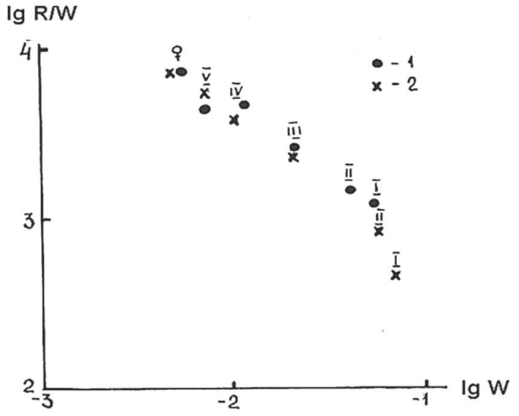


Рисунок 65. Изменение удельной радиоактивности у копеподитов массовых видов фитофагов – *Clausocalanus laticeps* (1) и *Ctenocalanus vanus* (2). (R – имп.·мин$^{-1}$·экз.$^{-1}$; W – мг (сырой вес).

При анализе кишечного содержимого животных установлено, что спектр потребляемых ими компонентов чрезвычайно широк. Как среди растительных, так и среди животных пищевых объектов встречены практически все массовые формы, обнаруженные при обработке фиксированных проб фито- и зоопланктона, т.е. компоненты, имеющие структурные элементы, хорошо сохраняющиеся в кишечном содержимом. При этом, как и следовало ожидать, в целом доминирование форм в пищевом спектре потребителей согласуется с их доминированием в среде. Из растительных форм в пище зоопланктёров обнаружены главным образом диатомовые, преобладающие среди водорослей как по числу видов, так и по уровню развития (глава II). Размерный спектр потребляемых водорослей у животных претерпевает изменчивость с возрастом. Так,

например, у массовых копепод *Calanus propinquus* и *Calanoides acutus* (табл. 20) от первых копеподитов к взрослым животным снижается роль мелких водорослей (объемом менее 10^4 мкм^3) и возрастает роль крупных (объемом до 10^6 мкм^3); причем более резко эта смена происходит у второго вида. Диапазон размеров потребляемых водорослей специфичен для разных видов или экологически близких групп видов. Так, например, среди изученных копепод, потребляющих фитопланктон, представители рода *Clausocalanus, Ctenocalanus vanus, Metridia curticauda* предпочитают мелкие формы, *Metridia gerlachei, Calanus propinquus* – более крупные и *Calanoides acutus* и *Rhincalanus lanusgigas* – наиболее крупные (рис. 66). Наиболее мелкие формы фитопланктона (объемом не более 10^3 мкм^3) обнаружены в кишечном содержимом науплиев – представителей из разных трофических групп. Чрезвычайно широк размерный диапазон водорослей, потребляемых такими массовыми формами, как эвфаузиевые, личинки полихет, птеропод. Доминирование тех или иных групп водорослей в содержимом кишечного тракта у этих форм, по-видимому, в наибольшей степени обусловлено доминированием их в среде. В целом размерный диапазон водорослей, предпочитаемых и потребляемых представителями всех групп изученных животных, охватывает практически весь его размерный спектр. В этом смысле есть основание говорить о полном использовании фитопланктона его потребителями в совокупности. Спектр потребляемых животных у эврифагов и хищников широк и сходен у большинства рассмотренных видов. Основными компонентами животной пищи у них были младшие копеподиты крупных видов копепод и мелкие виды копепод на разных стадиях развития (копеподиты и взрослые формы). Более редко встречались науплии копепод и старшие копеподиты крупных видов копепод, за исключением щетинкочелюстных, которые способны (в зависимости от своего размера) потреблять представителей практически из любых рассмотренных форм зоопланктона. Сравнительно большое место в пище представителей многих видов занимают инфузории из тинтиннид. Наряду со структурными остатками в содержимом кишечного тракта всех животных в разных количествах обнаруживалась аморфная масса растительного или животного происхождения и частицы детрита.

Доля основных компонентов в содержимом кишечного тракта животных была различной в зависимости от стадии развития и принадлежности к той или иной трофической группе (табл. 21). Как видно из приведенной таблицы, содержимое кишечного тракта у мелких видов каланоид представлено исключительно растительными формами. У крупных массовых видов-эврифагов доля растительной пищи высока у младших копеподитов (85–95%), с возрастом она снижается до 30–50% у взрослых форм; соответственно описанному изменяется доля животной пищи – возрастает от единиц процентов у первых копеподитов до 40–60% у взрослых форм. Наиболее массовые из всех зоопланктёров,

Таблица 20. Роль разных размерных групп фитопланктона в питании копеподитов двух представителей (% от численности)

Вид, стадия развития / Объем клеток, мкм³	*Calanus propinquus*						*Calanoides acutus*				
	I	II	III	IV	V	VI	II	III	IV	V	VI
$10^2 – 10^4$	100	91	85	76	76	63	99	89	88	63	14
$10^4 – 10^6$	–	9	15	24	24	37	1	11	12	37	86

Euphausia superba, обладающие усвояемостью растительного корма, характерной для фитофагов (см. ранее), содержали в кишечниках более 30% животной пищи. У представителей хищников - старших копеподитов *Oithona, Oncea, Microcetella* содержимое кишечников представлено в основном (более 90%) аморфной массой животного происхождения.

На основании данных по составу кишечного содержимого и ревизии ротовых придатков копеподы, составляющие основу антарктического мезозоопланктона, разделены на пять трофических групп: среди эврифагов и хищников выделено по две хорошо отличающиеся группы.

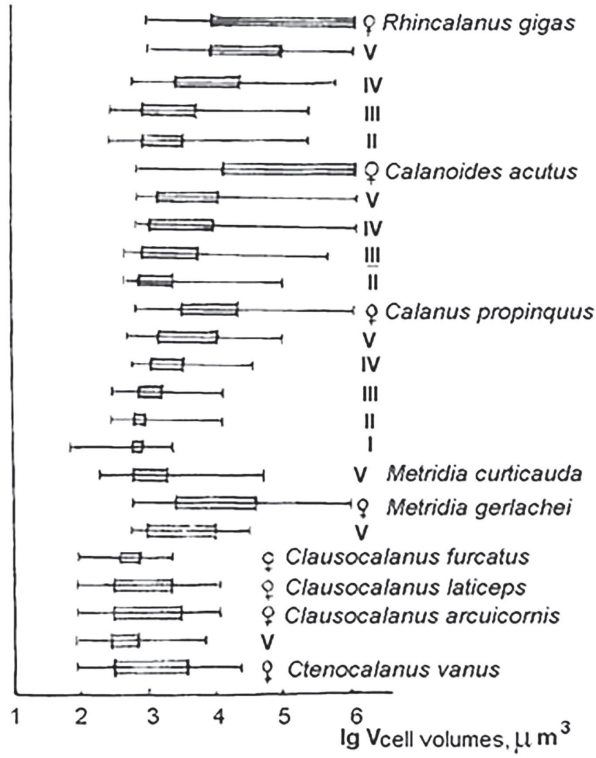


Рисунок 66. Размерный спектр водорослей, потребляемых некоторыми массовыми видами копепод на разных стадиях развития (штриховкой выделен диапазон размеров водорослей, составляющих основу пищевого кома).

Первую из этих пяти групп составляют тонкие фильтраторы, питающиеся мелким, размером менее 20 мкм, фитопланктоном, а также другими мелкими компонентами (детрит, простейшие). Характерным в строении ротовых придатков у животных этой группы (рис. 67) является наличие на них длинных щетинок, густо опушенных тонкими волосками. На мандибулах – (Md) таким образом опушены щетинки щупика, на максиллах–I (MxI) – щетинки наружной лопасти и некоторые из щетинок на внутреннем крае и дистальном конце конечности, на максиллах–II (MxII) и максиллипедах (Mxp) – большинство всех длинных и коротких щетинок. Проксимальные и медианные щетинки на MxII усажены волосовидными шипиками более густо, чем дистальные. Расстояние между волосками срединных щетинок у изученных представителей не превышало 5 мкм (табл. 22). Тупые и многовершинные зубцы на жующем крае Md расположены близко друг от друга.

Ко второй группе отнесены грубые фильтраторы, питающиеся более крупными (более 20 мкм) водорослями, а также мелкими животными. Ротовые придатки копепод этой группы (рис. 67) типичны для филь-

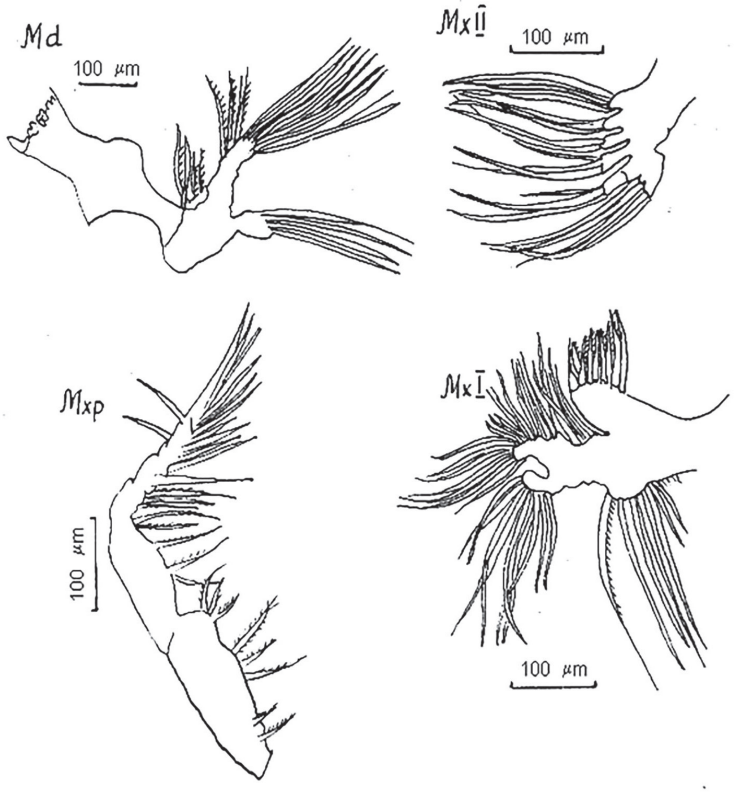


Рисунок 67 (I). Ротовые конечности *Ctenocalanus vanus*. Условные обозначения: Md – мандибула, MxII – максилла II, Mxp – максиллипеда, MxI – максилла I.

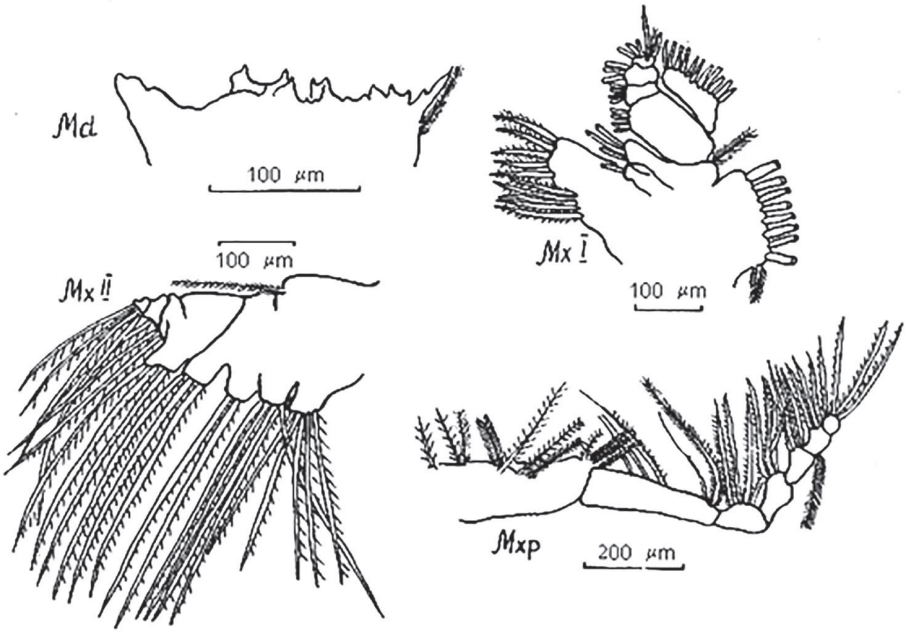


Рисунок 67 (II). Ротовые конечности *Calanoides acutus.*

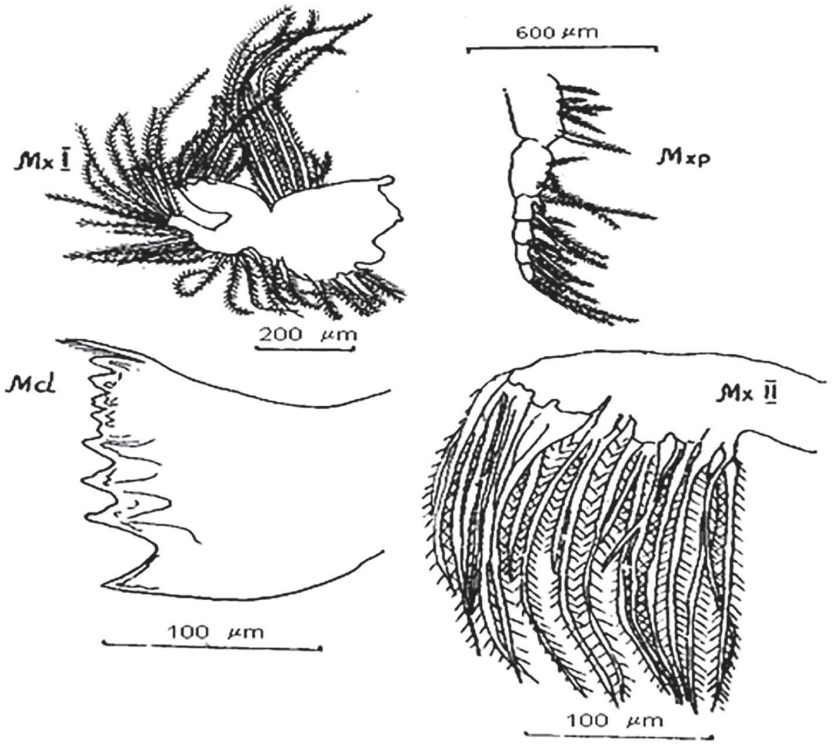


Рисунок 67 (III). Ротовые конечности *Metridia gerlachei.*

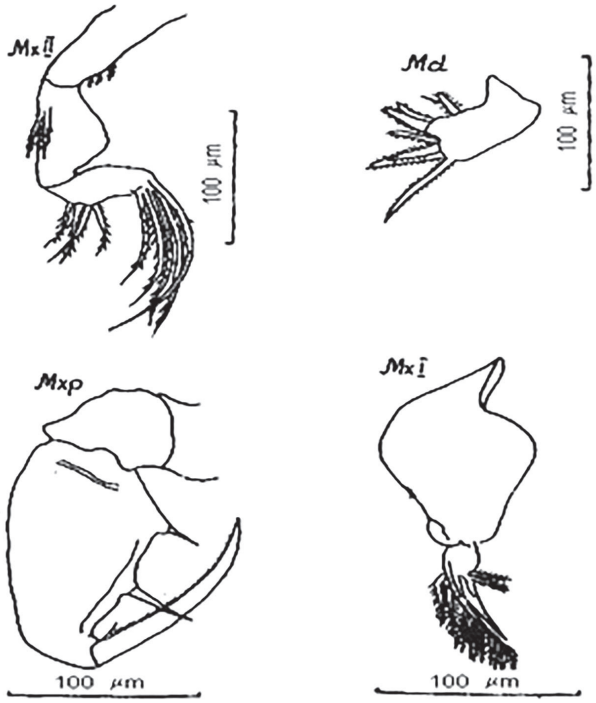


Рисунок 67 (IV). Ротовые конечности *Oncea conifera.*

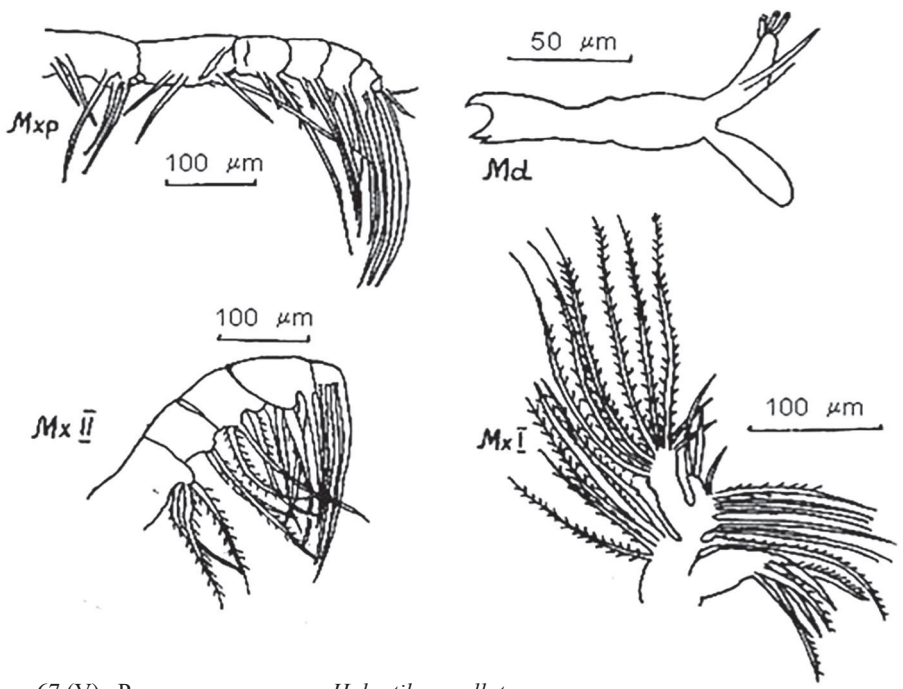


Рисунок 67 (V). Ротовые конечности *Haloptilus ocellatus*.

Таблица 21. Доля основных компонентов в содержимом желудочно-кишечного тракта разных зоопланктёров, (%)

№№ пп	Зоопланктёры	Пол, копеподитная стадия	Компоненты			
			Водоросли	Животные	Аморфная масса	Детрит
1	*Clausocalanus furcatus*	♀	97	-	+	3
2	*Clausocalanus laticeps*	♀	95	-	+	5
3	*Clausocalanus arcuicornis*	♀	93	-	+	-
		V	100	-	+	-
4	*Ctenocalanus vanus*	♀	98	-	+	2
		V	96	-	+	4
5	*Calanus propinquus*	♀	45	50	+	5
		V	45	45	+	10
		IV	60	35	+	5
		III	88	12	+	-
		II	80	18	+	2
		I	98	2	+	-
6	*Calanoides acutus*	♀	56	37	+	7
		V	54	46	+	-
		IV	59	37	+	4
		III	60	40	+	-
		II	80	15	+	5
7	*Metridia curticauda*	♀	35	50	+	15
		V	51	44	+	5
		IV	64	30	+	6
8	*Metridia gerlachei*	♀	30	64	+	6
		V	70	25	+	5
		IV	76	17	+	7
		III	80	16	+	4
9	*Pleuromamma robusta*	♀	30	60	+	10
10	*Scolecithrix sp.*	♀	39	61	+	-
11	*Microsetella rosea*	♀	2	-	98	-
12	*Rhincalanus gigas*	♀	50	45	+	4
		V	40	32	+	28
		IV	44	50	+	6
		III	48	43	+	9
		II	66	34	+	-
13	*Haloptilus ocellatus*	♀	2	84	+	14
14	*Oithona similis*	♀	-	-	98	2
15	*Oncaea curvata*	♀	1	4	95	-

16	*Euchaeta biloba*	♀	7	93	+	10
17	*Pareucheata (barbata (?))*	♀	3	97	+	10
18	Euphausia superba	♀	60	33	+	7
19	*Polychaeta (Tomopteris (?))*	-	56	41	+	3
20	*Salpae*	-	54	46	+	-
21	*Hyperiidae*	-	19	66	+	15
22	*Clione antarctica*	-	64	36	+	-
23	*Limacina helicina*	-	48	37	+	15

траторов. Отличаются от таковых представителей первой группы более редким опушением фильтрующих придатков (расстояние между волосками на срединных щетинках MxII достигает 12–15 мкм) и хорошо выраженной диастемой – просветом между вентральным и центральными зубцами на жевательной пластинке Md, способствующим удержанию крупных клеток водорослей при их разламывании.

Третью группу составляют рачки с комбинированным способом питания, отфильтровывающие мелкие или захватывающие более крупные пищевые частицы (клетки водорослей и мелких животных). У представителей этой группы тонкими волосками опушены щетинки только на щупике Md и на дистальном конце и наружной лопасти MxI; щетин-

Таблица 22. Характеристика опушения щетинок на MxII копепод – представителей из разных трофических групп

№№ пп	Вид организма	Расстояние между волосками на щетинках (мкм)		
		проксимальных	срединных	дистальных
1.	*Ctenocalanus vanus*	0,4	0,81	1,21 (1,62)
2.	*Stephus longipes*	0,81	1,62	2,43
3.	*Drepanopsis pectinatus*	1,62-2,43	3,24	4,05-4,86
4.	*Clausocalanus laticeps*	3,24	4,05	13,8
5.	*Clausocalanus arcuicornis*	3,6	4,8	10,8
6.	*Calanoides acutus*	4,0	6,5	12-13
7.	*Calanus simillimus*	8-10	12-13	15-18
8.	*Calanus propinquus*	8	11	17-18
9.	*Metridia gerlachei*	10	12-14	18-22
10.	*Pareuchaeta antarctica*	10	12-14	18
11.	*Rhincalanus gigas*	12	12,2	13
12.	*Lucicutia macrocera*	12	14,5	18-22
13.	*Euchaeta antarctica*	13,5	20,5	22
14.	*Pleuromammaa antarctica*	15	15	33
15.	*Haloptilus ocellatus*	8,3	14,1	16,6
16.	*Heterorhabdus farranii*	3-4	-	-
17.	*Racovitzanus antarcticus*	Саблевидные щетинки.		
18.	*Candacia falcifera*	Несет шипики, расположенные вплотую.		
19.	*Oithona similis*	Расстояние между шипиками		
20.	*Oncaea conifera*	1,4	2,7	3,3
		Несет шипики, расстояние между ними 2,8		

Таблица 23. Состав основных трофических групп копепод в антарктической зоне Индийского океана

I-я группа	II-я группа	III-я группа
1. Calanus acutus (I – II)	1. Calanoides acutus (III–IV)	1. Calanoides acutus (V–VI)
2. Calanus propinquus (I–II)	2. Calanus propinquus (III – IV)	2. Calanus propinquus (V–VI)
3. Calanus simillimus (I–II)	3. Calanus simillimus (III–IV)	3. Calanus simillimus (V–VI)
4. Ctenocalanus vanus (I–VI)	4. Rhincalanus gigas (I–II)	4. Rhincalanus gigas (III–VI)
5. Spinocalanus abyssalis (I–VI)	5. Scaphocalanus brevicornis (I–VI)	5. Eucalanus aquus (I–VI)
6. Spinocalanus magnus (I–VI)	6. Scaphocalanus subbrevicornis (I–VI)	6. Onchocalanus magnus (I–VI)
7. Microcalanus pygmaeus (I–VI)	7. Racovitzanus antarcticus (I–VI)	7. Cornucalanus robusta (I–VI)
8. Clausocalanus laticeps (I–VI)	8. Metridia gerlachei (I –III)	8. Cornucalanus magnus (I–VI)
9. Calocalanus teleremis (I–VI)	9. Metridia curticauda (I–III)	9. Metridia curticauda (IV–VI)
10. Minocalanus ramphitera (I–VI)	10. Metridia lucens (I–III)	10. Metridia gerlachei (IV–VI)
11. Scolecithricella glacialis (I–VI)	11. Pleuromamma robusta (I–II)	11. Metridia lucens (IV–VI)
12. Stephus longipes (I–VI)	12. Drepanopsis frigidus (I–VI)	12. Pleuromamma robusta (III–VI)
13. Nauplii Copepoda (I–VI)	13. Temorites brevis (I–VI)	13. Lucicutia ovalis (I–VI)
	14. Oncaea curvata (I–II)	14. Lucicutia frigida (I–VI)
	15. Oncaea conifera (I–II)	15. Lucicutia grandis (I–VI)
	16. Oncaea notopus (I–II)	
	17. Oithona frigida (I–II)	
	18. Oithona similis (I–II)	
IV-я группа	V-я группа	
1. Oncaea curvata (III–VI)	1. Pareuchaeta antarctica (I–VI)	
2. Oncaea conifera (III–VI)	2. Pareuchaeta farrani (I–VI)	
3. Oncaea notopus (III–VI)	3. Pareuchaeta rasa (I–VI)	
4. Oithona frigida (III–VI)	4. Pareuchaeta biloba (I–VI)	
5. Oithona similis (III–VI)	5. Heterorhabdus farrani (I–VI)	
6. Monstrilla spp. (I–VI)	6. Heterorhabdus austrinus (I–VI)	
7. Marmonilla spp (I–VI)	7. Haloptilus oxicephalus (I–VI)	
8. Microsetella norvegica (I–VI)	8. Gaidius tenuispinus (I–VI)	
9. Harpacticus spp	9. Gaidius affinis (I–VI)	
	10. Euaugaptilus sp. (I–VI)	
	11. Euchirella sp.	
	12. Candacia parafalcifera (I–VI)	

ки MxII и Mxp вооружены крепкими короткими шипиками (рис. 67). Расстояние между последними на срединных щетинках MxII сходно с таковым между волосками срединных щетинок MxII у представителей второй группы.

К четвертой группе отнесены хищники, выедающие (или высасывающие) внутренне содержание жертвы. Их фильтрующие придатки в значительной степени редуцированы, вооружены шипами и когтевидными выростами (рис. 67). В кишечном содержимом животного происхождения изредка встречаются остатки водорослей, вероятно, из содержимого кишечников жертв.

Пятую группу составляют плотоядные животные. В отличие от животных из четвертой группы, в кишечном содержании этих животных всегда обнаруживаются заглоченные фрагменты конечностей, щетинок и других частей тела жертвы. Общие черты в строении ротовых придатков: жующий край мандибул вооружен острыми и высокими зубцами, в большинстве случаев проксимальный зубец отделен от остальных глубокой диастемой, большая часть щетинок на MxII и Mxp либо лишена опушения, либо несет бугорки или шипы вместо волосков, щетинки MxI у многих имеют опушение волосками на дистальном конце и наружной лопасти, жевательный край внутренней лопасти придатков вооружен шипами (рис. 67).

Отнесение к той или иной трофической группе ряда второстепенных видов копепод, не охваченных исследованием каким-либо из примененных методов, произведено по аналогии с близкими по систематическому положению изученным видам.

Как видно из таблицы 23, наибольшая часть изученных видов антарктических копепод составляет «мирный планктон», многие виды хищных животных как на науплиальной стадии (практически все виды), так и на ранних копеподитных стадий развития склонны питаться либо растительной, либо смешанной пищей. С учетом науплиальных стадий число видов с 46 в первой трофической группе снижается до 9 и 12 соответственно в четвертой и пятой.

Сравнение относительного числа видов копепод, представляющих разные трофические группы в выборках антарктической и тропической зон Индийского океана, дает любопытный результат (табл. 24). В антарктической зоне вдвое больше видов грубых фильтраторов и более чем вдвое больше хищников из пятой группы, однако, относительное число видов из тонких фильтраторов (без учета науплиев), эврифагов и сосущих хищников соответственно на 25, 30 и 40% меньше, чем в тропической. Суммарное число видов – хищников (из четвертой и пятой групп) для обеих зон оказывается одинаковым.

Большее относительное число видов, потребляющих фитопланктон, а также фитофагов на разных стадиях развития у традиционно хищных циклопоид (Oncea, Oithona) – безусловно, одно из частных проявлений

Таблица 24. Относительное количество видов копепод в разных трофических группах планктона антарктической и тропической зон Индийского океана (для тропической зоны рассчитано из работы А.Г. Тимонина (1973))

Трофическая группа	Относительное число видов, %		Отношение числа видов антарктических и тропических
	Антарктическая зона	Тропическая зона	
I	18	23	0,8
II	28	14	2,0
III	22	31	0,7
IV	14	24	0,6
V	18	8	2,3

структуры экосистемы эвтрофной антарктической пелагиали с резко несбалансированными трофическими взаимоотношениями между её компонентами и их продукционными циклами.

При построении схемы пищевых связей в сообществах антарктического планктона весь размерный ряд водорослей разделен на 11 групп (табл. 25).

Выделение размерно-функциональных групп в зоопланктоне произведено на основании дифференциации форм среди основных трофических групп с учетом специфики пищевых связей и по доминирующим в планктоне организмам. Прочие формы отнесены к той или иной группе с учетом систематической принадлежности, размера и сведений о характере питания. Всего выделено 16 размерно-функциональных групп (табл. 26).

Как видно из матричной таблицы (табл. 27), составленной на основе произведенной дифференциации компонентов антарктического фито- и зоопланктона на размерно-функциональные группы и выявления пищевых связей, пищевой спектр зооформ закономерно и резко возрастает по мере увеличения из размера (соответствующего ему номера группы).

Таблица 25. Размерно-функциональные группы фитопланктона

№ группы	Объем, мкм3
I	50-100
II	100-500
III	500-1000
IV	1000-2000
V	2000-3000
VI	3000-5000
VII	5000-10000
VIII	10000-20000
IX	20000-50000
X	50000-100000
XI	100000-1000000

Что касается фитопланктона, потребление его размерно-функциональных групп уже довольно полное (по спектру) животными первых шести групп, а в дальнейшем их спектр полностью «перекрывается» пищевым спектром потребителей из грубых фильтраторов и эврифагов. Этим достигается известный эффект более равномерного и полного выедания разных групп фитопланктона гетеротрофами. Большинство зоопланктёров также потребляется эврифагами и хищниками. В пределах изученных планктонных сообществ лишь щетинкочелюстные практически не имеют врагов. В питании эврифагов и хищников сравнительно большую роль имеют животные на ранних стадиях развития, в том числе имеет место каннибализм.

Оценивая в целом качественную сторону потока вещества по пищевым связям в антарктических планктонных сообществах, следует признать её следующие особенности: 1) отсутствие узкой специализации у потребителей, из-за чего в природе пищевые связи в системе «хищник-жертва» реализуется легче и разнообразнее; 2) это обстоятельство потенциально создает возможность играть большую функциональную роль всем компонентам сообществ. (Реализация же этой возможности в значительной мере будет определяться количественной стороной – уровнем развития этих компонентов).

Таблица 26. Размерно-функциональные группы зоопланктона

№ группы	Доминирующие формы
1	Nauplii фитофагов
2	Nauplii эврифагов
3	Nauplii хищников
4	Младшие копеподиты (I-III) мелких копепод (*Microcalanus, Ctenocalanus, Clausocalanus*)
5	Старшие копеподиты (IV-VI) мелких копепод (*Microcalanus, Ctenocalanus, Clausocalanus*)
6	Appendicularia
7	*Scolecithricella* sp., cop. I_III
8	*Oithona* spp, cop. I-II, *Oncaea* spp. cop. I-II
9	*Calanus* spp, cop. I-III, *Scolecithricella* spp., cop.III-IV, *Metridia* spp, cop. I-III
10	*Calanus* sp., cop. IV-VI, *Metridia* spp, cop. IV-VI, *Rhincalanus gigas*, cop. I-II
11	*Rhincalanus gigas*, cop. III-IV
12	*Euphausiacea, Polychaeta* (larvae)
13	Larvae Polychaeta
14	*Oithona* spp, cop. III-IV, *Oncaea* spp., cop. III-VI
15	*Pareuchaeta* spp, cop. I-IV
16	Chaetognata

Таблица 27. Матричная таблица потока вещества в планктонном сообществе Южного океана

ФГ	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	**1**	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	+	+	+																								
2	+	+	+																								
3	+	+	+																								
4	+	+	+	+	+	+	+																				
5	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+																	
6	+	+	+	+	+	+	+																				
7	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+											
8	+	+	+	+	+	+	+	+				+		+	+	+	+	+									
9	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				+													
10	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+							
11		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
12		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
13		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				
14												+	+	+	+	+	+	+	+	+							
15												+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
16												+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание: ФГ – функциональные группы; стрелки – поток вещества в онтогенезе.

Для трофической структуры антарктического зоопланктона (на примере копепод) в целом характерно постоянное преобладание в верхнем 100-метровом слое животных первых трех из выделенных трофических групп, питание которых в большей степени связано с фитопланктоном (табл. 28). Их суммарная доля составляет от 70 до 90% и более общей биомассы зооформ. (На долю хищников в сумме приходится соответственно от менее 10 до 30% биомассы зоопланктона). Изменения в соотношении животных отдельных трофических групп более существенны и могут достигать порядка значений. Флуктуации как в отношении «мирного» и хищного зоопланктона в целом, так и в соотношении отдельных трофических групп обусловлены и сезонным состоянием сообщества (его зрелостью), и вертикальными миграциями интерзональных форм. Как видно из таблицы 28, для зимнего периода (район между 30-60° в.д.) зрелому сообществу в верхнем 100-метровом слое характерны невысокий уровень развития представителей всех трофических уровней и – как результат – относительно высокая доля не только малочисленных растительноядных форм, но и хищных. С наступлением лета и подъёмом в верхние слои массовых интерзональных форм и их размножением происходит последовательная трансформация трофической структуры сообщества. Выполненные в разные годы и в разные месяцы съёмки в регионе пришлись на разные фазы этой трансформацией. В начале лета в результате подъёма и интенсивного размножения массовых каланоид (преимущественно *Calanoides acutus*, *C. propinquus, Rhincalanus gigas*) в планктоне доминируют II и III трофические группы (съёмка между 60–85° в.д. в декабре 1982 г. – январе 1983 г.), к середине–концу лета около 80% биомассы приходится на старших копеподитов, составляющих III-ю группу (съёмки в феврале 1979 г. между 60–80° в.д. и январе-феврале 1973 г. между 30–55° в.д.). Доля других трофических групп невелика, а доля хищников в сумме не превышает 10% биомассы. В период двух съёмок в 1978 г. между 60–75° в.д. наряду с развитием «обычных» массовых каланоид отмечено интенсивное развитие представителей I-ой (главным образом *Ctenocalanus vanus*) и IV-ой (*Oithona similis, O. frigida*) групп. На их долю приходилось соответственно 12–18 и 16% биомассы. К концу лета этого года в верхних слоях воды появилось и сравнительно большое количество хищников из II-ой группы. В результате общая доля хищников IV и V-ой групп составила 24% биомассы копепод.

Доминируя и в летний, и в зимний периоды в верхнем 100-метровом слое, представители III-ой трофической группы определяют и картину распределения здесь зоопланктона в целом (рис. 63–73).

Неоднородность гидрологического поля и его изменчивость приводят к чрезвычайно неравномерному и разнообразному, мозаично меняющемуся в разные сроки, распределению зоопланктона в исследованных районах. В связи с этим связь между характером течений и распределе-

Таблица 28. Соотношение трофических групп копепод и уровень развития мезозоопланктона в целом в слое 0–100 м

Регион	Год, месяц	Биомасса, мг · м$^{-3}$ (в числителе) и доля, % (в знаменателе) копепод из разных трофических групп:						Биомасса мезопланктона в целом, мг м$^{-3}$
		I	II	III	IV	V	Total	
30-55° в.д.	1973, I-II	6 / 7,0	2 / 2,5	69 / 82,0	5 / 6,0	2 / 2,5	84 / 100	94
30-60° в.д.	1973	4 / 19.0	1 / 5,0	11 / 52,0	4 / 19,0	1 / 5,0	21 / 100	29
60-75° в.д.	1978, I	11,6 / 11,8	8 / 8,2	62 / 63,3	,16 / 16,3	0,4 / 0,4	98 / 100	115
60-75° в.д.	1978, II	25 / 18,0	17 / 12,3	63 / 45,7	22 / 16,0	11 / 8,0	138 / 100	138
60-80° в.д.	1979, II	3 / 3,0	9 / 9,0	81 / 79,0	3 / 3,0	6 / 6,0	102 / 100	133
60-85° в.д.	1982, XII, 1983, I	0,7 / 2,0	18 / 41,0	20 / 45,0	1,3 / 3,0	4 / 9,0	44 / 100	54

нием зооформ в каждом случае выглядела по-разному. В одних случаях аккумуляция скоплений была сопряжена с явно выраженной антициклонической завихренностью вод (рис.69, участок с координатами в центре 62° ю.ш. и 55° в.д.; рис.70, AII, БII, рис. 71А, 2, участки с координатами в центрах 60° ю.ш. и 60° в.д., 63° ю.ш. и 60° в.д., 65° ю.ш. и 70° в.д., рис.70, Б, IV, рис. 71 В, участок у 66° ю.ш. и 65° в.д. и т.д.), в других они располагались как непосредственно в центрах циклонических круговоротов (рис. 70 AI, БI, рис. 71 А, I, участки на 64° ю.ш. и 70° в.д., 66° ю.ш. и 75° в.д; рис. 70, А III, рис. 71 Б, участок в заливе Прюдс – 67–68° ю.ш. и 75° в.д. и т.д.), так и на их переферии (рис.10, зона вдоль 64–62° ю.ш., рис. 70 AIII, БIII, рис. 71 Б, зона вдоль 64–63° ю.ш. между 65–80° в.д.) и т.д.

В летний период основная масса зоопланктона концентрируется в верхних слоях, а распределение их трофических группировок в вертикальной плоскости такое распределение характерно для представителей III-ей трофической группы и обусловлено плотными локальными скоплениями массовых интерзональных видов калянид в поверхностных (0–50 м) или подповерхностных (50–100 м) слоях воды. В «ядрах» скоплений (представленных, как правило, на 70–100% одним из массовых видов – *Calanus acutus, C. propinquus*, *Rhincalanus gigas Metridia gerlachei*), биомасса животных достигает 300–700 мгм$^{-3}$. Глубже в слоях 100–200 м и 200–500 м, плотность отдельных обнаруживаемых скоплений значительно (на порядок и более) ниже, а в более глубоких слоях концентрация рачков не превышает 10 мгм$^{-3}$. Тем не менее, и в глубоких слоях воды в каждом случае в выборках домини-

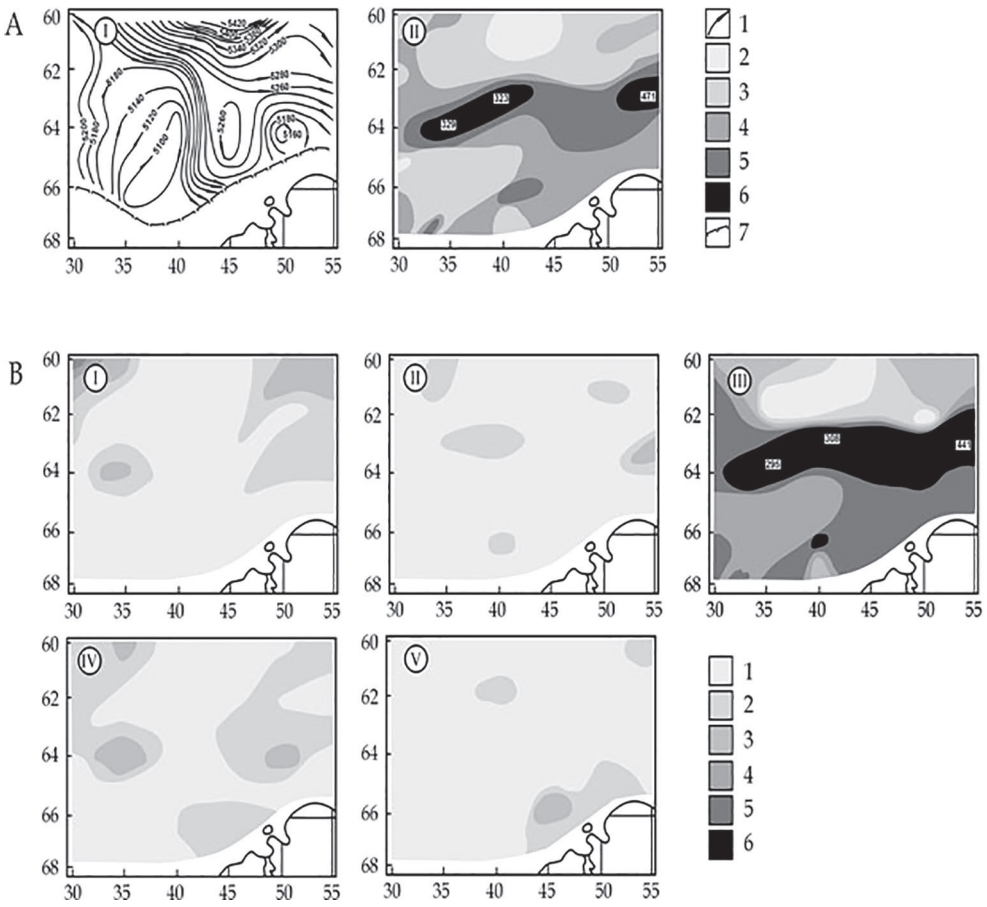


Рисунок 68. А. Схема геострофических течений на поверхности (I) (по Химице, 1975) и распределение биомассы мезозоопланктона в слое 0-100 м (II) в регионе моря Космонавтов в январе-феврале 1973 г. Условные обозначения: 1 – изолинии течений, 2 – менее 10, 3 – 10–50, 4 – 50–100, 5 – 100–200, 6 – более 200 мгм$^{-3}$.

В. Распределение биомассы мезозоопланктона из I, II, III, IVи V трофических групп в слое 0–100 м. Условные обозначения: 1 – 0–5, 2 – 5–10, 3 – 10–25, 4 – 25–50, 5 – 50–100, 6 – более 100 мгм$^{-3}$, 7 – кромка льда.

руют какой-либо из названных видов рачков. Распределение основной массы I-ой, II-ой и IV-ой трофических группировок также неоднородно, ограничено преимущественно верхним 100-метровым слоем и лишь в некоторых случаях наблюдается образование их сравнительно небольших концентраций в слое 100–200 м. Причем, как правило, положение максимумов этих группировок в пространстве совпадает. В составе I-ой трофической группы в верхнем 50–100-метровом слое в большинстве случаев доминируют рачки *Ctenocalanus vanus,* с глубиной – преимущественно *Microcalanus pygmaeus*. В составе II-ой трофической группы в верхнем 100-метровом слое преобладают млад-

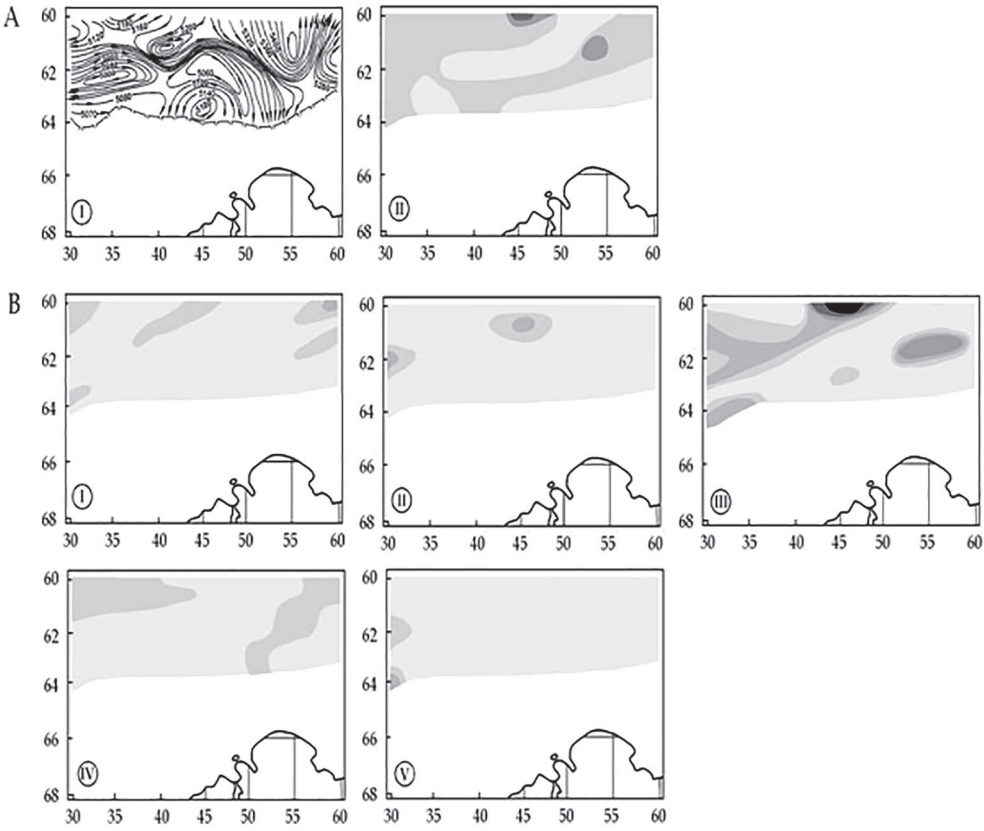


Рисунок 69. А. Схема геострофических течений на поверхности (I) (по Химице, 1976) и распределение биомассы мезозоопланктона в слое 0-100 м (II) в регионе моря Космонавтов в июне-июле 1973 г. Условные обозначения см. на рис. 68.
В. Распределение биомассы мезозоопланктона из I, II, III, IV и V трофических групп. Условные обозначения см. на рисунке. 68.

шие копеподиты массовых калянид и хищников – циклопоид (*Oithona, Oncea*), глубже, до 500 м, в разных участках доминируют младшие копеподиты либо этих циклопоид, либо массовых каляноид, либо рачки р. *Scaphocalanus*, в более глубоких слоях последние составляют основу трофической группировки. IV-я специфическая группировка в верхнем 50–100-метровом слое состоит на 70–100% из рачков р. *Oithona.* Остальную часть соответственно составляют рачки р. *Oncea*. Глубже, до 500 м, происходит «выравнивание» их доли, далее с глубиной относительное количество рачков р. *Oncea*. Возрастает до 70–100%, а рачков р. *Oithona* – соответственно – снижается. Представители V-ой трофической группировки чрезвычайно малочисленны, случаи их нахождения в верхнем 50-метровом слое редки. В небольшом количестве они встречаются лишь в более глубоких слоях и образуют незначительные скопления в слоях 500–1000 или 1000–2000 м.

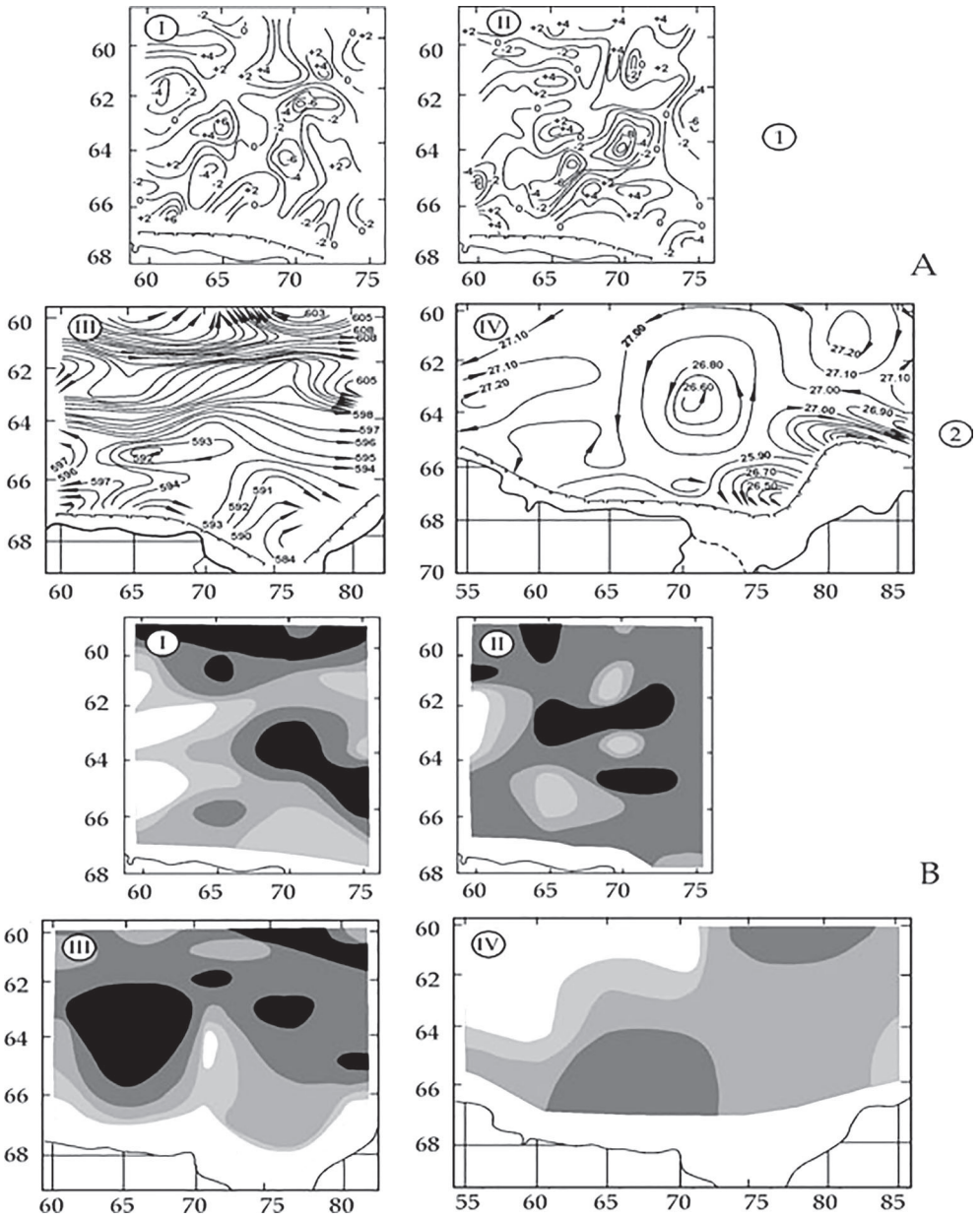


Рисунок 70. А. 1 – завихренность поля геострофических течений (rot ± $\zeta \cdot 10^{-7}$ c^{-1}; + – антициклон, – циклон) по Н.А. Рябчиковой в декабре 1977 г. (I) и феврале-марте 1978 г. (II) и 2 – схема геострофических течений на поверхности в феврале 1979 г. (III) в январе 1983 г. (IV) в основном регионе – по В.А. Ледниченко.

В. Распределение биомассы мезозоопланктона в слое 0–100 м – соответственно срокам, указанным последовательно в рисунке 70 А, I.

Условные обозначения см. на рисунке 68 А.

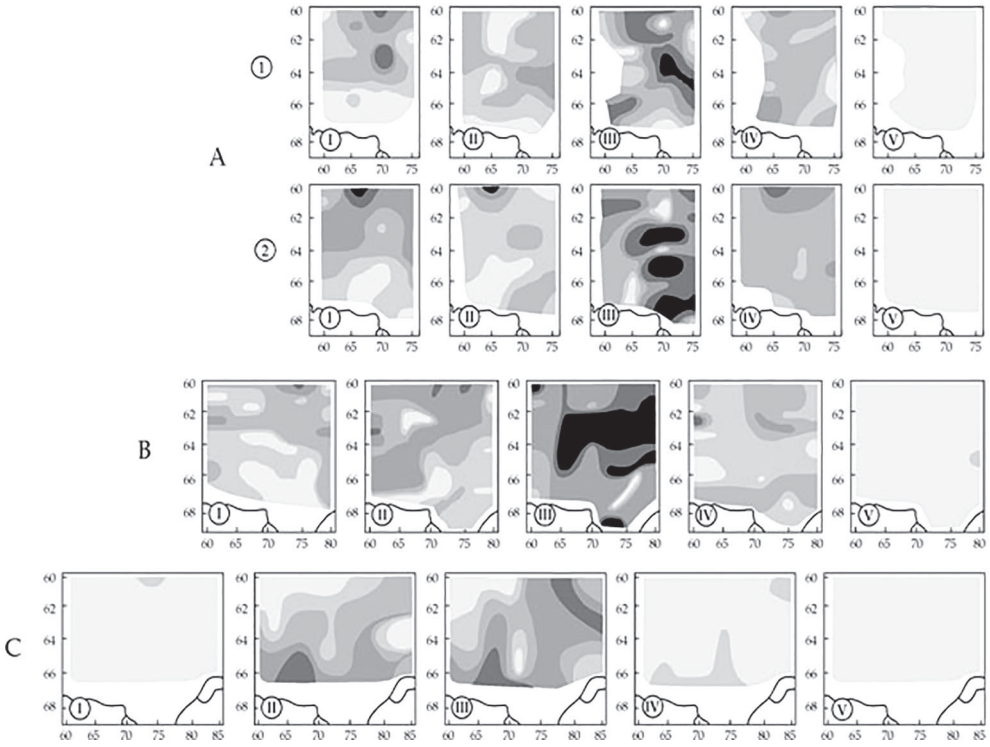


Рисунок 71. Распределение биомассы копепод I, II, III, IV и V трофических групп в слое 0–100 м в основном регионе в декабре 1977 г. (A, 1), в феврале-марте 1978 г. (A, 2), феврале 1979 г. (B) и январе 1983 г. (C). Условные обозначения см. на рисунке 68, B.

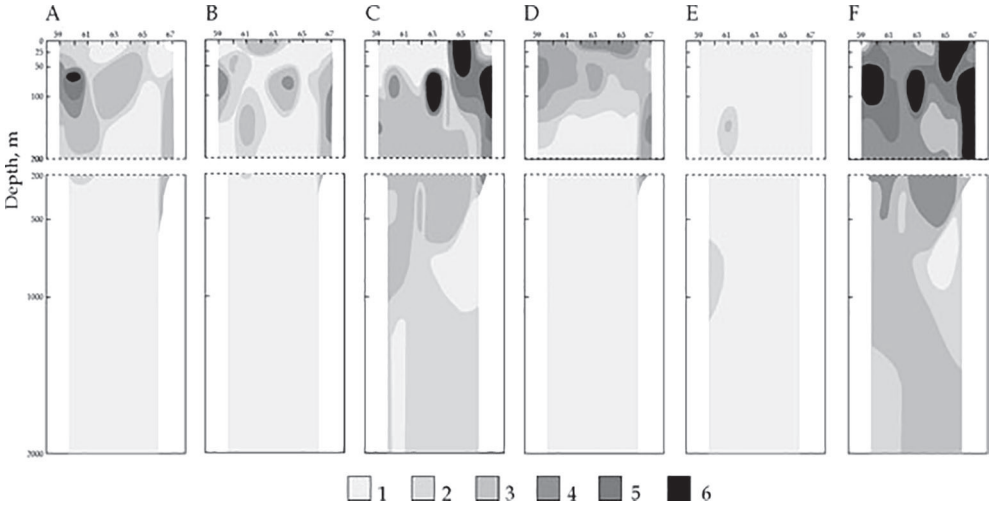


Рисунок 72. Распределение биомассы копепод из разных трофических групп на разрезе вдоль 70° в.д. в феврале 1978 г. Условные обозначения: A, B, C, D, E – соответственно I, II, III, IV, V – трофические группы, F – копеподы в целом; биомасса: 1 – 0–5, 2 – 5–10, 3 – 10–25, 4 – 25–50, 5 – 50–100, 6 – более 100 мгм$^{-3}$.

Представление об интегральном распределении по вертикали трофических групп копепод, их суммарной биомассы и некоторых тенденциях изменений этих показателей от первой половины лета к его середине дает рис. 73.

В январе в результате интенсивного подъёма интерзональных форм и размножения планктёров накопление биомассы в верхнем 200-метровом слое может происходить с образованием её максимумов в самых поверхностных слоях. Доля представителей III-ей трофической группы здесь в пределах 0–200 м в этот период составляет 58–72%, причем максимум возможен в верхнем 25-метровом слое. Доли представителей I-ой, II-ой и IV-ой трофических групп различаются в небольшой степени и, имея максимумы в верхнем 50-метровом слое, с глубиной снижаются. Относительное количество представителей V-ой трофической группы в верхнем 100-метровом слое не превышает 1%, однако в слое 100–200 м может достигать 10–15%. С глубиной, по мере снижения общей биомассы копепод, доля представителей III-ей трофической группы изменяется в малой степени, колеблясь в пределах 60–80% – несколько взрастая в слое 200–500 м и снижаясь в более глубоких слоях. Для копепод I-ой, II-ой и IV-ой групп, достигнув минималь-

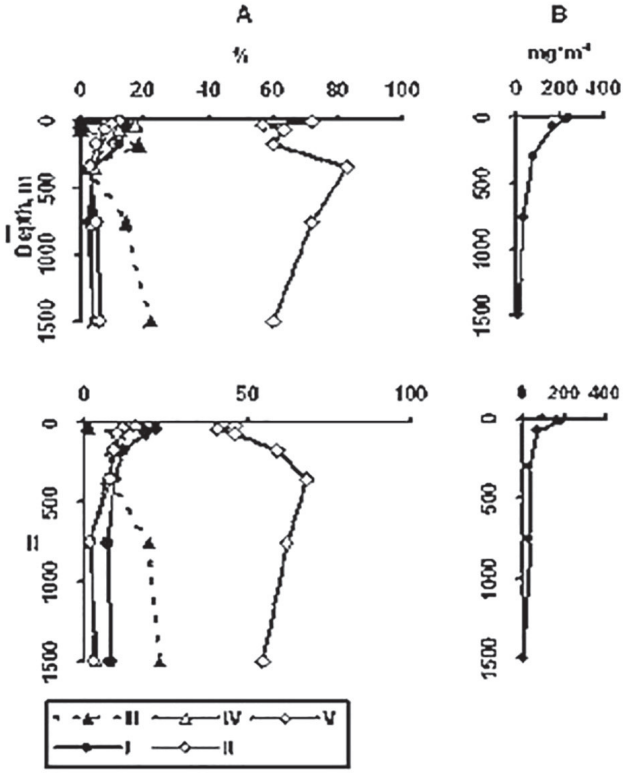


Рисунок 73. Соотношение трофических групп (% биомассы) (А) и вертикальное распределение биомассы копепод (В) в среднем для съёмок на акватории основного региона в январе (I) и феврале (II), марте (III), апреле (IV) и мае (V) 1978 г.

ных значений в слое 200–500 м, далее, как правило, остается на этом уровне. Доля хищников из V-ой группы с глубиной возрастает, достигая максимума в слое 1000–2000 м. В феврале признаки начинающегося спада в интенсивности развития зоопланктона проявляются в снижении доли представителей III-ей группы в верхнем 100-метровом слое в 1,5 раза в сравнении с долей в январе, вместе с тем доля всех других трофических групп в этом слое в феврале несколько возрастает. Максимум общей биомассы копепод сместился в слой 50–100 м. Характер распределения как суммарной биомассы копепод, так и количественного соотношения их трофических группировок глубже 100 м принципиально не отличается от такового в январе.

Таким образом, трофической структуре антарктического зоопланктона присущи известные черты, свойственные сообществам с несбалансированными трофическими взаимоотношениями выскопродуктивных зон. Сочетание двух противоположных признаков – потенциально широкого пищевого спектра у отдельных компонентов, с одной стороны, и большого разнообразия размерно-функциональных групп, с другой, обусловливают возможность оптимальной реализации пищевых связей в планктонных сообществах. Фактически же эта возможность в наибольшей степени реализуется лишь на уровне связи фитопланктон–консументы первого порядка, что обусловлено, по-видимому, прежде всего кратковременностью вегетационного периода, а также бедностью видового состава фауны.

Характерно, что в поверхностных (до 100 м) и глубоких (200–500 м) слоях доля хищных форм в сообществе в целом не возрастает значительно даже в фазе его крайней зрелости – зимой: как и в вегетационный период, доминируют трофические группировки «мирного» планктона.

Широкое распространение и сравнительно большое развитие из хищников имеют главным образом мелкие формы из IV-ой трофической группы, сезонные и межгодовые флуктуации которых определяют в основном представительность этого трофического уровня. Крупные хищники имеют лишь локальное значение.

ГЛАВА VI. МИКРОЗООПЛАНКТОН (ИНФУЗОРИИ): СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, УРОВЕНЬ РАЗВИТИЯ

На примере планктонных сообществ тропической и умеренной зон Океана показана значительная роль микрогетеротрофов, и прежде всего инфузорий и зоофлагеллят, в трансформации вещества по пищевым цепям (Сорокин, 1975, 1979, 1982 а,б; Туманцева, 1980 и др.). Применительно к сообществам антарктической зоны этот вопрос менее ясен. Немногочисленность литературных данных о составе и обилии микрозоопланктёров в Антарктике обусловлены как в общем слабой её изученностью, так и методическими причинами – трудностью микроскопирования простейших, которые легко разрушаются при соприкосновении с твердой поверхностью. В связи с этим большая часть ранних работ, выполненных в Антарктике, посвящена изучению качественного состава простейших (Hentschel, 1936; Balech, 1958; Balech, El-Sayed, 1966; Hasle, 1969). Сведения о количественных характеристиках антарктических микрогетеротрофов появились лишь в последнее десятилетие в нескольких работах (Туманцева, 1978, 1982; Мамаева, 1984). Причем указанные работы выполнены на материалах, собранных в Тихоокеанском секторе Антарктики. Данных о количестве простейших в других её секторах мы не нашли в доступной литературе. Это обстоятельство еще более обостряет интерес к теме исследований.

В составе метазойного планктона антарктических вод Н.И. Туманцева (1978) и Н.В. Мамаевой (1984) установлено доминирование мелких форм инфузорий (Oligotricha, Holotricha), нескольких видов Strombidium и тинтиннид. Наибольшее количество инфузорий отмечено в зонах Антарктической конвергенции и Антарктической дивергенции. В первой, по данным Н.И. Туманцевой, их биомасса в ряде случаев превышала 100 мгм$^{-3}$, во второй, по данным Н.В. Мамаевой, – достигала 5 гм$^{-2}$. В обоих случаях отмечена приуроченность высоких концентраций простейших к верхнему 10–25-метровому слою вод. Отмечено согласование высоких концентраций простейших с обилием фитопланктона (Мамаева, 1984). Средняя биомасса протозойного в антарктических водах юго-западной части Тихого океана для слоя 0–75 м составила 136 мг С·м$^{-2}$, превысив таковую в Субантарктике (84 мг С·м$^{-2}$) (Туманцева, 1982). По расчетам этого автора, продукция инфузорий в этих водах составляет 10–25% суммарной продукции фито- и бактериопланктона.

Таким образом, приведенные данные, несмотря на их немногочисленность, свидетельствуют о том, что роль микрогетеротрофов в антарктических водах может быть достаточно большой. Исходя из современных представлений о структуре планктонных сообществ, возможной значимости в ней микрогетеротрофов и в антарктических водах и, учитывая слабую изученность этого вопроса для антарктический зоны, в

ходе комплексных исследований в Южном океане на судах АзЧерНИРО и АтлантНИРО (по согласованию в порядке творческого сотрудничества специалистов этих институтов) в число изучаемых компонентов планктона Атлантического и Индоокеанского секторов Антарктики была включена и группа простейших. На основании анализа полученных данных нами сделаны попытка оценить значимость этого компонента в сообществах планктона на примере региона обоих секторов Антарктики.

6.1. Материал и методика

В работе использованы материалы, собранные в синхронно выполненных по времени рейсах АзЧерНИРО и АтлантНИРО (соответственно на НПС «Фиолент» и НПС «Аргус») антарктическим летом 1983–1984 гг. в основном регионе наших исследований (60–80° в.д.) ив Атлантической части Антарктики (АЧА, между 30–60° в.д.), а также отчетные данные А.И. Гайдамака (Бибик, 1985) по сборам в основном регионе в последующий сезон (1984/1985 гг.) на РТМ-С «Звезда Черноморья».

Сбор микрозоопланктона осуществлен при производстве комплексных океанологических съёмок в регионах по сходной схеме (раздел 1 главы I). В АЧА выполнена одна съёмка (февраль-март 1984 г.) в регионе моря Содружества – три (две из них - последовательно – в сезоне 1983/1984 г. – соответственно в декабре 1983 г. и феврале 1984 г., одна – в сезон 1984/1985 г. – в феврале 1985 г.). В сезон 1983–1984 гг. сбор простейших в обоих регионах производился в утренние часы на станциях, приуроченных ко времени определения первичной продукции. Пробы отобраны пластмассовыми 6–7-литровыми батометрами с горизонтов 100, 50, 25, 10 и 1%-ной освещенности, а в АЧА также и с горизонта 100 м. В сезоны 1984–1985 гг. (февраль 1985 г.) в регионе моря Содружества материал собирался на всех станциях съёмки независимо от того, на какое время выпадало их выполнение, в стандартных горизонтах – 0, 10, 25, 50, 100, 200 и 500 м. Кроме того, на разрезе вдоль 80° в.д. производился сбор проб и на горизонте 1000 м, а на разрезе вдоль 75° в.д. – и на горизонтах 1000 и 2000 м. Идентификация и подсчет микрогетеротрофов (инфузорий) осуществлены в нефиксированных пробах с использованием пеналовидных камер (Сорокин, 1980). Биомасса форм рассчитана исходя из численности и объёма клеток, определенного приравнивания формы последних к соответствующим геометрическим формам. В регионе АЧА собрано 477 проб, в основном регионе – 490. К анализу привлечены синхронно полученные в рейсах сведения о первичной продукции, продукции бактериопланктона и результаты обработки проб мезозоопланктона и данных учета антарктического криля. Методика сбора и обработки материалов по этим компонентам изложена в соответствующих главах. Материалы по АЧА переданы нам зав. лабораторией теории антарктического криля АтлантНИРО В.А. Сушиным в

соответствии с договором о творческом сотрудничестве между лабораторией гидробиологии АзЧерНИРО и отделом сырьевых ресурсов Южного океана АтлантНИРО, предусматривавшим взаимный обмен всеми видами материалов по антарктическому планктону.

При анализе вертикального распределения инфузорий в регионе моря Содружества в сезон 1983/1984 гг. использованы первичные материалы океанографических наблюдений – данные по температуре воды, по которым нами рассчитано положение термоклина.

6.2. Результаты и обсуждение

В сезон 1983/1984 гг. основная масса инфузорий в обоих регионах была представлена родом Strombidium и тинтиннидами, среди которых доминировали Cymatocylis spp. и Epiplocylia spp.

Размер безраковинных инфузорий (длина максимальной оси сечения) колебался в пределах 10-150 мкм, тинтиннид – 50-250 мкм. При этом отмечено различие в размерном составе инфузорий в различных модификациях антарктических вод. Это различие хорошо прослеживалось на примере АЧА. Ciliata в водах моря Уэделла, поступающих в район исследований с юга, были представлены преимущественно мелкоразмерными формами (20–30 мкм) (рис. 74 А), в водах неритической зоны Антарктического полуострова – напротив – формами, имеющими размеры 40–50 мкм и более (рис. 74 Б). В зоне смешения этих вод (вторичная фронтальная зона – ВФЗ) указанные размерные формы были представлены примерно одинаково (рис. 74 В). Кривая размерного ряда инфузорий из вод Антарктического циркумполярного течения – АЦТ,

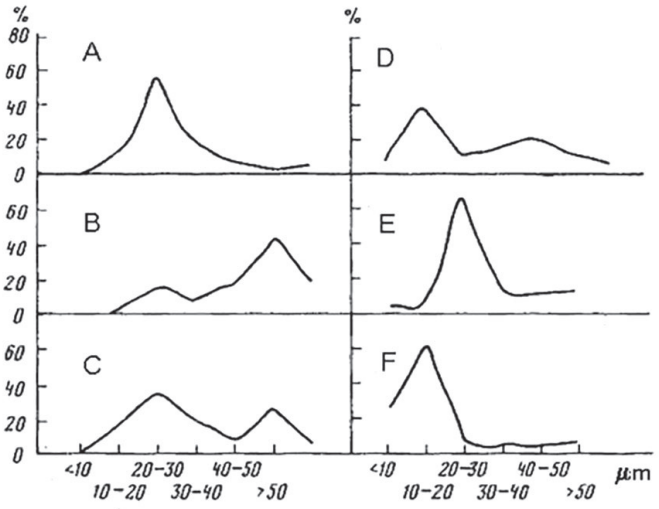


Рисунок 74. Размерный состав инфузорий в исследованных регионах в сезон 1983/1984 гг. А – воды моря Уэделла, В – воды шельфа Антарктического полуострова, С – воды ВФЗ, D – АЦТ, Е – регион моря Содружества, декабрь 1983 г., F – регион моря Содружества, февраль 1984 г.

как и из ВФЗ, двухвершинная, однако её пики сдвинуты влево (рис. 74 Г). Показательно, что размерный состав инфузорий из основного региона наших исследований, характеризующийся явным преобладанием мелкоразмерных форм, в декабре практически не отличался от такового в водах моря Уэделла (рис. 74 Д), а в феврале преобладали формы еще меньшего размера (рис. 74 Е). Указанное сходство объясняется, очевидно, принадлежностью этих вод к одной широтной зоне и сходством состава планктона и продукционных процессов в пределах этой зоны во всех секторах Антарктики (Воронина, 1977).

Распределение инфузорий в исследованных регионах было чрезвычайно неоднородным, что объясняется известными причинами – неоднородностью гидроструктуры (и в вертикальной, и в горизонтальной

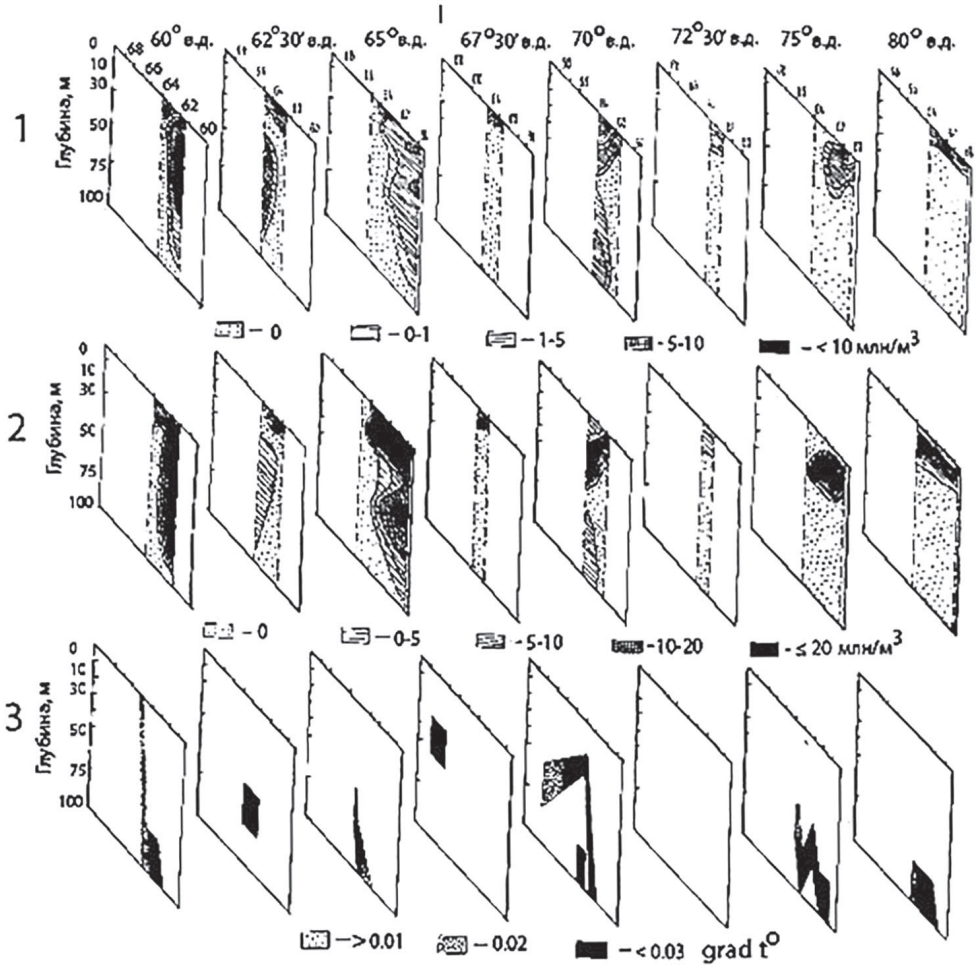
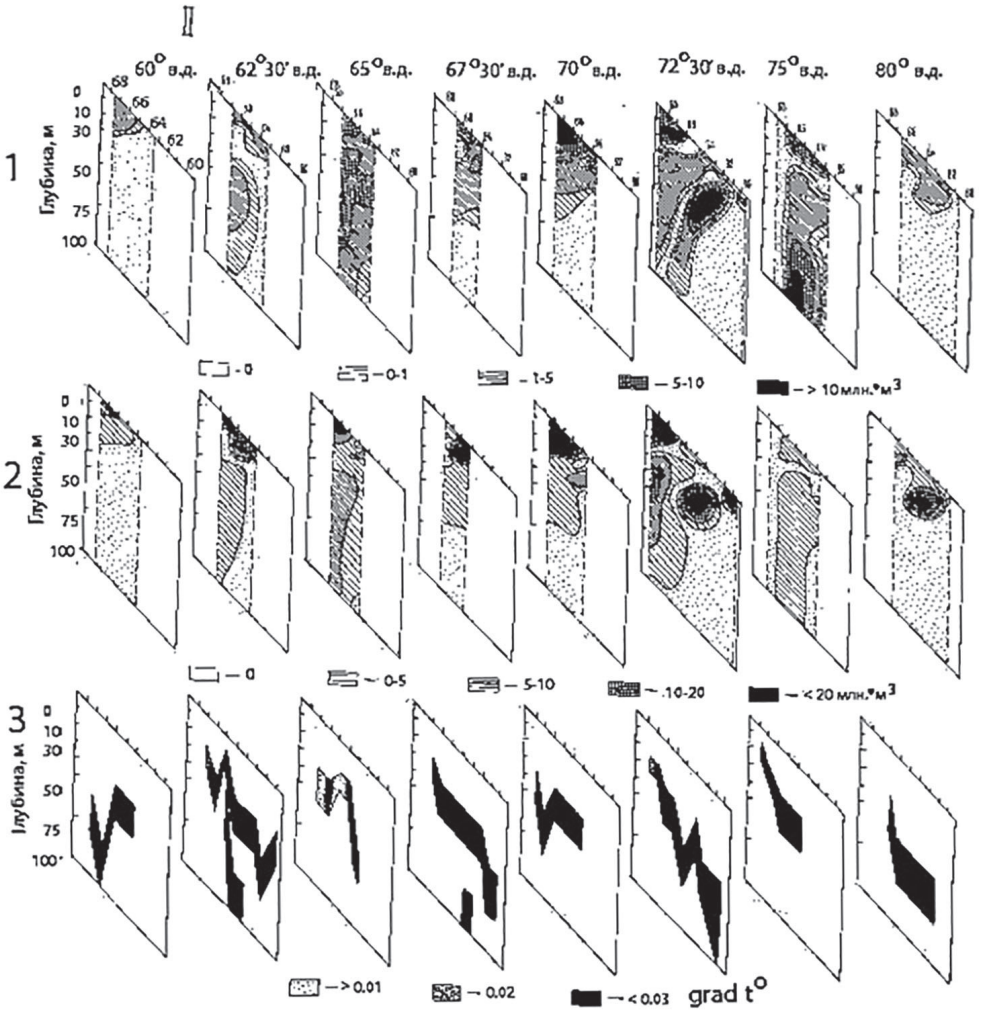


Рисунок 75. Вертикальное распределение на меридиональных разрезах в море Содружества в декабре 1983 г. (I) и феврале 1984 г. (II) численности (1, млн. кл·м$^{-3}$), биомассы (2, мгм$^{-3}$) инфузорий и положение сезонного термоклина (3, grad t°).



Продолжение рисунка 75.

проекции), трофностью отдельных зон и смещенностью фаз сукцессии планктонных сообществ в целом во времени и пространстве.

В вертикальном распределении инфузорий, как и в случаях с другими компонентами планктона в регионе моря Содружества, отмечена связь между положением максимумов их концентрации и глубиной залегания сезонного термоклина (рис. 75). В большинстве случаев основная масса цилиат расположена в верхнем 10–25-метровом слое. Как и в случаях, например, с фитопланктоном (глава II), заглубление максимумов наблюдалось либо в прибрежной зоне, что ассоциируется с опусканием шельфовых вод, либо в северной части региона, где вертикальная стратификация вод менее выражена или слой термоклина опускается на большие глубины, свидетельствуя тем самым о значительном вертикальном во-

дообмене. Максимумы концентраций простейших четко стратифицированы и приурочены к узким слоям вод, в связи с чем фиксировались, как правило, только на одном, реже – двух смежных, горизонтах отбора проб.

Так, например, максимальные значения концентрации инфузорий в период первой съёмки на 63°40' ю.ш. и 62°30' в.д. (численность – 16 млн. кл.·м$^{-3}$ при биомассе 28,8 мгм$^{-3}$) располагались на 0 м, на глубине 9 м эти значения были ниже в 4 раза, а на глубине 17 м и глубже простейшие не обнаружены вовсе. В период второй съёмки максимум на 63°30' ю.ш. и 75°00' в.д. (численность – 24 млн. кл.·м$^{-3}$, биомасса – 28,8 мгм$^{-3}$) зафиксирован на глубине 23 м; на смежных горизонтах простейших не найдено; максимум на 68°00' ю.ш. и 75°00' в.д. (кромка льда, залив Прюдс) (численность – 6 млн. кл.·м$^{-3}$, биомасса 4803,2 мгм$^{-3}$) зафиксирован на глубине 6 м; здесь же на смежном горизонте 11,5 м численность простейших составляла 16 млн. кл.·м$^{-3}$ при биомассе 12,8 мгм$^{-3}$, а на поверхностном горизонте – соответственно 10 млн. кл.·м$^{-3}$ и 4,0 мгм$^{-3}$; глубже, на глубине 19,4 м инфузорий не найдено, а на глубине 38,8 м – вновь максимум (4 млн. кл.·м$^{-3}$ и 12,8 мгм$^{-3}$). На глубинах 100 м максимумы простейших чрезвычайно редки, их концентрации здесь обычно на порядок ниже, чем в верхнем 10-25-метровом слое. По данным наблюдений в регионе в сезон 1984/1985 гг. на глубинах 250 м инфузории единичны, а на 500 м и более они не обнаружены. Приведенные значения численности и биомассы микрогетеротрофов в своем сочетании в определенной степени отражают их размерный (и – более абстрактно – таксономический) состав. Анализ данных по распределению простейших в горизонтальной проекции с учетом выявленных особенностей их вертикального распределения позволяет получить представление о причинах образования ими агрегаций и – соответственно – судить о причинах временных колебаний в обилии инфузорий.

В АЧА при средней для региона биомассе инфузорий около 11,4 мгм$^{-3}$ в слое 0–100 максимальные концентрации их зафиксированы в северной части региона – в водах АЦТ (рис. 76), где их численность в слое 0–100 м достигала 1,64 млн. кл.·м$^{-3}$ и биомасса 77 мгм$^{-3}$; минимальные (до 25 тыс. кл.·м$^{-3}$ и 25 мгм$^{-3}$) – в зонах наибольшего влияния вод моря Уэделла; к востоку от 40° з.д., где наблюдалось интенсивное меандрирование АЦТ и размывание ВФЗ, численность и биомасса цилиат были относительно высокими (до 0,5 млн. кл.·м$^{-3}$ и 45 мгм$^{-3}$ соответственно). Для региона в целом отмечено явное несогласование в пространстве максимумов концентрации инфузорий и значений первичной продукции и продукции бактериопланктона.

В регионе моря Содружества в целом концентрация инфузорий и в декабре, и в феврале была в 1,5 раза выше, чем в АЧА, и составляли соответственно в среднем для региона 18,3 и 16,2 мгм$^{-3}$ в фотическом слое. В отличие от АЧА, здесь наблюдалась большая согласованность между

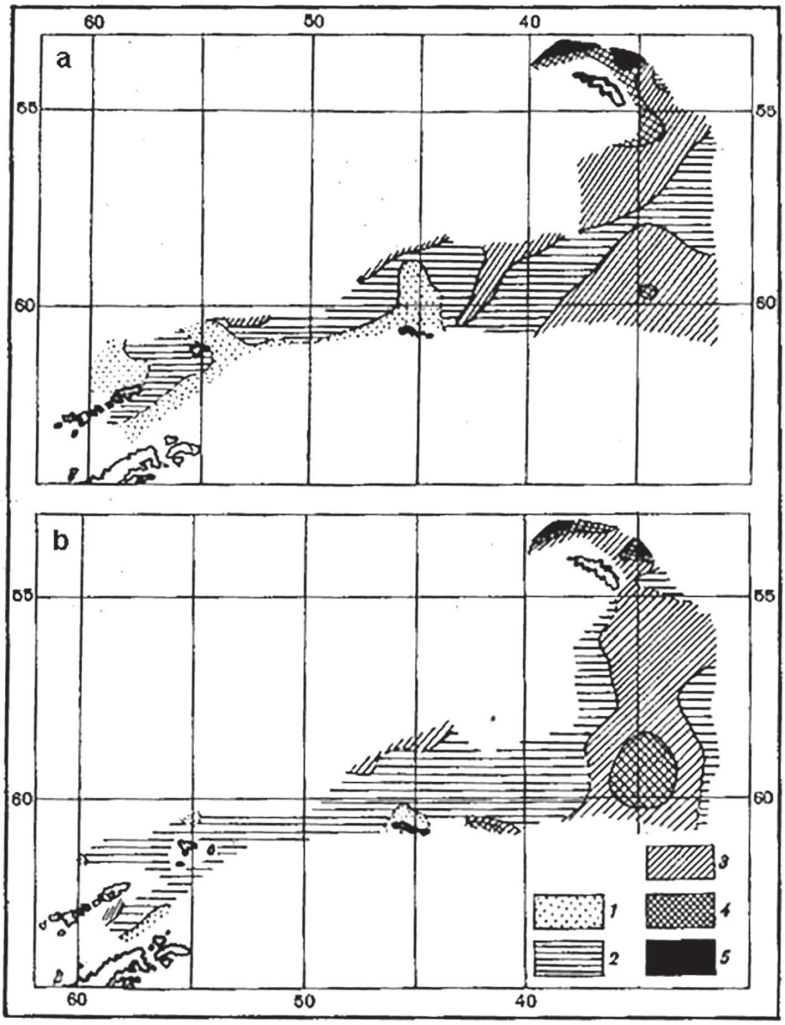


Рисунок 76. Распределение инфузорий в АЧА; слой 0–100 м: а) численность тыс. кл·м$^{-3}$; b) – биомасса, мгм$^{-3}$. Условные обозначения: 1 – 0–10; 2 – 10–25; 3 – 25–50; 4 – 50–100; 5 – более 100 тыс. кл·м$^{-3}$ (мгм$^{-3}$).

их количественным распределением и значениями первичной продукции и продукции бактериопланктона (рис. 77). Совпадение максимумов показателей у разных компонентов сообщества свидетельствует, безусловно, об относительной устойчивости гидродинамических процессов в участках с глубокой изрезанностью ледовой кромки и прибрежной зоны, где она обусловлена топогенным эффектом. Проявление этого эффекта наблюдалось в феврале в регионе моря Содружества с отступлением кромки льда к материку (рис. 77).

Биомасса инфузорий в этот период достигала почти 300 мгм$^{-3}$. Максимумы концентраций инфузорий в декабре у ледовой кромки здесь (рис.

77) и в АЧА у островов, очевидно, объясняются тем же эффектом. При сравнении обилия инфузорий в декабре и на соответствующей акватории в феврале в регионе моря Содружества хорошо видно его изменение в сезонном плане: от 18,3 мгм$^{-3}$ в начале антарктического лета она снизилась к его середине (февраль) до 1,2 мгм$^{-3}$ (рис. 78). Судя по сравнительно высоким значениям уровня продукции фито- и бактериопланктона в зонах минимума обилия инфузорий здесь в феврале, указанная изменчивость в большей степени обусловлена динамическими причинами – характерным для океанической зоны района переносом вод в восточном направлении и постоянной трансформацией системы вихрей в поверхностном слое антарктической водной массы. (В среднем же для всей акватории региона в феврале биомасса инфузорий была на уровне предшествующего месяца наблюдений – декабря (16,2 мгм$^{-3}$ в фотическом слое).

В сезон 1984/1985 гг. (в феврале 1985 г.) общий уровень развития микрозооплактона в регионе моря Содружества был выше, чем в соответствующий месяц 1984 г.: его средняя численность в слое 0–100 м составляла 0,9 млн. кл.·м$^{-3}$ (при колебаниях 0,1–3,5 млн. кл.·м$^{-3}$), средняя биомасса – 41 мгм$^{-3}$ (при колебаниях 0,9–175,0 мгм$^{-3}$). В распределении простейших на акватории региона (рис. 79) отмечены те же закономерности: максимумы численности микрозоопланктёров приурочены преимущественно к прибрежной или приледовой зоне, а максимумы биомассы, кроме того, и к зоне Антарктической дивергенции, по существу, будучи сопряженными с максимумами сетного сестона, в основном представленного фитопланктоном и детритом. Примечательно и то, что это согласование в лучшей степени выражено при сопоставлении распределения микрозоопланктона с таковым сетного сестона без учета микрозоопланктона. Безусловно, развитие микрогетеротрофов, знаменующее последующую после максимума фитопланктона фазу сукцессии сообществ в целом, сопровождается образованием их агрегаций лишь при достаточно длительном существовании скоплений фитопланктона, которое возможно либо в затишных зонах прибрежья (кромки льда), либо в стационированных циркуляциях.

Именно этим можно объяснить, в частности, резкое снижение обилия простейших в открытых водах после отступления льда в основном регионе в феврале 1985 г., отсутствие связи между обилием микрогетеротрофов с одной стороны, и количественными характеристиками фито- и бактериопланктона в сезон 1983/1984 гг. (кстати, согласующиеся со спадом в обилии мезозоопланктона, см. главу V), чем в сезон 1984/1985 гг., – независимо от общего уровня в развитии фитопланктона в обоих случаях.

Здесь уместно напомнить, что в зонах максимумов простейших, обнаруженных в Тихоокеанском секторе Антарктики (Мамаева, 1984), автором указывается на обилие фитопланктона, и, судя по приводимому

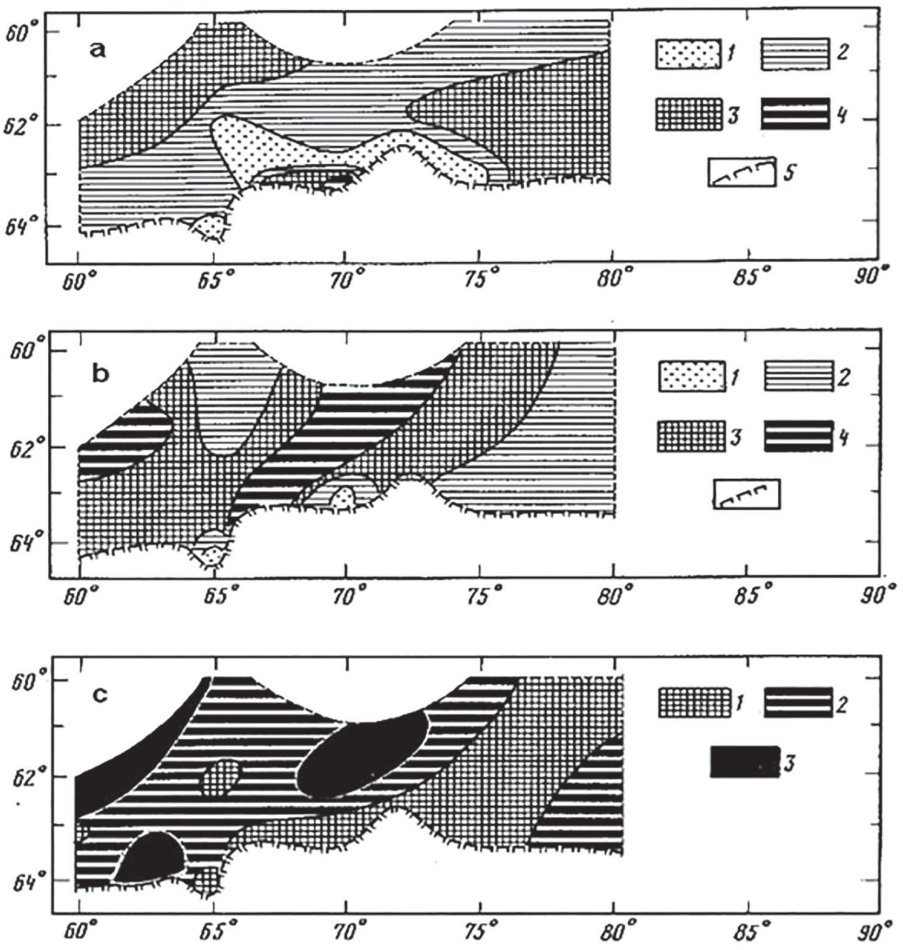


Рисунок 77. Распределение инфузорий (a), продукция бактериопланктона (b), первичная продукция (c) в регионе моря Содружества в декабре 1983 г., фотический слой.
Условные обозначения: а: 1 – 0–1; 2 – 1–10; 3 – 10–100; 4 – более 100 мгм$^{-3}$; б: 1 – менее 15; 2 – 15–30; 3 – 30–50; 4 – 50–100; 5 – более 100 мг С·м$^{-2}$·день$^{-1}$.

составу, последний находился на поздней фазе сукцессии. Такое сочетание (обилия и поздней фазы сукцессии фитоценоза) возможно лишь при стационированных условиях.

Сопоставление полученных нами данных по АЧА и региону моря Содружества с литературными данными показывает, что по таксономическому и размерному составу инфузорий исследованные регионы принципиальной сходны с регионами в Тихоокеанском секторе Антарктики. Различия в обилии инфузорий в разных регионах, безусловно, объясняются конкретными для каждого случая стечениями обстоятельств в момент наблюдения, которые в свою очередь определяются условиями среды, трофностью вод, фазой сукцессии сообщества в целом и т.д. Раз-

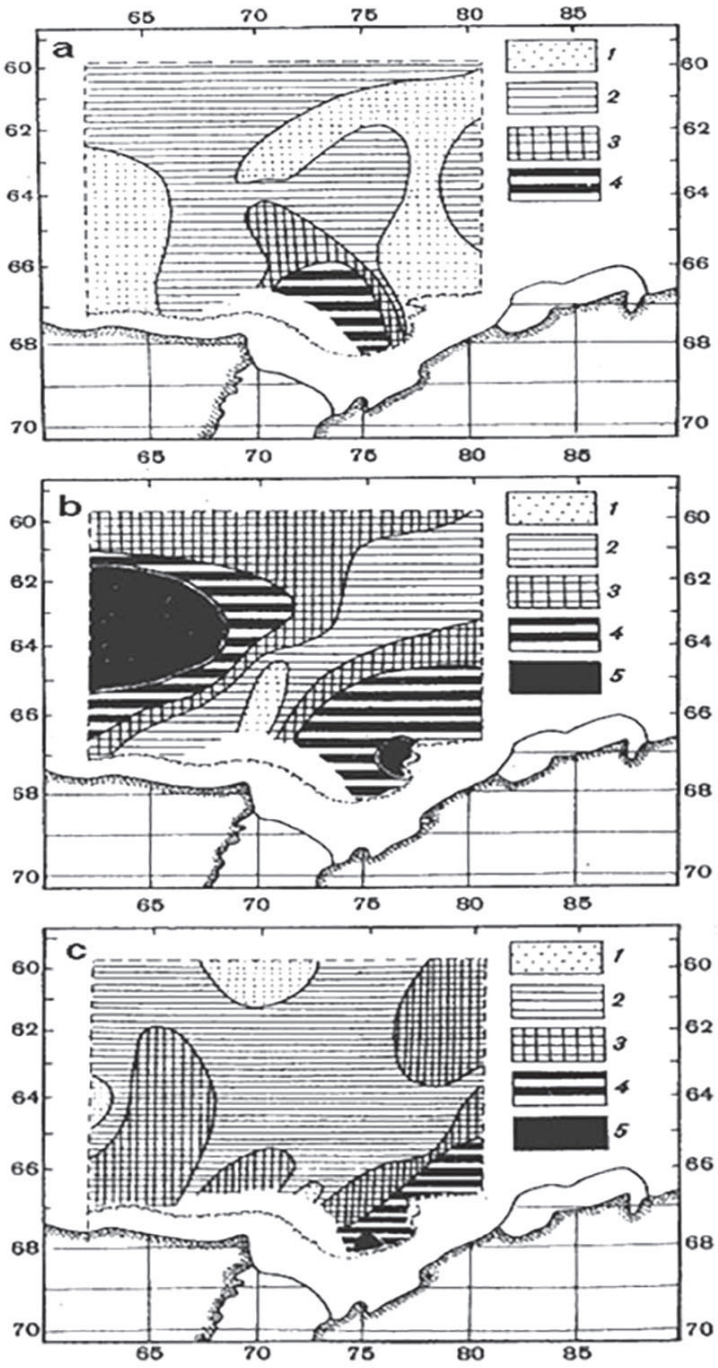


Рис. 78. Распределение инфузорий (a), продукции бактериопланктона (b), первичной продукции (c) в регионе моря Содружества в феврале 1984 г.; фотический слой.
Условные обозначения: a и b – те же, что и на рисунке 77; c: 1 – менее 25; 2 – 25–50; 3 – 50–100; 4 – 100–150; 5 – более 150 мг $C \cdot м^{-2} \cdot день^{-1}$.

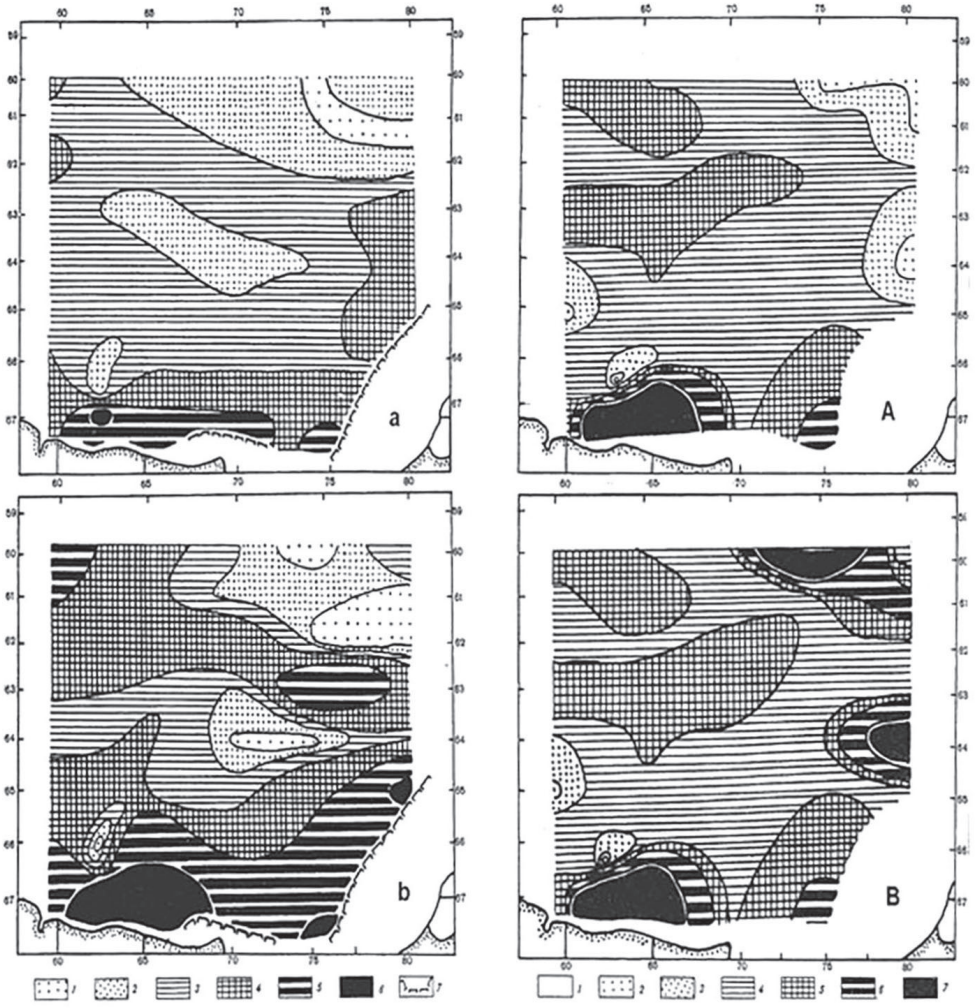


Рисунок 79. Распределение в регионе моря Содружества (слой 0–100 м) инфузорий (слева, a – численность, b – биомасса) и биомассы сетного сестона (справа, A – без учета макрозоопланктона (преимущественно криль), B – с учетом макрозоопланктона по А.И. Гайдамаку (Бибик, 1985). Условные обозначения: – для инфузорий: численность (млн. кл·м$^{-3}$) – 1 – менее 0,15; 2 – 0,15–0,5; 3 – 0,5–1,0; 4 – 1,0–2,0; 5 – 2,0–3,0; 6 – более 3,0; 7 – кромка льда; биомасса (мгм$^{-3}$) – 1 – менее 5; 2 – 5–10; 3 – 10–20; 4 – 20–50; 5 – 50-100; 6 – более 100; 7 – кромка льда;
– для сетного сестона (мгм$^{-3}$): 1 – менее 50; 2 – 50–100; 3 – 100–200; 4 – 200–500; 5 – 500–1000; 6 – 1000–2000; 7 – более 2000.

личия этих условий, в частности, в наших регионах в период исследований отразились, естественно, и на других компонентах, и прежде всего – на компонентах с коротким жизненным циклом (в связи с большей вариабельностью в темпах их воспроизводства и – соответственно – в обилии). Из таблицы 30 (глава IX), где представлены осредненные для региона данные по обилию изученных нами компонентов, сообщества

фито – бактерио – микрозоопланктона, если их рассматривать в единстве, находились в них на разных фазах сукцессии. В АЧА измеренные значения первичной продукции и продукции бактериопланктона были соответственно в 6 и 4 раза выше, а количество инфузорий – в 1,5 раза ниже, чем в регионе моря Содружества. По обилию мезозоопланктона последний уступал региону АЧА в 3 раза, а по обилию криля – превосходил более чем в 3 раза. Указанные различия и определили разную функциональную роль инфузорий в сравниваемых сообществах (глава IX).

Тем не менее, как мы видели, для всех исследованных регионов Антарктики, включая Тихоокеанский, просматривается общность в закономерностях распределения и образования максимумов обилия у гетеротрофов, обусловленные, несомненно, общностью описанных нами причин, определяющих их распределение и обилие. По уровню развития инфузорий исследованные нами регионы вполне сопоставимы с такими продуктивными районами, как Берингово море (Мамаева, 1983), зона экваториальной дивергенции в Тихом океане (Туманцева, Сорокин, 1975), океаническая зона Перуанского апвеллинга (Туманцева, 1980), где функциональная роль простейших в планктонных сообществах, по заключению указанных авторов, велика. Это позволяет делать соответствующий предварительный вывод о значимости микрогетеротрофов и в сообществах планктона антарктической зоны.

Таким образом, по составу и уровню развития микрозоопланктона разные регионы антарктической зоны сходны. Среди инфузорий доминируют тинтинниды и представители рода Strombidium. Средние значения биомассы в исследованных нами регионах составляли 11,4–18,3 мгм$^{-3}$.

Уровень развития инфузорий обусловлен рядом связанных факторов – стратифицированностью вод, их трофностью и фазой сукцессии сообществ. Обилие простейших возможно в зонах аккумуляции фитопланктона и на поздней фазе его сукцессии.

По обилию инфузорий исследованные регионы сопоставимы с известными продуктивными регионами океана, что свидетельствует о большой значимости простейших в антарктических планктонных сообществах.

ГЛАВА VII. ВЗВЕШЕННОЕ ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО: СОДЕРЖАНИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБРАЗОВАНИЯ

Учитывая существующие различия в терминологии, поясним, что под взвешенным органическим веществом (ВОВ) мы понимаем органическую часть общей взвеси (ОВ). Последняя в нашем случае представляет мелкую фракцию сестона, полученную при отделении его крупной фракции, состоящей в основном из мезо- и микрозопланктонных животных, с помощью газа № 68, имеющего размер ячеи 76 мкм. Таким образом, в нашем случае ВОВ преимущественно представлено органическим веществом детрита, фито-бактерио- и микрозоопланктона. Общеизвестно преобладание биокосного органического вещества над планктонной фракцией сестона. Доля детритной органики в ВОВ зависит от трофности вод. В морских водах она составляет 80–99% и более (Сущеня, 1961; Сущеня, Финенко, 1966; Самышев, 1968 и др.). Лишь в момент «цветения» водоросли могут составлять почти 100% биогенной части взвеси (Финенко, 1971).

Являясь «основным компонентом экосистемы» (Odum, De la Crus, 1963), детрит остается до сих пор наименее изученным во многих отношениях. Это объясняется прежде всего отсутствием простых и надежных методов его сбора и количественного определения. Каждый из применяющихся в настоящ ее время методов учета детрита имеет свой недостаток, в связи с чем результаты его определений разными авторами, использовавшими разные методы, порой трудно сопоставимы. Так, например, концентрация сестона в мезотрофном оз. Нарочь, определенная по пробам, полученным сепарацией с помощью суперцентрифуги, оказалась на 50% заниженной по сравнению с его концентрацией, определенной гравиметрическим методом (Остапеня, 1979). На возможность получения искаженных данных о ВОВ в пробах отсепарированной взвеси в результате разрушения структуры её биологических компонентов указывал ранее и А.П. Лисицын (1956). Содержание Сорг. во взвеси Атлантического океана, собранной на слой уплотненного стеклянного порошка, оказалось в 3–4 раза большим, чем по определениям в сепарационных пробах (в обоих случаях определение Сорг. велись химико-аналитическим видоизмененным методом Кноппа), а содержание микроскопических органических частиц размером более 1 мкм, задерживаемых мембранными фильтрами с размером пор 0,4–1 мкм даже без учета частиц размером менее 1 мкм, вмываемых в поры фильтра (при кольматаже), и изученных микроскопическим способом, оказалось несравненно большим, чем количество органического вещества учтенное по Сорг. при химическом анализе фильтрационных проб (Емельянов, Романкевич, 1979). При этом отмечено и существенное различие в схемах

распределения органического вещества, изученных разными способами. Сходство карт имело самый общий характер: и в том, и в другом случаях «проявились» наиболее продуктивные приконтинентальные районы. Аналогично существенные различия в результатах определения органического вещества разными методами в антарктических водах установлено и нами (см. далее). Выявленные различия, связанные с недоучетом именно микроскопических органических частиц, очевидно, составляющих наибольшую часть детрита, дают основание ставить под сомнение существующие представления об интенсивной трансформации последнего с переходом его в раствор, особенно в антарктических водах, где этот процесс замедлен рядом причин – низкой температурой, слабой обсемененностью бактериями частиц детрита (более 80% последних не агрегированы и не прикреплены к частицам детрита) (Wiebe, Pomeroy, 1972) (цитир. по А.П. Остапене, 1979). Несомненно, что большую часть этой органики составляет биохимически устойчивая взвешенная фракция гумуса планктонного происхождения (Скопинцев, 1961). Вместе с тем ряд данных свидетельствует о замедлении процессов трансформации отмершего планктона при пониженных температурах. Как следует из результатов опытов, если при 20 °С убыль органических компонентов в веществе отмершего планктона в течение месяца составила около 60%, а в последующие 5,5 мес. – 77% от исходного количества (Скопинцев, 1979), то при 6 °С этот процесс происходил со скоростью вдвое меньшей (Бикбулатова и др., 1979). Исследованиями в тропических водах установлено, что нестойкое органическое вещество в верхнем слое тропических вод при 30°С разлагается довольно быстро – за 1,5 суток, в то время как на глубинах 1500 и 3000 м при 2–3 °С этот процесс длителен – от 27 до 150 суток (Финенко, 1971; Финенко, Остапеня, 1971). Авторы пришли к выводу, что даже на больших глубинах содержится значительное количество окисляемого органического вещества. Высокое содержание легко гидролизуемых веществ в осадках хребта Кергелен (Сорг. – 25,9–34%, количество углеводов в Сорг. – 67,9–75,8%) (Спиридонов, Трибрат, 1977), также свидетельствует о том, что поступающее на дно (глубины до 250 м и более) органическое вещество имеет слабо преобразованный вид. Приведенные примеры позволяют считать справедливым выше высказанное предположение о более замедленном процессе трансформации детрита в условиях Антарктики и, соответственно, о большей, чем в низких широтах океана доле ВОВ легко окисляемой фракции.

Исследования взвеси антарктических вод проведены преимущественно в связи с вопросами геологии. В Индоокеанском секторе Антарктики эти исследования осуществлены в широком плане в ходе реализации программы МГГ в 1957–1959 гг. (Лисицын, 1960, 1961, 1964 и др.). Изучение органической фракции при этом производилось химико-аналитическим методом по пробам, полученным сепарированием. Среднее содержание органического углерода во взвеси составило 8,6% при колебаниях от 0,4

до 18,84% (в пересчете на беззольное органическое вещество – соответственно – 17,34% и 0,8–37,68%) (Лисицын, 1964) (содержание углерода в органическом веществе планктонного происхождения равно 50% (Скопинцев, 1950)). По нашим данным, полученным в начале 80-х годов методом сухого сожжения взвеси, собранной на мембранные фильтры (Самышев, 1983 д), содержание ВОВ во взвеси Индоокеанского сектора Антарктики оказалось большим – в разные годы в среднем в 3–4 раза. Соответственно большими были и концентрации ВОВ. О возможных причинах методического плана, обусловивших эти различия, сказано ранее. Кроме того, не исключено, что определенный вклад в эти различия внесли различия в уровне развития планктона в разные годы исследований. Как показали наши исследования (см. далее), содержание ВОВ существенно изменяется в течение летнего сезона. В связи с этим сопоставление данных без учета сезона сбора материалов также некорректно.

Принимая во внимание важность количественного учета ВОВ для получения более полного представления о структуре и функционировании планктонных сообществ, в ходе комплексных исследований в регионе моря Содружества нами в течение ряда лет были выполнены сбор и обработка взвеси. Эти исследования осуществлены синхронно с другими видами исследований и проводились в основном по единой методике, что позволило, с одной стороны, получить в разные сроки сравнимый ряд данных, с другой – интерпретировать их в функциональной связи с данными об основных компонентах планктона.

7.1. Материал и методика

Основные материалы получены нами при выполнении макромасштабных съёмок в регионе в марте 1977[1], январе 1980, феврале 1981, декабре 1982 – январе 1983 гг. и феврале 1985. Содержание ВОВ в 1977 г. изучалось по сборам взвеси на насыпные фильтры (сульфат бария, нанесенный на беззольные мембранные фильтры «Сынпор» № 2 с порами в 2,5 мкм), в последующем – по её сборам непосредственно на предварительно взвешенные фильтры «Сынпор» № 4 с порами в 0,82 мкм (обычно с фильтрацией воды до кольматажа) – из стандартных горизонтов – 0, 10, 25, 50 и 100 м – в 1980 – 1982/1983 гг., а в 1985 г., – кроме того, в горизонтах 200 и 500 м, в 1982/1983 гг. и 1985 г. на разрезах вдоль 75° – еще и на глубинах 1000 и 2000 м. В 1980 – 1982/1983 гг. на станциях, где изучались первичная продукция, бактерио- и микрозоопланктон, пробы воды для отделения взвеси в фотическом слое отбирались из тех же батометров, т.е. горизонтов, соответствующих 100, 50, 25, 10 и 1% освещенности на поверхности; дополнительно брались пробы с горизонта 100 м. ВОВ с насыпных фильтров определялось методом иодатного окисления (Карзинкин, Тарковская, 1962). ВОВ с мембранных

[1] В 1977 г. взвесь собрана лишь на разрезе вдоль 75° в.д.

фильтров изучалось методом сухого сожжения в муфельной печи при 900 °С. Вес взвеси определялся по разнице между начальным и конечным весом фильтра, количество ВОВ – по разнице между весом взвеси и весом золы после сожжения пробы. (Контрольными определениями в фильтрах не обнаружен зольный остаток, который следовало бы учесть в расчетах). Все взвешивания осуществлены на одних и тех же аналитических весах с точностью 0,1 мг.

К анализу привлечены также данные по определениям органического вещества в регионе в сезон 1983/1984 гг. В 180-ом рейсе НПС «Фиолент» Сорг. определен И.Н. Трибрат бихроматным окислением проб, собранных на насыпной (стекло) фильтр (Бибик, 1984). При определении нами органического вещества по параллельным сборам в этом рейсе непосредственно на мембранный фильтр методом сухого сожжения (48 проб) выявлены различия в результатах: в первом случае значения ВОВ были ниже, чем во втором, в среднем в 3 раза. Соответственно скорректированные средние значения по двум съёмкам (в декабре 1983 г. и феврале 1984 г.) взяты нами и для последующего анализа.

Определения ВОВ сделаны в общей сложности по 1150 пробам.

7.2. Результаты и обсуждение

Поскольку изучение ВОВ в марте 1977 г. осуществлено по пробам, полученным только на насыпные фильтры, результаты этих определений мы рассматриваем отдельно. Как видно из рисунка 80, содержание ВОВ в разных участках 100-метровой толщи вод колебалась в широких пределах. Крайние значения составляли 0,6–4,1 мгл$^{-1}$, средневзвешенная для слоя 0-100 м на разрезе составила 1,54 мгл$^{-1}$ (сухого органического вещества). Его распределению в общем свойственны те же черты, что и фито- и зоопланктону: на части разреза максимумы расположены над слоем скачка, а в зоне дивергенции (63° ю.ш.) и в северной части разреза они простираются до глубины 100 м (ср. с вертикальным распределением фито-бактерио- и микрозоопланктона обычно в этой части региона). При сопоставлении рисунка с картой в период исследований фитопланктона (рис. 31 а) и зоопланктона (рис. 60) между ВОВ и этими компонентами планктона не выявлено четкой связи, особенно с первым. Несмотря на обилие фитопланктона в южной части разреза, содержание ВОВ здесь не превышало 1,6 мгл$^{-1}$ (максимум на глубине 50 м). Максимумы ВОВ на «пустынных (по обилию водорослей) пространствах севернее этой части региона, согласующиеся с положением максимумов зоопланктона, естественно, не являются только производными последних (концентрации ВОВ в 20 раз превышали концентрации самих животных в максимумах). Все внешние признаки (характер распределения, время сезона, даже указанное согласование максимумов ВОВ и зоопланктона) свидетельствует о том, что максимумы ВОВ зафиксированы на

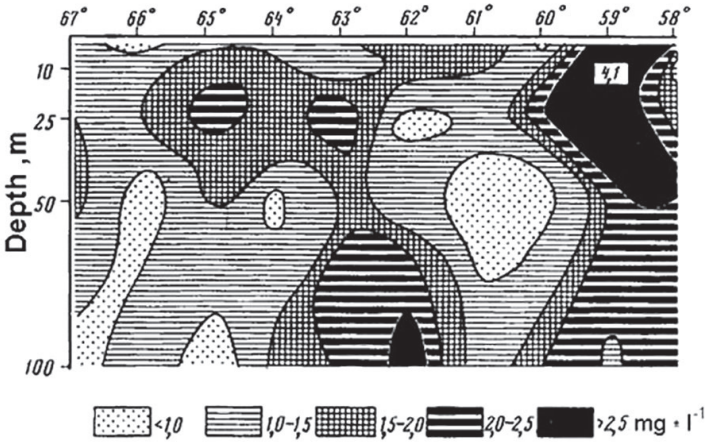


Рисунок 80. Распределение ВОВ на меридиональном разрезе вдоль 75° в.д. 11–17 марта 1977 г. (мгл$^{-1}$ сухого органического вещества).

наиболее поздней фазе сукцессии планктона в целом, а сами они – суть в первую очередь прежних максимумов фитопланктона и во вторую – связанных с ними максимумов гетеротрофов. Чрезвычайно важным при этом является как продолжительное существование следов-максимумов планктона в виде ВОВ, тем более расположенных в поверхностных водах, так и высокие в целом его концентрации в этих максимумах, свидетельствующие, с одной стороны, о невысоком темпе трансформации ВОВ в антарктических водах по ранее указанным нами причинам, с другой – о возможном проникновении его на большие глубины в слабо трансформированном виде. Учитывая примененный в 1977 г. способ сбора взвеси, при котором возможна сорбция растворенных и коллоидных органических частиц частицами сульфата бария (Романкевич, Люцарев, 1980), можно было бы предположить и возможность в связи с этим завышения значений ВОВ. Однако результаты исследований ВОВ иными методами в последующие годы оказались сопоставимыми с данными, полученными в рассмотренном году.

Концентрация ВОВ по определениям методом сухого сожжения проб в 1980–1983 и 1985 гг., при различиях крайних значений в частных случаях более чем на порядок, в среднем оказались, с одной стороны – сравнимыми, с другой – различия этих средних оказались логично сопряженными со сроками наблюдений, что ассоциируется с сезонным ходом продукционно-деструкционных процессов в пелагиали. В этом плане наиболее сопоставимыми являются данные по 1980, 1981 и 1982/1983 гг. наблюдений, когда в регионе не отмечено аномалий в уровне развития компонентов планктона (и прежде всего – фитопланктона), в связи с чем концентрации ВОВ, определенные в разные месяцы указанных лет, с известным приближением можно отнести к разным срокам одного летнего сезона.

В декабре 1982 – январе 1983 гг. (сроки съёмки 20.XII – 14.I), т.е. в начале вегетационного периода, средняя концентрация ВОВ в регионе для слоя 0–100 м составила 1,4 мгл$^{-1}$ (сухого органического вещества) при колебаниях на отдельных станциях (для 100-метрового слоя) в пределах 0,4–5,2 мгл$^{-1}$, а доля ВОВ от сухого веса ОВ составила в среднем 64% при колебаниях на станциях от 33 до 88% (рис. 81, 3).

В январе 1980 г. (1–26.I), в середине вегетационного периода, количество ВОВ в 100-метровом слое было несколько большим и составило в среднем 1,95 мгл$^{-1}$при колебаниях на станциях в сравнительно узких пределах – 1,1–3,6 мгл$^{-1}$и среднем содержании его в ОВ 46% при колебаниях от 30 до 90% (рис. 81, 1).

Наконец, в феврале 1981 г. (1.II–7.III), во второй половине вегетационного периода, концентрация ВОВ в сравнении с таковой в его начале возросла более чем втрое, составив в среднем для слоя 0–100 м 4,29 мгл$^{-1}$ при колебаниях на станциях в пределах 1,9–6,2 мгл$^{-1}$ и среднем содержании ВОВ в ОВ 64% при колебаниях от 50 до 76% (рис. 81, 2).

Как видим, по наблюдениям в разные годы от начала к концу сезона выявляется ощутимое накопление ОВ и ВОВ в водах региона. Аналогичное явление установлено и по наблюдениям в один сезон 1983/1984 гг. (Бибик, 1984). По скорректированным нами результатам в декабре 1983 г. (2–24.XII) средняя концентрация ВОВ в регионе составила 0,48 мгл$^{-1}$, а в феврале 1984 г. (2–26. XII) – 0,96 мгл$^{-1}$.

Сравнительно высоким было содержание ВОВ в регионе и в феврале 1985 г. (5–22.II). Причем средние значения его концентрации для слоя 0–100 и 0–500 м были сходными – 1,7 мгл$^{-1}$. В первом случае пределы колебаний на станциях составили 0,3–3,5 мгл$^{-1}$, во втором – 0,4–2,3 мгл$^{-1}$. Доля ВОВ и ОВ в слое 0–100 м составила в среднем 37% при колебаниях на станциях от 29 до 81%, а в слое 0-500 м эти значения были равны соответственно 60% и 35–80% (рис. 82).

Характерное для всех лет наблюдений мозаичное распределение ВОВ на акватории региона оказывается в разной степени связанным в разные годы с распределением тех или иных компонентов планктона. При сопоставлении схем горизонтального распределения в 1980–1982/1983 гг. в слое 0–100 м фитопланктона (рис. 31) и мезозоопланктона (рис. 60) со схемами распределения ВОВ (рис. 81) в большинстве случаев не выявлено хорошего согласования, лишь для схем распределения ВОВ и фитопланктона в 1981 и 1982/1983 гг. отмечена некоторая общность. То же можно сказать и в отношении схем вертикального распределения ВОВ и фитопланктона для этих лет в пределах 100-метрового слоя (ср. рис. 83 и рис. 35). Вместе с тем, как видно из рис. 83, вертикальное распределение ВОВ на меридиональных разрезах по своему характеру в принципе имеет много общего с таковым фитопланктона. Более лучшее согласование между распределением ВОВ и компонентами нанно- и микропланктона в эти годы, как было отмечено ранее (глава IV), наблюдалось в

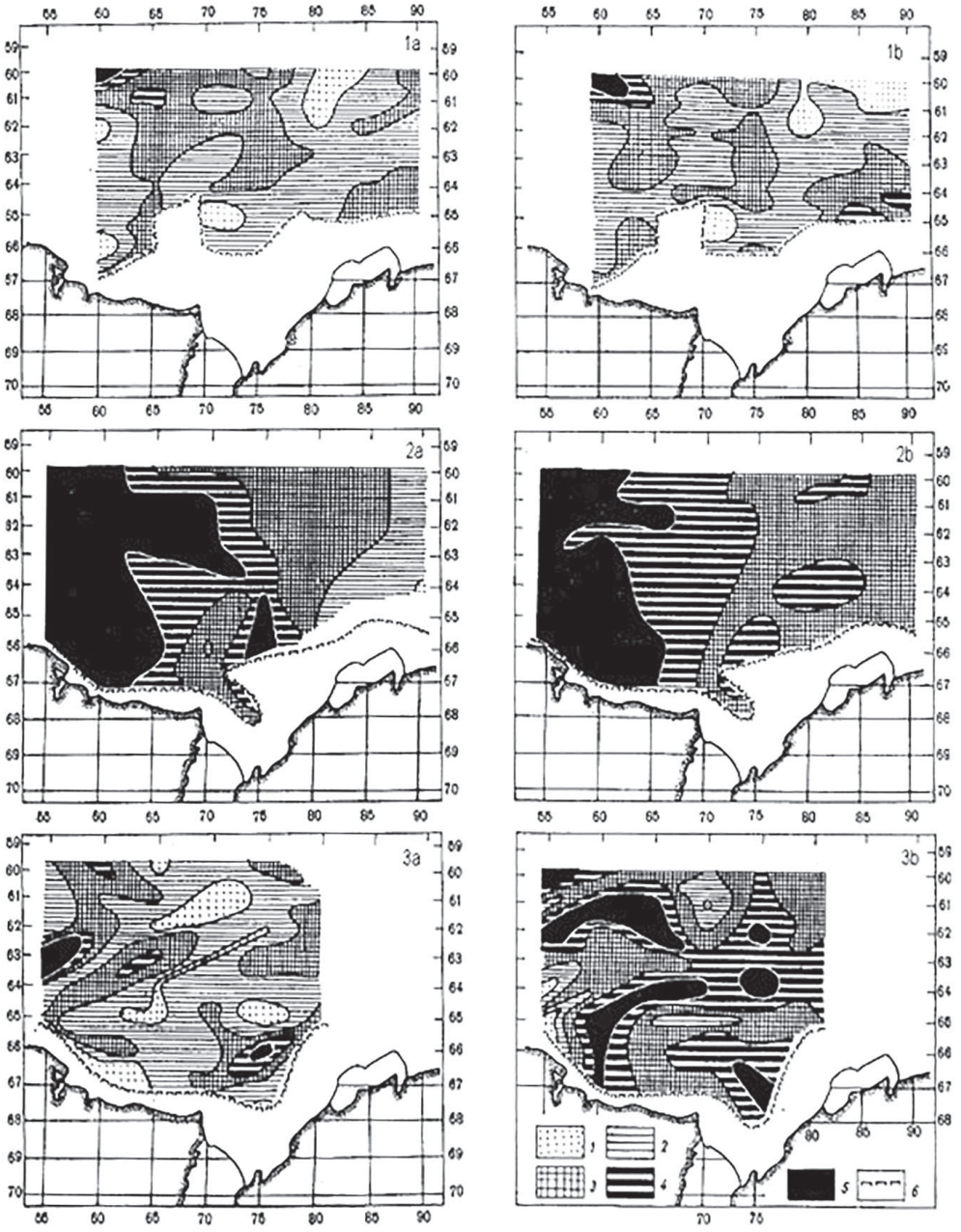


Рисунок 81. Распределение ВОВ (мгл$^{-1}$ сухого вещества, слева и % от общей взвеси, справа) в слое 0–100 м в январе 1980 г. (1), в феврале 1981 г. (2) и в декабре 1982 г.-январе 1983 г. (3). Условные обозначения: 1 а – 3 а: 1 – менее 1,5; 2 – 1,5–2; 3 – 2,0–2,5; 4 – 2,5–3,0; 5 – более 3,0; 6 – кромка льда. 1 б – 3 б: 1 – менее 40; 2 – 40–50; 3 – 50–60; 4 – 60–70; 5 – более 70; 6 – кромка льда.

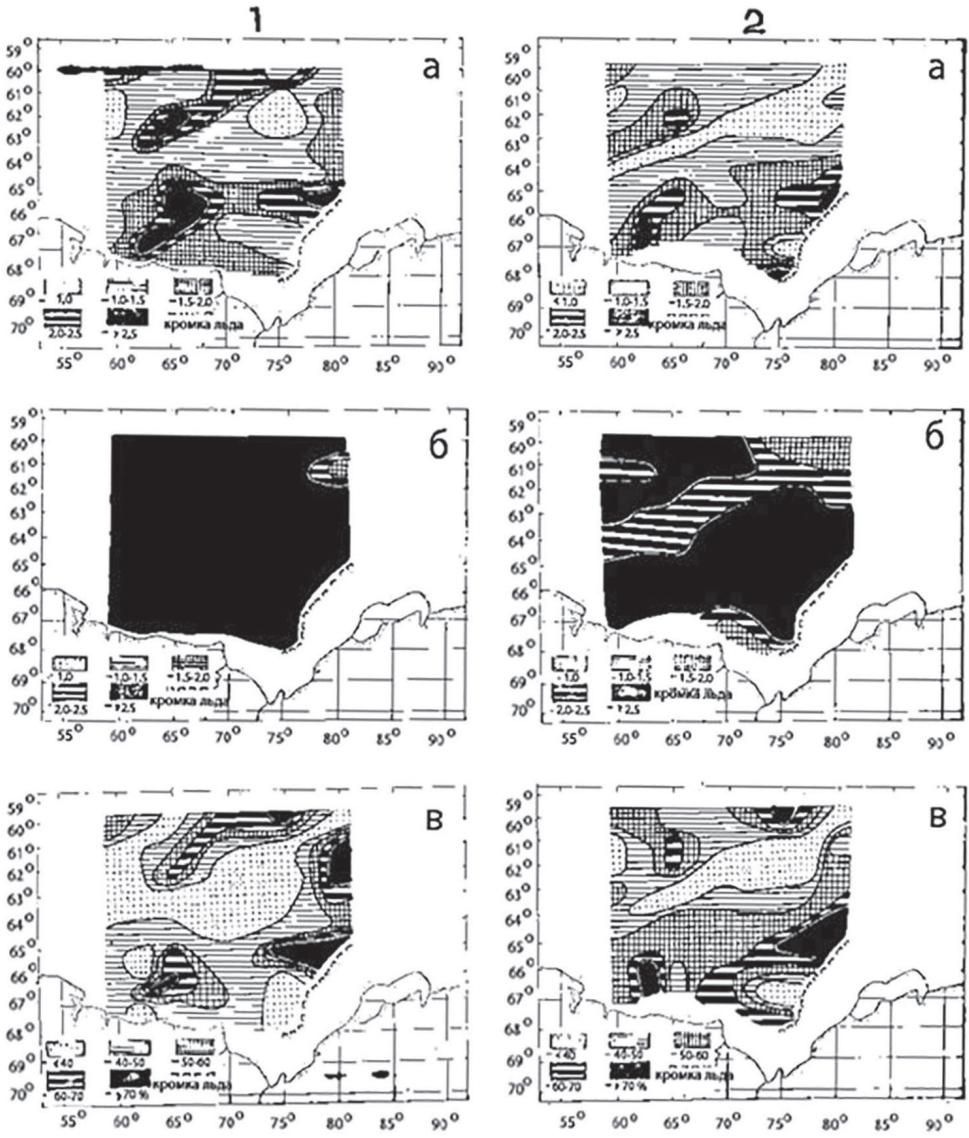


Рисунок 82. Распределение ВОВ (а, мгл$^{-1}$ сухого вещества), ОВ (б, мгл$^{-1}$ сухого вещества) и доли ВОВ в ОВ (в, в %) в слое 0–100 м (слева) и в слое 0–500 м (справа) в феврале 1985 г. Обозначения те же, что и на рисунке 81.

верхнем, фотическом слое вод (рис. 45–47). Очень хорошо согласуются схемы распределения ВОВ и в слое 0–100 м, и в слое 0–500 м со схемой распределения инфузорий в слое 0–100 м по данным наблюдений в 1985 г. (рис. 82 и рис. 79). Интересным в схеме распределения абсолютных и относительных величин ВОВ в 1985 г. (и в слое 0–100 м, и в слое 0–500 м) является четкое проявление линии Антарктической дивергенции минимальными значениями. Для всех схем распределения концентрации

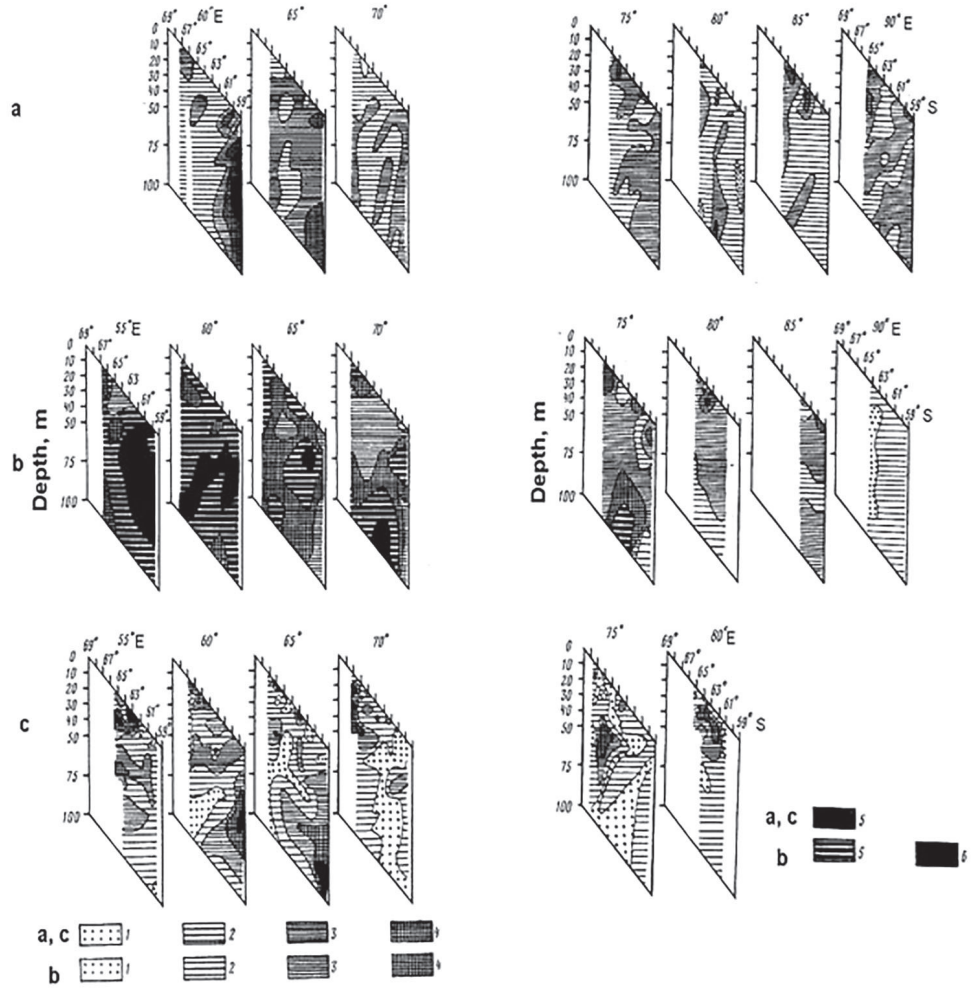


Рисунок 83. Вертикальное распределение ВОВ (a, мгл$^{-1}$ сухого вещества), ОВ (b, мгл$^{-1}$ сухого веса) и доли ВОВ и ОВ (c, в %) в слое 0–100 м (слева) и в слое 0–500 м (справа) в феврале 1985 г. Обозначения те же, что и на рисунке 81.

ВОВ характерно их согласование со схемами распределения относительного содержания ВОВ в ОВ. Всё изложенное не оставляет сомнений в преимущественной связи между количеством и распределением ВОВ, и количеством и распределением компонентов планктона.

Разная степень согласования максимумов ВОВ с максимумами планктона в определенной мере характеризует и его «возраст», т.е. разную степень трансформации. В целом, высокий уровень концентрации ВОВ, несомненно, обусловлен высоким содержанием в воде его гумифицированных фракций, отличающихся высокой биохимической устойчивостью (за счет них создается высокая фоновая концентрация). Максимумы ВОВ, представляющие собой унаследованные максимумы планктёров

(следы-максимумы), существуют довольно длительное время в толще воды, не распадаясь, и обнаруживаются даже на глубинах 1000 и 2000 м (рис. 84, 85). Как и в случае с фито-, бактерио- и микрозоопланктоном, более интенсивное погружение их летом, когда на большей части акватории выражен слой пикноклина, происходит в южной и северной частях региона. В первом случае это явление ассоциируется с опусканием шельфовых вод, во втором – с опусканием и размывом пикноклина. Нами отмечено, что в зоне шельфа эти максимумы могут достигать дна: при попытке отбора здесь пробы у самой поверхности дна (февраль 1985 г.), случайно захваченная батометром с грунта осажденная взвесь по относительному содержанию в ней ВОВ практически не отличалась от таковой в максимуме, расположенном над этим участком на глубине 500 м (в обоих случаях содержание ВОВ составляло около 60%). Характерным для «старого» детрита является снижением доли в ней минеральной фракции, связанной, очевидно, как с растворением, прежде всего, кремниевых оболочек диатомей), так и с вымыванием органики из клеток, в результате чего более тяжелые оболочки скорее погружаются в глубины, чем органическая фракция. Это предположение подтверждается отмеченными ранее изменениями зольности ОВ в течение сезона и с глубиной. Более низкие средние значения её (36%) в начале и конце летнего сезона и, напротив, более высокие (54%) в середине лета согласуются с сезонным ходом вегетации в районе в целом. Повышение зольности ОВ в середине лета следует рассматривать как результат пополнения его за счет развития планктона, и прежде всего – диатомовых водорослей. Тенденция снижения зольности ОВ с глубиной по мере старения детрита хорошо проявляется как в различиях её величин в среднем для слоя 0–100 и 0–500 м на всей акватории, так и в её изменениях по глубине на рассмотренных разрезах вдоль 75° в.д. В расчете на 100-метровый слой содержание минеральной фракции в ОВ на всей акватории в 1,5 раза было большим, чем в расчете на слой 0–500 м (соответственно 63 и 40%). На разрезе вдоль 75° в.д. в начале января 1983 г. (рис. 84) на глубинах 1000 и 2000 м при сходных средних концентрациях ВОВ (1,5 мгл$^{-1}$, с колебаниями от 0 до 4,3 мгл$^{-1}$) зольность ОВ составила соответственно 22 и 30% (при колебаниях в первом случае от 5 до 47%, во втором – от 5 до 100%). На разрезе вдоль 75° в.д. в середине февраля 1985 г. (рис. 85) на этих глубинах при среднем содержании ВОВ 1,0 и 1,5 мгл$^{-1}$ соответственно (при колебаниях на глубине 1000 м от 0 до 2,0 мгл$^{-1}$, а на глубине 2000 м – от 0,5 до 2,0 мгл$^{-1}$) средние значения зольности составили соответственно 55 и 40% (при колебаниях в первом случае от 16 до 100%, во втором – от 13 до 61%).

Содержание ВОВ в водах региона, как показывают приведенные выше данные, испытывают существенные межгодовые изменения. Более чем в 3–4 раза низкие значения его концентрации в 1983/1984 гг. в сравнении с количеством ВОВ в соответствующие сроки наблюдений

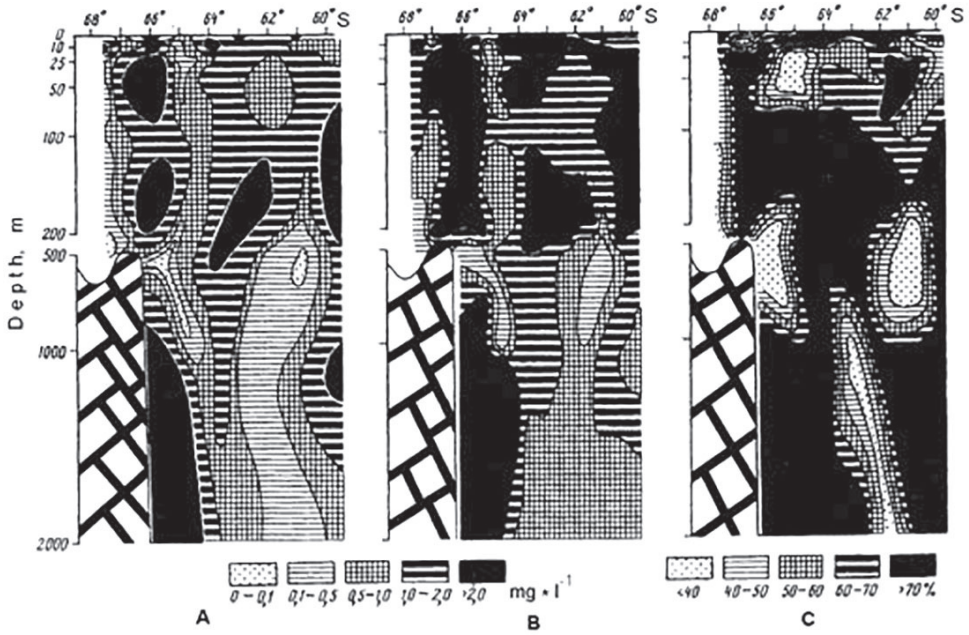


Рисунок 84. Вертикальное распределение ВОВ (А), ОВ (В) и относительного значения ВОВ в ОВ (С) на меридиональном разрезе вдоль 75° в.д. в начале января 1983 г. (съёмка в сезон 1982,1983 гг.).

в другие годы хорошо согласуются с изложенными ранее представлениями об интенсивности сноса в океаническую зону развивающегося планктона в этот сезон составляющими течений (главы I, II, VI, V, раздел 1). Таким образом, и в этом аспекте усматривается сопряженность количества ВОВ с количеством планктона в регионе. Последний пример иллюстрирует важность динамических факторов (в данном случае – развития системы стационированных циркуляций, способствующих аккумуляции компонентов сестона) в пополнении ВОВ. Полученные данные о концентрации ВОВ в разные сроки летнего сезона с учетом знаний об океанографических условиях и структуре планктонных сообществ позволяют произвести ориентировочные расчеты интенсивности его пополнения в разные годы и с известным приближением судить об уровне продукции его основного источника – фитопланктона. При этом естественен ряд допущений. В частности, принято, что:

1) за рассматриваемые отрезки сезонного времени (13, 36 и 60 суток) пополнение ВОВ происходит за счет фитопланктона и гетеротрофов (бактерий, простейших, мезо- и макропланктона), 2) основной вклад в зольность ОВ вносят диатомовые водоросли (содержание золы в них 60% (Серенков, Барашков, 1955)): зольностью гетеротрофов, уступающей зольности диатомовых более чем на порядок (Самышев, 1970), можно пренебречь; 3) долей живой фракции в ВОВ, составлявшей не более 2–3%, также можно пренебречь; 4) убыль минеральных фракций по интенсивности сходна у всех компонентов сестона.

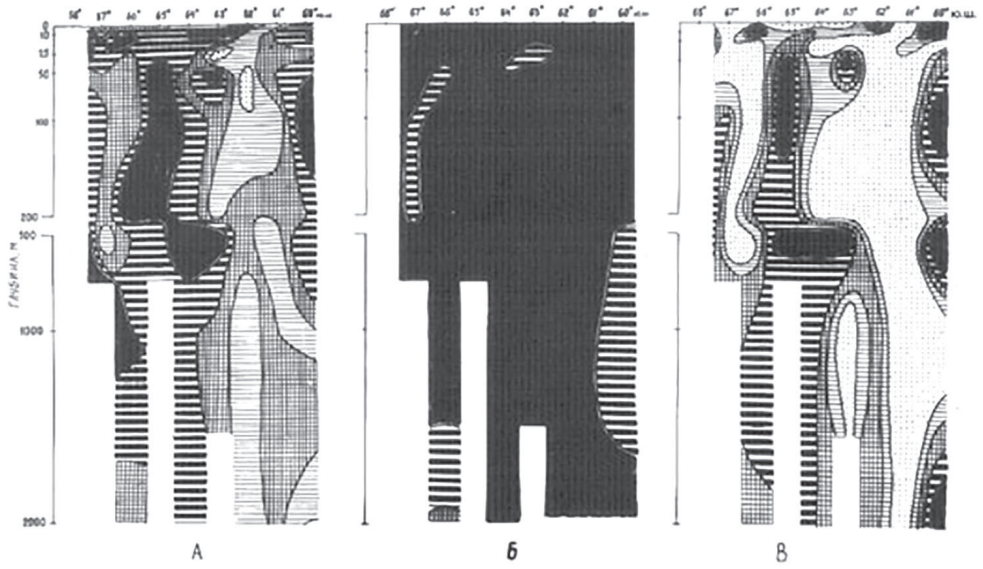


Рисунок 85. Вертикальное распределение ВОВ (А), ОВ (Б) и относительного значения ВОВ в ОВ (В) на меридиональном разрезе вдоль 75° в.д. в середине февраля 1985 г. (съёмка 5-22 февраля 1985 г.).

Расчеты осуществлены для трех интервалов сезонного времени по данным сравнимых смежных пар съёмок (табл. 29). Все величины ВОВ выражены в количестве углерода. Учитывая приближенный характер значений, последние приводятся округленно. Ход расчета проиллюстрируем на примере для 1-ой пары съёмок.

Суммарное пополнение ВОВ за 13 суток составило:

$$(92{,}5 - 70) \cdot 10^3 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-2} = 22{,}5\cdot 10^3 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-2}$$

Пополнение за одни сутки равно:

$$22{,}5\cdot 10^3 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-2} / 13 \text{ суток} = 1730 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сутки}^{-1}$$

При средней зольности взвеси 48% (средняя значений в начале и в конце сроков наблюдений) вклад фитопланктона в пополнении ВОВ составляет 75%, гетеротрофов – 25%, т.е. 1300 и 430 мгС·м$^{-2}$·сутки$^{-1}$ соответственно.

Как видно из хода расчетов, нами не учтена ассимилированная часть потребленного гетеротрофами фитопланктона, на величину которой необходимо увеличить результат расчета пополнения ВОВ для получения общей продукции водорослей. Однако, модели (глава III). Это даёт основание считать их близкими к реальным.

В полученных расчетных данных обращает на себя внимание большая доля вклада ВОВ гетеротрофов. Однако, во-первых, при изучении микрозоопланктона нами не учтена еще одна чрезвычайно массовая группа протозойного планктона – зоофлагелляты, роль которых в сообществах может быть не менее значимой, чем роль инфузорий (Соро-

Таблица 29. Ориентировочный расчет пополнения взвешенного органического вещества в деятельном (100-метровом) слое вод региона моря Содружества в летний сезон

№№ пар съёмок	Сроки съёмок	Интервал сезонного времени (сутки)	Содержание ВОВ, 10^3 мг С · м$^{-2}$	Зольность взвеси, %	Средняя зольность взвеси, %	Средняя зольность диатомовых водорослей, %	Пополнение ВОВ, мг С · м$^{-2}$ · сутки$^{-1}$		
							общее	В том числе за счет	
								диатомей	гетеротрофов
I	1) 20.XII. 1982 г. – 14.I. 1983 г. 2) 1-26. I. 1980 г.	13	70 92,5	36 54	45	60	1730	1300	430
II	1) 1-26. I. 1980 г. 2) 1.II – 7.III. 1981 г.	36	92,5 214,5	54 36	45	60	3380	2530	850
III	2-24.XII. 1983 г. 2-26.II. 1984 г.	60	24 48	50 50	50	60	400	330	70

кин, 1979), во-вторых, значительное пополнение ВОВ органикой животного происхождения летом, естественно и в связи с линькой ракообразных и гибелью отнерестившихся мезо- и макропланктёров. Наконец, некоторое завышение вклада гетеротрофов может быть связано с занижением роли диатомей из-за принятого допущения о невысокой интенсивности снижения зольности у отмерших клеток водорослей.

Таким образом, антарктические воды характеризуются высоким содержанием ВОВ, обусловленным значительным его продуцированием в вегетационный период и замедленном темпе трансформации. Одним из аспектов его реализации является интенсивное развитие донной фауны (по принципу унаследованности (Романкевич, 1971)).

И, действительно, наряду с эндемизмом и полимиксностью для донной фауны Антарктики характерно обилие (Колтун, 1969). В самых верхних горизонтах сублиторали (до 50 м) биомасса бентоса достигает 2–3 кгм$^{-2}$, на остальной части шельфа – до глубины 500 м – она в среднем также высока (450–500 гм$^{-2}$), превышая биомассу на сходных глубинах в других районах Мирового океана. Высокие значения биомассы донной фауны обусловлены интенсивным развитием сестонофагов – губок, мшанок, асцидий, на долю которых приходится более 60% общей биомассы бентоса. Глубже, до 1000 м, биомасса бентоса, снижаясь, сходна в её величиной в других райо-

нах Мирового океана. Второй аспект реализации избыточного органического вещества антарктических вод Ю.И. Сорокин (1971 а,б) видит в подпитке им тропических вод (об этом см. в главе IV).

Итак, антарктические воды характеризуются высоким содержанием ВОВ, обусловленным интенсивным продуцирование его в летний сезон и замедленным процессом трансформации.

Отличия в оценке органического вещества в антарктических водах, как и в других регионах, обусловлены различиями в примененных нами и другими авторами методах его учета.

Пространственная и временная изменчивость количества ВОВ в Антарктике сопряжено с таковой количества планктона и прежде всего – диатомового фитопланктона.

Обилие ВОВ в антарктических водах имеет своим следствием обильное развитие специфической донной фауны. Наличие значительного неиспользованного резерва ВОВ в антарктических водах свидетельствует о реальности существующего предположения (Сорокин, 1971 а) о возможности использования его сообществами более низких широт.

ГЛАВА VIII. САЛЬПЫ

8.1. Влияние океанографических условий на распределение сальп

Антарктическая экосистема весьма чувствительна к негативным воздействиям антропогенных и естественных факторов. Хищническое истребление китов в XX веке не привело к ожидавшемуся возрастанию обилия криля. Пищевую нишу крупных усатых китов заняли мелкоразмерные конкуренты – пингвины, рыбы, головоногие, тюлени-крабоеды, мелкие киты (Минке). При этом, по ориентировочным расчетам (Laws, 1985a), объем выедаемого количества криля последними превысил суммарный рацион китов в прошлом (при их обилии) более чем в 2 раза. По оценкам экспертов (Mikhalev, 2019) восстановление запасов китов (да и то не всех видов) может произойти (при благоприятных условиях) лишь через 50–100 лет. Промысел пелагических рыб и криля в отдельных районах ареала последнего из-за ограниченности объема их вылова вряд ли имел и имеет в настоящее время негативные последствия для экосистемы в целом.

Межгодовые флуктуации в обилии криля обусловлены главным образом успехом пополнения его популяции (в случае нереста рачков над мелководьями) и интенсивностью механического выноса личинок и взрослых животных из основы ареала течениями при интенсификации меридиональных процессов. Последнее так же определяет обилие и других компонентов планктона (в т.ч. фито- и мезозоопланктона) (Самышев, 1991, Samyshev, 2002). Наблюдающиеся в последние 50 лет существенные колебания в размере популяции криля и его потребителей связываются с климатическими колебаниями, происходящими в выделенных 6 областях трех секторов Южного океана несинхронно, а порой характеризующихся «противоположными знаками направленности процессов» (Масленников, 2003). Ситуация усугубляется нарастающим с 70-х годов прошлого века и по настоящее время проникновением в высокие широты южного полушария сальп и их способностью образовывать большие скопления (Harbison, Gilmer, 1976; Andersen, 1985; Minkina et al., 1999; Самышев, 2000 а, 2000 б; Ломакин, Самышев, 2004; Pakhomov et al., 2002, 2006; Flores et al., 2012, Groeneveld et al., 2020; Luo et al., 2022). Инвазия желетелого планктонного организма – сальпы *Salpa thompsoni* Foxton – в основу ареала криля южнее 60° ю.ш., сопровождается катастрофическим возрастанием ее численности. Последнее вызывает законную тревогу, поскольку пищевая активность туникат высока, а пищевые спектры этих объектов совпадают, т.е. сальпы являются пищевыми конкурентами как криля, так и мезозоопланктона.

По нашим наблюдениям в 1997 г. в водах, примыкающих к традиционному району промысла криля у Южных Оркнейских островов, кон-

центрация сальп, представленных *Salpa thompsoni* Foxton, превышала в 25 раз концентрацию криля (Самышев и др., 1997). Проведенный в 1998 году учет этих животных показал еще большее возрастание их количества: относительное обилие (сальпы **:** криль) в 1,5 раз превышало таковое в 1997 г. (Самышев, 2000а).

Сальпы – пелагические туникаты, имеющие сложный жизненный цикл, который состоит из перемежающихся генераций полового (колониальные формы, или бластозоиды) и бесполого (одиночные формы, или оозоиды) размножения. Две генерации различаются морфологически (Foxton, 1966). По сравнению с другими оболочниками (асцидиями, пиросомами, долиолидами), создающими с помощью ресничек пищевые токи воды, у сальп совмещены функции локомоции и питания. Сальпы плавают и питаются непрерывно, проталкивая воду через пищевод при сокращениях мышц туники. Кроме того, у них имеется «мукусная» сеть, улавливающая даже очень мелкие пищевые частицы, из которых с помощью слизи формируются пищевые комки. Такой способ питания делает сальп неизбирательными фильтраторами, эффективно захватывающими частицы в широком спектре размеров. Обладая высокой плодовитостью, темпом роста и скоростями фильтрации, сальпы способны давать резкие «вспышки» численности, образуя плотные скопления (Harbison, Gilmer, 1976; Deibel, 1982; Andersen, 1985).

С целью оценки влияния океанографических условий на распределение криля и сальп в марте-апреле 1997 и 1998 гг. на НИС "Эрнст Кренкель" были проведены экспедиции в Атлантический сектор Антарктики, в ходе которых был реализован комплекс биолого-океанографических экспериментов. Район исследований – пограничная область между морями Уэдделла и Скотия, получившая наименование зоны смешения вод соответствующих одноименных морей, где проходят основные пути миграции криля, а в недавнем прошлом велся активный промысел китов и рыб.

Данный район относительно хорошо изучен с позиции промысловой океанографии. Здесь учеными различных стран издавна ведутся гидробиологические, океанографические и рыбохозяйственные исследования. В результате к концу 60-х – началу 80-х гг. сложилось мнение, что одна из основных причин, способствующих формированию в данном регионе промысловых скоплений криля, связана с аккумулирующим влиянием топографических вихревых образований, которые генерируются в результате взаимодействия Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения с островами и различными формами рельефа дна; топографические вихревые образования квазистационарны и способствуют формированию этих скоплений, довольно устойчивых во времени (Масленников и др., 1971; Солянкин, 1972; Хвацкий, 1972; Макаров, 1972; Афанасьев, Масленников, 1983; Масленников, 2003). С ними также связывают локальные районы промысла криля, расположенные вдоль дуг

Южных Шетландских и Южных Оркнейских островов, которые интенсивно эксплуатировались в течение длительного времени добывающим флотом. Вместе с тем отмечено, что в отдельно взятых участках и в целом в районе происходят существенные сезонные и межгодовые изменения в обилии этих рачков, обусловленные особенностями океанографических условий в тот или иной период. В этом смысле представляет интерес рассмотреть эти условия и их влияние на распределение криля и сальп в конце антарктического лета в 1997 и 1998 гг. по материалам, полученным в Украинских Антарктических Экспедициях.

Комплекс биолого-океанографических исследований проводился на акватории зоны слияния вод морей Уэдделла и Скотия, от западных участков пролива Брансфилд и далее на восток вдоль дуг Южных Шетландских и Южных Оркнейских о-вов (рис. 86). Эксперимент включал как наблюдения на полигонных съемках и разрезах, так и непрерывную регистрацию биологических объектов и океанографических параметров среды на всех переходах судна. Поиск и учет криля в верхнем 200-метровом слое вод осуществлялся при помощи гидроакустического комплекса "Скат" с рабочей частотой 80 кГц, работавшего в режиме программного обмена с ПК. (Комплекс разработан в ИнБЮМ и изготовлен в СКТБ МГИ НАН Украины. Подробнее сведения о технических характеристиках комплекса приведены в работе (Самышев и др., 2000) и в главе IX. Облов сальп из-за технических условий на судне производился лишь в слое 0-100 м на комплексных станциях, а также при тралениях криля. В местах обнаружения промысловых и повышенных концентраций криля выполнялись глубоководные (до 1000–1500 м) мезомасштабные СТД-съемки и разрезы высокоточным измерительным комплексом "Исток – 7". Измерения температуры и солености на ходу судна, дискретность которых равнялась 3 с, осуществлялись при помощи зондирующего комплекса "Катран", блок которого с первичными преобразователями температуры и электропроводности морской воды был вмонтирован в носовую шахту судна на 2.5 м ниже ватерлинии. Информация о течениях получена на основе динамического метода, а также по расчетам навигационным методом по данным о сносе судна и ветре. Более детальные сведения о приборном оснащении экспериментальных исследований и о тактических приемах их реализации можно найти в работах (Булгаков и др., 2001; Самышев и др., 2000, Самышев, 2000а, 2000б).

Результаты анализа биолого-океанографического эксперимента позволяют выделить ряд общих закономерностей, которые были типичными для крупномасштабных полей гидрофизических параметров среды обитания криля и сальп, а также распределения концентраций рассматриваемых биологических объектов на исследуемой акватории.

В Атлантическом секторе Антарктики в марте-апреле 1997, 1998 гг. основной перенос криля был сосредоточен вдоль дуг Южных Шетландских и Южных Оркнейских о-вов. Генеральный вынос криля в восточ-

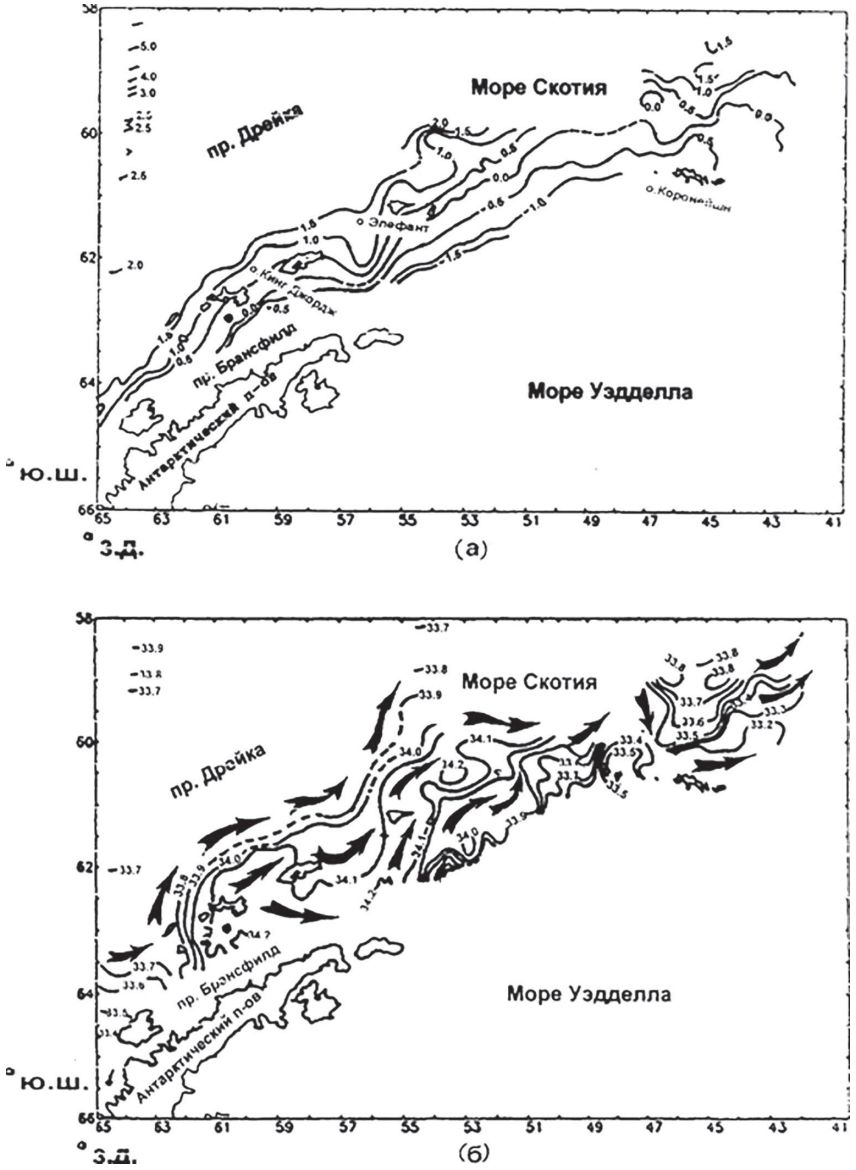


Рисунок 86. Температура (а), циркуляция и соленость вод (б) на поверхности океана в марте-апреле 1998 г.

ном направлении обусловлен Южной ветвью Антарктического Циркумполярного течения (ЮВ АЦТ). Для течения была характерна вихревая структура с горизонтальным масштабом вихревых образований от 20 до 60 миль. Вдоль ЮВ АЦТ наблюдался хорошо выраженный меандрирующий крупномасштабный фронтальный раздел, который состоял из ряда локальных фронтальных образований среднего и мелкого масштабов. Выделенная еще Диконом (Deacon, 1933, 1937), эта вторичная

фронтальная зона получила подтверждение своего существования последующими исследованиями (Богданов и др., 1969). В нашем случае фронт разделял относительно теплые и малосоленые воды Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения от холодных и соленых вод моря Уэделла. Он четко выделялся на поверхности океана и в подповерхностной структурной зоне вод в виде полос максимального горизонтального градиента в полях температуры, солености, гидрохимических элементов (рис 86).

По биологическим характеристикам в популяции криля исследуемого региона четко выделялись рачки различных вод: Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения и моря Уэделла. Это разделение наблюдалось вдоль фронта ЮВ АЦТ. Данный фронтальный раздел также представлял собой естественную пограничную область между скоплениями сальп и криля, основа ареала которого расположена в более холодных водах моря Уэдделла.

В то же время гидрофизические условия в марте-апреле 1997 г. существенно отличались от условий за тот же промежуток времени в 1998 г., что явилось одной из возможных причин, обусловившей межгодовые различия в распределении скоплений биологических объектов в исследованном регионе.

В 1998 г. на обширных акваториях Полярной и Антарктической климатических зон в ходе второй морской украинской антарктической экспедиции был выявлен ряд крупномасштабных аномальных явлений. Это сопровождалось отрицательными отклонениями от средних месячных норм значений температуры и солености в верхнем слое вод, аномальным смещением к северу на поверхности океана крупномасштабных фронтов, интенсификацией течений, мощным выносом вод большого количества айсбергов из моря Уэдделла (Булгаков и др., 2001). При этом межгодовые различия характеристик среды обитания криля (Южная ветвь АЦТ и связанный с ней фронт) выражались в следующем. Фронт Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения на поверхности океана в 1998 г. был смещен к северу примерно на 100 миль по сравнению с соответствующим промежутком времени 1997 г. Основной фронтальный раздел был существенно деформированным в меридиональном плане и возмущенным мезомасштабными меандрами (рис. 86). Температура воды на поверхности в южной части исследованной акватории в 1998 г. была повсеместно отрицательной и ниже примерно на 0,5 ˚С у Южных Шетландских о-вов и на 1,0–1,5 ˚С – у Южных Оркнейских, а соленость меньше на 0,5–0,7‰ по сравнению с предыдущим годом. Скорость течений на поверхности в 1998 г. на одних и тех же участках исследованной акватории примерно в 2–2,5 раза превышала соответствующие значения, наблюдавшиеся в 1997 г. (Булгаков и др., 2001).

Как в первой, так и во второй экспедициях наиболее плотные скопления криля (до промысловых) были обнаружены в районах трех о-вов: Кинг Джордж, Мордвинова (Элефант) и Коронейшен (Самышев и др., 2000), локальная циркуляция вод вокруг которых имела сходные черты, определявшиеся топографическим эффектом. В районе каждого из этих островов в преобладающем большинстве случаев наблюдался волнообразный меандр Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения. При этом циклоническая (тыловая) часть волны располагалась над западным, северо-западным островными шельфами, а ее передняя (антициклоническая) часть омывала острова с юга и востока. В этих же районах в недавнем прошлом велся активный промысел криля и рыб.

В первых двух районах запасы криля в течение года существенно изменились, тогда как у о. Коронейшен они практически не претерпели межгодовых вариаций (Самышев и др., 2000). Примерно в этих же районах были зафиксированы наиболее плотные скопления сальп, количественные показатели которых существенно возросли в 1998 г. (Самышев, 2000 а). Криль был сконцентрирован во внутренних частях холодных циклонических вихревых образований моря Уэделла. Среда его обитания характеризовалась квазиоднородной по вертикали структурой термохалинного поля и поля плотности. Наиболее плотные поля теплолюбивых сальп были приуроченными к центрам теплых антициклонических вихрей и меандров Южной ветви АЦТ. Они располагались на участках с ярко выраженной вертикальной стратификацией верхнего слоя вод над слоем скачка плотности. В окрестности слабо возмущенных в меридиональном плане участков фронта скопления рассматриваемых биологических объектов не были зафиксированы.

Рассмотрим более детально особенности гидрофизических параметров среды обитания криля и наблюдавшиеся их изменения от года к году, а также межгодовые вариации распределения и запаса биологических объектов для каждого из указанных выше продуктивных участков.

Район о. Кинг Джордж. В марте 1998 г. на северо-западном шельфе о. Кинг Джордж было обнаружено самое плотное за все время исследований промысловое скопление криля (рис. 87а), на котором работали несколько крупнотоннажных польских траулеров (Самышев и др., 2000). Скопление было аккумулировано мощным циклоническим меандром фронтального раздела Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения, который отчетливо прослеживался в полях температуры и солености (рис. 86). Горизонтальный масштаб этого вихревого образования был примерно равным 50–60 миль. Скорость течения на его периферии на поверхности океана колебалась в пределах 40–70 см/с.

Промысловое скопление криля располагалось в северо-восточной части меандра и имело площадь 294,8 кв.миль. Согласно результатам гидроакустической съемки запас криля в этом районе оценен в 182565 т при средней биомассе около 180 г/м^2. В отличие от других продук-

тивных участков здесь на всех галсах эхолотирования агрегации криля были плотными и разлитыми (последний термин заимствован из (Самышев, 1991)). Их горизонтальная протяженность достигала 1–2 миль, а высота – 30–50 м. Ядро скопления располагалось на глубинах 15–40 м (рис. 87 а).

22–23 марта 1998 г. в районе работы промыслового флота был выполнен меридиональный СТД-разрез протяженностью около 10 миль, плоскость которого прошла примерно через срединную часть скопления рачка. Полученные данные отразили фактические гидрофизические параметры вертикальной стратификации среды обитания столь плотного скопления криля. Вертикальная стратификация полей температуры и солености значительно отличалась от стратификации гидрофизических элементов среды других акваторий, исследованных в ходе двух экспедиций. На участках промысла криля наблюдались однородные по вертикали воды. Слой скачка температуры и солености был зафиксирован на самых мелководных участках шельфа, над глубинами 150–170 м. Далее на север градиент в слое скачка уменьшался на порядок. Типичный для антарктических широт подповерхностный минимум температуры находился над свалом глубин и был существенно трансформированным. Ядро этого экстремума разделяла теплая прослойка. В нем также наблюдались многочисленные инверсионные образования, свидетельствующие о близости фронта. Скопление криля располагалось в верхнем квазиоднородном слое толщиною до 55 м, который был представлен Антарктической поверхностной водной массой с температурой около 1,0 ˚С и соленостью 34,0–3,1‰.

В марте 1997 г в районе о. Кинг Джордж плотные концентрации рачка не были обнаружены. Фронт ЮВ АЦТ в это время находился южнее о-ва и был незначительно возмущенным в меридиональном плане.

Район о. Элефант. 24–26 марта 1998 г. в районе, примыкающем к западному шельфу о. Элефант, была выполнена СТД-съемка, которая включила 12 станций. Параллельно СТД-измерениям был реализован комплекс биологических наблюдений. Аналогичные экспериментальные исследования данного продуктивного участка были проведены в конце марта 1997 г.

Анализ результатов показал, что на акватории полигона был зафиксирован фрагмент циклонического меандра Южной ветви АЦТ, который содержал воды моря Уэдделла. Ширина струи течения – 20–25 миль, скорость на поверхности – до 40–50 см/с, перепад температуры через фронтальный раздел этой струи – от 1 ˚С на южной стороне течения до 2 ˚С на северной. Форма меандра соответствовала форме выступа в донной орографии внутреннего склона дуги Скотия, что подтверждает топографическую природу рассматриваемого циклонического вихревого образования (рис. 86, 88).

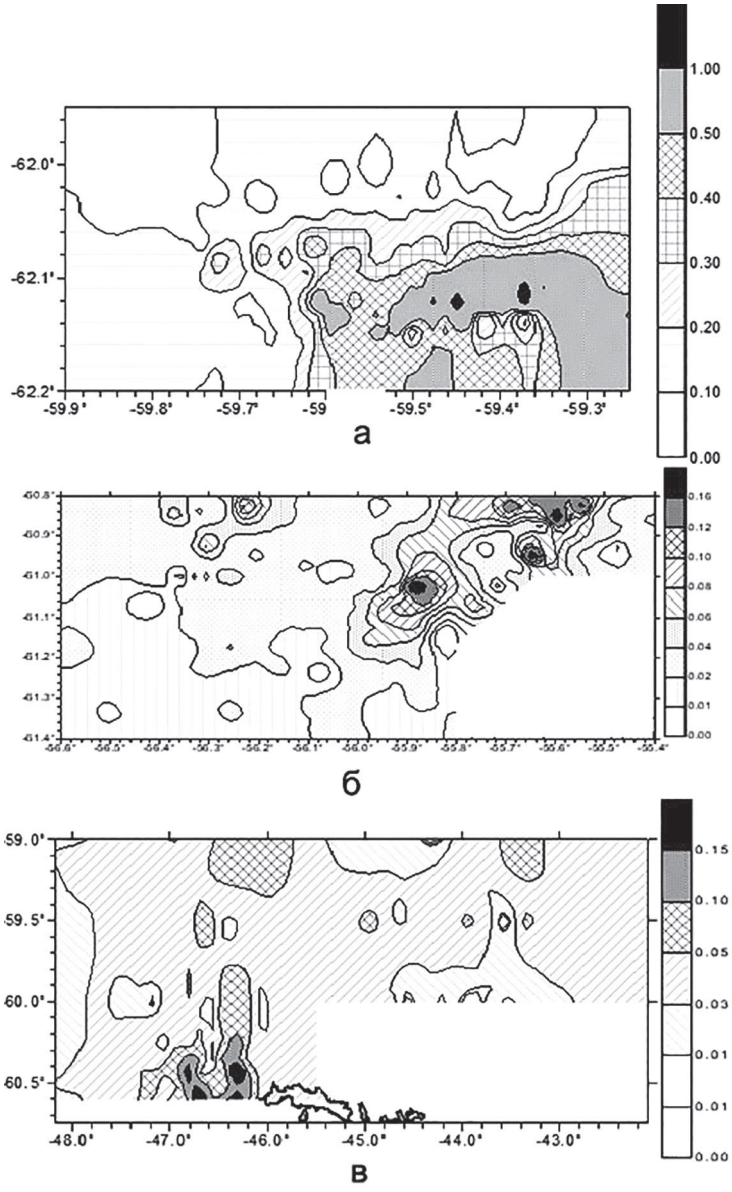


Рисунок 87. Распределение биомассы криля (г/м²) по данным гидроакустических съемок в марте-апреле 1998 г.: а – в районе о. Кинг Джордж; б – у о. Элефант; в – в районе о. Коронейшен.

Наиболее плотные, но не промысловые, скопления криля были сосредоточены в верхнем квазиоднородном слое вод, толщина которого не превышала 50 м, во внутренней области меандра с температурой ядра 1,0-1,1˚С и соленостью около 34,1‰ (рис. 87 б, 88).

Характерной особенностью распределения криля как на полигоне в целом, так и на участке его агрегирования было отсутствие разлитых

скоплений рачка. Наблюдался преимущественно стайный тип распределения. Ядра скоплений, имевших высоту от 5 до 50 м, располагались на глубинах 15–50 м. Запас криля при сравнительно невысоких средних значениях плотности агрегации стай достигал 91тысячи т. Почти половина его была сосредоточена на четверти обследованной акватории при средней плотности около 50 г/м² (рис. 87 б).

Как уже отмечалось, аналогичная описанной выше гидрологическая ситуация в районе о. Элефант наблюдалась в марте 1997 г. Однако, несмотря на то, что в это время рассматриваемый циклонический меандр обладал меньшей интенсивностью, скопления криля в его внутренней части отличались большей (до промысловых критериев) плотностью.

В марте-апреле 1997 г. промысловый флот работал у о. Элефант, вылавливая до 50–60 т рачка за судосутки. По сведениям капитанов польских траулеров скопления криля в это время не отличались стабильностью во времени, что могло быть следствием частых и резких смен естественных синоптических процессов в атмосфере и неустойчивости локальной циркуляции вод. Протяженность скоплений криля колебалась от 20 до 300 м, а плотность – около 150 г/м².

Вероятно, что одна из причин ухудшения промысловой обстановки у о. Элефант в 1998 г. связана с заселением данного района аномально плотными скоплениями сальп.

Так, согласно (Самышев, 2000 а), в 1998 г было зафиксировано максимальное за всю историю наблюдений в данном районе обилие этих животных. Сальпы были распространены по всей акватории полигона. Их общая биомасса достигла 5,12 млн. т (рис. 89 а). Максимум концен-

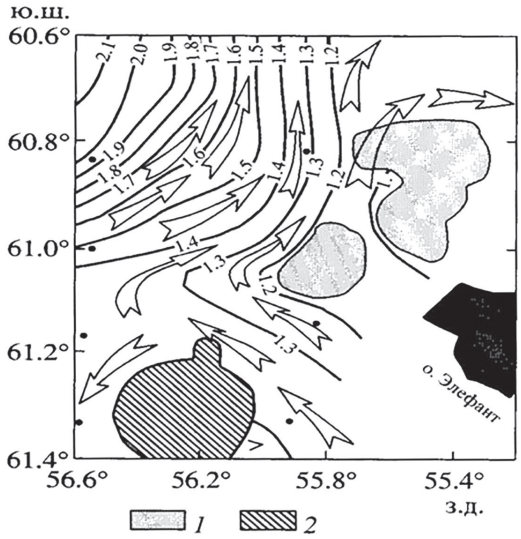


Рисунок 88. Циркуляция, температура воды на поверхности океана и положение максимумов концентраций скоплений криля и сальп в районе о.Элефант в марте 1998 г. 1 – максимум концентрации скоплений криля; 2 – максимум концентрации скоплений сальп.

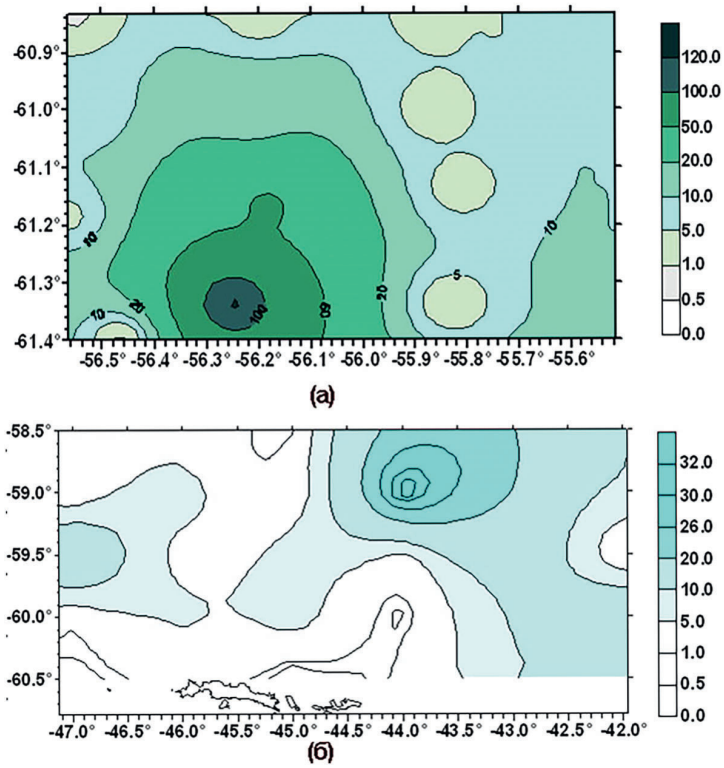


Рисунок 89. Распределение биомассы сальп (г/м³) в слое 0–100 м в марте-апреле 1998 г.: (а) – в районе о. Элефант; (б) – у о. Коронейшен.

трации сальп находился в центре трансформированного относительно теплого и малосоленого антициклонического вихревого образования, содержащего воду Южной ветви АЦТ, которое располагалось в юго-западной части полигона, южнее ядра скопления криля. Температура ядра этого вихря на поверхности океана составляла около 1,5 ˚С, а соленость – 33,8‰ (рис 88, 89 а).

Отмеченный факт дает основание полагать, что один из механизмов, обусловливающих наблюдаемое в последние годы аномальное распространение сальп на юг, вероятно, связан с трансфронтальным меридиональным вихревым обменом. Возможно, что трансформация крупномасштабных течений Атлантического сектора Антарктики и активизация трансфронтального обмена на межгодовом масштабе вызывают аномально мощный перенос к югу аккумулированных антициклоническими вихрями Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения теплолюбивых сальп и заселение этими животными ареала криля. Локальные скопления криля, в свою очередь, в результате трансфронтального обмена в системе холодных циклонических вихрей могут перемещаться на значительные расстояния к северу от фронтального раздела ЮВ АЦТ на акватории обитания сальп.

В основе массового развития сальп в антарктической зоне усматривается трофический фактор. Однако механизм этой связи разными авторами интерпретируется по-разному. Так, по (Loeb et al., 1997) различия в обилии сальп и криля (по многолетним наблюдениям у о. Элефант) могут объясняться различной ледовитостью Атлантической части Антарктики в разные годы, степень которой предопределяет доступность пищи этим планктерам: при высокой ледовитости сальпы лимитированы в корме, в то время как криль способен "выгрызать его изо льда". По (Самышев, 2000 б; Minkina et al., 1999) результаты экспериментальных и полевых наблюдений и балансовые расчеты в экосистеме свидетельствуют о значительно более высокой пищевой активности у сальп, чем у криля, в результате чего первые, будучи занесенными в высокопродуктивные зоны, возникающие в стационированных круговоротах, используют аккумулированную в них (в том числе накапливающуюся в градиентных слоях) пищу.

Район о. Коронейшен. В конце марта – начале апреля 1997, 1998 гг. на полигоне к северу от о. Коронейшн в узлах регулярной сетки (~ 30 станций) с шагом 30 миль были проведены комплексные биолого-океанографические исследования.

Локальная динамика вод у о. Коронейшен имеет свои особенности. Здесь, кроме волнообразного обтекающего остров меандра, примерно в 200 милях на север от него расположен мощный антициклонический топографический вихрь, который образуется вследствие взаимодействия Южной ветви АЦТ с поднятием Пири (Булгаков и др., 2000) (рис. 90). Анализ современной базы океанографических данных (Levitus, Boyer, 1994) свидетельствует о том, что все без исключения океанографические экспедиционные исследования, которые были проведены в этом районе, отмечали наличие интенсивного антициклонического вихревого образования над вершинной поверхностью поднятия Пири, что указывает на квазистационарность и топографическую природу данного вихря.

К юго-западу от этого вихря наблюдался циклонический вихрь моря Уэдделла. По результатам полигонной СТД-съемки была зафиксирована лишь его восточная периферия. Весь вихрь довольно отчетливо виден на схемах горизонтального распределения температуры и солености на поверхности океана, полученных на основе данных непрерывной регистрации этих характеристик на ходу судна (рис. 86).

Термохалинные характеристики вихревых образований в данном районе в 1998 г. заметно отличались от параметров описанных выше соответствующих вихревых образований у о-вов Кинг Джордж и Элефант. Так, температура и соленость верхнего квазиоднородного слоя циклонического вихря были заметно ниже и составляли соответственно 0,5 ˚С и 33,4‰. В центре антициклонического вихревого образования над поднятием Пири температура и соленость на поверхности достигали 1,5 ˚С и 33,8‰ (рис. 86). Эти региональные отличия были связаны с влиянием

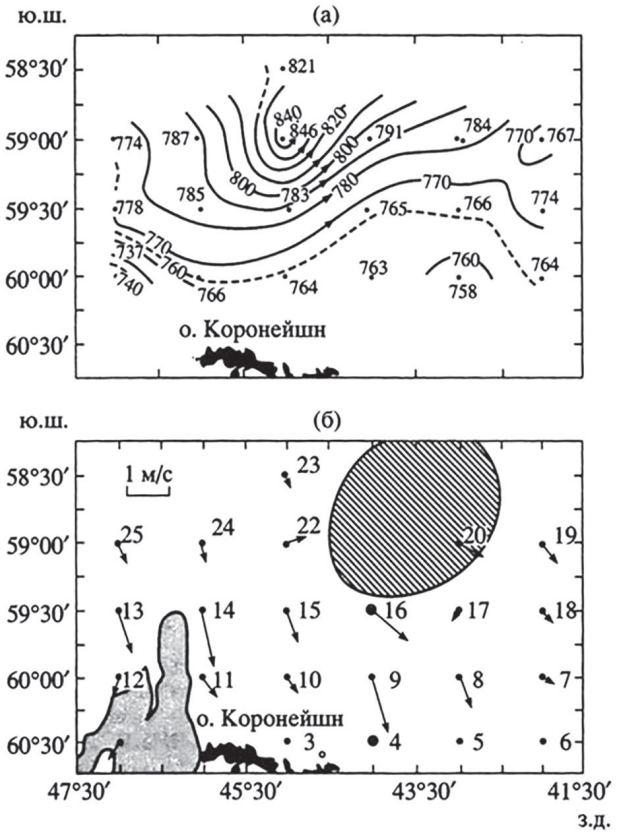


Рисунок 90. Динамическая топография поверхности океана относительно 1000 м (а); циркуляция на поверхности по данным о сносе судна, положение максимумов концентраций скоплений криля и сальп (б) в районе о. Коронейшен в марте-апреле 1998 г. Условные обозначения см. рис. 88.

полей айсбергов, количество которых в районе о. Коронейшн в 1998 г. оценивалось как аномально высокое (Булгаков и др., 2001).

Скорость течений и интенсивность вихревых образований в районе о. Корнейшн в марте-апреле 1998 г. были существенно выше по сравнению с соответствующим промежутком времени 1997 г. (Булгаков и др., 2000). В обеих ситуациях наиболее плотные скопления криля были сконцентрированными во внутренней области холодного циклонического вихря, содержавшего воды моря Уэдделла.

По результатам гидроакустической съемки площадью 14,1 тысяч кв. миль, выполненной на акватории данного полигона в 1998 г., суммарная биомасса криля достигла 1,22 млн. т при средней плотности распределения 25,2 г/м². Наиболее плотные агрегации промысловой значимости были обнаружены на участке традиционного скапливания рачка, примыкающем к северо-западному шельфу о. Коронейшен. Здесь на площади более 940 кв. миль суммарное количество криля достигло 180 тысяч т при средней плотности скопления 56 гм$^{-2}$ (рис. 87 в, 90).

По данным учета в прежние годы (Самышев и др., 2000), запас криля на рассматриваемом полигоне изменялся в пределах 1,1–2,5 млн. т. Меньшее из приведенных значений приходится на 1996 г. По сравнению с 1997 г. пространственное распределение криля у Южных Оркнейских о-вов сохранило свои закономерности. Однако в 1998 г. степень агрегированности рачка, особенно на участке, где в прошлом осуществлялся его промысел, существенно возросла.

Поля сальп максимальной плотности наблюдались в центральной части теплого топографического вихря над поднятием Пири (рис. 89 б, 90). Общая биомасса сальп в 1998 г. на полигоне в районе о. Коронейшн по сравнению с 1997 г. возросла в 1,5 раза и достигла 37,4 млн. т (Самышев, 2000 а).

Основываясь на приведенных выше сведениях, можно сказать, что пелагическая система исследованного региона в последние годы претерпевает существенные структурные изменения, последствия которых недостаточно ясны. Образование промысловых скоплений криля в 1997 г. в районе о. Элефант и в 1998 г. у о. Кинг Джордж может быть связано со стабилизацией локальной циркуляции вод в области дуг Южных Шетландских и Южных Оркнейских о-вов. Здесь иностранным флотом велся успешный лов рачка. В связи с этим данный регион Атлантического сектора Антарктики, несомненно, перспективен в промысловом отношении.

Анализ данных биолого-океанографических экспериментальных исследований, которые были проведены с борта НИС “Эрнст Кренкель” в ходе первых двух украинских антарктических экспедиций, позволил выявить ряд следующих закономерностей (Ломакин, Самышев, 2004).

В Атлантическом секторе Антарктики в марте-апреле 1997, 1998 гг. основной перенос криля был сосредоточенным вдоль дуг Южных Шетландских и Южных Оркнейских о-вов. Генеральный вынос криля в восточном направлении осуществлялся Южной ветвью Антарктического Циркумполярного течения, характеризовавшейся развитой вихревой структурой. Вдоль течения наблюдался хорошо выраженный меандрирующий крупномасштабный фронтальный раздел, который состоял из ряда локальных фронтальных образований среднего и мелкого масштабов. Этот фронт разделял относительно теплые и малосоленые воды Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения от холодных и соленых вод моря Уэдделла. Фронт также представлял собой естественную границу между скоплениями теплолюбивых сальп и криля, ареал которого расположен в более холодных водах моря Уэдделла.

Как в первой, так и во второй экспедициях наиболее плотные скопления криля (до промысловых) были обнаружены в районах трех островов: Кинг Джордж, Элефант и Коронейшен. Локальная циркуляция вод вокруг этих островов имела сходные черты, определявшиеся топографическим эффектом. В районе каждого из островов, как правило, на-

блюдался волнообразный меандр Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения. При этом циклоническая (тыловая) часть волны располагалась над западным, северо-западным островными шельфами, а ее передняя (антициклоническая) часть омывала острова с юга и востока.

Поля криля максимальной концентрации наблюдались во внутренних частях холодных циклонических вихревых образований моря Уэдделла. Среда обитания рачка характеризовалась однородностью по вертикали термохалинного поля и поля плотности. Наиболее плотные скопления теплолюбивых сальп были приуроченными к центрам теплых антициклонических вихрей и меандров Южной ветви АЦТ. Они располагались на участках с ярко выраженной вертикальной стратификацией верхнего слоя вод над слоем скачка плотности.

Основные межгодовые различия гидрофизических параметров среды обитания криля с 1997 по 1998 г. выражались в смещении к северу примерно на 100 миль фронта Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения, в более мощном выносе вод из моря Уэделла, в увеличении скорости течений на поверхности океана, интенсификации топографических вихревых образований у островных шельфов. Последний из указанных факторов мог оказаться возможной причиной межгодовых вариаций концентраций криля у островов Кинг Джордж и Элефант и значительного роста общего запаса и концентраций сальп, отмеченных в 1997 и 1998 гг. в пределах исследованной акватории. Меридиональный вихревой обмен через фронт Южной ветви Антарктического Циркумполярного течения является одним из возможных значимых абиотических факторов среды, который обусловливает наблюдаемое в последние годы аномальное проникновение сальп к югу.

Шельфы Южных Шетландских и Южных Оркнейских о-вов остаются перспективными в промысловом отношении участками Атлантического сектора Антарктики.

8.2. Энергетический метаболизм антарктической *Salpa thompsoni* Foxton и его временная и пространственная изменчивость

Видовой состав, биология, распределение, сезонная изменчивость в развитии и относительной численности разных стадий их жизненного цикла в разные сезоны года достаточно хорошо изучены (Makintosh, 1934; Foxton, 1966). Эти исследования продолжаются в настоящем (Самышев, 2000 а,б; Pakhomov et al., 2002; Gille, 2002; Atkinson et al., 2004; Самышев, Ломакин, 2004; Smetacek, Nicol, 2005; Pakhomov et al., 2006, 2011; Bombosch, 2008; Loeb, Santora, 2011; Stomska, 2015; Pakhomov, Hunt, 2017; Stomska et al., 2021).

Большая часть того, что мы знаем о функциональных характеристиках сальп, основана на исследованиях, выполненных в низких и средних

широтах. Величины энергетического обмена – одного из показателей, характеризующего физиологические особенности этих животных, – известны у субарктических (Madin, Purcell, 1992), тропических (Cetta et al., 1986) и субтропических видов туникат (Ikeda, 1974; Павлова, 1975; Аболмасова, 1978). Приводимые этими авторами данные свидетельствуют о достаточно высокой интенсивности энергетического метаболизма изученных туникат в этих широтах.

Первые сведения об интенсивности обмена *Salpa thompsoni*, массового вида в условиях Антарктики, приводятся в работе (Ikeda, Mitchell, 1982). Авторами выполнено 12 опытов, два из них с колониальными формами. При этом получены относительно невысокие величины интенсивности обмена у животных. Этими авторами также был сделан вывод о недостоверности различий в уровне метаболизма у двух жизненных форм сальп. Наши измерения, выполненные в ходе 3-ой Украинской Антарктической Экспедиции (УАЭ) преимущественно у одиночных форм (35 опытов с оозоидами и 4 с бластозоидами), свидетельствуют о гораздо более высоком уровне их энергетического метаболизма (Минкина, 2000). При этом комплекс гидробиологических данных, полученных в экспедиции, позволил сделать предварительную количественную оценку роли сальп в планктонной экосистеме региона в условиях массового развития желетелых (Minkina et al., 1999; Самышев, 2000а). Эти эксперименты были продолжены в 7-ой УАЭ в 2002 г. Опыты осуществлялись преимущественно на колониальной форме сальп. Полученный в указанных экспериментах массив данных позволяет, с одной стороны, в сравнительном аспекте рассмотреть величины интенсивности обмена у двух форм исследуемой сальпы; с другой – обсудить эти результаты с таковыми других авторов для разных видов этих туникат.

Кроме того, в связи со столь бурной экспансией сальп в основу ареала антарктического криля важной задачей является определение «узких мест» существования популяций вселенцев в подвергшихся инвазии акваториях. С этой целью в данной работе был применен разработанный нами метод мониторинга «благополучия» пелагиали на основании оценки пространственной вариабельности уровня энергетического обмена (ЭО) массовых видов зоопланктона (Минкина, 2007, 2020).

Известно, что наиболее полно отражает физиологическое состояние пойкилотермных животных величина их энергетического обмена (ЭО), измеряемая в экспериментальных условиях. Изучение ответных реакции популяций гидробионтов предполагает охват протяженных акваторий, но пространственная изменчивость измеряемых величин ЭО гидробионтов оставалась не изученной ввиду высокой вариабельности результатов измерений, их «зашумленности», причины которой были мало понятны. В результате применимость метаболической теории в экологии гидробионтов вызывает сомнения у некоторых исследователей (Dodds et al., 2001; Tilman et al., 2004; Alcaraz, 2016). Но необходимость

оценить взаимосвязи функциональных характеристик планктона и особенностей функционирования экосистем по-прежнему являются очень актуальной (Calow, 1987; Brown et al., 2004; Kearney, Porter, 2009; De Bello et al., 2010; Allen, Polimene, 2011; Barneche et al., 2014; Hébert et al., 2017; Kiørboe T., Hirst, 2016).

Пространственная вариабельность ЭО гидробионтов остается «белым пятном» в экосистемных исследованиях, где важно оценить, каково суммарное воздействие среды обитания (пелагиали) на физиологическое состояние популяций массовых видов планктонных организмов, в том числе туникат. Не менее важным является решение и обратной задачи: на основании оценки физиологического состояния популяций массовых видов планктона, т.е. оценки «парциальной активности» популяций, выявить области обследуемой акватории, не благополучные с точки зрения экологии. К таковым относятся водные массы, подверженные загрязнению или неблагоприятным, порой катастрофическим, изменениям в их сообществах, связанным с биотическими факторами. Например, с массовыми вспышками численности местных видов или видов-вселенцев.

Представляются важными следующие вопросы: 1) каковы основные причины и механизмы большого разброса результатов измерения величин дыхания у антарктических сальп; 2) как соотносятся поля структурных показателей автотрофного звена с полями функциональных показателей этих представителей антарктического планктонного сообщества, в данной статье – с уровнем энергетического обмена; 3) выявление состояния популяции сальп при разных сценариях развития антарктического планктонного сообщества.

8.2.1. Методы и материалы исследований

Исследования энергетического обмена сальп проводились по программам 3-ей и 7-ой УАЭ на НИС «Э. Кренкель» (с 26 марта по 7 апреля 1998 г. на станциях полигонов в районах о.Элефант (Мордвинова), Южных Оркнейских о-вов и возле о. Кинг Джордж) и НИС «Горизонт» (с 11 марта по 18 марта 2002 г. в проливе Брансфилда) (рис. 91).

Сбор сальп для лабораторных исследований осуществлялся с кормы судна конической планктонной сетью (диаметр входного отверстия – 50 см, объем стакана-накопителя – 3 л, размер ячеи газа – 3 мкм) или большим сачком. Ловы выполнялись в приповерхностных горизонтах, на глубинах 0–15 м. В экспериментах использовались только живые особи, не имевшие повреждений тела и заметных отклонений от естественного поведения. При этом из колониальных форм, достигавших в длину нескольких метров, использовались фрагменты из 4–5 животных. Связь между особями в колониях довольно непрочная и распад колоний на фрагменты в большинстве случаев не приводит к травмам у отдельных особей. После экспериментов по измерению интенсивности обмена эти

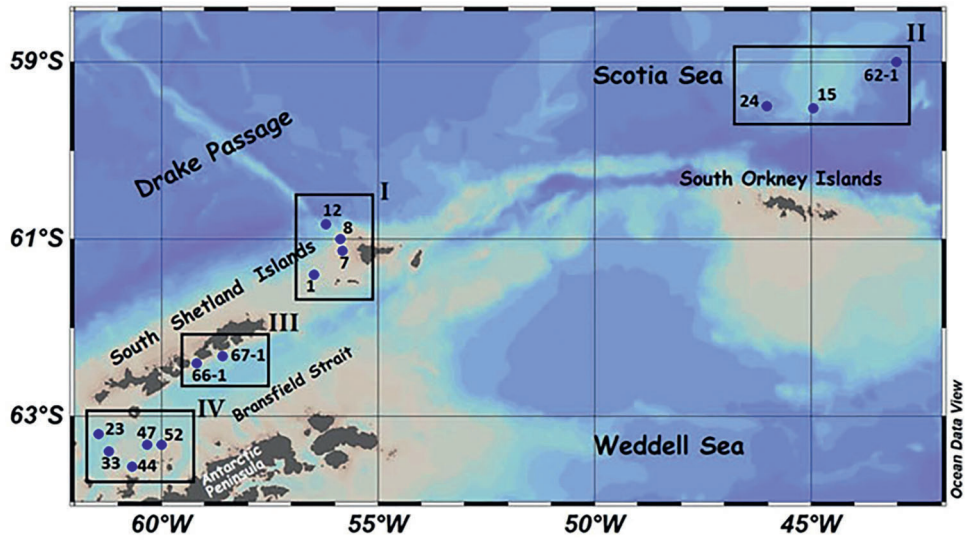


Рисунок 91. Схемы полигонов и номера станций, на которых выполнены измерения энергетического обмена сальп: в 1998 г. у о. Элефант (I), севернее Южных Оркнейских о-вов (II), в районе о. Кинг Джордж (III) и в 2002 г в проливе Брансфилда (IV).

фрагменты колоний успешно использовались в опытах по определению пищевых рационов у сальп (Минкина, Самышев, 2004).

Отловленные животные перед опытом содержались в аквариумах объемом 10–20 л, заполненных морской водой, освобожденной от взвеси и фитопланктона через мембранные фильтры с диаметром пор 0,45 мкм, не менее 12 ч, чтобы особи могли усвоить накопленную в желудках пищу и освободить кишечник, а также адаптироваться к ограничению жизненного пространства (Минкина, 2000). Адаптационный период оказался необходим также и для акклимации сальп к температуре 2–3 °С, которая устанавливалась как в «холодной лаборатории» на корме НИС «Э. Кренкель», так и в специально построенном «холодном помещении» (деревянный остов, обтянутый брезентом), располагавшемся на надстройке в кормовой части НИС «Горизонт».

Методика измерения интенсивности дыхания сальп по сравнению с таковой, использованной в 3-й УАЭ на НИС «Э. Кренкель» (1997/1998) (Минкина, 2000), была значительно усовершенствована. Для измерений использовался трехканальный полярографический оксиметр, снабженный датчиками кислорода (типа Кларка с платиново-серебряными электродами) и температуры, сконструированный и изготовленный в МНТК «Океан» МГИ НАНУ специально для 7-й УАЭ (Греков и др., 2003). Оксиметр был установлен в «холодном» помещении, через кабель прибор соединялся с блоком питания и ПК, расположенными в каюте.

После опорожнения кишечника сальпы пересаживались в респирометры разного объема – 0,2, 0,25, 0,5, 1 и 3 л, заполненные фильтро-

ванной морской водой. Респирометры закрывали специально сконструированными крышками, в который герметично вмонтированы датчики кислорода и температуры. Датчики кислорода периодически калибровались методом Винклера, титрование проб производилось с помощью бюретки с ценой деления 0,02 мл и автоматической установкой нуля. Продолжительность опытов обычно составляла от 4 до 18 ч, максимальная – до 26,5 ч. Вода в опытах с респирометрами объемом 1 и 3 л перемешивалась с помощью магнитных мешалок, сосуды меньшего объёма помещались на электрическую качалку. Питание приборов и освещение в ночное время осуществлялось через кабель, проведенный из помещения аварийного дизель-генератора на корме судна.

Опрос датчиков происходил каждые 0,5 мин. Внутренняя энергонезависимая память прибора позволяла хранить объем данных, соответствующий 100 час непрерывных измерений. Показания всех датчиков были выведены на монитор ПК. Получаемый объем данных позволил: 1) получать статистически достоверные данные, которые можно сглаживать и «фильтровать»; 2) регистрировать характер реагирования и время акклимации организмов к условиям опыта; 3) оценивать суточную ритмику дыхания сальп.

По завершении экспериментов определялся объем особей с помощью бюретки с ценой деления 0,1 мл и волюменометра Яшнова (Киселёв, 1969), где объём особей измерялся титрованием на бюретке с ценой деления 1 мл, и измерялась общая длина их тела. После удаления датчиков и животных измерялся оставшийся объем воды. Всего выполнено 55 экспериментов по измерению интенсивности энергетического метаболизма сальп (42 с оозоидами и 13 с бластозоидами).

При пересчете величин интенсивности обмена сальп, полученных разными авторами при различной температуре в опытах, для сопоставления с данными, полученными нами, использованы значения Q_{10} для Coelenterata по И.В.Ивлевой: 2,13 для диапазона температур 20–15 °С, 2,20 для 15–10°, 2,27 для 10–5 °С (Ивлева, 1981). 1 мг O_2 соответствует 0,3 мг углерода (Винберг, 1960), сухая масса тела *S. thompsoni* составляет примерно 2% от сырой массы, а содержание углерода в теле сальп – около 0,22% сырой массы (Аннинский, Щепкина, 2004).

Была использована оригинальная методика оценки временной и пространственной изменчивости интенсивности дыхания планктонных животных, включающая схему экспериментов и метод анализа результатов. Исследования последних лет показали, что нельзя игнорировать влияние на уровень дыхания гидробионтов плотности посадки организмов в респирометры, или, точнее, производной от нее величины – концентрации живой массы (Попов, 1981; Хайлов, Попов, 1983; Boaden, 1989; Минкина, Павлова, 1995; Minkina et al., 1996; Хайлов и др., 1999; Barneche et al., 2014; Минкина, 2020). Было показано, что плотностная регуляция физиологических функций гидробионтов в эксперименте связана с изменением поведенческих реакций и ингибированием процес-

сов жизнедеятельности метаболитами самих животных. Переменные величины концентрации массы, характеризующей суммарный эффект взаимовлияния особей в опыте, – одна из основных причин значительной вариабельности результатов измерения дыхания планктонных организмов, традиционно не учитываемая. Установлено, что с увеличением концентрации массы в эксперименте снижается интенсивность энергетического обмена у разных групп водных организмов (Попов, 1981; Хайлов, Попов, 1983; Boaden, 1989; Минкина, Павлова, 1995; Minkina et al., 1996; Хайлов и др., 1999; Минкина и др., 2006; Glazier, 2006):

$$C_w = N*W/V, \quad (43)$$

где N – число организмов в респирометре, W – сырая масса тела особи, V – объём респирометра.

Значимость этой зависимости значительно выше, чем традиционно изучаемой зависимости интенсивности дыхания от индивидуальной массы тела животных. Известно, что показатели степени регрессионных уравнений, описывающих эти два типа зависимостей, имеют значения: от массы тела около -0.2–0.25, от концентрации массы в пределах -0.6-0.8 (рис. 92 В) (Хайлов, Попов, 1993; Хайлов и др., 1999).

Другим фактором, способным существенно влиять на величины энергетического обмена, является суточные ритмы физиологических процессов и поведения гидробионтов. Суточный ритм дыхания может оцениваться статистическим трендом, который выделяется в такой выборке величин энергетического обмена для особи со средними размерами в данной жизненной форме, полученных в разное время суток (Самышев, 1991; Минкина, Павлова, 1995; Samyshev, 2002, Минкина, 2020). Но экспериментальное определение суточного ритма дыхания гидробионтов связано с рядом затруднений. Необходим достаточно большой объём выборки значений интенсивности дыхания, который может быть получен либо на многосуточных станциях, либо на основании длительной непрерывной регистрации кривых потребления кислорода животными в разное время суток. Эксперименты следует выполнять на одноразмерных особях, а плотность их посадки в респирометры должна быть одинаковой. Такой подход был использован для оценки суточной ритмики интенсивности дыхания криля (Самышев. 1991; Samyshev, 2002). Это не всегда возможно в полевых условиях. Мы применили более удобный подход, который предполагает использование значений интенсивности дыхания организмов разного размера в респирометрах разных объёмов, пересчитанных для постоянной величины концентрации массы C_o, в качестве которой было выбрано близкое к минимальному значение диапазона. В нашем случае значение C_o было выбрано равным 3 $гл^{-1}$ (рис. 92 В).

Таким образом, величина дыхания при постоянной температуре рассматривается как функция концентрации живой массы в опытах, индивидуальной массы тела особей и времени суток.

Величины интенсивности обмена пересчитывалась по формуле:

$$R_o/W=R/W\cdot(C_w/C_o)^{b1}, \quad (44)$$

где C_o – выбираемая для анализа постоянная величина концентрации массы, R_o/W – приведенное значение интенсивности дыхания, R/W - измеренное значение, b1 – показатель степени в регрессионном уравнении вида $R/W= a_1*C_w^{-b1}$.

Предложенный метод анализа данных и схема экспериментов позволяют формализовать анализ результатов, полученных в самых разных условиях, использовать все значения из выборки измеренных величин интенсивности дыхания как в целях их корректного сравнения, так и для оценки их суточной вариабельности.

Принимая во внимание связь интенсивности дыхания с массой тела ($R/W=a_2*W^{-b2}$), величины Ro/W пересчитываются для средней индивидуальной массы $W_{av.}$ в выбранных размерных классах организмов:

$$R'/W= Ro/W * (W/ W_{av.})^{-b2}, \quad (45)$$

где R'/W – нормированные по параметрам массы значения интенсивности дыхания.

Величины, принадлежащие разным кривым динамики дыхания, полученным в различных точках исследуемой акватории, после нормирования могут быть использованы для выделения суточного тренда. Пространственный масштаб исследований определяет и шаг оценки суточного ритма дыхания животных. Для мезомасштабной шкалы достаточно выбрать интервал порядка одного часа. Для каждого часа суток формируются выборки из текущих нормированных значений кривых динамики энергетического обмена, полученных в различных узлах полигона на обследуемой акватории (процедура осреднения по пространству). Рассчитываются средние величины по всему полигону для каждого часа суток. Их совокупность образует тренд дыхания данного вида или жизненной формы (процедура осреднения по времени).

Метод предполагает последовательное исключение составляющих разброса измеряемых величин дыхания, связанных с условиями эксперимента. Среднесуточная величина энергетического обмена вида, рассчитываемая по тренду, принимается за статистическую «норму» ($R'/W_{100\%}$). Влияние конкретной океанографической ситуации на состояние популяций планктона описывается оставшейся компонентой вариабельности интенсивности метаболизма организмов данной видовой принадлежности. Рассчитываются величины отклонений Δ (в %) средних результатов (R'/Wav.) за интервал суток T выполнения экспериментов в различных узлах сетки станций от средней величины по выделенному для всего полигона тренду за этот же интервал времени (R'/WT), отнесенных к полученной «норме» для всей обследуемой акватории:

$$\Delta = (R'/Wav. - R'/W_T) / R'/W_{100\%}. \quad (46)$$

Влияние гетерогенности среды обитания данного вида описывается оставшейся компонентой изменчивости интенсивности ЭО. Ряды величин отклонений от полученной «нормы», рассчитанные в узлах сетки станций, позволяют строить поля их распределения. Анализ и согласование полей различных океанографических и биологических характеристик является традиционной задачей океанологии. Разработанный метод биологического мониторинга позволяет получать новую информацию, необходимую для объективной оценки состояния популяций массовых видов зоопланктона в естественных условиях и принятия обоснованных решений по оптимальному их использованию.

8.2.2. Результаты и их обсуждение

На рисунке 92 А изображены размерно-весовые характеристики использовавшихся в наших экспериментах одиночных и колониальных форм сальп, полученные нами по результатам двух экспедиций. Различия коэффициентов уравнений, описывающих соответствующие кривые, связаны с различиями формы тела у особей, принадлежащих к разным генерациям. Кривая 3 по данным Б.Е. Аннинского и А.М. Щепкиной (2004) приведены этими авторами для обеих форма сальп совместно.

На рисунке 92 В приведена полученная в наших экспериментах зависимость интенсивности энергетического обмена от концентрации массы сальп. Использование широкого спектра объемов респирометров и размеров сальп позволило нам получить величину C_w в пределах от 2,0 до 90,4 гл$^{-1}$. Здесь же нанесены пересчитанные нами к 3 ^oC аналогичные зависимости, рассчитанные авторами по данным Е.В. Павловой (Павлова, 1975) для 2 видов сальп из Средиземного моря при 20^oC в диапазоне C_w от 0,017 до 9 гл$^{-1}$ (кривая 3) и по данным Т. Икеды (1974) для шести видов туникат (5 видов сальп и одного вида пиросом) из тропической части Пацифики в диапазоне концентраций живой массы 0,7–20 гл$^{-1}$. Кривая зависимости интенсивности обмена средиземноморских туникат (не указан тип генераций) и концентрации массы в опытах Е.В. Павловой (1975) хорошо согласуется с нашими данными для колониальных сальп. Отсюда следует, что принятые в наших расчетах величины Q_{10} для *Coelenterata* по (Ивлева, 1981) близки к таковым для сальп, значения которых в прямых измерениях не определены. Известны только оценки Ikeda, Bruce (1986), Igushi, Ikeda (2004), сделанные по результатам других авторов при разных температурах для разных видов сальп и без учета концентрации живой массы животных в этих опытах.

Получена достаточно надёжная оценка зависимости интенсивности обмена R/W от C_w. Показатель степени равен -0,84 для одиночных сальп и -0,91 для колониальных (рис. 92 В), в то время как показатели степени в уравнениях зависимости интенсивности дыхания от индивидуальной массы тела равны -0,09 и -0,06 соответственно (рис. 93 В), т.е. интенсив-

ность дыхания сальп практически от массы тела не зависит. Как было показано ранее (Минкина, 2000), связь интенсивности метаболизма с концентрацией массы у *S. thompsoni* оказалась более значимой, чем традиционно изучаемая зависимость от индивидуальной массы тела. Как и следовало предполагать, у колониальных *S. thompsoni* зависимость интенсивности дыхания от концентрации массы слабее, чем у одиночной формы.

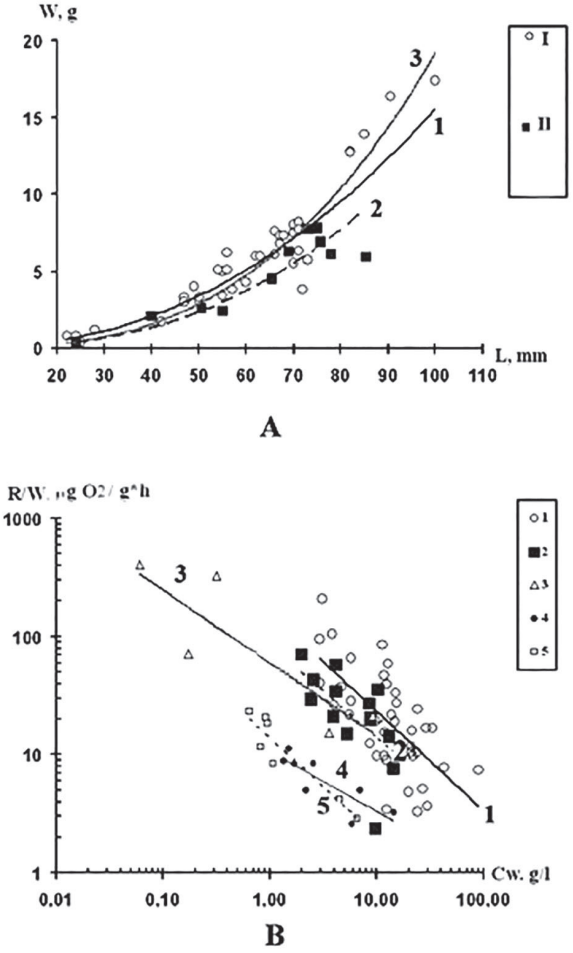


Рисунок 92. Зависимость сырой массы сальп от длины тела (A) и связь интенсивности дыхания сальп R/W с концентрацией живой массы в респирометрах при 3°C (B).
A – I – одиночные формы, II – колониальные. 1 – $W = 0{,}006\ L^{2.19}$, число измерений N=41, коэффициент корреляции r^2=0,897 (собственные данные; 2 – $W = 0{,}00016\ L^{2.53}$, N=13, r^2=0,93 (собственные данные); 3 – $W = 0{,}0000634\ L^{2.34}$, N=60, r^2=0,94 (по данным (Аннинский, Щепкина, 2004)), зависимость общая для обеих форм сальп.
B – 1 – $R/W = 161{,}22\ Cw^{-0.84}$, r^2=0,447 (собственные данные); 2 – $R/W = 85{,}38\ Cw^{-0.91}$, r^2=0,59 (собственные данные); 3 – рассчитано авторами по данным Е.В. Павловой (1975): $R/W = 60{,}2\ Cw^{-0.62}$, N=20, r^2=0,747; 4 – рассчитано авторами по данным T. Ikeda (1974) для 5 видов колониальных форм туникат: $R/W = 7{,}23\ Cw^{-0.69}$, N=7, r^2=0,876 и 5 – для одиночных форм 3 видов сальп: $R/W = 10{,}63\ Cw^{-0.51}$, N=8, r^2=0,680.

В целях сравнения корректно использовать только значения интенсивности дыхания сальп, пересчитанные для постоянной величины концентрации массы C_o, в качестве которой было ранее выбрано близкое к минимальному значение диапазона (Минкина, 2000). Все величины интенсивности дыхания приводились к C_o= 3 гл$^{-1}$ по формуле (44).

Результаты изображены на рисунке 93 В и приведены в таблице 30. В этой таблице сведены пересчитанные авторами в принятых единицах

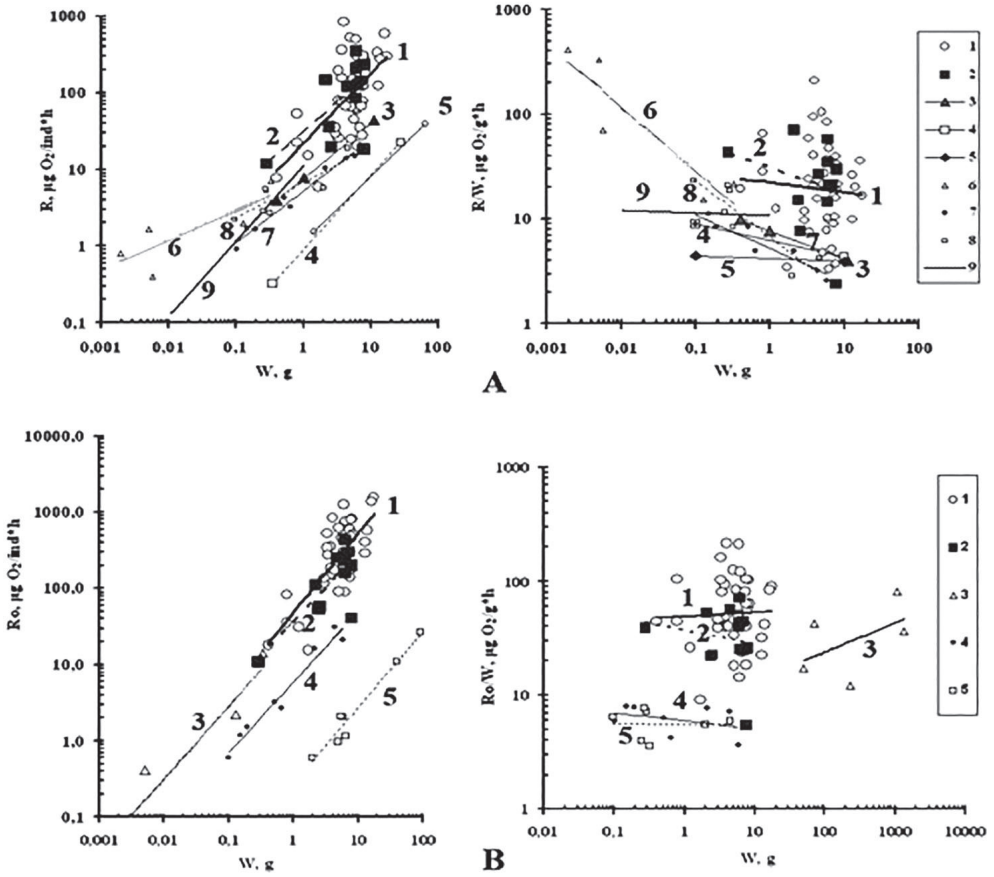


Рисунок 93. Уровень энергетического обмена сальп из разных зон Мирового океана, приведенный к 3 °С, в зависимости от массы тела.

А – концентрация массы в опытах Cw – величина переменная; 1,2 –собственные данные для одиночных и колониальных форм; 3 – данные для *S.thompsoni* по (Ikeda, Mitchell, 1982); 4,5 – данные для колониальных и одиночных форм *S. thompsoni* соответственно, по (Igushi, Ikeda, 2004); 6 – данные для двух видов средиземноморских сальп по (Павлова, 1975); 7,8 – данные для одиночных и колониальных тропических видов туникат соответственно, по (Ikeda, 1974); 9 – данные для двух видов средиземноморских сальп по (Аболмасова, 1978).

В – Cw=Co=3 гл$^{-1}$. 1,2 – собственные данные для одиночных и колониальных форм; 3 – данные для двух видов средиземноморских сальп по (Павлова, 1975); 4,5 – данные для одиночных и колониальных тропических видов туникат по (Ikeda, 1974).

Соответствующие уравнения приведены в табл. 30.

Таблица 30. Уравнения зависимости скорости (R) и интенсивности (R/W) дыхания сальп от сырой массы тела по собственным и литературным данным, пересчитанным для температуры 3 °C

Источник	Виды	Температура, °C	Число измерений	Диапазон сырой массы W, г	R, мкг / экз.*ч, R/W, мкг / г*ч	Коэф. корр.
Ikeda,1974, 5 видов туникат	*Thalia democratica* *Salpa fusiformis* *Pegea confederata* (одиночные)	17.3 17.3 25.7	3 2 3	0.1-5.86	$R=5.23\ W^{0.68}$ $Ro=5.94\ W^{0.93}$ $R/W=5.23\ W^{-0,32}$ $Ro/W=5.94\ W^{-0.071}$	0.972 0.964 0.883 0.137
	S. fusiformis *Iasis zonaria* *Pyrosoma vericilatum* (колониальные)	17.3 27 25.7	4 1 2	0.1-4.53	$R=6.71\ W^{0.46}$ $Ro=0.28\ W^{1.00}$ $R/W=6.71\ W^{-0,54}$ $Ro/W=5.54\ W^{-0.0025}$	0.733 0.956 0.790 0.0001
Павлова, 1975	*Salpa democratica,* *Salpa maxima*	20	20	0.005-0.33	$R=6.95\ W^{0.39}$ $Ro=6.29\ W^{0.96}$ $R/W=6.95W^{-0.62}$ $Ro/W=7.46W^{0.25}$	0.658 0.891 0.828 0.254
Аболмасова, 1978	*S. maxima* *S. democratica*	15.2-15.6	17	0.011-0.1	$R=10.81\ W^{0.975}$	-
Ikeda, Mitchell, 1982	*Salpa thompsoni* *S. thompsoni,* *Ihlea racovitzei* (одиночные, 2 особи колон.)	-1.1 -1.1	12 12 4	2.25-11 средняя 5.7 0.4-11 средняя 1.5	R=4.4-12.4 $R=2.29\ W^{0.74}$	- 0.972
Cetta et al., 1986 (с наполненными кишечниками)	*S. fusiformis,* колониальные *S. fusiformis* (одиночные) *S.maxima* (колониальные, с наполненными кишечниками) *S. maxima* (колониальные)	16.5 16.5 24.5 24.5	15 10 16 9	0.5-7.2 2.1-20.8 1.3-14.2 0.1-5.9	$R=6.85\ W^{0.68}$ $R=14.4\ W^{1.15}$ $R=14,63\ W^{1.22}$ $R=6.43\ W^{1.04}$	0.89 0.95 0.88 0.87

Madin, Purcell, 1992	*Cyclosalpa bakeri*	11	27	0.01–0.1	$R=13.3\ W^{1.16}$	0.92
Igushi, Ikeda, 2004	*S. thompsoni* (одиночные)	1.0-1.7 Ср. 1.3	6	1.45-63.7	$R/W=1.132\ W^{-0.15}$	0.99
	S. thompson (колониальные)	1.0-1.7 Ср. 1.3	25	0.35-27.65	$R/W=0.89\ W^{-0.03}$	0.94
Собственные данные	*S. thompsoni* (одиночные)	3	41	0.4-17.4	$R=21.96\ W^{0.91}$ $Ro=49.07\ W^{1.04}$ $R/W=22.21W^{-0.09}$	0.36 0.57 0.006
	S. thompsoni (колониальные)	3	13	0.28-6.24	$Ro/W=49.07\ W^{0.04}$ $R=30.72\ W^{0.75}$ $Ro=25.77\ W^{1.07}$ $R/W=30.72\ W^{-0.25}$ $Ro/W=25.77\ W^{0.07}$	0.0016 0.40 0.78 0.065 0.014

измерения и для температуры наших экспериментов уравнения зависимостей скоростей дыхания сальп от индивидуальной массы тела по литературным и собственным данным. Приведенные коэффициенты корреляции показывают, что разброс данных (рис. 93 В) значительно уменьшился по сравнению с таковым на рисунке 93 А. Аналогичная тенденция прослеживается и при анализе результатов расчетов с использованием показателя концентрации живой массы по данным Т. Икеды (1974) и Е.В. Павловой (1975) (табл. 30 и рис. 92 В). Сравнивая наши результаты с данными других авторов, можно отметить, что таковые для средиземноморских сальп хорошо согласуются с нашими. Этот вывод относится как к соотношениям концентрации массы и интенсивности дыхания сальп, так и к зависимости интенсивности дыхания от индивидуальной массы тела животных (рис. 93 В). Аналогичные величины для тропических тихоокеанских видов туникат по (Ikeda, 1974) оказываются несколько ниже. Данные Т. Икеды и А. Митчелла (1982), полученные для *S. thompsoni* в диапазоне температур от –0,5 до 1.8 °С, также ниже полученных нами величин (рис. 93 А, табл. 30). По-видимому, это связано как с видовыми различиями, так и с возможным ингибированием жизнедеятельности туникат в их среде обитания перед выловом.

Мы рассмотрели связь интенсивности дыхания антарктических сальп с двумя переменными: концентрацией живой массы и индивидуальной массой тела особей. Применив изложенный в предыдущем разделе статьи подход, мы получили связь с третьей переменной – впервые рассчитали суточный ритм изменения интенсивности дыхания *S. thompsoni*, как у одиночных, так и у колониальных форм (рис. 94, табл. 31).

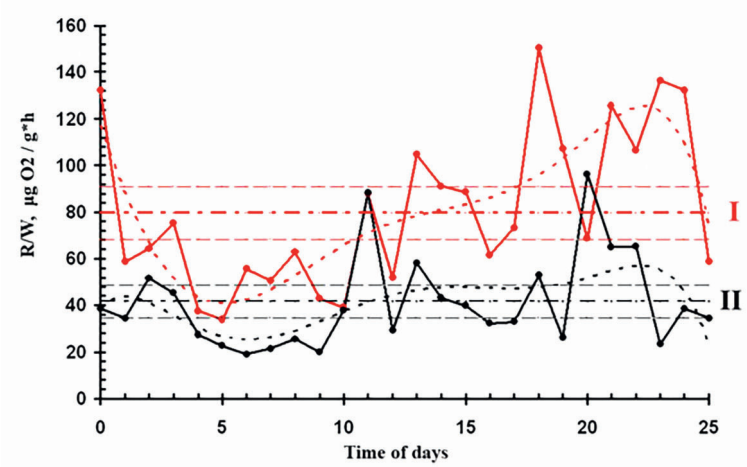


Рисунок 94. Суточный ритм интенсивности дыхания у одиночной (I) и колониальной (II) форм *Salpa thompsoni*. Штрихпунктирные прямые – среднесуточные величины. Приведены доверительные интервалы среднесуточных величин интенсивности дыхания у одиночных и колониальных форм сальп для 90% уровня значимости.

Эти кривые характеризуют изменения интенсивности метаболизма сальп в течение суток независимо от их индивидуальных размеров, но при принятой величине концентрации живой массы. Обе формы проявляли сходный суточный ритм дыхания, но у колониальных форм интенсивность дыхания была почти в 2 раза ниже, чем у одиночных форм. Наименьшие значения интенсивности дыхания у обеих форм *S. thompsoni* наблюдаются утром (зональное время – 4–5 ч), максимальные – у оозоидов вечером (18–22 ч) и ночью (23–24 ч), а у бластозоидов – вечером (20 ч) и днем (11 ч). Кроме того, у одиночных форм наблюдался дневной второй максимум интенсивности метаболизма в 11–15 ч. Такой суточный ритм дыхания сальп хорошо согласуется с наблюдениями за их суточными миграциями и ритмикой питания (Huntley et al., 1989; Pakhomov et al., 2002). При выбранной приведенной плотности посадки животных в экспериментальные сосуды, равной 3 г сырой массы*$л^{-1}$, независимо от индивидуальной массы тела, их среднесуточная величина энергетического метаболизма составила 79.5 мкг O_2*$г^{-1}$*$ч^{-1}$ у оозоидов и 41.5 мкг O_2*$г^{-1}$*$ч^{-1}$ у бластозоидов (табл. 31). Эти значения принимаются за статистическую «норму» для данной формы сальп или за 100% в расчетах.

На основании полученного массива данных (табл. 32) мы построили карты пространственной вариабельности уровня энергетического обмена *S. thompsoni* на полигонах Южно-Оркнейском, у о-ва Элефант (рис. 95) и в проливе Брансфилда (рис. 96).

Вектор и величина отклонения ЭО сальп в океанической зоне при прочих благоприятных физико-химических условиях зависят от обеспеченности желетелых кормом – фитопланктоном. Яркая выраженность

этой связи у сальп обусловлена чрезвычайно высокой интенсивностью их питания, на порядок превосходящей рационы других массовых гетеротрофов в планктоне (Самышев, 2000 б; Minkina et al., 1999). Позитивные значения отклонений ЭО сальп (табл. 32, рис. 95 F) наблюдались в динамически активном районе у о. Элефант в 1998 г. На акватории данного полигона был зафиксирован фрагмент циклонического меандра Южной ветви Антарктического циркумполярного течения (АЦТ), кото-

Таблица 31. Суточная изменчивость интенсивности энергетического обмена (R_t/W, мкг O_2 *г сыр. веса $^{-1}$ * ч $^{-1}$) у антарктической сальпы *Salpa thompsoni* Foxton в марте-апреле 1998 и 2002 гг. Температура опытов 3°С, концентрация живой массы Со=3 г сыр. веса$^{-1}$*ч$^{-1}$)

Время суток	(Одиночные) Оозоиды				(Колониальные) Бластозоиды			
	$R_T/W_{ср.}$	N	σ	t_α	$R_T/W_{ср.}$	N	σ	t_α
0	132.4	22	158.4	55.5	38.5	6	39.7	26.6
1	58.6	26	52.3	16.9	34.5	6	34.1	22.9
2	64.2	21	110.7	39.7	51.7	7	56.9	35.4
3	75.2	19	89.4	33.7	45.4	7	39.9	24.8
4	37.7	17	35.7	14.2	27.4	7	24.5	13.4
5	33.9	17	32.8	13.1	22.8	7	19.8	12.3
6	55.6	21	64.3	23.1	18.9	7	17.5	10.9
7	50.6	18	57.7	22.4	21.4	7	16.7	10,4
8	62.9	19	52.6	19.8	25.4	7	19.3	12.0
9	43	20	41	15.1	19.8	5	19.7	14.5
10	39	13	24.5	11.2	38.0	3	60.5	57.4
11	87.8	7	137.9	85.7	88.2	7	89.5	55.7
12	52	8	39.3	22.9	29.2	8	27.5	16.0
13	104.7	19	104.2	39.3	58.0	8	42.8	24.9
14	91.1	21	93.9	33.7	43.3	6	31.5	21.2
15	88.5	18	93.6	36.3	39.6	8	38.4	22.3
16	61.6	25	77.4	25.5	32.3	9	24.9	13.7
17	73.4	29	91.9	28.1	33.0	10	36.0	18.7
18	150.5	24	148.2	49.8	52.8	5	32.0	23.5
19	107.1	24	108.6	36.5	26.2	4	18.4	15.1
20	68.8	19	56.1	21.2	96.4	7	78.3	48.7
21	125.5	12	166.9	79.2	65.0	6	110.3	74.1
22	106.6	21	181.7	65.2	65.1	8	73.6	42.8
23	136.5	23	190.4	65.3	23.5	6	18.2	12.2
Среднесуточные величины	79.5 «норма»	463	33.6	11.3	41.5 «норма»	161	20.8	7.0

* N – объем выборки, σ – среднеквадратичное отклонение, t_α – доверительный интервал при 90%-ном уровне значимости.

Таблица 32. Пространственная изменчивость уровня энергетического обмена *Salpa thompsoni* в марте-апреле 1998 и 2002 гг. Температура опытов 3°С, концентрация живой массы 3 г сыр. веса·л $^{-1}$

№ опыта	№ станции	Широта, о S	Долгота, о W	Дата	Время выполнения экспериментов, ч	Кол-во экз. в опыте средняя за время опыта по суточному тренду (Rт/W) (табл. 31)	Средняя длина тела L, мм	Средняя сырая масса тела W_1, г	Концентрация сырой массы в опыте Cw, г*л $^{-1}$	Средняя за время опыта скорость дыхания R, мкг O_2*экз$^{-1}$*ч$^{-1}$	Интенсивность дыхания R/W, мкг O_2.г сыр. веса$^{-1}$*ч $^{-1}$			Отклонение от «нормы» Δ , %	Средняя на станции Δ ср., %.
											при переменной величине Cw	нормированная по параметрам массы Ro/W	средняя за время опыта по суточному тренду (Rт/W) (табл. 31)		
Полигон у о. Мордвинова (1998 г.)															
1	7	61. 13	55.82	26.03	7.75-10.25	2	55	5	3.86	524.6	104.9	129.67	48.3	102.31	102.3
2	8	61	55.87	27.03	17-24.25	2	49	4	3.09	836.3	209.1	214.36	112.61	127.98	
3	8	61	55.87	27.03	18,12-19,75	2	62	6	11.24	504.8	84.1	255.07	108.8	183.99	
4	8	61	55.87	27.03	7.5-16.62	2	63	6	4.64	225.01	37.5	54.09	68.6	-18.25	97.9
5	1	61.4	56.47	27.03	23.5-34	2	70	8	15.04	267.55	33.44	129.53	65.8	80.16	80.2
6	12	60.83	56.2	28.03	13.5-18.42	2	72	3.8	2.93	359.95	94.72	92.86	96.7	-4.83	
7	12	60.83	56.2	28-29.03	21.67-35.58	2	71	6.3	11.80	296.84	47.12	148.87	72.6	95.94	
8	12	60.83	56.2	28.03	14-16.42	2	72	3.8	2.93	154.06	40.54	39.74	78.65	-48.94	
9	12	60.83	56.2	28-29.03	22.58-35.58	2	71	6.3	11.80	60.9	9.67	30.55	66.39	-45.08	
10	12	60.83	56.2	29.03	13.63-20.33	3	70	5.5	15.30	149.76	27.23	107.01	95.83	14.06	
11	12	60.83	56.2	29.03	13.5-19.83	1	73	5.7	42.44	44.68	7.84	72.59	93.21	-25.94	
12	12	60.83	56.2	29-30.03	21.58-33.08	2	67	6.8	26.86	34.66	5.1	32.15	75.6	-54.65	
13	12	60.83	56.2	29-30.03	21.58-33.08	1	24	0.8	5.75	5.89	7.36	12.71	75.6	-79.10	-39.5

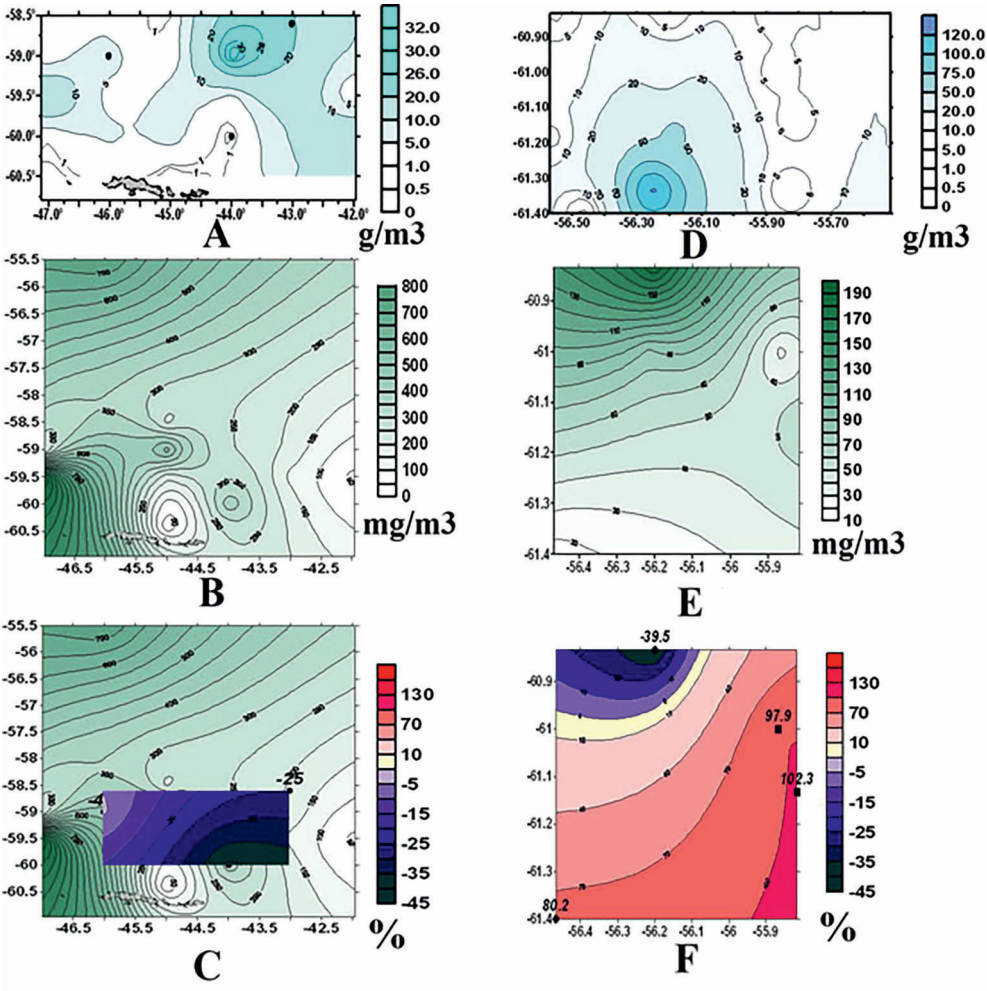
Полигон у Южно-Оркнейских о-вов (1998 г.)															
15	15	59.52	44.95	30.03	10.42-17.92	1	72	7.8	14.66	149.3	19.14	72.56	83.18	-13.36	
16	15	59.52	44.95	30.03	12.5-17.92	2	66	7.6	30.11	27.89	3.67	25.47	88.83	-79.70	
18	15	59.52	44.95	31.03-1.04	24.83-35.5	1	56	6.2	24.43	20.48	3.3	19.21	55.04	-45.07	
19	15	59.52	44.95	31.03	1.33-10.5	1	28	1.2	8.65	14.89	12.41	30.21	55.32	-31.59	
14к	15	59.52	44.95	30.03	10.25-18.3	3	50.5	2.55	14.17	19.56	7.67	31.50	46.05	-35.05	-41.0
17	24	59.5	46.02	31.03	8.75-10.7	2	82	12.8	9.94	125.5	9.8	26.81	56.6	-37.48	
20	24	59.5	46.02	31.03	13-18.25	1	24	0.8	5.75	22.68	28.35	48.97	94.97	-57.87	
21	24	59.5	46.02	31.03	13.13-18.17	1	67	7.3	28.89	122.61	16.8	112.60	94.97	22.18	
22	24	59.5	46.02	31.03	13.13-18.17	2	100	17.4	33.30	293.81	16.89	127.56	94.97	40.99	
23	24	59.5	46.02	31.03	20.5-23.5	1	47	3.3	24.14	80.17	24.29	140.01	113.98	32.74	
24	24	59.5	46.02	31.03	19.5-0.12	5	55	3.4	90.43	25.37	7.46	130.39	112.83	22.09	
25	24	59.5	46.02	31.03	19.75-23.5	4	66	6.1	24.03	62.98	10.32	59.38	112.83	-47.37	
26	24	59.5	46.02	31.03-1.04	1.37-11.45	4	50	3.0	21.90	29.21	9.74	51.73	55.04	-4.16	
27	24	59.5	46.02	31.03-1.0	1.2-14.47	3	54	5.1	5.59	65.11	21.7	36.60	62.99	-33.19	
28	24	59.5	46.02	31.03-1.0	1.25-14.42	2	56	5.1	20.01	24.46	4.8	23.63	62.99	-49.51	
29	24	59.5	46.02	01.04	15.42-20.58	3	57	3.8	10.52	77.27	20.33	58.32	97.83	-49.69	
30	24	59.5	46.02	01.04	15.08-18	2	50	3.3	12.86	192.53	58.34	198.13	93.5	131.61	-4.1
31к	62-1	59	43.02	02.04	0.17-13	4	72.8	7.7	9.69	18.41	2.39	6.95	37.09	-72.63	
32	62-1	59	43.02	02.04	0.17-13	2	74	7.7	12.27	300.54	39.03	127.42	64.11	79.64	
33к	62-1	59	43.02	02.04	0.25-13	4	75.8	6.9	8.73	143.62	20.81	54.01	64.11	-21.94	
34	62-1	59	43.02	02.04	15-23.17	2	71	8.2	13.86	178.12	21.72	78.55	102.07	-29.58	
36	62-1	59	43.02	02.04	16.72-20.5	2	70	7.5	20.98	77.55	10.34	52.97	105.08	-65.54	
37	62-1	59	43.02	2-3.04	20.33-36	2	68	7.3	12.32	65.99	9.03	29.58	72.38	-53.83	

Таблица 32. Окончание

38	62-1	59	43.02	03.04	0.5-6.75	3	60	4.3	11.92	66.87	15.55	49.55	63.53	-17.59	
39	62-1	59	43.02	03.04	13.25-20.75	3	71	7.7	21.55	122.96	15.97	83.68	96.81	-16.52	-24.8
Район о. Кинг Джордж (1998 г.)															
40	66-1	62.4	59.19	6-7.04	22.08-27.67	1	47	3	21.13	35.44	11.81	60.87	87.31	-33.26	
41	66-1	62.67	59.32	6-7.04	21.83-25.42	1	42	1.7	12.29	42.74	25.14	82.19	108.53	-33.13	
42	66-1	62.67	59.32	6-7.04	22-26	5	25	0.4	9.85	7.8	19.5	52.93	99.66	-58.77	-41.7
44	67-1	62.32	58.59	07.04	11.2-13	4	22	0.8	5.75	52.82	66.02	114.03	81.5	40.92	
43к	67-1	63	58.98	07.04	10.85-20.58	6	65.5	4.5	8.54	121.66	27.04	70.06	51.27	45.27	43.1
Полигон в пр. Брансфилда (2002 г.)															
1к	44	63.57	60.67	12.03	11.67-17.92	1	75	7.8	2.44	230.4	29.54	24.48	41.18	-40.25	
2к	44	63.57	60.67	12.03	11.67-17.00	2	78	6.1	4.13	350	57.38	76.67	39.25	90.16	
3к	44	63.57	60.67	12-13.03	19.5-33	1	75	7.8	2.44	234.67	30.09	24.94	38.6	-32.98	
4к	44	63.57	60.67	12-13.03	19.5-33	2	78	6.1	4.13	210.37	34.49	46.08	38.6	18.03	
5к	44	63.57	60.67	12-13.03	20-33	2	69	6.24	3.90	131.67	21.12	26.80	39.7	-31.09	0.8
6к	47	63.32	60.33	13-14.03	13.5-32	7	55.14	2.414	5.28	36.13	14.97	25.04	41.06	-38.59	-38.6
7к	52	63.32	60	13-14.03	17.5-32	3	40	2.097	1.97	148.47	70.8	48.17	40.49	18.52	
8к	52	63.32	60	14-15.03	10.5-37	7	85.29	5.929	12.97	85.39	14.4	54.57	43.21	27.37	22.9
9к	23	63.2	61.45	16.03	8.25-14.37	5	24.2	0.28	2.57	12.12	43.3	37.60	42.7	-12.29	-12.3
10	33	63.4	61.21	17.03	14.37-23	1	82	12.72	3.975	333.6	26.23	33.23	100.97	-67.09	
11	33	63.4	61.21	17.03	14.37-23	2	90.5	16.8	10.23	588.24	35.91	100.66	100.97	-85.21	
12	33	61.35	63.67	17.03	14.33-23	2	85	13,89	8.68	276.91	19.94	48.66	100.97	-0.39	-70.3

*к – колониальные формы.

рый содержал воды моря Уэдделла. Ширина струи течения составляла 20–25 миль, скорость на поверхности достигала 40-50 см·с$^{-1}$. В этом районе было зафиксировано максимальное за всю историю наблюдений в данном районе обилие сальп, преимущественно оозоидов – до 120 гм$^{-3}$ (Ломакин, Самышев, 2004) (рис. 95 D). Максимальная интенсивность обмена в 2,8 раз превышала статистическую «норму» (отклонение составило 184%) в юго-западной части полигона. Очень низкие величины биомассы фитопланктона здесь (15–190 мгм$^{-3}$) (рис. 95 E) свидетельствуют об активном выедании водорослей сальпами.



Рисуное 95. Уровень энергетического обмена (ЭО) *Salpa thompsoni* в зависимости от обеспеченности пищей в слое 0-100 м в марте 1998 г.
Слева – на Южно-Оркнейском полигоне, справа – на полигоне у о. Элефант (Мордвинова). A, D – распределение биомассы сальп по (Самышев, 2000 а). B, E – распределение биомассы фитопланктона по данным Ю.В. Брянцевой (не опубликованные данные). C, F – пространственная вариабельность уровня энергетического обмена сальп в % отклонений от статистической «нормы»

Локальная динамика вод у о. Коронейшен на Южно-Оркнейском полигоне имела свои особенности. Здесь, кроме волнообразного, обтекающего остров меандра, примерно в 200 милях на север от него был расположен мощный антициклонический топографический вихрь, который образовался вследствие взаимодействия Южной ветви АЦТ с поднятием Пири, что указывает на квазистационарность и топографическую природу данного вихря. Скопления сальп максимальной плотности (до 32 гм$^{-3}$) наблюдались в центральной части теплого топографического вихря над поднятием Пири (Ломакин, Самышев, 2004). Здесь же была отмечены как минимальная концентрация фитопланктона (13,5 мг/м^3), так и минимальные величины ЭО (около -25%) (табл. 32, рис. 95 С). В юго-восточной части полигона, где биомасса сальп была минимальной, концентрация фитопланктона достигала 1200 мгм$^{-3}$, а величина ЭО приближалась к статистической норме (-4%) (рис. 95 В).

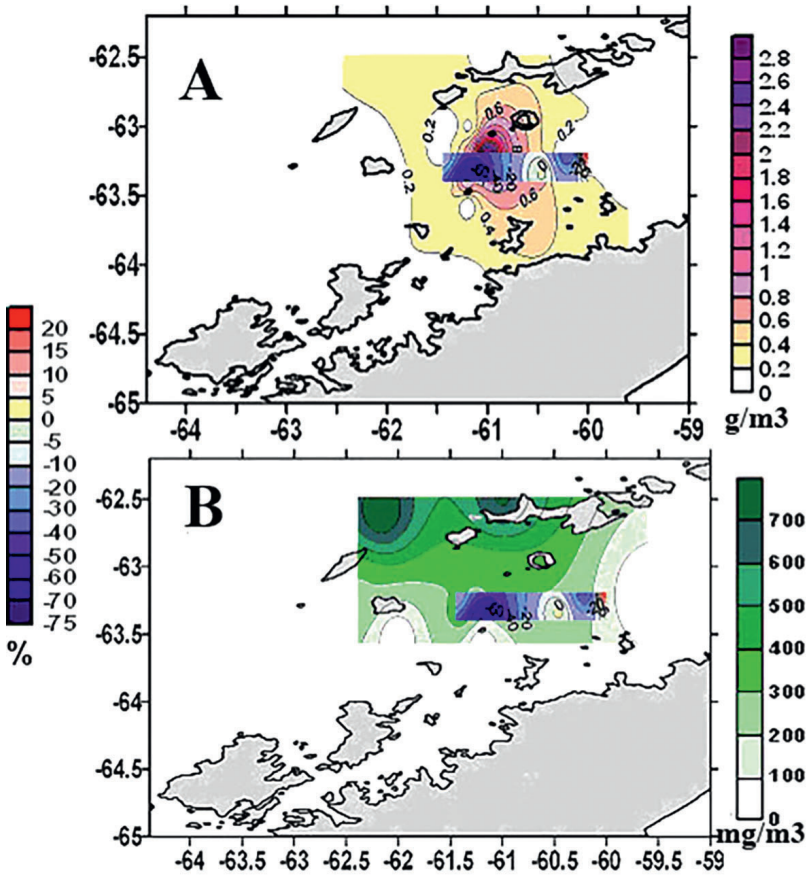


Рисунок 96. Уровень энергетического обмена (ЭО) *Salpa thompsoni* в зависимости от обеспеченности пищей в слое 0-100 м в проливе Брансфилда в марте-апреле 2002 г. А – на фоне распределения биомассы сальп по (Минкина, Самышев, 2014), В – на фоне распределения биомассы фитопланктона по (Кузьменко, 2004).

Ингибирование популяции сальп, о котором свидетельствовали отрицательные значения отклонений интенсивности энергетического метаболизма от статистической «нормы», наблюдались в ранне-осенний сезон 2002 г. на полигоне в проливе Брансфилда (рис. 96). В западной части пролива существуют резкие проломы дна с глубиной до 1000 м при средней глубине около 200–300 м, а акватория полигона характеризуется изрезанностью береговой линии и наличием множества островов (Артамонов и др., 2003). Такие орографические условия способствуют образованию стационированных вихрей, приводящих к длительной аккумуляции скоплений желетелых и тем самым создающих дефицит корма (рис. 96 А). В центре квазистационарного вихря была отмечена максима льная концентрация сальп (2,89 гм$^{-3}$), которая снижалась к периферии вихря вдвое – до 1,42 гм$^{-3}$. Вне вихря максимальная биомасса фитопланктона достигала 788 мгм$^{-3}$. В центре же вихря наблюдалась минимальная концентрации фитопланктона (22,7 мгм$^{-3}$), которая возрастала к периферии вихря до 200–300 мгм$^{-3}$ по мере снижения биомассы сальп (рис. 96 В). В центре вихря также получены отрицательные значения ЭО (до -70%), что указывает на ингибирование жизнедеятельности сальп вследствие дефицита пищи. На периферии вихря и вне его наблюдалась практически «норма» уровня энергетического обмена туникат.

Суточные траты на дыхание у одиночных сальп во всем исследованном диапазоне размеров при 3 °С и концентрации живой массы в опытах, равной 3 гл$^{-1}$, составляют около 26 % от содержания углерода в теле туникат, а у колониальных –13,6%. Для *S. fusiformis* из тропической части Атлантики в диапазоне температур от 13,5 до 19,5°С приводятся следующие рассчитанные при неизвестной плотности посадки в респирометры величины суточных трат сальп на дыхание: 21,3% содержания углерода в теле у оозоидов и 9,7% – у бластозоидов (Cetta et al., 1986). Оценка суточных трат на дыхание у одиночных *S. cylindrica* при 24 °С в той же работе достигает 99%. Такой разброс может быть связан также с тем, что траты на обмен характеризуют минимальные пищевые потребности организмов, а они не одинаковы у различных видов сальп. Например, у средиземноморских *S. fusiformis* при 16° С суточные пищевые потребности в среднем составили 107–117% от содержания углерода в теле (Cetta et al., 1986). В сводке Е.А. Пахомова с соавторами (2002) приведены величины суточных пищевых потребностей *S. thompsoni*, рассчитанные по данным измерений флюоресценции пигментов в кишечниках особей, выловленных из естественной среды обитания. Согласно измерениям и расчетам различных авторов, эти величины сильно варьируют, изменяясь приблизительно в пределах 5–45% от содержания углерода в теле сальп.

Ранее мы обсуждали возможные механизмы, определяющие эффект плотности при измерении интенсивности дыхания у водных организмов (Минкина, Павлова, 1975; Минкина, 2000). Известно, что универ-

сальным регулятором скорости химических реакций являются концентрации реагирующих веществ. Регуляция скорости биологических процессов через концентрацию живого вещества, по-видимому, является выражением того же закона (Хайлов и др., 1999).

Если использовать наши оценки связи интенсивности дыхания сальп при 3 °С с концентрацией живой массы в респирометрах (см. подписи к рис. 91 В) и уравнение 45, то для одиночных сальп в диапазоне экспериментальной концентрации живой массы 2,93–90,43 гл $^{-1}$ (табл. 32) суточные затраты на дыхание составят 26,5–1,5% содержания углерода в теле за сутки, а у колониальных туникат в диапазоне концентрации живой массы 1,97–14,17 гл $^{-1}$ – 19,9–3,3%/сутки (рис. 97).

До сих пор в практике гидробиологических исследований этот эффект практически не учитывается. Это, вероятно, является следствием заимствования из физиологии более крупных гидробионтов (рыб, моллюсков, высших ракообразных) классификации уровней метаболизма применительно и к зоопланктонным организмам.

По аналогии с более крупными животными у мелких водных беспозвоночных различают основной обмен, который характеризует минимальные энергетические затраты на поддержание нормальных жизненных функций и измеряется у неподвижных голодных животных. При этом не должны исключаться затраты на дыхательные движения и работу внутренних органов. Основной обмен определяет, таким образом, и уровень минимальных пищевых потребностей организма. Выделяют также стандартный обмен, который соответствует энергетическим тратам животного в малоподвижном состоянии, ограниченном «стандартными» условиями опыта. Активный обмен характеризует энергетические затраты животных на движение. Общий обмен представляет собой сумму основного и активного обмена.

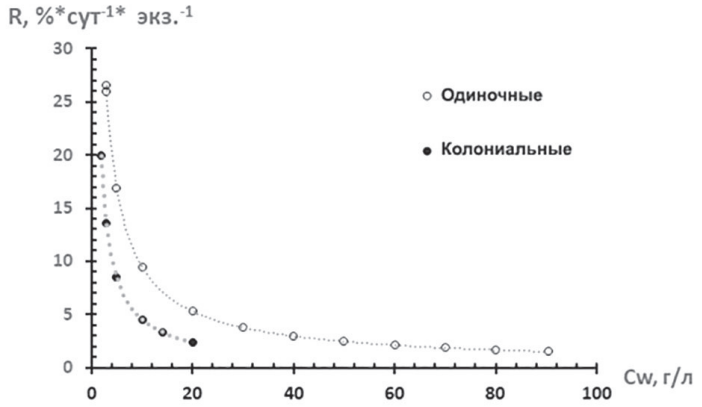


Рисунок 97. Зависимость рассчитанных суточных энергетических трат обеих форм сальп Томпсона по отношению к содержанию углерода в теле туникат (R, %*сут.$^{-1}$·экз.$^{-1}$) от концентрации живой массы в опытах.

Стандартный обмен гидробионтов в практике гидробиологических расчетов часто полагают общему обмену, допуская, что затраты на активное плавание полностью учтены. Планктонные организмы традиционно помещают в «стандартные условия измерения». Процедура измерения «стандартного» энергетического метаболизма планктонных организмов строго не определена, плотность посадки животных исследователи выбирают произвольно, поэтому результаты очень вариабельны. Анализируются только зависимости уровня энергетического обмена различных систематических групп гидробионтов от их массы тела и от температуры обитания. При таком подходе оценки влияния температуры на уровень метаболизма оказываются не корректными.

В гидрохимических исследованиях основным методом определения концентрации кислорода является метод Винклера, который часто применяется по настоящее время в биоэнергетике. Но использование его в экспериментах имеет ряд недостатков.

Измерения выполняются либо в конце эксперимента (в подавляющем числе опытов), или в больших объёмах воды с очень маленькой частотой, что связано с трудоёмкостью метода. Результаты измерения являются средними величинами скорости энергетического обмена гидробионтов за время экспозиции (так называемые «интегральные» опыты). Полученные данные имеют большой разброс, что вызывает необходимость выполнения большого числа опытов. Приходится игнорировать тот факт, что колебательный характер изменения физиологических функций как внешнее проявление акклимации организма к действию различных внешних факторов – температуры, солёности, токсикантов и т.п. – давно известен. О степени акклимации животных, выловленных в естественной среде обитания, к условиям эксперимента судят по качественным признакам и, зачастую, субъективно. Мастерство и опыт экспериментатора являются некоторой гарантией того, что в ходе опыта животные не испытывали так называемый «хендлинг-стресс», вызываемый манипуляциями с ними при постановке эксперимента (Самышев, Лушов, Ефимов, 1980). В качестве примера можно привести результаты интегральных опытов по измерению уровня дыхания теплолюбивых *S. thompsoni* при температуре -1,9 – -2,0 °С в работе (Ikeda, Bruce, 1986). Они оценили metabolic loss этих туникат как 2,3–2,8 % сут.$^{-1}$·экз.$^{-1}$.Такие низкие суточные энергетические траты сальп могут быть как результатом стресса, испытываемого животными в опытах при такой низкой температуре, так и высокой концентрации живой массы в их экспериментах.

Полярографический метод измерения парциального давления кислорода в воде с помощью твердых закрытых электродных систем лишён ряда этих недостатков. Различные конструкции оксиметров, снабженные полярографическими датчиками, нашли широкое применение в эколого-физиологических исследованиях гидробионтов (Самышев, Лушов, Ефимов, 1980; Самышев, 1991, Samyshev, 2002, Минкина,

Павлова, 1995; Минкина, 2020). Показания датчиков могут непрерывно регистрироваться на ленте самописца, на магнитном носителе или непосредственно вводиться в память компьютера. Последние способы регистрации наиболее удобны. Непрерывная запись и визуализация кривой содержания кислорода на экране монитора позволяют оперативно судить о физиологическом состоянии организмов в ходе эксперимента и принимать решения о прекращении либо продолжении опыта. Кроме того, регистрирующая аппаратура может располагаться в отдалении от места проведения экспериментов, что, например, в морских экспедициях позволяет выбрать более комфортные условия как для эксплуатации компьютера, так и для экспериментатора.

Получаемый объем данных позволяет оперативно оценивать характер реагирования животных и время акклимации к условиям опыта; получить статистически обеспеченные данные, которые можно сглаживать и фильтровать, достаточные для оценки суточной ритмики дыхания сальп.

Таким образом, измерения «стандартного обмена» у планктонных животных не позволяют корректно сравнивать результаты различных исследователей и, следовательно, оценивать влияние температуры на энергетический метаболизм гидробионтов. Хорошее соответствие полученных нами кривых 1 и 2 на рис. 92 В, отражающих связь концентрации живой массы и интенсивности дыхания двух форм сальп Томпсона, и аналогичной кривой 3 по данным Е.В. Павловой (1975), приведенным нами к 3 °С с использованием коэффициентов Q_{10} для Coelenterata по И.В. Ивлевой (1981), кажется следствием близости значений их температурных коэффициентов с таковыми у туникат.

На основании измерений интенсивности энергетического обмена у антарктической сальпы *Salpa thompsoni* Foxton при температуре 3°С, выполненных в марте-апреле 1998 и 2002 гг., выявлены основные причины и механизмы большого разброса результатов измерения величин дыхания у сальп. Переменные величины плотности посадки животных в респирометры, измеряемой величиной концентрации массы в опыте и характеризующие суммарный эффект взаимовлияния особей в опыте – одна из основных причин значительной вариабельности результатов измерения дыхания у туникат, традиционно не учитываемая. Нами получена зависимость интенсивности энергетического обмена от концентрации массы антарктических сальп в пределах от 2,0 до 90,4 $гл^{-1}$. Значимость этой зависимости значительно выше, чем традиционно изучаемой зависимости интенсивности дыхания от индивидуальной массы тела животных.

У колониальных *S. thompsoni* зависимость интенсивности дыхания от концентрации массы слабее, чем у одиночной формы. В то время как интенсивность энергетического метаболизма обеих форм сальп Томпсона не зависит от их массы тела.

Другим фактором, способным существенно влиять на величины энергетического обмена сальп, является суточные ритмы физиологических процессов и поведения гидробионтов. Мы впервые рассчитали суточный ритм изменения интенсивности дыхания *S. thompsoni*, как у одиночных, так и колониальных форм. При минимальной постоянной концентрации сырой массы особей в опытах, равной 3 $гл^{-1}$, одиночные и колониальные формы сальп проявляли сходный суточный ритм дыхания. Независимо от их индивидуальной массы тела, величины удельной скорости обмена в пределах суток в среднем составили 79,5 и 41,5 $мкгО_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$ у одиночных и колониальных форм соответственно или 26,0% у оозоидов и 13,6% содержания углерода в теле за сутки у бластозоидов. Эти значения интенсивности дыхания *S. thompsoni* были приняты в нашем исследовании за статистическую «норму» или 100%.

Третьей причиной вариабельности результатов измеряемых величин дыхания туникат является пространственная изменчивость уровня их энергетического метаболизма, которая отражает суммарное воздействие пелагиали на основные характеристики жизнедеятельности их популяций, их «парциальная» активность. Для ее оценки был применен метод биологического мониторинга популяций зоопланктона на основании оценки пространственной изменчивости уровня их энергетического обмена в условиях гетерогенной среды, включающий схему экспериментов и метод анализа результатов (метод «благополучия пелагиали») (Минкина, 2007, 2020). Исключив дисперсию измеренных величин интенсивности дыхания сальп, связанную с двумя первыми перечисленными факторами, мы получили векторные поля отклонений уровня энергетического обмена вселенца *S. thompsoni*, внедрившейся в основу ареала антарктического криля, от статистической «нормы» в акваториях (ЭО), подвергшихся инвазии.

Выявлены области и причины ингибирования и успешной жизнедеятельности их популяций при разных сценариях развития планктонного сообщества. Величина отклонения ЭО сальп в океанической зоне зависит от обеспеченности желетелых кормом. Яркая выраженность этой связи у сальп обусловлена чрезвычайно высокой интенсивностью их питания, на порядок превосходящей рационы других массовых гетеротрофов в планктоне. Позитивный «отклик» популяции сальп (положительные отклонения ЭО) наблюдались в динамически активной зоне в районе о. Элефант. Основным фактором, ингибирующим жизнедеятельность сальп (отрицательные отклонения), является дефицит пищи. Дефицит пищи имеет место во время зимней и ранне-весенней фазы сукцессии планктонного сообщества или в результате механического сгущения желетелых животных в стационированных вихрях, образующихся в узостях проливов или на мелководьях вследствие изрезанности береговой линии как отмечено нами в проливе Брансфилда, у Южно-Оркнейских о-вов и у о. Кинг Джордж.

Выявленные связи важны как для понимания механизма саморегуляции сообществ в антарктическом планктоне, в том числе – проникновения сальп в высокие широты, так и для коррекции балансовых расчетов потоков вещества и энергии в антарктической зоне.

Полученные нами результаты также подтверждают применимость метаболической теории в экологии гидробионтов.

8.3. Элементы энергетического баланса сальп Томпсона

Туникаты *Salpa thompsoni* Foxton и антарктический криль *Euphausia superba* Dana являются наиболее важными многоклеточными фильтраторами в Южном океане и пищевыми конкурентами. При этом имеются большие пробелы в нашем понимании биологии и функциональной роли сальп в Антарктической экосистеме.

Исследования, выполненные для различных видов сальп, преимущественно из низких широт Мирового океана, свидетельствуют о высокой плодовитости, темпе роста и скоростях фильтрации сальп. Известно, что сальпы демонстрируют самый быстрый темп роста среди многоклеточных (Heron, Benham, 1984; Pakhomov et al., 2002; Henschke et al., 2018, 2018a, 2019, 2021). По сравнению с другими оболочниками (асцидиями, пиросомами, долиолидами), создающими с помощью ресничек пищевые токи воды, у сальп совмещены функции локомоции и питания. Сальпы плавают и питаются непрерывно, проталкивая воду через пищевод при сокращениях мышц туники и не испытывая насыщения, являясь «биологической помпой». У них имеется «мукусная» сеть, улавливающая даже очень мелкие пищевые частицы, из которых с помощью слизи формируются пищевые комки. Такой способ питания делает сальп неизбирательными фильтаторами.

Кроме того, эти желетелые организмы имеют сложный жизненный цикл, состоящий из чередующихся генераций полового (одиночные сальпы или оозоиды) и партеногенетического размножения (колониальные сальпы или бластозоиды). Эти формы различаются не только морфологически. Существование различий у разных форм сальп в уровне метаболизма ранее достоверно не было подтверждено (Iguchi, Ikeda, 2004). Нами было показано, что, хотя обе формы проявляли сходный суточный ритм дыхания, но, независимо от индивидуальной массы тела, среднесуточная величина энергетического метаболизма у бластозоидов (колониальной формы) почти в 2 раза ниже, чем у оозоидов (см. раздел 8.2 настоящей главы). Уровень энергетического метаболизма у антарктических сальп сопоставим с таковым у средиземноморской *Salpa maxima* (Павлова, 1975) при приведении измеренных при 20°С величин к соответствующим значениям при 3 °С в наших экспериментах (Минкина, Самышев, 2004, Minkina et al., 2022).

Сведения о пищевой активности антарктических туникат основываются на данных по их скорости фильтрации в экспериментах, оцениваемой прямым учетом потребленных частиц или измерениями концентрации хлорофилла a (Harbison, Gilmer, 1976; Diebel, 1982; Mullin, 1983; Andersen, 1986; Reinke, 1987; Huntly, 1989; Dubishar, Bathmann, 1997; Madin, Deibel, 1998; Vargas, Madin, 2004). В естественных условиях рационы сальп Томпсона оценивают, используя флюоресцентную методику анализа содержимого кишечника сальп (Дриц, Семенова, 1989; Дриц, Пастернак, 1993; Perissinoto, Pakhomov, 1998; Pakhomov et al., 2002, 2006, 2015; Harbou et al., 2011; Sutherland et al., 2010). К ограничениям этого метода следует отнести учет только растительной составляющей рациона сальп и неясность связи их пищевой активности с условиями среды, в частности – с пищевыми условиями. При этом выводы разных авторов о доле выедаемой сальпами первичной продукции, оцениваемой по этим данным, очень различаются. В обзоре (Pakhomov et al., 2002) авторы пришли к мнению об умеренном выедании сальпами суточной продукции фитопланктона (менее или равному 50% первичной продукции). Тогда как мы и другие исследователи наблюдали «пустую» воду (с очень низкими концентрациями фитопланктона) в областях скоплений антарктических сальп (Dubischar, Bathmann, 1997, Voronina, 1998, Воронина и др., 2005; Yakovenko et al., 2021).

В естественных условиях темп роста *S. thompsoni* оценивается на основании статистических оценок по многолетним наблюдениям в различные сезоны за размерными когортами сальп, но эти данные отличаются в разных районах обитания туникат и в разные сезоны (Loeb, Santora, 2011; Pakhomov, Hunt, 2010, 2017; Henschke et al., 2018, 2021). Не существует прямых измерений темпов роста сальп Томпсона, что требует либо продолжительного их содержания в экспериментах, либо использования радиоуглеродного метода, позволяющего измерить как рационы, так и долю неусвоенной пищи и прирост животных в опытах.

В связи с недостаточностью и противоречивостью данных для суждения о функциональной роли *S. thompsoni* в условиях Антарктики по программе 7-ой Украинской антарктической экспедиции (УАЭ) на НИС «Горизонт» в проливе Брансфилда (с 11 марта по 18 марта 2002 г.) нами проведен комплекс экспериментальных работ по измерению элементов энергетического баланса (дыхания, прироста и рационов) у этих туникат.

8.3.1. Материал и методика

Сбор сальп для лабораторных исследований осуществлялся с кормы судна ручной конической планктонной сетью (диаметр входного отверстия – 50 см, газ – 3 мкм, объем стакана-накопителя – 1 л, диаметр сливного отверстия – 5 см) или сачком диаметром 2 м. Ловы выполнялись

в приповерхностных горизонтах, на глубинах 0–15 м. В экспериментах использовались только живые особи, не имеющих повреждения тела и заметных отклонений от естественного поведения. При этом у колониальных форм, достигавших в длину нескольких метров, использовались фрагменты из 4–5 животных (связь между особями в колониях довольно непрочная и распад колоний на фрагменты в большинстве случаев не приводит к травмам у отдельных особей). После экспериментов по измерению интенсивности обмена эти фрагменты колоний успешно использовались в опытах по определению пищевых рационов у сальп. Отловленные животные некоторое время (не менее 12 час.) содержались в аквариумах, чтобы особи могли усвоить накопленную в желудках пищу, а также адаптироваться к ограничению жизненного пространства. Методика измерения энергетического обмена антарктических сальп подробно описана в наших работах (Минкина, Самышев, 2004; Minkina et al., 2022) и в разделе 2 главы VIII.

Рационы и прирост сальп измерялись в проливе Брансфилда в ходе 7 УАЭ (рис. 98).

Для определения элементов пищевого баланса у *S. thompsoni* был использован радиоуглеродный метод Ю.И. Сорокина в модификации Э.З. Самышева (Самышев, 1991, Samyshev, 2002).

По окончании эксперимента по измерению интенсивности энергетического обмена, часть животных пересаживалась в те же 3-литровые сосуды, но открытые и заполненные фильтрованной морской водой, в которые добавляли определенный объем (от 2 до 30 мл) меченых C^{14} культур водорослей двух видов зеленых водорослей – *Dunaliella maritima и Plathymonas viridis*. Культуры водорослей поддерживались в судовых условиях В.Д. Чмыром. Плотность культур определялась Н.А. Гавриловой прямым счетом под микроскопом. Средний размер клеток *D. maritima составил* 13 х 9 мкм, объем клеток – 755 мкм^3. У *P. viridis* эти размеры были соответственно 10 х 10 мкм и 520 мкм^3. Содержание углерода в клетках водорослей рассчитывалось по уравнению (Menden-Deuer, Lessard, 2000):

$$\text{Pg C cell}^{-1} = 0{,}268\ \text{Volume}^{0{,}860}, \qquad (46)$$

что составило 80,015 Pg C или 10,6% от сырого веса клетки у *D. maritima* и 58,063 Pg C или 11,17% у *P. viridis.*

При анализе результатов использовались средние за время опыта *t* величины концентраций водорослей (*C*), рассчитываемые по формуле:

$$C = \exp\left[(\ln Co + \ln Ct)/2\right] = \sqrt{Co * Ct}\,, \qquad (47)$$

где Co – начальная концентрация. Собственным ростом водорослей в наших экспериментах в расчетах можно пренебречь, так как скорость потребления водорослей сальпами почти на два порядка выше (Harbison, Gilmer, 1976). Тогда видимая скорость фильтрации F рассчитывалась по формуле:

$$Ft = (Ct-Co)*V/Co* t *N, \quad (48)$$

где V – объем воды в сосуде, N – число сальп в опыте.

Общая продолжительность экспериментов по питанию сальп составляла от 12 до 29 час. При наличии свободных электромагнитных мешалок вода с водорослями в опытах перемешивалась.

С целью контроля изменения радиоактивности среды отбирались пробы объемом 2 мл в начале, каждые 4–8 ч и в конце опыта. Пробы среды вносились в стандартные склянки со сцинтилляционной жидкостью для последующих определений их активности методом прямой жидкостно-сцинтилляционной бета-спектрометрии на анализаторе-радиометре 1209-RackBeta Spectral (измерения выполнены С.Б. Гулиным). 1 имп.*мин$^{-1}$ в 1 мл культуры *D. maritima* соответствовал в среднем 2,371 кл. или 189,73 *10^{-6} мгС/кл., *P. viridis* – 0,782 клеткам, или 45,90 *10^{-6} мгС/кл. Оформленных пеллет в конце опытов обнаружено не было.

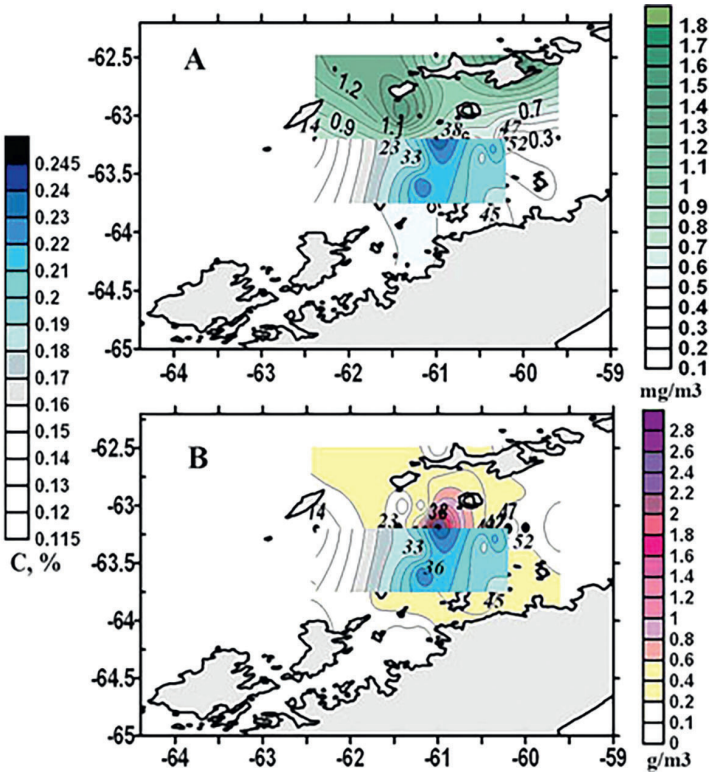


Рисунок 98. Расположение станций в проливе Брансфилда, на которых выполнялись измерения, и содержание углерода в теле сальп в марте 2002 г.

A. Распределение величин содержания углерода в теле туникат (построено для особей со средней фиксированной сырой массой тела 6 г и пересчитано нами в % по отношению к ней (по Аннинский, Щепкина, 2003) на фоне распределения хлорофилла а в слое 0-100 м по данным (Сысоев, 2004). Шкала содержания углерода расположена слева, хлорофилла а – справа.

B. То же на фоне распределения биомассы сальп в слое 0-100 м по (Ломакин, Самышев, 2004; Minkina et al., 2022), шкала расположена справа. Показаны номера станций.

В наших экспериментах получена зависимость интенсивности энергетического обмена (R/W, мкг O_2/г*ч) от концентрации массы сальп (Cw) как одиночных, так и колониальных сальп в пределах от 2,0 до 90,4 гл$^{-1}$: R/W = 161,22 Cw $^{-0.84}$, N=39, r^2=0,447 для оозоидов и R/W = 85,38 Cw $^{-0,91}$, N=12, r^2=0,59 для бластозоидов (Минкина, Самышев, 2004; Minkina et al., 2022). Интенсивность дыхания при экспериментальной концентрации массы туникат рассчитывалась по формуле:

$$R/W = R_o/W / (C_w/C_0)^b, \quad (49)$$

где выбранная нами базовая величина концентрации массы C_0=3 гл$^{-1}$, а R_o/W= 79,5 мкг O_2*г$^{-1}$*ч$^{-1}$ у одиночных сальп, а R_o/W= 41,5 мкг O_2*г$^{-1}$*ч$^{-1}$ у колониальных (раздел 8.2 настоящей главы). При оценке энергетического бюджета сальп 1 мг O_2 принимался равным 0,3 мг углерода (Винберг, 1960).

Для оценки прироста было отобрано 9 проб по 2 мл гомогената тела сальп из опытов для последующего определения его радиоактивности.

При расчетах прироста одиночных и колониальных сальп в мм длины их тела использовались аллометрические уравнения, полученные нами ранее (Минкина, Самышев, 2004; Minkina et al., 2022):

$$W = 0,006\ L^{2,19},\ N=41,\ r^2=0,897 \text{ (одиночные формы)}, \quad (50)$$

$$W = 0,00016\ L^{2,53},\ N=13,\ r^2=0,93 \text{ (колониальные сальпы)}, \quad (51)$$

где W – сырой вес сальп в г, L – длина тела в мм, N – число измерений, r^2 – коэффициент корреляции.

Всего выполнено 17 экспериментов по определению рационов сальп и 9 опытов по оценке прироста этих туникат.

8.3.2. Результаты и их обсуждение

Поскольку обеспеченность пищей *S. thompsoni* в исследуемых районах акватории пролива Брансфилда была различной (Кузьменко, 2004; Minkina et al., 2022), это не могло не отразиться на содержании углерода в теле сальп (рис. 98, табл. 33).

В таблице 34 приведены результаты наших экспериментов по измерению скоростей фильтрации и потребления корма сальпами, а также их рационов. Номера опытов, выполненных с колониальными формами, содержат букву «к». В опытах 9 к и 9а$_к$ использовались недавно освободившиеся от плаценты молодые колонии на стадии развития I-II (Stomska et al., 2015). Только в этих экспериментах при измерении интенсивности дыхания и рационов употреблялись сосуды объемом 0,5 л.

В диапазоне концентраций водорослей от 0,66 мгл$^{-1}$ до 5,72 мгл$^{-1}$ (0,07 и 0,61 мгС·л$^{-1}$) одиночные туникаты в опытах № 11 и 14 показали максимальные величины скорости фильтрации – 140 и 164,3 мл·ч$^{-1}$·экз.$^{-1}$ или 2,3 – 2,7 мл·мин.$^{-1}$·экз.$^{-1}$. (рис. 99 А). Колониальные сальпы демонстрировали максимальные величины скорости фильтрации – 179,2 и 113,0 мл·экз.$^{-1}$·ч $^{-1}$– в опытах № 1к и 2к при концентрациях водорослей в пре-

Таблица 33. Содержание углерода в теле *Salpa thompsoni* из различных районов обитания по (Аннинский, Щепкина, 2003)

Номер станции	Широта, о S	Долгота, о W	Сырой вес сальп W, г	Содержание углерода С, мг/г сырого веса	Число измерений
23	63,33	60,58	5,8	$C = 2{,}664\ W^{-0{,}189}$	59
33	61,35	63,67	13,7 ± 1,0	1,54 ± 0,13	3
44	63,57	60,67	6,2 ± 0,4	1,84 ± 0,23	4
47	63,2	60,2	7,7 ± 1,7	1,83 ± 0,25	15
52	63,32	60	0,28	$C = 2{,}664\ W^{-0{,}189}$	59

делах от 0,59 мгл$^{-1}$ (0,07 мгС·л$^{-1}$) до 15,9 мгл$^{-1}$ (1,68 мгС·л$^{-1}$) (табл. 34). Молодые колонии сальп на стадии развития I-II (опыты 9к и 9ак) имели более низкую наибольшую скорость фильтрации, чем взрослые колонии – 2,9 мл·ч$^{-1}$·экз.$^{-1}$ или 0,05 мл·мин$^{-1}$·экз.$^{-1}$ (рис. 99). Удельная скорость филь-

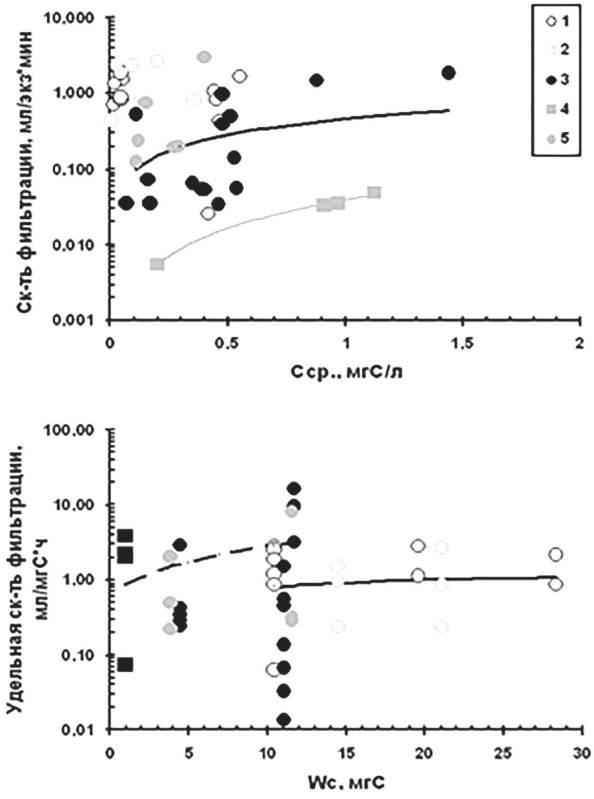


Рисунок 99. Скорость фильтрации антарктической сальпы Томпсона при температуре опытов 3 °С продолжительностью от 2 до 8 часов. Вверху – скорость фильтрации; внизу – удельная скорость фильтрации; 1 – одиночные сальпы, потреблявшие *Dunaliella maritima*; 2 – те же, питавшиеся *Platymonas viridis*; 3 – половозрелые колониальные сальпы, питавшиеся *D. maritima*; 4 – молодые отпочковавшиеся колонии стадии 1–2, которых кормили *P. viridis*; 5 – половозрелые колонии, питавшиеся *P. viridis*. Ccp. – средняя концентрация водорослей за время опыта; Wc – масса сальп в углеродных единицах.

Таблица 34. Скорости фильтрации, потребления корма и суточные рационы антарктической сальпы Томпсона при температуре опытов 3 °С

№ ст.	№ оп., вид водорослей	Кол-во экз.	Объем сосуда, мл	Ср. длина сальп, мм	Средний вес сальп		Метки времени, ч	Кол-во имп./мин в пробе объемом 2 мл	Концентрация микроводорослей, кл./мл	Динамика изменения конц. клеток в опыте		Ср. концентрация водорослей		Ск-ть фильтрации, мл/экз*ч	Ск-ть потребления корма, мкг-С/ч*экз	Рацион, %/сут*экз.
					сырой, г	мкг С				мг/л	мг С/л	мг/л	мг С/л			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Одиночные сальпы																
33	10	1	3000	70	5,79	10422	0	2532,31	6002,84	4,53	0,48					
	D.m.						4	2445,49	5797,03	4,38	0,46	4,45	0,47	25,71	12,35	2,84
							8	2238,16	5305,56	4,01	0,42	4,19	0,44	63,59	29,50	6,79
							17,5	2227,24	5279,67	3,99	0,42	4,00	0,42	1,54	0,65	0,15
33	10a	1	3000	70	5,79	10422	0	1515,50	3592,49	2,71	0,29					
	D.m						6	1240,53	2940,68	2,22	0,24	0,26	0,052	90,72	26,08	6,01
							9,167	1133,61	2687,22	2,03	0,22	0,22	0,020	81,64	19,21	4,42
							14,42	1049,83	2488,62	1,88	0,20	0,21	0,016	42,21	9,08	2,09
33	11	1	3000	89	9,4	14476	0	3395,25	2719,60	1,41	0,16					
	P.v.						4	2761,48	2211,95	1,15	0,13	1,28	0,029	140,00	22,11	3,67
							8	2664,81	2134,51	1,11	0,12	1,13	0,004	26,25	3,37	0,56
							11,25	2608,11	2089,10	1,09	0,12	1,10	0,003	19,64	2,44	0,40
33	11a	1	3000	89	9,4	14476	0	2137,31	1711,99	0,89	0,10					
	P.v.						5,75	1576,29	1262,61	0,66	0,07	0,76	0,09	136,95	13,62	2,26
							14,5	1333,85	1068,41	0,56	0,06	0,60	0,07	52,73	3,87	0,64
33	12	1	3000	82	12,72	19588,8	0	2625,01	6222,59	4,70	0,50					
	D.m						2,58	2372,12	5623,11	4,25	0,45	0,47	0,048	112,02	55,79	6,83

Таблица 34. Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
							8,83	2129,51	5048,00	3,81	0,40	0,43	0,046	49,09	22,09	2,71
							15,33	1879,01	4454,19	3,36	0,36	0,38	0,048	54,29	21,93	2,69
33	14	2	3000	88,5	13,69	21082,6	0	8171,92	6545,71	3,40	0,38					
	P.v.						2,583	7507,86	6013,80	3,13	0,35	3,26	0,36	47,19	17,94	2,04
							8,833	2492,08	1996,16	1,04	0,12	1,80	0,20	160,34	56,01	6,38
							16,333	1959,81	1569,81	0,82	0,09	0,92	0,10	42,72	4,95	0,56
33	13	2	3000	90,5	18,38	28305,2	0	3195,47	7574,86	5,72	0,61					
	D.m						2,58	2640,83	6260,09	4,73	0,50	5,20	0,55	100,91	61,18	5,19
							8,83	2098,46	4974,40	3,76	0,40	4,21	0,45	49,29	24,69	2,09
							16,333	1983,56	4702,03	3,55	0,38	3,65	0,39	10,95	4,36	0,37
Колониальные сальпы																
23	9к	5	500	24,2	0,28	948,81	0	4601,93	3598,71	1,87	0,21					
	P.v.						12,75	4408,25			0,20	1,83	0,20	0,33	0,07	0,17
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
23	9а к	5	500	24,2	0,28	948,81	0	13700,0	21426,80	11,14	1,24					
	P.v.						6,75	11000,0	17204,00	8,95	1,00	9,98	1,12	2,92	3,63	9,19
							9,75	10300,0	16109,20	8,38	0,94	8,66	0,97	2,12	2,12	5,36
							12,167	9800,00	15327,20	7,97	0,89	8,17	0,91	2,01	1,88	4,75
44	4 к	3	3000	40	2,1	3864	0	3834,94	2998,92	1,56	0,17					
	P.v.						5,167	2931,45	2292,39	1,19	0,13	1,36	0,15	45,60	7,94	4,93
							15,583	2500,00	1955,00	1,02	0,11	1,10	0,12	14,13	1,88	1,17
							28,833	2253,84	1762,50	0,92	0,10	0,97	0,11	7,43	0,84	0,52
44	3 к	7	3000	55,14	2,41	4434,4	0	2955,83	7006,80	5,29	0,56					

	D.m						5,17	2126,41	5040,65	3,81	0,40	4,49	0,48	23,26	13,04	7,06
							9,83	2052,24	4864,83	3,67	0,39	3,74	0,40	3,21	1,29	0,70
							28,5	1704,96	4041,61	3,05	0,32	3,35	0,35	3,88	1,51	0,82
44	5 к	14	3000	56,07	2,43	4471,2	0	2955,83	7006,80	5,29	0,56					
	D.m						4,33	2752,82	6525,56	4,93	0,52	5,11	0,54	3,40	1,91	1,02
							28,42	2118,68	5022,33	3,79	0,40	4,32	0,46	2,05	1,07	0,57
52	7 к	10	3000	61,5	5,8	11078	0	2955,83	7006,80	5,29	0,56					
	D.m						1,83	2413,03	5720,09	4,32	0,46	4,78	0,51	30,10	16,88	3,66
							27,33	1735,8	4114,71	3,11	0,33	3,66	0,39	3,30	1,51	0,33
47	6 к	9	3000	65,11	5,8	11078	0	3834,94	2998,92	1,56	0,17					
	D.m						4,333	3730,96	2917,61	1,52	0,17	2,91	0,17	2,09	0,36	0,08
							9	3500,00	2737,00	1,42	0,16	1,47	0,16	4,42	0,75	0,16
							14,75	1600,00	1251,20	0,65	0,07	0,96	0,11	31,47	5,00	1,08
							29,083	1455,30	1138,04	0,59	0,07	0,62	0,07	2,10	0,15	0,03
52	8 к	6	3000	63,17	5,8	11078	0	3834,94	9090,73	6,86	0,73					
	D.m						27,83	2063,28	4891,01	3,69	0,39	5,03	0,53	8,30	6,04	1,31
44	1 к	2	3000	70	6,3	11655	0	4433,75	21020,41	15,87	1,68					
	D.m						3,5	3265,11	15479,89	11,69	1,24	13,62	1,44	112,96	190,03	**39,13**
							11,75	1664,20	7889,97	5,96	0,63	8,34	0,88	89,15	110,44	22,74
							22,25	971,00	4603,51	3,48	0,37	4,55	0,48	59,51	37,57	7,74
44	2 к	2	3000	69	6,24	11544	0	5752,41	8996,77	4,68	0,52					
	P.v.						3,5	3346,78	5234,36	2,72	0,30	3,57	0,40	179,23	93,66	19,47
							11,75	3128,29	4892,65	2,54	0,28	2,63	0,29	11,87	3,61	0,75
							22,25	2874,35	4495,48	2,34	0,26	2,44	0,27	11,60	3,30	0,69

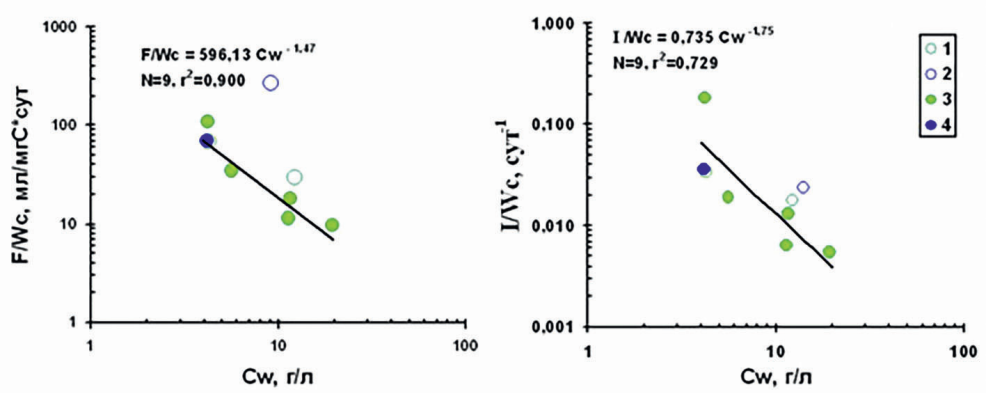


Рисунок 100. Зависимость удельных суточных скорости фильтрации (F/Wc) и потребления корма (IR/Wc) от концентрации живой массы сальп в опытах. 1,2 – одиночные сальпы, питавшиеся *D. maritima* и *P. viridis* соответственно; 3,4 – колониальные сальпы, потреблявшие *D. maritima* и *P. viridis* соответственно.

трации обеих форм сальп, несмотря на большой разброс величин, не зависит от массы тела сальп в углеродных единицах (рис. 99). Но средние за время опытов удельные величины скорости фильтрации (F overall по англоязычной терминологии) и потребления корма IR (ingestion rate) достоверно снижались с возрастанием концентрации живой массы сальп в опытах (рис. 100).

Максимальная скорость потребления корма у колониальных сальп в наших экспериментах достигала 190,0 мкгС·ч$^{-1}$·экз.$^{-1}$ (опыт 1к) и у одиночных – 61,2 мкгС·ч$^{-1}$·экз.$^{-1}$ (опыт 13) (табл. 34). Величина рациона одиночных и колониальных сальп возрастала с увеличением средней концентрации водорослей в опытах, не зависела от индивидуальной массы тела особей в пределах 0,28–18,4 г сырого веса, т.е. во всем диапазоне размеров исследованных туникат (рис. 101). При этом зависимость от концентрации корма у колониальных форм туникат была больше выражена, а наклон линии регрессии соответствующей зависимости у бластозоидов был выше, чем у оозоидов (рис. 101). Концентрация микроводорослей в наших опытах соответствовала биомассе фитопланктона 0,6–16 гм$^{-3}$, а величины рационов в 4-8-часовых экспериментах изменялись в пределах от 0,03 до 39,1 % у бластозоидов и от 0,15 до 6,8% у оозоидов содержания углерода в теле в пересчете на сутки (табл. 34).

Зависимость средних за время опытов величин рациона сальп (R overall) от концентрации фитопланктона С с учетом экспериментальной плотности их популяции (Cw) представлена на рисунке 102. Влияние этих же параметров для колониальных сальп и обеих форм туникат в опытах продолжительностью 4–8 час показано на рисунках 103 и 104 соответственно.

Прирост сальп, выраженный в единицах веса, возрастает с увеличением размеров сальп – от 0,018 до 1,56 мкгС у бластозоидов и от 0,64

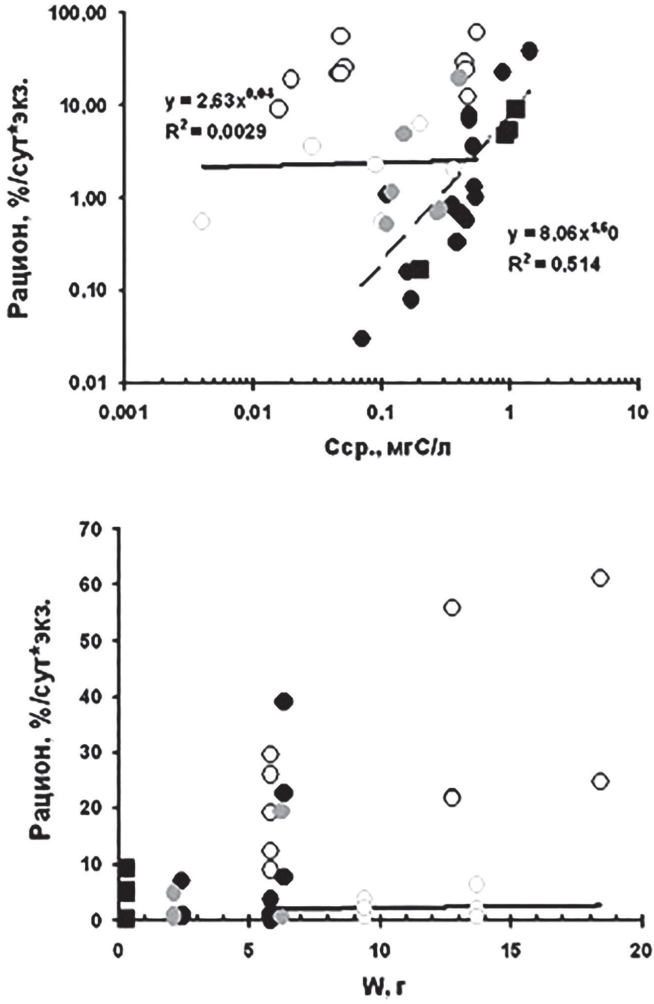


Рисунок 101. Суточные рационы сальп Томпсона при температуре опытов 3 °С продолжительностью от 2 до 8 часов. W – сырой вес туникат. Условные обозначения как на рисунке 99. Эмпирические пороги ресурса, при которых S. *thompsoni* способны удовлетворять их основные метаболические потребности – 3,5–30 мкг С·л$^{-1}$ (Le Févre et al., 1998, Pakhomov et al., 2002).

до 6,50 мкгС у оозоидов, и он выше как правило при питании более крупными клетками *D. maritima* (рис. 105–107, табл. 35). Линейный прирост у колониальных туникат также зависит от их размеров, достигая значений от 0,33 до 1,93 мм·сут$^{-1}$·экз.$^{-1}$, и проявлял слабую зависимость от таковых у одиночных особей (0,29–0,85 мм·сут$^{-1}$·экз.$^{-1}$) (рис. 107, табл. 35). Относительный прирост сальп в наших опытах не зависел от концентрации водорослей в опытах и изменялся от от 0,0004 до 0,013 %·сут.$^{-1}$ у колониальных сальп и от 0,03 до 0,033 %·сут.$^{-1}$ – у одиночных. Не обнаружено достоверной зависимости возрастания относительного приро-

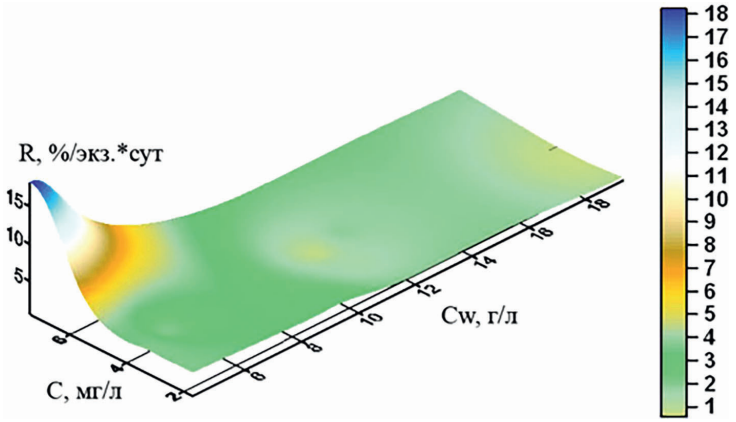


Рисунок 102. Влияние концентрации живой массы обеих форм сальп в опытах (Cw) и средней сырой концентрации водорослей (C) на средний за время опытов рацион туникат (R). R = 27,35 $Cw^{-1,41} * C^{0.28}$. N=9, r^2=0,647. (r^2 – коэффициент множественной корреляции).

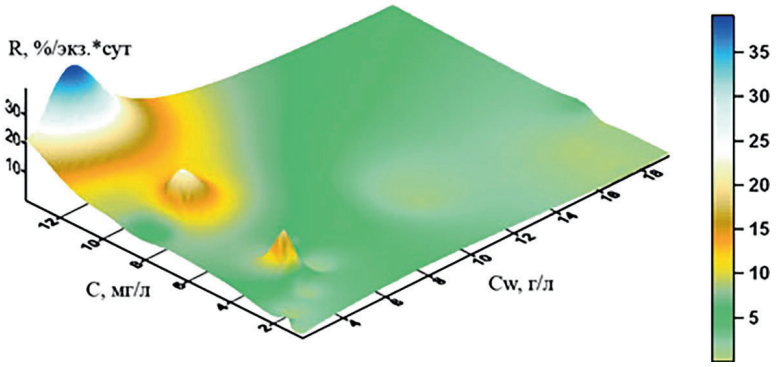


Рисунок 103. Влияние концентрации живой массы колониальных сальп (Cw) в опытах и средней сырой концентрации водорослей (C) на суточный рацион туникат (R) в опытах продолжительностью 4–8 час. R = 1,42 $Cw^{-0,90} \cdot C^{1,39}$. N=25, r^2=0,606.

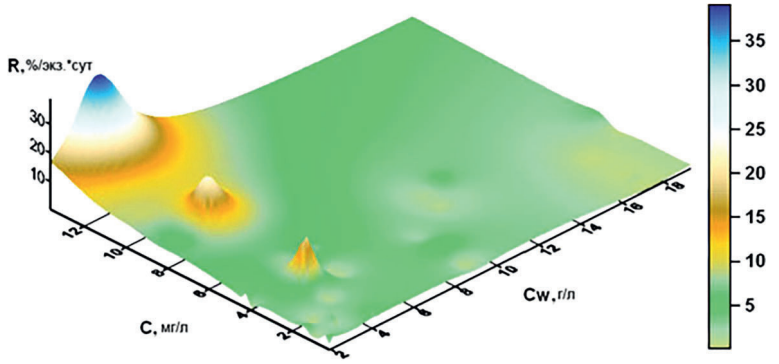


Рисунок 104. Влияние концентрации живой массы сальп (Cw) (одиночных и колониальных) в опытах и средней сырой концентрации водорослей (C) на величину рациона туникат (R) в опытах продолжительностью 4-8 час. $R=4,53Cw^{-0,57}C^{0,35}$. N=42, r^2=0,459.

ста сальп с увеличением содержания углерода в теле животных (рис. 106, 108, табл. 35).

Эффективность усвоения пищи на рост (продукционный коэффициент K_1 (gross growth efficiency – отношение величин прироста к рациону) в наших экспериментах приведены в таблице 36. Этот коэффициент при кормлении более мелкой водорослью *P. viridis* оказался ниже, как для одиночных сальп, так и для колониальных, и значительно варьировал от 0,1% до 0,98% у оозоидов и от 0,04 до 0,3% у бластозоидов. Продукционный коэффициент K_2 (net growth efficiency), равный отношению ассимиляции пищи (суммы прироста и скорости метаболизма) к величине рациона без неусвоенной пищи (в нашем случае к рациону, т.к. во всех опытах пелетты не были обнаружены), удалось оценить только для опыта 1к для колониальных туникат со Ст. 33 (табл. 36) – 65,7%. В работе (Henschke et al., 2018a) используется значение “assimilation efficiency”, равное 0,64. Это довольно высокое значение. Например, у криля значения этого коэффициента, определенного экспериментально с помощью радиоуглеродного метода, изменяются в зависимости от размера рачков от 64,4% у самых мелких особей до 20,8% у крупных (Самышев, 1991, табл. 4, с. 63; Samyshev, 2002).

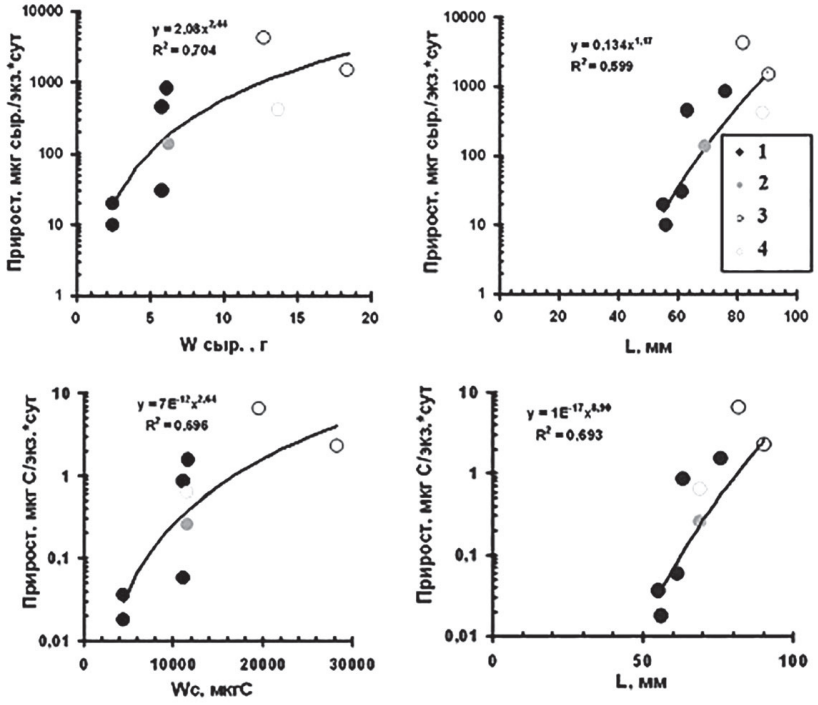


Рисунок 105. Весовой суточный прирост сальп Томпсона при температуре опытов 3 °С продолжительностью от 2 до 8 часов. 1 – половозрелые колониальные сальп, питавшиеся *D. maritima*; 2 – колонии, потреблявшие *P. viridis*; 3 – одиночные сальпы, питавшиеся *D. maritim*a; 4 – одиночные туникаты, потреблявшие *P. viridis*. Wсыр. – сырой вес сальп, L – общая длина тела сальп.

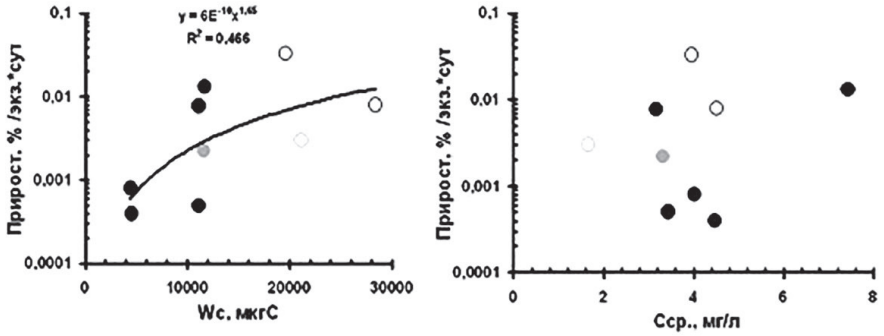


Рисунок 106. Относительный суточный прирост сальп. Обозначения те же, что и на рисунках 99 и 101. С ср. – средняя за время опыта сырая масса водорослей.

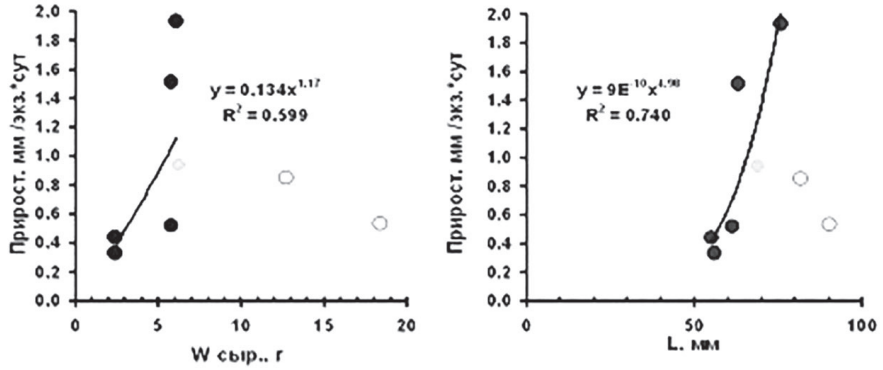


Рисунок 107. Линейный суточный прирост сальп Томпсона в опытах продолжительностью от 2 до 8 часов. Уравнения регрессии приведены для колониальных сальп. Условные обозначения как на рисунках 99, 101 и 106.

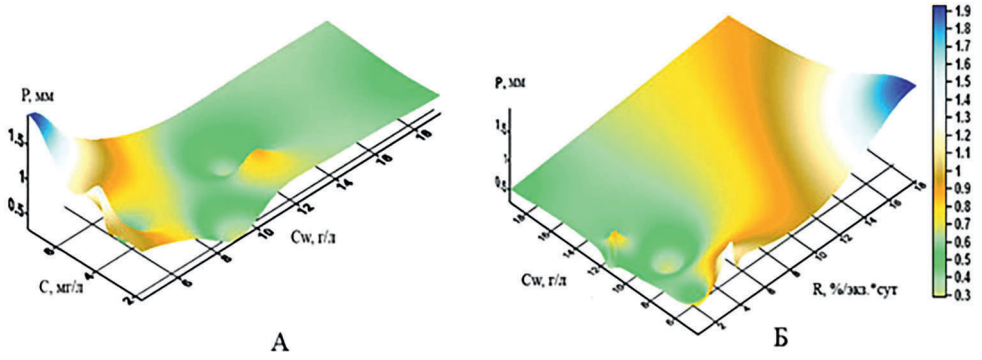


Рисунок 108. Зависимость прироста длины сальп (P) от концентрации живой массы в опытах (Cw), средней концентрации водорослей (C) и измеренного рациона туникат (R).
А: $P = 0{,}85\ Cw^{-0{,}57} * C^{0{,}71}$. N= 9, r^2=0,569;
Б: $P = 0{,}68\ Cw^{-0{,}27} * R^{0{,}30}$. r^2=0,472;
$P = 0{,}070\ R - 0{,}024\ Cw + 0{,}76$. r^2=0,668.

Таблица 35. Результаты измерения прироста сальп в опытах на двух культурах водорослей

№ Ст	№ опыта	Продолжительность опыта	Кол-во сальп в опыте	Средняя длина сальп, мм	Средний вес сальп в опыте		Средняя концентрация водорослей		Средняя скорость потребления корма, мкгС/ч *экз	Радиоактивность потребленного за время опыта корма, имп/мин*экз	Радиоактивность сальп, имп/мин*экз.	Коэф-т усвоения пищи на рост, %	Прирост			
					сырой-,г/экз.	мкгС/экз	мг/л	мгС/л					мкгС/сут* экз.	мкг сыр./сут* экз.	мм/сут* экз	%/сут* экз.
В качестве корма использовалась *Dunaliella maritime*																
44	1 к	22,25	2	76	6,3	11655	7,43	0,37	88,57	2597062,50	3800,63	0, 07	1,555	840,75	1,93	0,0133
44	3 к	28,5	7	55,14	2,41	4434,4	4,02	0,43	3,57	268043,57	113,08	0,04	0,036	19,65	0,44	0,0008
44	5 к *	28,42	14	56,07	2,43	4471,2	4,48	0,47	1,2	89694,64	806,21	0,06	0,018	10,05	0,33	0,0004
52	7 к *	27,35	10	61,5	5,8	11078	3,43	0,43	2,54	183004,50	1743,61	0, 10	0,058	30,41	0,52	0,0005
52	8 к*	27,83	6	63,17	5,8	11078	3,17	0,53	6,04	442915,00	7951,95	0, 30	0,868	454,20	1,51	0,0078
33	12	15,33	1	82	12,72	19588,8	3,97	0,37	27,7	1119000,00	10926,61	0, 98	6,492	4215,27	0,85	0,0331
33	13	16,33	2	90,5	18,38	28305,2	4,51	0,42	21,11	908932,50	8144,56	0, 45	2,270	1473,96	0,53	0,0080
В качестве корма использовалась *Plathymonas viridis*																
44	2 к*	22,25	2	69	6,24	11544	3,31	0,48	17,63	2158545,00	2612,12	0, 06	0,256	138,39	0,94	0,0022
33	14	16,333	2	88,5	13,69	21082,6	1,67	0,19	21,11	4659082,50	9306,63	0,10	0,636	413,10	0,29	0,0030

* – вода в опыте перемешивалась с помощью магнитной мешалки.

Во всех остальных опытах величины рационов не обеспечивали даже уровня их энергетического метаболизма. Это означает, по нашему мнению, что интенсивность дыхания сальп в присутствии пищи была ниже, чем, как в наших экспериментах, при ее отсутствии.

Океанологическая ситуация в ранне-осенний период в проливе Брансфилда определялась особенностями орографических условий в исследуемом районе. В западной части пролива существуют резкие проломы дна с глубиной до 1000 м при средней глубине около 200-300 м, а акватория полигона характеризуется изрезанностью береговой линии и наличием множества островов (Артамонов и др., 2003). Такие орографические условия способствуют образованию стационированных вихрей, приводящих к длительной аккумуляции скоплений желетелых и тем самым создающих дефицит корма (рис. 98 В). В центре квазистационарного антициклонического вихря (у Ст. 38) была отмечена максимальная концентрация сальп (2,89 гм$^{-3}$), которая снижалась к периферии вихря вдвое – до 1,42 гм$^{-3}$. Вне вихря максимальная биомасса фитопланктона достигала 788 мгм$^{-3}$. В центре же вихря наблюдалась минимальная концентрации фитопланктона (22,7 мгм$^{-3}$) и Хл А (0,2 мгм$^{-3}$), которые возрастали к периферии вихря до 200-300 мгм$^{-3}$ (Хл А – до 0,86 мгм$^{-3}$) по мере снижения биомассы сальп (Кузьменко, 2004; Сысоев, 2004; Сысоев, Сысоева, 2005). В центре вихря также получены отрицательные отклонения уровня энергетического обмена от «климатической нормы» (до -70%), что указывает на ингибирование жизнедеятельности сальп вследствие дефицита пищи и ограничения их подвижности в центре вихря (Minkina et al., 2022, раздел 8.2 настоящей главы). На периферии вихря и вне его наблюдалась практически «норма» уровня энергетического обмена туникат. Содержание углерода в теле сальп демонстрирует обратную картину: в центре вихря эта величина была вдвое выше, чем на его периферии (рис. 98). Это обстоятельство подтверждает продолжительное существование этого вихря и интенсивное выедание фитопланктона в центре вихревого образования скоплением сальп.

Второй причиной низких величин рационов туникат является ограничение пространства, что наблюдается и у других желетелых животных (гребневиков и медуз) (Pourcell, 2008). Этот автор пришла к выводу, что объем экспериментальных сосудов при оценке интенсивности питания животных должен превышать их объем не мене, чем в 2500 раз. Сальпы могут не только снижать свою подвижность и питаться прерывисто, опускаясь на дно экспериментальных сосудов, но и испытывают трудности с распространением мукусных сетей для улавливания пищи (рис. 109, 110). Т.о., океанографическая ситуация и ограничение пространства в экспериментах во многом определяли полученные нами результаты.

Сальпы, вероятнее всего, имеют ненасыщенный пищевой ответ, поскольку они не способны регулировать свою скорость фильтрации (Perissinotto, Pakhomov 1998). Изменения скорости потребления кор-

Таблица 36. Элементы энергетического баланса *Salpa thompsoni*

№ Ст.	№ опыта	Продолжительность опыта, ч	Количество сальп в опыте, экз.	Средняя длина сальп, мм	Средний вес тела сальп		Концентрация живой массы сальп в опытах, г сыр. веса* $л^{-1}$	Средняя концентрация водорослей в опытах, мг *. л	Средняя скорость фильтрации сальп в опытах, мл·ч $^{-1}$·экз. $^{-1}$	Средняя скорость потребления корма, мкг С·ч$^{-1}$· экз.$^{-1}$	Средний рацион, %·сут$^{-1}$·экз.$^{-1}$	Прирост, %·сут$^{-1}$· экз.$^{-1}$	K_1,%	Среднесуточная интенсивность дыхания сальп R/W			K_2, %
					сырой, г экз.$^{-1}$	мкг С·экз.$^{-1}$								циркадная «норма», мкг O_2·г сыр. веса$^{-1}$*ч $^{-1}$	Отклонение от «нормы», %	%·сут$^{-1}$·экз.$^{-1}$	
В качестве корма использовалась *Dunaliella maritime*																	
44	1 к	22,25	2	70	6,3	11655,0	4,20	7,43	52,65	88,57	18,24	0,0133	0,07	30,55	+0,78	11,98	65,70
44	3 к	28,5	7	55,14	2,41	4434,4	5,62	4,02	6,36	3,57	1,93	0,0008	0,04	23,44	+0,78	9,24	–
44	5 к*	28,42	14	56,07	2,43	4471,2	11,34	4,48	2,14	1,2	0,64	0,0004	0,06	12,47	+0,78	4,88	–
52	7 к*	27,35	10	61,5	5,8	11078,0	19,33	3,43	4,53	2,54	0,55	0,0005	0,10	7,62	+22,94	3,53	–
52	8 к*	27,83	6	63,17	5,8	11078,0	11,60	3,17	8,30	6,04	1,31	0,0331	0,60	12,12	+22,94	5,62	–
33	12	15,33	1	82	12,72	19588,8	4,24	3,97	55,61	27,7	3,39	0,0078	0,98	59,45	-70,34	47,35	–
33	13	16,33	2	90,5	18,38	28305,2	12,25	4,51	34,83	21,11	1,79	0,0080	0,45	24,38	-70,34	19,42	–
В качестве корма использовалась *Plathymonas viridis*																	
44	2 к*	22,25	2	69	6,24	11544,0	4,16	3,31	33,73	17,63	3,66	0,0022	0,06	30,82	+0,78	12,09	–
33	14	16,333	2	88,5	13,69	21082,6	9,13	1,67	237,63	21,11	3,02	0,0059	0,10	31,21	-70,34	24,86	–

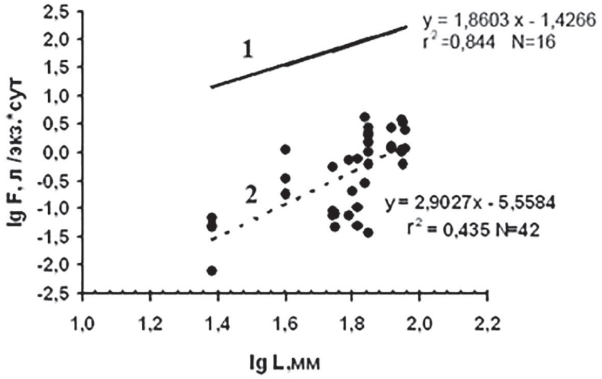


Рисунок 109. Скорость фильтрации (F) сальп Томпсона, содержавшихся в разных объемах. 1 – в 10 л согласно обзору (Pakhomov et al., 2002), 2 – наши данные, полученные в объеме 3 л при измерениях длительностью от 2 до 8 ч. Уравнение 1 рассчитано только для максимальных величин скоростей фильтрации сальп в экспериментах в объемах 10 л и более по литературным данным.

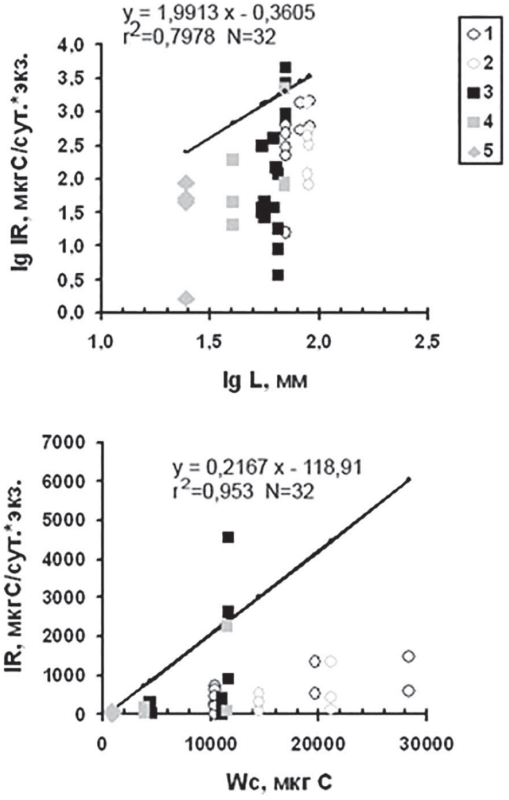


Рисунок 110. Сравнение между оцененными *in situ* и *in vitro* скоростями потребления пищи (IR) у *S. thompsoni* в зависимости от длины и веса тела в углеродных единицах. Линии регрессии соответствуют уравнениям, обобщающим измерения *in situ* согласно обзору (Pakhomov et al., 2002). 1 – наши данные *in vitro* для одиночных особей, питавшихся *D. maritima*; 2 – то же для одиночных сальп, питавшихся *P. viridis*; 3 – то же для колониальных особей, потреблявших *D. maritima*; 4 – то же для колониальных сальп, корм – культура *P. viridis*; 5 – то же для молодых колоний, потреблявших клетки *P. viridis.*

ма как функция размера сальп лучше всего может быть представлена степенной функцией. Действительно, положительная тенденция между величинами скоростей потребления корма *S. thompsoni* и окружающей концентрацией фитопланктона был продемонстрирован в диапазоне содержания хлорофилла «а» 0,2–1,2 мкг/л (Pakhomov, Froneman, 2002). Сальпы могут успешно выживать при более низкой концентрации пищи по сравнению с антарктическим крилем. Пороги ресурса, при которых эти туникаты способны удовлетворять их основные метаболические потребности, оценены в пределах 3,5–30 мкгС/л (Le Févre и др., 1998, Pakhomov et al., 2002). Не являясь избирательными фильтраторами, сальпы способны эффективно захватывать частицы в пределах широкого диапазона размеров, в пределах от 1 до 1000 мкм (Дриц, Семенова, 1989; Fortier, 1994), в то время как антарктический криль потребляет главным образом пищевые частицы не менее 10 – 50 мкм (Meyer, El-Sayed, 1983; Дриц, Семенова, 1989: Macieiewska. 1993; Opalinski et al., 1997).

М.Е. Хантли с соавторами приводит рассчитанную на основании экспериментов при температуре 1 °С скорость фильтрации бластозоидов (колоний) *S. thompsoni* – 171 мл·ч$^{-1}$·экз.$^{-1}$ и максимальную – 376 мл·ч$^{-1}$·экз.$^{-1}$ (Huntly et al., 1989). Полученные нами значения максимальных скоростей фильтрации колониальных сальп (179,2 и 113,0 мл·ч$^{-1}$·экз.$^{-1}$) соизмеримы с таковыми для рассчитанных средних скоростей фильтрации по данным этой работы.

Е.А. Пахомов с соавторами приводят значения скорости потребления корма *S. thompsoni* по определениям in situ в западной части м. Беллинсгаузена от 164 до 239 мкг С ·сут$^{-1}$·экз.$^{-1}$ или 6,83 и 9,96 мкгС·ч$^{-1}$·экз.$^{-1}$ у колониальных сальп с орально-атриальной длиной 13–30 мм с эффективностью усвоения пищи 73–90% и 65–76% соответственно (Pakhomov et al., 2006). В наших экспериментах максимальные скорости потребления пищи составили до 190,0 мкгС·ч$^{-1}$·экз.$^{-1}$ у бластозоидов, до 90 – у оозоидов и до 4 мкгС·ч$^{-1}$·экз.$^{-1}$ у молодой колонии на стадии развития I-II.

Полученные нами величины рационов согласуются со значениями, приводимыми в сводке Е.А. Пахомова с соавторами (Pakhomov et al., 2002, 2006). Эти авторы рассчитали суточные рационы *S. thompsoni* по данным собственных и взятых из других источников измерений флюоресценции пигментов в кишечниках особей, выловленных из естественной среды обитания. Согласно этим расчетам, величины рационов сальп сильно варьируют, изменяясь приблизительно в пределах 5–75% от содержания углерода в теле сальп. Но измерения in situ не позволяют количественно оценить связь величин рационов животных с условиями питания.

Ни в одном из наших опытов не было обнаружено пеллет, что не позволило оценить долю неусвоенной пищи. Это, по нашему мнению, связано в основном с низкими величинами измеренных рационов.

Прирост сальп в наших экспериментах составил у одиночных форм 0,29–0,85 мм длины тела в сутки и 0,33–1,93 мм·экз$^{-1}$·сут$^{-1}$ у колониальных форм. Эти значения, полученные *in vitro*, хорошо согласуются с величинами, полученными на основании статистических оценок по многолетним наблюдениям *in vivo* в различные сезоны за размерными когортами сальп (Loeb, Santora, 2011). По их оценкам в районе Антарктического п-ова у одиночных сальп Томпсона популяционный темп роста составил 0,23 мм·экз.$^{-1}$·сут.$^{-1}$, у колониальных – 0,40 мм·экз.$^{-1}$·сут.$^{-1}$.

E.A. Pakhomov и P.V. Hunt (2017) в районе Антарктического Полярного Фронта при моделировании популяционного роста сальп по данным анализа когорт использовали две гипотезы: низкой скорости роста (“slow growth rates”, когда энергия расходуется особями на размножение), при этом рассчитанные величины прироста находятся в пределах 0,043–0,21%·сут.$^{-1}$ и быстрого роста (“fast growth rates”, когда размножение отсутствует) – 0,3–4,6%·сут.$^{-1}$ для района Антарктического п-ва (Loeb, Santora, 2011). Наши результаты, полученные в проливе Брансфилда при температуре 2–3 °С (от 0,0004 до 0,013%·сут.$^{-1}$ для колониальных форм и для одиночных – от 0,03 до 0,033%·сут.$^{-1}$), находятся в пределах, сообщенных для гипотезы низкой скорости роста.

По данным Henshke et al. (2021) рассчитанные скорости популяционного роста сальп in vivo над плато Кергелен (Индоокеанский сектор Антарктики) при температуре 4-5°С составили 0,3–4,6 %·экз.$^{-1}$·сут.$^{-1}$, что ниже, чем рассчитанные этими же авторами в Антарктическом Полярном Фронте (3,7–20,7 %·экз.$^{-1}$·сут.$^{-1}$). Т.о, условия окружающей среды важно учитывать при определениях темпов развития популяций *S. thompsoni*.

Все удельные величины энергетического баланса сальп в пересчете на единицу массы показывают отсутствие зависимости от их размеров и массы тела: интенсивность дыхания (Минкина, Самышев, 2004, Minkina et al., 2022), удельная скорость фильтрации (рис. 99) (Harbison, Gilmer, 1976, Mullin, 1983, Andersen, 1985), рацион (рис. 101) и, по-видимому, скорость прироста (рис. 106). По мнению В.Е. Заики (2002), в материалах по росту и скорости метаболизма гребневиков и медуз подтверждено заключение о соответствии роста этих желетелых животных экспоненциальному варианту балансовой модели роста. Экспоненциальность роста выражается в сохранении постоянства его удельной скорости при изменении размеров и массы животного. Эта модель основана на предположении, что при экспоненциальном росте аллометрические уравнения скоростей питания и метаболизма имеют показатель степени, близкий к «1» (изометрия), что подтверждают также данные по аллометрии скорости дыхания и экскреции аммиака. Изометрия физиологических скоростей, по мнению этого автора, связана с отсутствием у желетелых скелета и вероятным сохранением постоянной доли мезоглеи в теле – сильно обводненной соединительной ткани, залегающей между двумя

эпителиями у кишечнополостных и туникат. Основу мезоглеи составляет белок коллаген. У гребневиков, медуз и туникат выполняет функцию упругого скелета. При исследованиях тканевого метаболизма показано, что скелетные образования, покровные и опорные ткани организма имеют более низкую интенсивность обмена (Шмидт-Ниельсен, 1987). Сохранение постоянной удельной скорости роста, что характерно для личиночных стадий, приводит к тому, что у желетелых средние удельные скорости роста – среди самых высоких в животном мире (Заика, 1985). Литературные данные также подтверждают экспоненциальную модель роста сальп (Madin, Diebel, 1998) и, в частности, у сальп Томпсона (Lüskow et al., 2020).

Т.о., удельные величины дыхания, питания и роста туникат в экспериментах зависят преимущественно от концентраций пищи и их живой массы (рис. 100). В природных условиях такая связь должна наблюдаться с концентрацией пищи и биомассой сальп. Уравнения зависимости рационов и прироста сальпы Томпсона от концентраций пищи и их живой массы в опытах, полученные нами, вероятно, могут быть использованы при оценке этих величин в плотных скоплениях туникат. Но такие оценки должны быть проверены измерениями их рационов in situ.

Необходимо сделать вывод, что в дальнейшем корректно полный энергетический баланс антарктических сальп при питании культурами микроводорослей может быть получен в экспериментах радиоуглеродным методом на единичных особях, содержащихся в объемах не менее 10 л, при одновременных измерениях их энергетического метаболизма по расходу углекислого газа при дыхании. Такой методических подход был успешно реализован в экспериментах с антарктическим крилем (Самышев, 1991, Samyshev, 2002).

Таким образом, применение радиоуглеродного метода в экспериментах по определению элементов энергетического баланса *S. thompsoni* позволило получить зависимость скоростей фильтрации, потребления корма и рационов сальп от концентрации микроводорослей в опытах, оценить прирост этих туникат при этих рационах и впервые экспериментально определить для них продукционные коэффициенты $K_{1.}$

Показано отсутствие связи удельных величин дыхания, питания и роста сальп, зависящих преимущественно от концентрации пищи и биомассы сальп в экспериментальных и природных условиях, с их размерами и массой тела.

ГЛАВА IX. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ ПЛАНКТОНА И ПЕРСПЕКТИВЫ ПРОМЫСЛА КРИЛЯ

Цель настоящей главы – дать обобщенное представление о функциональной роли учтенных компонентов планктонного сообщества антарктической зоны на примере исследованного региона и оценить перспективы промысла криля с учетом выявленных количественных (в том числе продукционных) характеристик его популяции, особенностей поведения и распределения животных и связанных с этими особенностями реальных возможностей освоения запасов объекта.

Реальной основой для суждения о функциональной роли изученных компонентов в антарктическом планктонном сообществе являются результаты проведенного комплекса исследований, изложенные в предыдущих главах работы. Из существующих разнообразных методов такой оценки представляется наиболее доступным и, вместе с тем, информативным балансовый – с соизмерением приходно-расходной части вещества для каждой группы компонентов.

Расчеты элементов балансового равенства рационов для учтенных микро- и мезогетеротрофов выполнены с привлечением литературных данных. Методика расчетов ассимиляции и трат на обмен у бактерий изложена в главе IV. Расчет трат на обмен у инфузорий произведен по уравнению, приведенному Т.В. Хлебович (1974), исходя из измеренных объемов клеток с введением температурной поправки по уравнению Вант-Гоффа с коэффициентом Q_{10}, равным 2,25 (Винберг, 1983). По полученным результатам рассчитаны прирост и рацион инфузорий с использованием коэффициентов K_1 и K_2, принятыми по Т.В. Хлебович (1979) соответственно 0,35 и 0,44. Элементы баланса вещества для мезозоопланктёров, представленных преимущественно копеподами, рассчитаны по их рациону, принятому согласно Е.Г. Арашкевич и А.Г. Тимониным (1978) равным 10% биомассы животных, и с использованием коэффициентов K_1 и K_2, равных соответственно 0,25 и 0,35 (Сорокин, 1975). Для аналогичных расчетов по крилю использованы экспериментально полученные соотношения между величинами (Самышев, Лушов, 1983; Самышев, 1991; Samyshev, 2002). Все величины выражены в количестве углерода. При этом принято: фитопланктон, состоящий преимущественно из диатомей (как в нашем случае), при калорийности 2,5 кал·мг$^{-1}$ сухого веса и влажности 12% (Петипа, 1981) содержится 10% углерода (Троицкий, Сорокин, 1967). Сухое ВОВ содержит 50% углерода (Скопинцев, 1950). Балансовые величины для всех групп зоопланктона рассчитывались исходя из принятой калорийности их сырого вещества, равной 1,0 кал·мг$^{-1}$ углерода (Остапеня, 1968; Шушкина и др.,

1984), и калорийного эквивалента углерода 10 кал·мгС$^{-1}$ (Винберг, 1960; Platt, Irwin, 1973).

Оценка перспектив промысла криля произведена с учетом количественных характеристик популяции и её продукционных показателей с привлечением ряда необходимых неопубликованных и опубликованных данных по прикладной, связанной с промыслом, стороне проблемы. Указания на все использованные источники даются по мере изложения материала.

Рассмотрим вначале результаты расчетов балансовых величин для учтенных компонентов планктона по съёмкам, выполненным в один летний сезон в регионе моря Содружества в 1983–1984 гг. и в регионе АЧА в 1984 г. (табл. 37). Различия в состояниях сообщества рассматриваемых регионов описаны ранее (глава IV). Интегрально эти различия хорошо отражают и значения индексов их зрелости, рассчитанные по М.Е. Виноградову и Э.А. Шушкиной (1983) (Θ = lg Д/Рр, где Д – суммарная гетеротрофная деструкция, Рр – первичная продукция). Причем, учитывая вероятные занижения измеренных величин первичной продукции, оценки состояния сообщества из разных регионов с помощью критерия, предложенного указанными авторами, в нашем случае здесь и далее следует, по-видимому, рассматривать лишь в относительном значении.

Для региона моря Содружества в декабре Θ = -0,03 («состояние сообщества равновесное»), в феврале – +0,64 («состояние сообщества развитое»); для региона АЧА в феврале – марте Θ = -0,33 («состояние сообщества молодое»). Выявленные различия в состояниях сообщества и обилия его компонентов в разных регионах (глава VI) дают возможность получить сравнительную оценку функциональной роли этих компонентов в разных ситуациях.

Из приведенной таблицы 30 видно, что, несмотря на указанные различия, для сообщества обоих регионов характерна преобладающая роль бактерий и инфузорий в гетеротрофной трансформации вещества. В регионе моря Содружества на долю первых в декабре пришлось более 60%, а в феврале – более 70% балансовых составляющих рациона, в том числе и суммарной деструкции гетеротрофов. В регионе АЧА роль бактерий была еще более высокой: на их долю пришлось около 90% суммарной гетеротрофной деструкции. Последнее, судя по измеренным значениям бактериальной продукции, связано с большим обилием бактерий в АЧА, которое ассоциируется с более высоким уровнем развития фитопланктона (измеренные величины его продукции в АЧА в 6–20 раз превосходили таковые в регионе моря Содружества). Большая продвинутость в развитии сообщества в регионе моря Содружества выразилась и в большей (примерно в 1,5 раза) биомассе инфузорий и в значительно более высоких относительных значениях их суммарных трат на обмен, чем в АЧА (соответственно более 17 и 13% в разные сроки против 3%). Принимая во внимание, что в годы с менее интен-

Таблица 37. Балансовые величины основных трофических групп планктона регионов моря Содружества и АЧА (B – биомасса, мгС·м$^{-3}$; P, A, C, R – соответственно продукция, ассимиляция, рацион и траты на обмен, мгС·м$^{-3}$·сутки$^{-1}$)

Трофическая группа	B	P	P/B	A	C	R
Регион моря Содружества, декабрь 1983 г., фотический слой						
Фитопланктон	-	2,80	-	-	-	-
Бактериопланктон	-	0,81	-	2,53	2,53	1,72
Инфузории	1,83	0,36	0,20	0,82	1,03	0,46
Мезозоопланктон*	1,80	0,04	0,02	0,14	0,18	0,10
Криль	53,80	0,16	0,003	0,50	0,62	0,34
Регион моря Содружества, февраль 1984 г., фотический слой						
Фитопланктон	-	0,71	-	-	-	-
Бактериопланктон	-	1,09	-	3,41	3,41	2,32
Инфузории	1,62	0,32	0,20	0,73	0,91	0,41
Мезозоопланктон*	1,25	0,02	0,02	0,08	0,12	0,06
Криль	51,70	0,15	0,003	0,48	0,60	0,33
Атлантический сектор Антарктики (АЧА) – море Скотия, февраль-март 1984 г., слой 0-100 м						
Фитопланктон	27	18,00	-	-	-	-
Бактериопланктон	-	3,65	-	11,41	11,41	7,76
Инфузории	1,14	0,19	0,20	0,45	0,70	0,26
Мезозоопланктон*	6,00	0,12	0,02	0,48	0,60	0,36
Криль	17,35	0,06	0,0033	0,19	0,22	0,13
Сальпы	0,8**	0,00026	0,00032	0,19	0,23	0,19

* – преимущественно растительноядный мезозоопланктон.
** – по данным (Loeb et al., 1997): средняя биомасса за 83/84 – 84/85 г.г.

сивным, чем в сезон 1983/1984 гг., выносом течениями развивающегося планктона биомасса инфузорий в регионе моря Содружества может возрастать в несколько раз (в частности, в сезон 1984/1985 гг. она была выше, чем в сезон 1983/1984 гг. более чем в 2,5 раза) (глава VI), а также то, что нами в составе микрогетеротрофов не учтена еще одна группа – зоофлагелляты, биомасса которых зачастую соизмерима и даже превышает биомассу инфузорий (Сорокин, 1979), можно без преувеличения говорить о несомненно большой роли простейших в антарктическом планктонном сообществе, сравнимой с таковой, оцененной для других высокопродуктивных районах океана (Туманцева, 1980; Сорокин, 1982 а, б). При сравнительном обилии криля в регионе моря Содружества на его долю пришлось нескольким более 11–12% суммарных значений продукции, ассимиляции и трат на обмен гетеротрофов. В регионе АЧА, где его концентрации уступали концентрациям в регионе моря Содружества втрое, эти показатели составляли всего около 1,5%. Неадекватно низкие значения последних в большой степени связаны и с относительно

более высокой ролью бактериопланктона в АЧА. Наконец, несмотря на значимое различие в обилии мезозоопланктона в разных регионах (его количество в регионе моря Содружества в разные сроки более чем в 3,3 и в 4 раза уступало количеству в регионе АЧА), относительная роль этих гетеротрофов в обоих случаях оказалась незначительной; в декабре на долю их балансовых величин в регионе моря Содружества приходилось 3–3,5%, в феврале – 1,3–2%, а в регионе АЧА – 3–4%.

Сходные результаты расчетов получены по материалам наблюдений в регионе моря Содружества и для других сезонов 1980–1982/1983 гг. (табл. 38). В начале летнего сезона (декабрь 1982 г. – январь 1983 г. (Ѳ = 0,18; «состояние сообщества равновесное»), когда биомасса бактерий была соизмерима с биомассой мезозоопланктона, на долю их балансовых величин рациона приходилось соответственно 51–55% от суммарных значений этих характеристик для всех гетеротрофов. К середине (январь 1980 г.) (Ѳ = 0,18) и ко второй половине лета (февраль-март 1981 г.) (Ѳ = 0,24) при биомассе бактерий, превышавшей биомассу мезозоопланктона соответственно втрое и вдвое, эти показатели возросли и составляли в среднем для этих сроков 78–80%. Значения указанных характеристик у инфузорий уступали в 5–10 раз. В целом на долю микрогетеротрофов в начале лета в сумме приходилось около 66%, а в середине и во второй половине лета – около 85% суммарной деструкции гетеротрофов. На долю балансовых величин растительноядных мезопланктёров приходилось до 10–12%. На долю криля при его обилии в 1982/1983 гг. (более 81% суммарной биомассы) приходилось около 17% суммарных балансовых величин, при меньшей относительной биомассе (около 49%) они находились на уровне около 4%. Роль хищного зоопланктона в антарктических сообществах оказывается ничтожно малой: на его долю приходится не более 2–3% суммарных балансовых величин всех гетеротрофов.

Таблица 38. Количественные характеристики основных учтенных компонентов сестона района моря Содружества для фотического слоя (фито-бактерио-микрозоопланктон, криль) и слоя 0-100 м (мезозоопланктон и ВОВ) (B, P, A, C, R – соответственно биомасса ($мгС \cdot м^{-2}$), продукция, ассимиляция, рацион, траты на обмен ($мгС \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$)

Компоненты сестона	B	P	P/B	A	C	R
20 декабря 1982 г. – 14 января 1983 г.						
Фитопланктон	720	136	0,19	-	-	-
Бактериопланктон	440	50	0,11	156	156	106
Инфузории	75	15	0,20	34	43	19
Мезозоопланктон: растительноядный	450	11	0,02	33	45	22
хищники	100	2	0,02	7	10	5
Криль	4700	16	0,0033	50	60	34
ВОВ	$70 * 10^3$	-	-	-	-	-

1 – 26 января 1980 г.						
Фитопланктон	1170	150	0,13	-	-	-
Бактериопланктон	850	85	0,10	265	265	180
Инфузории[x]	90	18	0,20	41	51	23
Мезозоопланктон: растительноядный	280	7	0,02	20	28	13
хищники	80	2	0,02	6	8	4
Криль	1200	4	0,0033	13	15	9
ВОВ	$92,5 * 10^3$	-	-	-	-	-
1 февраля – 7 марта 1981 г.						
Фитопланктон	1050	140	0,13	-	-	-
Бактериопланктон	880	88	0,10	275	275	187
Инфузории[x]	76	15	0,20	34	43	19
Мезозоопланктон: растительноядный	460	11	0,02	38	46	22
хищники	120	3	0,02	9	12	6
Криль	1500	5	0,0033	16	19	11
ВОВ	$214,5 * 10^3$	-	-	-	-	-
2-24 декабря 1982 г.						
Фитопланктон	-	126	-	-	-	-
Бактериопланктон	-	36	-	112	112	76
Инфузории	82	16	0,20	36	46	20
Мезозоопланктон[xx]	180	5	0,02	14	18	9
Криль	2420	7	0,003	22	28	15
ВОВ	$24*10^3$	-	-	-	-	-
2-26 февраля 1984 г.						
Фитопланктон	-	41	-	-	-	-
Бактериопланктон	-	63	-	198	198	135
Инфузории	94	19	0,20	43	54	24
Мезозоопланктон[xx]	125	3	0,02	8	12	5
Криль	3000	9	0,003	28	35	17
ВОВ	$48*10^3$	-	-	-	-	-

[x] Принята средняя биомасса равной 17 $мгм^{-3}$ (сырой вес) в фотическом слое по наблюдениям на двух съемках в сезон 1983/1984 гг.

[xx] Ввиду малочисленности мезозоопланктона расчеты для группы хищников не производились.

Таким образом, значительная доля вещества, подвергающегося гетеротрофной деструкции в верхнем фотическом или 100-метровом слое антарктических вод, приходится на бактериопланктон и других микрогетеротрофов. Учитывая неравномерное распределение всех компонентов планктона, можно полагать, что в отдельных, локальных участках, их роль сильно варьирует. Аналогично локально возможно проявление

роли и не учитываемых нами других макропланктёров (сальп, кишечнополостных и др.), в целом составляющих небольшую часть планктона, но образующих иногда плотные скопления в отдельных участках.

И с теоретической, и с практической точек зрения представляет интерес соизмерение общего потребления изученными гетеротрофами продукции фитопланктона с её величиной. При этом естественны некоторые допущения: из гетеротрофов фитопланктон потребляют преимущественно «мирный» мезозоопланктон и криль, роль других компонентов в их рационе не учитывается; в рационе инфузорий водоросли составляют небольшую часть: эти микрогетеротрофы потребляют лишь мелкие формы фитопланктона, доля которых в нём не превышает 20% биомассы (глава III); учитывая соизмеримость биомассы фито- и бактериопланктона и обилие детрита в регионе (последние также являются пищевыми компонентами простейших (Воронина, 1984)), можно полагать, что и в рационе инфузорий роль фитопланктона не превышает 20%.

Соотнесение измеренных значений первичной продукции к суммарному потреблению указанных фитофагов даёт любопытный результат: для региона моря Содружества (табл. 38) в большинстве случаев это отношение более 1,0 (в сезон 1982/1983 гг. – 1,2, в январе 1980 г. – 2,8, в феврале-марте 1981 г. – 1,9, в декабре 1983 г. – 2,3) и лишь в одном случае – менее 1,0 (в феврале 1984 г. – 0,72): для региона АЧА (табл. 37) в феврале-марте 1984 г. оно было равно 17,6, в большинстве случаев по этому критерию растительноядные формы в целом оказываются обеспеченными кормом. При этом доминирующую роль в потреблении фитопланктона мезопланктёрами и крилем варьировала в зависимости от их обилия. Отношения продукции фитофагов к измеренным значениям первичной продукции (величины экологической эффективности) близки к норме (10–15%) (Воронина, 1984) в регионе моря Содружества в январе 1980 г., феврале-марте 1981 г. и в декабре 1993 г.; в сезон 1982/1983 гг. в феврале 1984 г. дефицит первичной продукции составил соответственно около 100 и 300%; в регионе АЧА по этому критерию, как и по предыдущему, измеренная первичная продукция на порядок превысила потребности фитофагов.

Однако, как было показано ранее (глава IV), реальные величины первичной продукции в регионе значительно превышали измеренные. Справедливость этого заключения косвенно подтверждается и следующими соображениями и расчетами. В частности, для рассмотренного ряда лет со сравнительно сходными океанографическими условиями в регионе (трофность вод, оцениваемая по биомассе фитопланктона, находилась на уровне средней для антарктической зоны) (декабрь-январь 1982/1983 гг., январь 1980 г. и февраль-март 1981 г., табл. 37) на фоне изменений количественных характеристик разных компонентов сестона средняя биомасса водорослей в разные месяцы условного лета оставалась высокой, даже несколько возрастая к его середине. При этом суточные P/B-ко-

эффициенты фитопланктона изменялись также в малой степени (с 0,19 до 0,13). Такое положение трудно совместимо как с обилием и интенсивностью пополнения ВОВ (глава VII), так и с обилием бактерий (и – соответственно – с высокими значениями их балансовых величин): продукция бактерий при их биомассе, уже в начале лета составлявшей около 60% биомассы водорослей, достигала 40% измеренных величин первичной продукции, а в последующем достигала 56 и 63%. Для равновесного состояния сообщества на примере юго-восточной части Тихого океана (Виноградов, Шушкина, 1983) суточный P/B-коэффициент фитопланктона составляет около 1,0. В нашем случае (хотя и трудно согласиться с тем, что в разгар летней вегетации антарктическое сообщество находится в равновесном состоянии) даже для такого условия реальные величины первичной продукции должны быть выше измеренных в 5–7 раз и соответствовать по меньшей мере значениям биомассы водорослей (около 700–1000 мгС·м$^{-2}$·день$^{-1}$ для сезона в целом). Эти величины одного порядка с ранее рассчитанными значениями первичной продукции в рассмотренные годы (глава IV), отличаясь от средней (1500 мгС·м$^{-2}$·день$^{-1}$) лишь в 1,5–2 раза. В таком случае реальные соотношения величин первичной продукции, с одной стороны, и пищевых потребностей и продукции фитофагов – с другой, должны быть соответственно иными, т.е. выше по крайней мере в 5–7 раз. Элементарные расчеты показывают, что даже при максимальных концентрациях криля и биомассы растительноядного мезозоопланктона, зафиксированных нами (соответственно 100 гм$^{-2}$ и 120 мгм$^{-3}$ в слое 0–100 м), эти фитофаги в условиях региона в целом обеспечены пищей. Суммарная потребность животных в продукции водорослей при указанных концентрациях, рассчитанная по их продукции (экологическая эффективность принята равной 10%), составляет около 680 мгС·м$^{-2}$·день$^{-1}$, а рассчитанная по их рациону – около 250. Причем в обоих случаях на криль и мезозоопланктёров приходятся примерно равные части этих величин. Результаты этих расчетов свидетельствуют, с одной стороны, о реальности полученных нами данных по прямому учету криля и прежде всего – о реальности вышеуказанных максимальных величин его биомассы (и – соответственно – запасов), с другой – об относительной независимости флуктуации этих величин от кормовых условий и об определяющей роли в указанных флуктуациях динамических факторов (течений, приводящих к экспатриации рачков из зоны размножения и из основы ареала (глава I).

В условиях общего обилия водорослей летом лимит для мезо- и микропланктёров, очевидно, создается в результате несогласований максимумов первых и вторых в пространстве и во времени. В зимний период определенный пищевой резерв составляет детрит. Однако в целом кратковременность вегетационного периода является одним из важных факторов, определяющих облик антарктических сообществ. В этом плане безусловно интересной является совокупность причин, обусловливаю-

щих обилие криля и лимитирующих обилие мезозооплактонных форм, в первую очередь – копепод. Обилие первых обусловлено целым рядом их приспособительных свойств, среди которых представляются наиболее важными высокая адаптированность животных к пищевым условиям (способность к эврифагии, разнообразие способов добывания пищи (см. выше), способность переносить длительное, в течение нескольких месяцев, голодание (New Findings on Krill, 1984), высокая плодовитость (её абсолютная величина составляет от 3 до 25,8 тыс. икринок на одну особь) (International symposium …, 1983), сравнительно меньшая, чем у короткоцикличных форм, подверженность сезонным колебаниям размера взрослой части популяции в связи с особенностями жизненного цикла. Обилие мезоформ в антарктической зоне, как было показано ранее (глава V), в значительной мере лимитируется кратковременностью вегетационного периода, особенно у видов со смещенным циклом развития, подверженностью численности популяции резким (на порядок) (Воронина, 1984) сезонным колебаниям (обусловленным коротким циклом жизни её особей), меньшей, чем у криля, пластичностью в способах добывания пищи и более узким (по размеру потребляемых форм) пищевым спектром, и, вероятно, меньшей плодовитостью (её относительная величина у копепод по сравнению с другими ракообразными оказалась наиболее низкой – 7,9% веса тела самки (Сажина, 1975, 1987), а абсолютное значение в условиях Антарктики лимитируется, по всей вероятности, коротким периодом вегетации (в течение которого не реализуются их потенциальные репродуктивные возможности).

Как следует из произведенных соизмерений, трофические взаимоотношения в антарктическом сообществе в течение всего вегетационного периода в целом остаются крайне несбалансированными, из чего, однако, нельзя делать заключение об отсутствии лимитирования пищевого фактора. О локальных проявлениях последнего (в участках плотных агрегаций) сказано ранее. Четкое проявление признаков лимитирования корма на примере криля выразилось в согласовании межгодовых изменений его запаса в промысловых скоплениях моря Содружества (рис. 21) и биохимического изъятия биогенов в вегетационный период, рассчитанного А.Т. Кочергиным (Самышев, 1985 б). По-видимому, подобные локальные эффекты, связанные с агрегированием и неравномерным распределением компонентов планктона, могут иметь место в любой части региона, особенно за пределами наиболее продуктивных зон прибрежья (ледовой кромки) и Антарктической дивергенции. Однако и в локальных участках прибрежья, где наблюдались обширные агрегации криля, агрегированность в распределении корма проявлялась в разной жирности (как показателя обеспеченности пищей) рачков из одного улова (глава I). Соответственно пространственной неоднородности компонентов сообществ и фаз их сукцессии в отдельных участках, несомненно, будет разным в них и состояние сообществ в целом, и обеспеченность пищей.

Важным следствием проведенных комплексных исследований планктона является хорошее согласование данных по прямому учету криля как с указанными выше результатами океанографических наблюдений, так и с результатами изучения структуры сообщества в целом. Это позволило отнестись к полученным количественным характеристикам популяции криля с большой степенью уверенности и в течение ряда лет выдавать обоснованные рекомендации по вылову объекта в исследованном регионе. С учетом опыта их реализации, полученных оценок количественных характеристик криля и современных представлений о структуре антарктической экосистемы в целом появляется возможность очертить и реальные перспективы промысла этого объекта.

Спецификой промысла криля является ориентация его на устойчивые, достаточно обширные и плотные скопления животных, что определяется главным образом рентабельностью добычи. Поскольку подобные скопления приурочены главным образом к зоне размножения криля (глава I), чрезвычайно важным является нормирование его промысловой элиминации с учетом продукционных характеристик популяции и сложившейся трофической структуры экосистемы в целом.

В процессе исследований в регионе моря Содружества и эксплуатации запасов криля промыслом по выдававшимся нами рекомендациям выработана схема расчета его промысловой элиминации с учетом указанных выше условий. Ниже приводится пример этого расчета применительно к популяции криля в регионе по её состояния в 1984 г.

При учтенном запасе криля в промысловых скоплениях (1,32 млн. т, в т.ч. 0,77 млн. т восточнее 60° в.д. и 0,75 млн. т. – западнее (табл. 38), его продукция за год (при принятом по К.Р. Аллену (Allen, 1971) годовом P/B-коэффициенте, равном 1,8) составит 2,4 млн. т, а в регионе моря Содружества (при запасе 20 млн. т округленно) – 35 млн.т. Общее потребление криля китами, птицами, тюленями и рыбами в эти года было оценено как около 470 млн. т (Lows, 1985a). Площадь региона составляет около 1 млн. км^2, т.е. 1/19 часть площади занятой значительными скоплениями криля. Соответственно этому количество выедаемых эвфаузиевых (при допущении, что обилие потребителей в регионе пропорционально меньше, чем в их ареале) составит около 25 млн. т, т.е. около 70% их продукции. В связи с ориентацией добычи только на устойчивые промысловые скопления расчеты элиминации относятся только на них: из указанной величины продукции криля в этих скоплениях (2,4 млн. т) промысловой элиминации подлежит около 0,72 млн. т. Для вылова такого количества криля при суточных нагрузках 55–60 тонн за судосутки промысла требуется расставить на акватории двух скоплений (площадью 950 км^2) около 200 судов. Однако реальный объем вылова лимитирован несовершенством современного тралового лова – его громоздкостью и низкой эффективностью применяемых тралов, влекущими за собой ограничения в числе судов, которые можно было бы выставить

для промысла на ограниченной площади скоплений. По опыту промысла в регионе моря Содружества на скоплениях криля такого масштаба реально размещение в общей сложности около 20 судов. В результате величина вылова составит около 100 тыс. тонн в сезон. При этом в связи с несовершенством конструкций килевых тралов (Гюльбадамов и др., 1983; Карпенко и др., 1983) их уловистость, определенная разными способами, составляет 5–10% (Акинфиев, 1980; Самышев, 1983 е, 1993 б; Мысков, 1985). Из-за сравнительно невысокой двигательной активности криль не успевает избежать стенок трала и процеживается через них, в значительной степени (до 34–74%) травмируясь (Асеев, 1978). Подобный промысел порождает и экономические, и экологические проблемы: снижается эффективность работы судов на промысле, бесполезно уничтожается большое количество рачков (в среднем в 3–5 раза больше, чем вылавливается). Таким образом, объем реального вылова почти на порядок уступает теоретически возможному, а объем общей элиминации рачков при их промысле существующим способом может достигать 30–50% общего допустимого улова.

Указанное несоответствие допустимого и возможного объема вылова составляет типичное противоречие в промысле криля, с которым приходится постоянно сталкиваться при прогнозе вылова рачков и его реализации, в том числе и в регионе моря Содружества. Почти во все годы наблюдений здесь имела место описанная ситуация и, несмотря на межгодовые колебания запасов в промысловых агрегациях в этом регионе, из-за их локальности объем рекомендованного изъятия, с учетом вышеуказанных факторов, не превышал 100 тыс. тонн сырца в сезон. Во все годы существования промысла криля (19781984 гг.) оправдываемость наших рекомендаций находилась на уровне 88–93%.

Несовершенство существующего способа лова криля, обусловливающего возможность добычи его лишь в локальных устойчивых агрегациях, в которых доли общего запаса животных чрезвычайно мала (в исследованном регионе она составляет около 5–10%), является в настоящее время реальным препятствием для развития крупномасштабного промысла этого объекта. При определенной нами средней величине запаса криля на площади в 19 млн. км^2 около 760 млн. т его продукция (при годовом P/B-коэффициенте 1,8) составит в год около 470 млн. т. При условии выедания криля потребителями в количестве 470 млн. т промысловой элиминации подлежат 900 млн. т, в том числе в промысловых агрегациях – около 45–90 млн. т. Пропорционально меньшие объемы реального вылова следует ожидать при принятии в качестве среднего допустимого улова в 100–110 млн. т, признаваемого другими специалистами (Nagata Takesi, 1983 и др.). Из изложенного вытекает, что наряду с исследованиями ресурсов криля, чрезвычайно важным и необходимым является совершенствование способов этого лова.

Состояние популяции криля в Атлантической части Антарктики. Состояние популяции криля и планктонного сообщества как в целом в Антарктике, так и в западном регионе Атлантической части Антарктики (АЧА) испытывает с конца 20-го столетия существенные изменения, связанные с естественными и антропогенными факторами. При этом если трансформация биологической части антарктической экосистемы на уровне «криль – его потребители», связанная главным образом с выбоем китов, получила уже должную оценку (Laws 1985a, Воронина 1989, Mikhalev, 2019), функциональная роль компонентов пелагического сообщества более низкого трофического уровня остается недостаточно ясной. Положение усугубляется межгодовыми колебаниями обилия криля, возрастающей численностью сальп в Антарктике (Loeb et al., 1997), явной перестройкой в трофической структуре сообщества.

В связи с изложенным во II-ой Украинской Антарктической Экспедиции (УАЭ) в марте – апреле 1998 г. в западном регионе АЧА был осуществлен очередной комплекс биологических исследований с охватом всех основных компонентов планктонного сообщества.

Комплексе исследований включал количественный учет криля с применением гидроакустической техники и трала, изучение его биологических характеристик, изучение обилия фито- и бактериопланктона и измерение их продукции, исследования состава и обилия мезо- и макрозоопланктона, детрита (обилие и седиментация), изучение интенсивности обмена у массового вида сальп – *Salpa thompsoni* Foxton. Все работы выполнялись при производстве океанологических съемок в южной части моря Скотия (Южно-Оркнейский полигон), в районе о. Мордвинова и у о. Кинг Джордж в период с 23 марта по 14 апреля 1998 г.

Состояние популяции криля и пелагической экосистемы в целом в период исследований наблюдалось на фоне существенной изменчивости в гидроструктуре, усугубленной наступающим осенним сезоном. С одной стороны, интенсивный перенос вод в прошлом нашел явное выражение в экспатриации части популяции криля из района м. Скотия: ее размер в 1998 г. был неадекватен пополнению прошлого года, когда средняя численность личинок рачков на полигоне уже на старших стадиях составляла около 30 тыс. экз·м$^{-3}$ в слое 0–100 м (Самышев и др., 1997). По произведенным ориентировочным расчетам из общего количества личинок (главным образом фурцилий) в $222 \cdot 10^{13}$ экз. в 1997 г. на формирование молоди в 1998 г. “пошло” $0{,}6 \cdot 10^{6}$ экз., т.е. $2{,}7 \cdot 10^{-7}$% , что в 10 тыс. раз ниже даже теоретически возможного минимума. С другой стороны, активный перенос и неустойчивость динамических процессов, отсутствие длительно существующих, ярко выраженных локальных циркуляционных систем (при наличии топогенных факторов, как например, у о. Коронейшен и у о. Мордвинова) привели к преимущественной диффузии как оставшейся части популяции криля, так и всех других элементов

пелагического сообщества на обследованной акватории. В отношении криля следует сказать следующее. Если в момент наших наблюдений по размерной структуре рачков и просматривается вполне понятное присутствие молоди в уловах южнее Восточной фронтальной зоны (ВФЗ), то по такому показателю, как коэффициент Фультона ($К_ф$) (отношение веса тела рачка в мг к его длине в мм, возведенное в куб), отражающему интегрально экологические условия всех размерных групп в той или иной выборке (он, как показал опыт 1997 г., всегда низкий у рачков из м. Уэдделла, и, напротив, высок у рачков из вод АЦТ), четкой границы между рачками из вод севернее и южнее ВФЗ нет (рис. 112). Между тем в единичных случаях наблюдалось соседство явно несмешанных когорт рачков из разных водных масс, как например, у о. Мордвинова (рис. 113 а, в). На всем пространстве Южно-Оркнейского полигона нивелирующий эффект течений выразился в "выравнивании" средних значений этого показателя, иногда при явном их разбросе внутри конкретной выборки (улова) – даже вблизи о. Коронейшен (рис. 113 с). Кстати, случай поимки рачков "чисто уэделломорских" вблизи этого острова наблюдался всего однажды (рис. 112).

Очевидно, чрезвычайно низкая численность личинок криля в исследованном районе (по визуальной оценке проб) является следствием либо неэффективного нереста рачков, экспатриированных в глубоководную зону пелагиали (в случае развития вышеуказанных динамических процессов в нерестовый период – в начале лета), либо экспатриации личинок в случае эффективного нереста на мелководье (при развитии

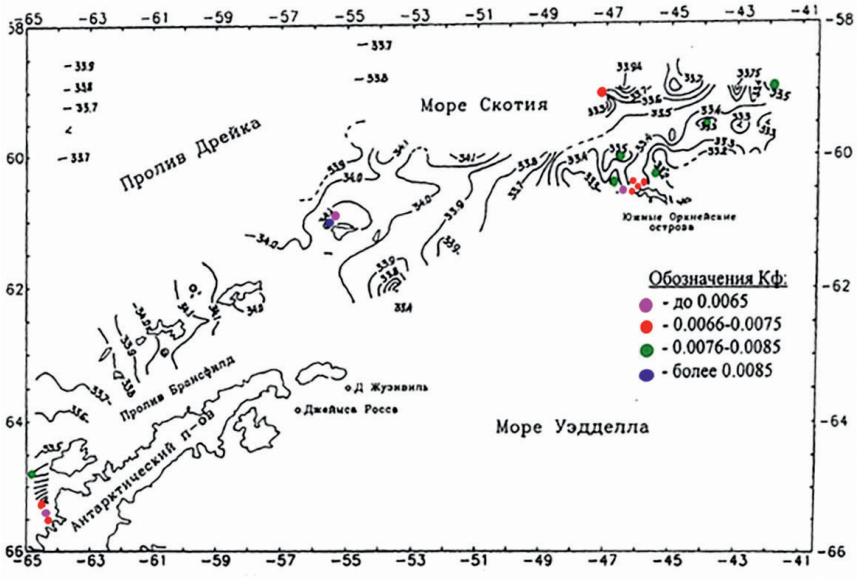


Рисунок 111. Распределение значений упитанности криля (Кф) в западном регионе АЧА в марте-апреле 1998 г. (на фоне распределения солености на поверхности моря).

явлений переноса вод лишь к концу лета). В любом случае ясно, что пополнение популяции в районе за счет нереста в нем ожидать не было оснований. Однако из этого не следует пессимистического вывода в отношении перспективы промысла криля, поскольку образование его промысловых скоплении обусловлено порой не только и не столько пополнением, сколько динамическими причинами – разумеется, при наличии объекта.

На достаточно высокую трофность вод в районе Южно-Оркнейского полигона и у о. Мордвинова летом указывают как обилие сальп, так и сравнительно высокая интенсивность питания криля даже в период наших исследований: индексы наполнения желудков рачков превышали 3,5. При этом следует оговориться, что к концу лета (на период наших наблюдений) сформировалась своеобразная ситуация дефицита корма, характерная для перехода от лета к зиме. Несмотря на выраженную стратификацию вод, уровень первичной продукции и количество бактериопланктона оказались низкими (Чмыр, 2002; Чмыр, Серегин, 2002; Серёгин, 2002, 2004; Чмыр, Серёгин, 2016).

Незначительное количество мезозоопланктона в период исследований объясняется известной миграцией массовых форм (главным образом копепод) к концу лета в глубокие (до 1000 м) слои вод. В результате, как и ожидалось, аккумуляция детрита и отмирающего планктона (в том числе и фитопланктона), судя по обилию его в сетных уловах из слоя 0 – 100 м и повсеместно выраженным максимумам численности бактерий, происходила в градиентных горизонтах (40–70 м). В условиях наступающего спада продукции фитопланктона его основными потребителями

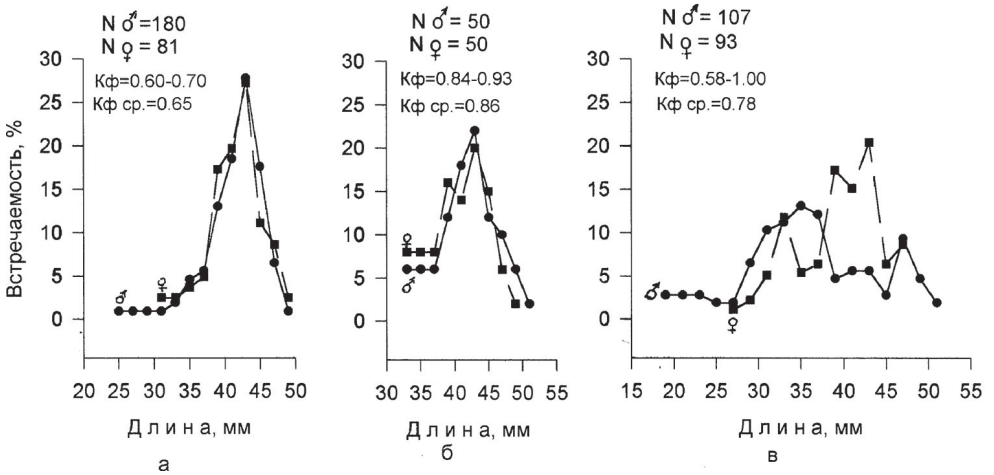


Рисунок 112. Размерная структура и значения упитанности ($К_ф$) когорт криля в марте – апреле 1998г. у о. Мордвинова: а – в точке с координатами 60°56’S 55°38’W; б - в точке с координатами 61°00’S 55°52’W; у о. Коронейшен: в – в точке с координатами 60°24’S 46°42’W (для удобства значения $К_ф$ умножены на 100).

остаются криль, сальпы, а через детритную цепь – бактерио- и нанногетеротрофный планктон.

Оценка функциональной роли остальных групп – ориентировочная по сальпам, более надежная по крилю и бактериопланктону – возможна. По двум последним группам расчеты пищевых потребностей несложно осуществить на основании ранее выполненной нами работы (Самышев, 1991). Исходя из последней, средний суточный (потребный) рацион криля (с учетом его размерной структуры в регионе) в слое 0-50 м составляет около 1,5%, а в расчете на среднюю концентрацию в районе около 25 г сырого веса под м^2 (3,3 гС·м$^{-2}$ или 66 мгС·м$^{-3}$) – 0,99 мг С·м$^{-3}$, что составляет всего 37,5% от средней суточной продукции (132 мг С·м$^{-2}$·сутки$^{-1}$ по (Чмыр, Серёгин, 2016)) в слое 0-40-50 м в районе или 2,64 мг С·м$^{-3}$·сутки$^{-1}$).

При определенной в рейсе биомассе бактериопланктона (42 мг С·м$^{-2}$ (Серёгин, 2002, 2004) или 0,84 мг С·м$^{-3}$ в фотическом слое вод) его суточный рацион составил 1,66 мгС·м$^{-3}$·сутки$^{-1}$, что соответствует 62,9% уровня первичной продукции в этом слое.

Подобные расчеты по сальпам требуют детализации принятых условий и процедуры расчетов. Они приводятся применительно к району Южно-Оркнейского полигона.

Принятые условия:

1. Средний сырой вес сальпы составляет 2,73 г (по нашим расчетам).

2. Уровень дыхания одиночных сальп по данным наших измерений при минимальной концентрации животных в опытах 2,98 г сыр.веса·л$^{-1}$, сопоставимой с максимальными величинами биомассы сальп (1,2 г сыр. веса·л$^{-1}$ – гл. VIII) составил 26,5% содержания углерода·экз.$^{-1}$·сут.$^{-1}$ и у колониальных – 19,9% (Minkina et al., 2022).

3. Содержание углерода в теле *Salpa thompsoni* составляет около 0,2% сырой массы тела (Аннинский, Щепкина, 2004).

4. Относительный прирост одиночных сальп принят равным 0,033% содержания С·экз.$^{-1}$·сут.$^{-1}$, у колониальных – 0,013 (Minkina et al., 2022).

5. Усвояемость корма у сальп в среднем U=0,8 согласно (Andersen, 1986; Pakhomov et al., 2006).

6. Уровень первичной продукции в фотическом слое составляет в среднем 2,64 мгС·м$^{-3}$ (Чмыр, 2002, 2014; Чмыр, Серёгин, 2016).

Исходя из принятых условий следует:

1. Содержание углерода в сальпе с сырым весом 2,73 г составляет:

$$2{,}73 \text{ г} \times 0{,}002 = 5{,}46 \text{ мгС}.$$

2. Биомасса сальп в углероде в слое 0–100 м при их средней численности 2,96 экз.·м$^{-3}$ для исследованного района составляла:

$$B = 5{,}46 \text{ мгС} \times 2{,}96 \text{ экз·м}^{-3} = 16{,}16 \text{ мгС·м}^{-3}.$$

3. Расходы на обмен (Т) при питании в сутки составляет:

$$T = 16{,}16 \text{ мгС·м}^{-3} \times 0{,}265 = 4{,}28 \text{ мгС·м}^{-3}\text{·сут}^{-1}$$

4. Прирост (Р) при преимущественном обилии в районе одиночных сальп:

$$P = 16{,}16 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-3} \times 0{,}00033 = 0{,}0053 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$$

5. Величина ассимиляции корма A = P+T, то есть 4,29 мгС·м$^{-3}$·сут$^{-1}$.

6. Пищевая потребность сальп при их установленной концентрации в районе составляет:

$$A : U = 4{,}29 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1} : 0{,}8 = 5{,}36 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$$

7. Интенсивность выедания сальпами продукции фитопланктона при ее значении 2,64 мгС·м$^{-3}$ составит:

$$5{,}36 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-3} : 2{,}64 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-3} \times 100\% = 203\%.$$

Из приведенных расчетов ясно, что суммарные пищевые потребности трех рассмотренных групп планктона в несколько раз превышают величины первичной продукции, а сальпы являются мощным потенциальным конкурентом для криля (в случае совпадения их ареалов). В условиях дефицита первичной продукции некоторое время "буферную роль" для сальп и криля, вероятно, играет органическое вещество, накопленное в градиентных слоях, чем и может объясняться наблюдаемая высокая интенсивность питания рачков. Однако к зиме, с исчезновением этих слоев, очевидный дефицит должен привести к массовой гибели, прежде всего, требовательных к корму сальп, что, вероятно, и является естественным механизмом регулирования их численности. Тем самым облегчается участь остальных консументов, в т.ч. и мигрирующего весной для откорма и размножения мезозоопланктона

Известно (Foxton 1966), что как встречаемость, так и обилие *Salpa thompsoni* (как и других видов сальп) имеют тенденцию к снижению в направлении от глубоководий к берегу. Отсутствие сальп в основе ареала криля, в неритической зоне (в т.ч., например, у станции «Академик Вернадский»), очевидно, объясняется пищевым фактором – отсутствием или кратковременным существованием «жидкого дна», при котором поток органики («дождь трупов»), не задерживаясь, не создавая в толще воды максимумов, быстро достигает дна, будучи недоступным для этих фильтраторов. Это обстоятельство является также защитой для криля от потенциального и грозного конкурента.

С целью оценки состояния запасов криля в 1998 г. В трех районах АЧА, где обычны скопления рачков, в период с 23 марта по 14 апреля осуществлен его расчет с применением гидроакустического комплекса «Скат» и трала Айзекса-Кидда в модификации Самышева-Мамаева (АКСМ) (Самышев, 1993 б; Самышев и др., 2000).

Поиск криля осуществлен с использованием гидроакустического комплекса «Скат», разработанного в ИнБЮМ и прошедшего перед рейсом метрологическую аттестацию характеристик приёмно-передающего тракта. Они имели следующие значения:

Рабочая частота	80 кГц
Электрическая мощность на антенне	56,2 вт
Длительность импульса	0,5; 4 мсек

Количество излучаемых импульсов в минуту	40; 60 имп·мин$^{-1}$
Чувствительность антенны в режиме излучения	177 Па·М/В
Чувствительность антенны в режиме приема	20,9 мкв/Па
Угол эквивалентной характеристики направленности «излучение-приём»	0,0482 стер

Комплекс «Скат» работал в режиме программного обмена с персональным компьютером. В цифровом виде с разрешением 1 м по глубине комплекс регистрировал эхосигналы без помех при волнении моря 6-7 баллов и скорости судна 13 узлов с отображением на экране монитора эхограммы в реальном и отложенном масштабах времени. В рейсе методом эталонной сферы был уточнен основной параметр уровня излучения и чувствительности на приеме (SL+VR). Калибровка проводилась по стандартной методике. Эталонная медная сфера диаметром 30 мм и силой цели TS = -39,3 дБ размещалась под антенной на глубине 15-39 м. Судно стояло на якоре в точке с координатами 65°18’40 S и 65°38’80 W. Температура воды и соленость на поверхности соответствовали -0,09°С и 33,23‰. Длительность импульсов излучения – 0,5 мсек, ширина полосы пропускания – 3 кГц. Пространственную плотность криля $P_{ср.}$ в размерности г/м^2 на морскую милю рассчитывали по формуле:

$$10\lg P_{ср.} = 10\lg A + 10\lg \sum N\text{код}/n + 10\lg \Delta H - 10Lg/3\gamma(H_2^3 - H_1^3) - TS + 10\lg W,$$

где: 10lg A – размерность информационного кода при выбранном рабочем усилении; Nкод – суммарный код информационной системы при прохождении судном одной мили; n – число зондирующих импульсов за время прохождения одной мили; ΔH – вертикальная протяженность скопления криля; H_1, H_2 – верхняя и нижняя границы скоплений криля; γ – угол эквивалентной характеристики направленности излучение-приём; TS – сила цели криля; W – средний вес криля.

Средний вес криля (W) и его размеры определяли по траловым сборам, силу цели криля (TS) рассчитывали в соответствии с рекомендациями WG-Krill SC-CAMLR (Anon, 1991) и верификацией результатов прицельным обловом криля тралом АКСМ с входным отверстием 6,0 м^2, длиной 18 м (безузловая дель с ячеёй 3 мм). При этом фактические значения численности (плотности скопления) обловленного криля оказалось соизмеримым с расчетными величинами, полученными по приведенной формуле. Расхождение сравниваемых величин не превышало 10%. Значения 10lg W и TS криля в зависимости от его размеров представлены в таблице 39.

Расчеты запаса криля производили методом площадей при построении поля распределения его плотности (биомассы).

Гидроакустический поиск криля и регистрацию его записей осуществляли непрерывно при выполнении переходов между станциями ком-

Таблица 39. Значения 10lg W и TS при разной длине (L) криля

Характеристики	Значения показателей								
L, мм	22	22,6	28,1	35	35,3	35,6	36,1	36,3	38
TS, дб	-83,53	-84,12	-80,82	-77,50	-77,33	-77,24	-77,03	-76,95	-76,21
10lg W, дб	-11,19	-10,81	-7,79	-4,74	-4,62	-4,50	-4,30	-4,23	-3,56
L, мм	38,3	40	41,9	42,9	45,2	46,7	46,9	47,9	
TS, дб	-76,14	-75,48	-74,78	-74,42	-73,63	-73,13	-73,06	-72,75	
10lg W, дб	-3,49	-2,88	-2,24	-1,91	-1,19	-0,73	-0,67	-0,38	

плексных связей на Южно-Оркнейском полигоне и у о. Мордвинова, а также при выполнении специальных тралово-акустических микросъемок у о. Коронейшен и у о. Кинг-Джордж в период с 23 марта по 14 апреля 1998 г.

По результатам гидроакустической мезосъёмки на акватории Южно-Оркнейского полигона площадью 14,1 тыс. кв. миль суммарная биомасса криля (запас) составила 1,23 млн. т при средней плотности распределения 86,2 т на кв. милю или 25,1 гм$^{-2}$ (табл. 40). Более плотные агрегации криля промысловой значимости установлены на участке традиционного скопления рачков, примыкающем с северо-запада к о. Коронейшен. На общей площади более 940 кв. миль суммарное количество криля составляло более 180 тыс. т при средней плотности скопления 56 гм$^{-2}$.

По данным учета в прежние годы колебания запаса криля на этой акватории составляли в пределах 1,1–2,5 млн. т. Меньшая из приведенных величин получена в 1997 г. (Самышев и др., 1997). При этом картина распределения криля в районе в 1997 г. была идентичной приведенной на рисунке 87 в. Таким образом, в распределении криля в районе сохранилась прежняя закономерность, однако степень его агрегированности, особенно на участке, где в прошлом осуществлялся его промысел, оставалась близкой к уровню, наблюдавшемуся в 1997 г, с некоторой тенденцией к возрастанию.

Особенностью в характере распределения криля, как на полигоне, так и на участке его агрегирования, был отсутствие его разлитых скоплений – по принятой нами терминологии (Самышев, 1991). И там, и здесь наблюдался преимущественно стайный тип распределения. Глубина и расположения колебалась в пределах 15–50 м, их высота составила 5–50 м.

Аналогичная ситуация наблюдалась в районе о. Мордвинова (рис. 87 б). Запас криля так же, как при сравнительно невысоких средних значениях плотности агрегаций стай, составил 91 тыс. т (табл. 41). Правда, при этом почти половина его была сосредоточена на 1\4 обследованной площади (при средней плотности 170 т на кв. милю или около 50 гм$^{-2}$).

Промысловые концентрации криля обнаружены в локальном районе площадью около 294,8 кв. миль у о. Кинг Джордж, где работали

Таблица 40.Биомасса и запас криля на Южно-Оркнейском полигоне и в скоплении у о. Коронейшен

Участки				Весь полигон		
№ п/п	Биомасса, кгм$^{-2}$	Площадь, кв. миль	Суммарная биомасса, т	Средняя биомасса, тмилю$^{-2}$	Площадь, кв. миль	Запас, т
1	0,010	44	1500	86,2	14155	1220359
2	0,012	2329	95885			
3	0,025	9271	794995			
4	0,050	845	144419			
Скопление у о. Коронейшен						
5	Западная часть 60,2°S 46,5°W 60,6°S 47,0°W					
	0,059	360	72851			
6	Восточная часть 59,8°S 46,2°W 60,6°S 46,5°W					
	0,055	582	109791			

Таблица 41.Биомасса и запас криля в районе о. Мордвинова

Участки				В целом		
№ п/п	Биомасса, кгм$^{-2}$	Площадь, кв. м	Суммарная биомасса, т	Средняя биомасса, тмилю$^{-2}$	Площадь, кв. миль	Запас, т
Зона с агрегированным крилем в северо-восточной части полигона в границах 60,8° ю.ш. 56,0° з.д.; 61,17° ю.ш. 56,0° з.д.; 61,17° ю.ш. 55,8° з.д.; 61,0° ю.ш. 56,65° з.д.; 61,0° ю.ш. 55,45° з.д.; 60,8° ю.ш. 55,45° з.д.						
1	0,01	$33,28 \cdot 10^6$	333	170,5	271,6	46321
2	0,02	$290,90 \cdot 10^6$	5818			
3	0.04	$179,40 \cdot 10^6$	7176			
4	0,06	$171,40 \cdot 10^6$	10686			
5	0,08	$104,00 \cdot 10^6$	8320			
6	0,10	$57,20 \cdot 10^6$	5720			
7	0,12	$61,10 \cdot 10^6$	7332			
8	0,16	$5,85 \cdot 10^6$	936			
Остальная часть полигона						
1	0,01	$1059 \cdot 10^6$	10595	61,2	732,8	44876
2	0,02	$1241,50 \cdot 10^6$	24830			
3	0,04	$152,10 \cdot 10^6$	6084			
4	0,06	$39,39 \cdot 10^6$	2363			
5	0,08	$7,02 \cdot 10^6$	562			
6	0,010	$4,42 \cdot 10^6$	442			
Весь полигон				90,8	1004,4	91197

Таблица 42.Биомасса и запас криля в районе скопления у о. Кинг Джордж

Участки				Весь полигон		
№ п/п	Биомасса, кгм$^{-2}$	Площадь, кв. миль	Суммарная биомасса, т	Средняя биомасса, тмилю$^{-2}$	Площадь, кв. миль	Запас, т
1	0,1	313,4	38880	619,3	294,8	182565
2	0,2	20,6	14107			
3	0,3	23,0	23700			
4	0,4	31,2	42789			
5	0,5	35,8	61416			
6	1,0	0,5	1673			

польские промысловые суда (рис. 87 а). В результате гидроакустической съёмки запас криля в этом районе оценен в 182565 тонн при средней биомассе 619 тонн на кв. милю или около 180 гм$^{-2}$ (табл. 42). В отличие от предыдущих районов, здесь на всем пути (галсах) эхолотирования агрегации криля были плотными, разлитыми, протяженностью до 1,5–3 км, расположенными на глубинах 15–40 м, высотой 30–50 м.

Резюмируя изложенное, можно сказать, что состояние запасов и распределение криля продолжают находиться под влиянием интенсивного переноса вод в условиях неустойчивой метеорологической обстановки в регионе в последние годы. Вместе с тем, в отдельных районах региона время от времени, в результате стабилизации в них локальной циркуляции вод, образуются плотные агрегации рачков. В 1997 г. такое явление наблюдалось в районе о. Мордвинова, в 1998 г. – у о. Кинг Джордж. В обоих районах иностранными судами осуществлялся успешный лов криля. В связи с чем, даже при вышеуказанных неблагоприятных гидрометеорологических условиях, исследованный район является, несомненно, перспективным в отношении промысла.

Состояние популяции криля формировалось под воздействием ряда факторов. Эффективный нерест в предшествующий год не привел к адекватному пополнению популяции рачка в 1998 г. Чрезвычайно низкая численность личинок, относительно невысокое обилие взрослой части популяции, в том числе в агрегациях на традиционно промысловых участках у Южных Оркнейских о-вов и у о. Мордвинова, обнаруженное на значительной акватории смешение частей популяции из разных водных масс, свидетельствуют об интенсивной экспатриации рачков составляющими течений и слабом ожидаемом пополнении их популяции в исследованных районах за счет воспроизводства. Существенные изменения в трофической структуре пелагического сообщества в целом обусловлены возросшим обилием сальп, пищевые потребности которых (при установленных соотношениях в обилии компонентов планктона

осенью) в 5 раз превышают таковые у криля и более чем в 10 раз у бактериопланктона, чем, вероятно, и объясняется пониженная численность последнего. Просматривается ряд механизмов, предотвращающих или снижающих пищевую конкуренцию между крилем и сальпами, имеющими в Антарктике самые большие размеры популяции.

Резюмируя изложенное, можно сказать, что пелагическая экосистема региона в конце 90-х гг. XX века переживала своеобразный острый период структурных изменений, последствия которых были еще недостаточно ясны. Однако были основания предполагать, что наблюдаемое обострение – составляющая межгодовых естественных колебаний, отмечаемых в ряде предшествующих лет (но не изученных), закономерность которых может быть выявлена последующими мониторингом.

В ходе 7-й Украинской антарктической экспедиции на НИС «Горизонт» (11–18 марта 2002 г.) были продолжены исследования состояния пелагической антарктической экосистемы в западной части пролива Брансфилда. Здесь проходит один из важнейших путей миграции криля и формируется важная в промысловом отношении область. Взаимодействие вод морей Беллинсгаузена и Уэдделла в проливе Брансфилда создают в этом регионе чрезвычайно сложные гидрологические условия. Геострофические течения выносят молодь криля из шельфовых районов Антарктического полуострова в крупномасштабные ветви Антарктического циркумполярного течения, которые переносят криль далеко на восток в район Южных Оркнейских островов и далее к острову Южная Георгия (Афанасьев и др., 1983; Булгаков и др., 2001). Было показано, что наблюдавшаяся схема геострофической циркуляции может способствовать выносу криля из мелководных районов западного шельфа Антарктического полуострова в крупномасштабные ветви Антарктического циркумполярного течения. Отмечены большие межгодовые вариации характеристик Фронта моря Уэдделла в западной части пролива Брансфилда (Артамонов и др., 2003). Глубина слоя фотосинтеза на основной части акватории составляла около 40 м. Среднее для акватории съемки значение первичной продукции в слое фотосинтеза было равно 144 мгС·м$^{-2}$·сут.$^{-1}$ или 3,6 мгС·м$^{-3}$·сут.$^{-1}$. Средняя интегральная продукция бактерий в 100-метровом слое составила 57,6 мгС·м$^{-2}$·сут.$^{-1}$ (Чмыр, Серегин, 2016).

Для оценки запасов криля, определения его размерного состава, весового диапазона и упитанности в настоящей экспедиции были выполнены ловы тралом АйзексаКидда в модификации Самышева-Мамаева (АКСМ) с входным отверстием 6,0 м^2, длиной 18 м и безузловой делью с ячеей 3 мм (Самышев, 2000 а). Поиск криля осуществлялся с использованием гидроакустического комплекса «СкатПланктон», разработанного в ИнБЮМ НАН Украины и предназначенного для работы с гидроакустическими системами вертикального действия в диапазоне частот 10-200 кГц (Токарев и др., 2002). Для оценки биомассы скоплений криля

весь район исследований покрыли сеткой галсов. Регистрация эхосигналов осуществлялась двумя комплексами «СКАТ» на двух частотах: а) с использованием излучателя судового эхолота с рабочей частотой 169кГц и периодом посылок 0,6 с. Запись осуществлялась с осреднением 10 посылок, т.е. каждые 6 секунд. б) с использованием излучателя комплекса «Планктон – 2», располагающимся на выносной штанге. Рабочая частота 80 кГц и период посылок 1 с. Запись осуществлялась с осреднением по 5 посылкам, т.е. каждые 5 секунд. Каждую запись выполняли на прямолинейных участках по галсу и переходах между станциями с фиксацией текущих координат. Выбранные нами для гидроакустических исследований частоты (169 и 80 кГц) оказались оптимальными для работ в Антарктическом бассейне, учитывая близость эквивалентного диаметра резонансного рассеивания на частоте 80 кГц (1,875 см) размерам одиночных рассеивателей в этом регионе, а также возможность работы на ходу судна в диапазоне верхнего продуктивного слоя (0-200 м). Комплекс «Скат» работал в режиме программного обмена с ЭВМ в цифровом виде и с разрешением 1 м по глубине регистрировал эхосигналы без помех при волнении моря 6–7 баллов при скорости судна 13 узлов с отображением на экране цветного монитора эхограммы в реальном и отложенном масштабах времени. Во время наблюдений криль формировал плотные скопления различной формы протяженностью до 6 миль. Часто наблюдался также стайный тип распределения. Глубина расположения скоплений колебалась в пределах 10–70 м, а их высота составляла от 5 до 50 м. В ночное время иногда криль концентрировался у поверхности, а на глубинах до 60 м его отдельные скопления регистрировались редко. Средний вес криля и его размеры определяли по траловым сборам. Для расчетов биомассы криля в исследуемом районе использовались следующие значения: средний размер – 25 мм, средний вес 0,096 г. Из общей площади полигона 7900 кв. миль криль регистрировался на площади 3472 кв. миль, и запас его составлял по нашим оценкам не менее 961500 т при средней биомассе рачков 75,0 г·м$^{-2}$ (Токарев и др., 2004) (рис. 113).

Средняя на акватории биомасса сальп в 100-метровом слое составила 0,48 мгС·м$^{-3}$ при преобладании колониальных форм. Балансовые составляющие рациона компонентов планктона в Атлантической части Антарктики приведены в таблице 43 и на рисунке 114. Данные о биомассе и продукции бактериопланктона в апреле 1998 г. в море Скотия и в проливе Брансфилда в марте 2002 г. взяты из статей (Чмыр, Серегин, 2016). Составляющие рациона инфузорий в 2002 г. приведены по данным Н.А. Гавриловой.

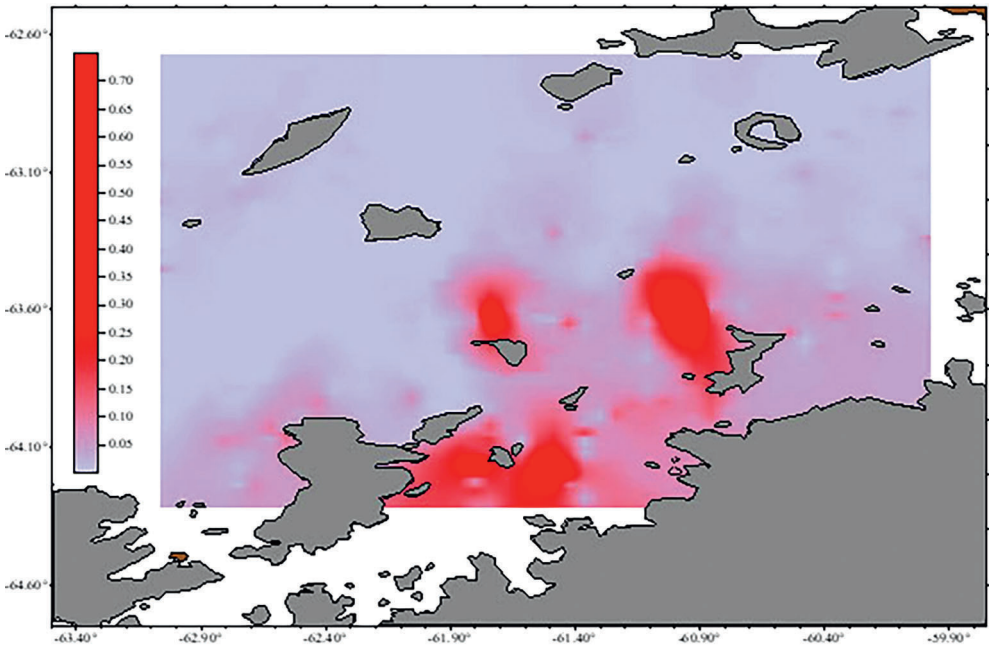


Рисунок 113. Распределение биомассы криля (кгм$^{-2}$) по данным гидроакустической съёмки на полигоне в районе пролива Брансфилда в период с 8 по 18 марта 2002 г. по (Токарев и др., 2004).

При исследованиях в АЧА в разные годы мы наблюдали следующие сценарии событий в планктоне: в феврале-марте 1984 г. имел место незначительный уровень привноса сальп в сообщество планктона; в апреле 1998 г. был зарегистрирован интенсивный привнос сальп; в апреле 2002 г. отмечено обилие криля в зоне его размножения.

Результаты этих расчетов свидетельствуют об относительной независимости флуктуаций биомассы гетеротрофов от кормовых условий и об определяющей роли в указанных флуктуациях динамических факторов (глава I).

Судя по результатам исследований популяции антарктического криля в локальных районах (пролив Брансфилда, р-н о. Кинг Джордж) и сообщениям промысловых судов из района о. Коронейшен (м. Скотия), в его структуре установлены существенные изменения, связанные с межгодовой изменчивостью условий среды в регионе АЧА в целом.

Популяция животных на 80-90% была представлена молодью пополнения 2000 года.

В районе пролива Брансфилда из общей обследованной площади 7900,5 кв. миль криль обнаружен на 3742,9 кв. милях. При этом из общего запаса в 962100 т в плотных (промысловых) скоплениях находилось 281400 т рачков на площади 267,5 кв. миль, расположенной в водах моря Уэдделла.

Вероятным «источником» пополнения запасов криля здесь является мелководная зона эффективного нереста, главным образом – море Уэдделла.

Таблица 43. Балансовые составляющие рациона компонентов планктона в АЧА

Компоненты	Биомасса B	Продукция P	Ассимиля-ция A	Рацион R	Доля выедания (вклад) R/P
	мг $C \cdot м^{-3}$	мг $C \cdot м^{-3} \cdot сутки^{-1}$			%
1984 г., м. Скотия, февраль-март					
Фитопланктон	27	18	-	-	-
Мезозоопланктон	6,0	0,12	0,48	0,6	3,3
Криль	17,35	0,06	0,19	0,22	1,2
Бактериопланктон	н/о	3,65	11,41	11,41	63,3
Инфузории	1,14	0,19	0,45	0,7	3,9
Сальпы	0,8	0,00026	0,19	0,23	1,3 В детрит 27 %
1998 г., м. Скотия (апрель)					
Фитопланктон	10	2,64	-	-	-
Мезозоопланктон	1,6	0,03	0,12	0,16	6,1
Криль	66	0,29	0,825	0,99	37,5
Бактериопланктон	0,84	0,53	1,66	1,66	62,9
Инфузории	-	-	-	0,5	18,9
Сальпы	16,16	0,0053	4,29	5,36	203,0
2002 г. пр. Брансфилда (апрель)					
Фитопланктон	12,75	3,6	-	-	-
Мезозоопланктон	17,5	0,35	1,40	1,75	48,6
Криль	206,25	3,8	8,89	9,0	250,0
Бактериопланктон	3,14	0,58	1,23	1,23	34,17
Инфузории	0,2	0,04	0,02	0,03	0,83
Сальпы	0,48	0,000062	1,00	1,25	34,6

Полученные результаты подтвердили прежние представления о перспективности этого района для промысла.

При ревизии запасов криля в традиционно промысловом районе о. Кинг Джордж установлено их снижение в сравнении с таковыми в 1998 г. почти в 5 раз, что свидетельствует об изменчивости поля течений в этом районе и его аккумулирующей роли.

Комплекс биологических исследований в районе пр. Брансфилда показал, что, в отличие от криля, все другие компоненты концентрируются во впервые обнаруженной фронтальной зоне вод морей Беллинсгаузена и Уэделла, расположенной в северо-западной части пролива. Здесь же установлена относительно интенсивная седиментация взвеси (Гулин и др., 2003; Gulin, 2014).

Таким образом, антарктическому планктону в летний и ранне-осенний периоды свойственны основные черты несбалансированных по тро-

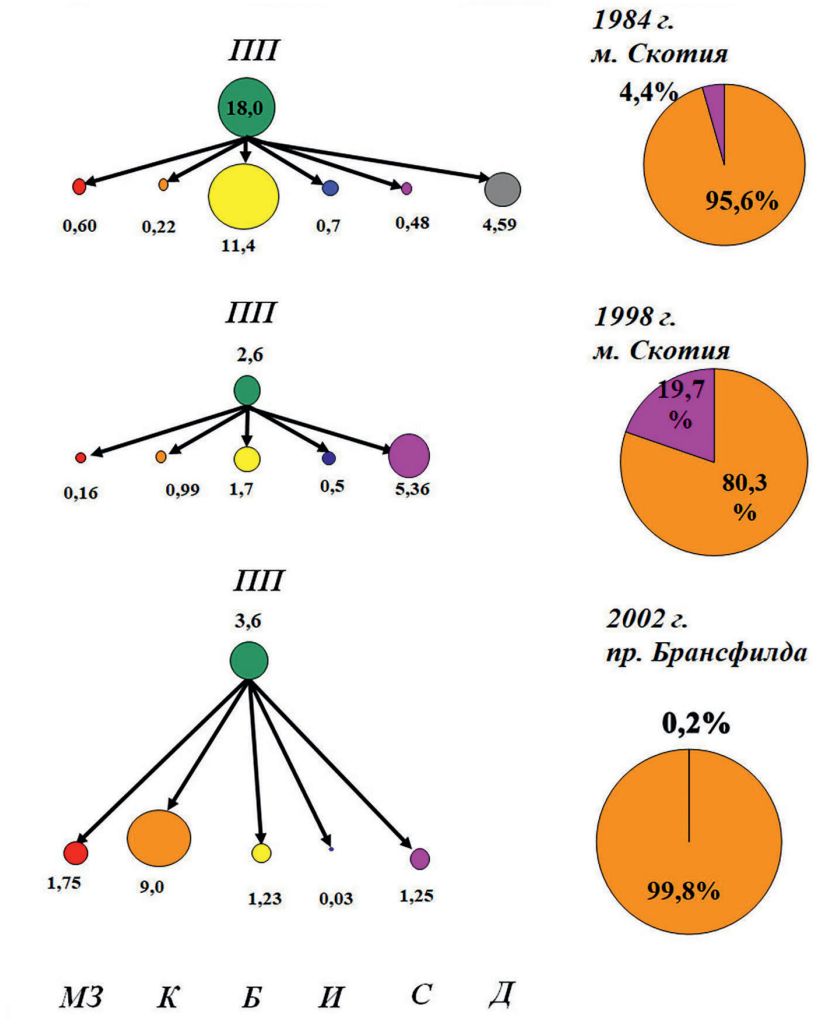


Рисунок 114. Пищевые потребности (в мгС·м$^{-3}$·сутки$^{-1}$) гетеротрофов при разных сценариях событий в Атлантической части Антарктики.
ПП – первичная продукция, измеренная радиоуглеродным методом, МЗ – мезозоопланктон, К – криль, Б – бактериопланктон, И – инфузории, С – сальпы, Д – взвешенное органическое вещество. Справа приводится процентное соотношение величин биомассы сальп и криля в мг С·м$^{-3}$. 1984 г. – незначительный уровень привноса сальп; сообщество планктона в феврале-марте; 1998 г. – интенсивный привнос сальп; сообщество планктона в апреле; 2002 г. – обилие криля в зоне размножения; сообщество планктона в апреле. Сравнительно низкие величины первичной продукции объясняются большой разреженностью станций наблюдений, не охватывающих её локальные максимумы. Например, в 2002 г. в пр. Брансфилда в поверхностном слое получены значения первичной продукции от 1,7 до 24,5 мг С м$^{-3}$ сут$^{-1}$ (Чмыр, Сысоев, 2004).

фическим взаимоотношениям сообществ. В верхнем деятельном слое деструкции подвергается лишь незначительная часть первичного продуцируемого вещества. Его большая часть поступает в более глубокие слои, пополняя преобладающее в сестоне взвешенное органическое вещество.

Как и в других районах Мирового океана, в гетеротрофной трансформации органического вещества в сообществах Антарктики большая роль принадлежит бактериям и микрозоопланктёрам. Роли мезо- и макропланктёров (криля) соизмеримы и преобладание тех или других в каждом случае обусловлено их обилием.

Результаты анализа структурно-функциональных характеристик антарктического сообщества по наблюдениям за ряд лет свидетельствуют о реальности данных количественного учета криля на примере региона исследований и возможности значительных флуктуаций его запасов, не связанных с обеспеченностью рачков пищей.

Обилие антарктического криля обусловлено рядом приспособительных свойств вида, в числе которых наиболее важными являются высокая степень адаптированности животных к пищевым условиям, высокая плодовитость, меньшая, чем у короткоцикличных форм, подверженность взрослой части популяции сезонным флуктуациями.

Перспективы добычи криля в малой степени зависят от размера его популяции и, напротив, в большой мере – от характера распределения вида и технического уровня промысла. Развитие крупномасштабного промысла рачков возможно при условии совершенствования способов их лова.

Экспериментально установлены высокие значения интенсивности обмена и пищевых потребностей у сальп, которыми подтверждена выдвинутая ранее версия об определяющей роли пищевого фактора в массовом развитии этих желетелых в Антарктике.

ГЛАВА X. СОВРЕМЕННОЕ ПРИРОДНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ АНТАРКТИЧЕСКОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Антарктида – один из наименее подверженных антропогенному воздействию районов мира. Проблема исследования антропогенного загрязнения антарктической экосистемы и ее изменчивости возникла в конце 60-х годов прошлого века. Основное внимание исследователей было обращено на загрязнение антарктической зоны стойкими ядовитыми органическими соединениями – ДДТ и его метаболитами, проникающими в Антарктику с населенных материков, и нефтяными углеводородами. При этом оценивалось загрязненность представителей высших трофических уровней и макрофитов (Lenihan, 1992; Corsolini et al., 2002, 2003; Chiochiolo et al., 2004). Последние десятилетия 20 века характеризовалось ростом как среднегодовой температуры воздуха и воды в Антарктике, так и их средней температурой антарктической зимой (Масленников, 2003; Воронина и др., 2005; Тимофеев, 2006; Antarctic climate change and the Environment, 2009; Convey et al., 2009; Мартазинова и др., 2010). В ходе современных исследований было выявлено и мощное загрязнение антарктической экосистемы тяжелыми металлами (Negri et al., 2006; Lannuzel et al., 2011 и др.), которое отсутствовало с момента начала ее систематических исследований вплоть до 70-х гг. прошлого века (Воронина 1984; Самышев, 1991; Kennicutt, Champ, 1992). Имеющиеся разрозненные данные о загрязненности среды и гидробионтов различными поллютантами в разных точках Антарктики (Honda et al., 1987; Petri, Zauke, 1993; Ahn et al., 1996, 2002, 2004; Рясинцева, Савин, 1998; Рясинцева и др., 1998; Bargagli, 2000, 2008; Halfland et al., 2003; King, Riddle, 2001; Kahle, Zauke, 2003; Runcie, Riddle, 2004; Vodopivez et al., 2008; Fryirs et al., 2014 и др.) недостаточны для надежного анализа механизмов и последствий этого явления. Поэтому источником загрязнения Антарктики всеми видами поллютантов, сопоставимого по уровню с таковым в наиболее эксплуатируемых человечеством морских акваториях, все исследователи в мировой литературе считали антропогенное воздействие (Воронина, 1989; Antarctic climate change and the Environment, 2009; Aranson et al., 2011; Flores et al., 2012), что вызвало «шоковую» реакцию у научного сообщества (Lenihan, 1992; Petri, Zauke, 1993; Nolting et al., 1994; Ahn et al., 1996; Рясинцева и др., 1998; Bargagli, 2000, 2008; Hanfland et al., 2003; Kahle, Zauke, 2003; Runcie, Riddle, 2004; Vodopivez et al., 2008; Lannuzel et al., 2011; Fryirs et al., 2014). Следует отметить, что биологи не обратили внимания на известный геологам факт – существование активных тектонических зон в Антарктике (Reading, 2002; Galindo-Zaldivar et al., 2003; Kim et al., 2003; Young, Wilson, 2013) (Рис. 115).

Нами впервые было высказано предположение, что причина этого феномена – климатические изменения, то есть потепление климата в

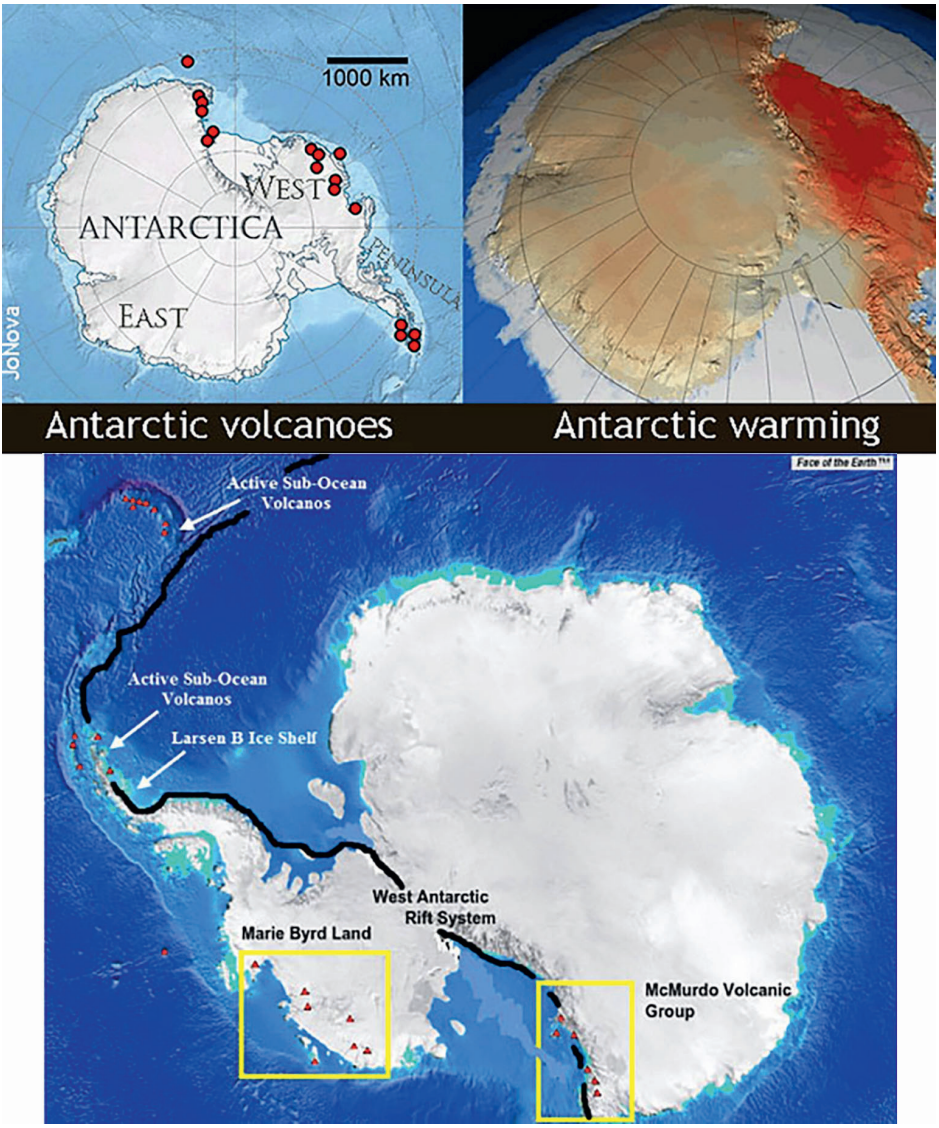


Рисунок 115. Вулканы Антарктиды и Западно-Антарктическая рифтовая система по http://sci-lib.com/article145.html; https://geoinfo.ru/product/analiticheskaya-sluzhba-geoinfo/antarktida-udivlyaet-chast-2-vulkany-43929.

Антарктике, наблюдавшегося с 80-х гг. 20-го века по настоящее время, и инвазия тяжелых металлов в естественную среду объясняется смывом тяжелых металлов тектонического происхождения с суши при таянии ледников (Самышев, 2009; Samyshev, 2011, 2011 a).

Мы предприняли системные и массовые измерения содержания разнообразных токсикантов природного и антропогенного происхождения в среде и гидробионтах прибрежной зоны Атлантической части Антар-

ктики (АЧА) в районе Украинской Антарктической станции "Академик Вернадский" (УАС), которые не имеют аналогов в зарубежных исследованиях и являются пионерскими как по идеологии, так и по масштабам их проведения.

Начиная с 1997 г., в первых Украинских экспедициях осуществлялись в разной мере комплексные экологические исследования районе УАС. С учетом обнаружения загрязненности вод и грунта в районе Аргентинских островов тяжелыми металлами и другими поллютантами (Рясинцева, Савин, 1998; Рясинцева и др., 1998; Бондарь и др., 2000), в комплекс исследований включены токсикологические исследования грунтов и массовых форм гидробионтов из разных систематических и экологических групп. С 2002 г. наблюдениями охвачены практически все основные компоненты гидробионтов, что позволило получить искомое представление о структуре и функционировании изучаемой экосистемы.

10.1. Материалы и методы

К анализу привлечены отчетные материалы по наиболее важным результатам океанографических, биологических и токсикологических исследований, отвечающих цели настоящей работы и выполненных под руководством и с участием автора согласно договорам с Национальным Антарктическим научным центром при Министерстве образования и науки Украины по теме «Исследование изменений в популяции криля и в других компонентах пелагического сообщества Атлантической части Антарктики и оценка связи этих изменений с глобальными климатическими изменениями на Земле», а также опубликованные разными авторами сведения по обсуждаемой теме.

Отбор проб грунта для токсикологических исследований произведен на островах Аргентинского архипелага (АЧА) в 2005 г. (табл. 44), а биологических объектов и проб донных отложений – на станциях, прилежащих к острову Галиндез, на котором расположена УАС (рис. 117).

Подготовка проб и определения тяжелых металлов (*Cd, Cr, Cu, Pb, Zn, Hg*) в грунтах, донных отложениях, а также и *Fe, Ni* и *As* в гидробионтах проводились соответственно по РД 52.10.556-95 (Метод. указания …, 1996) и по МВВ 081/12-16-98 (Методика выполнения измерений…, 1998). Подготовка гидробионтов к химическому анализу осуществлялась методом «мокрого» озоления с использованием концентрированной азотной кислоты и пергидроля (квалификация реактивов – ОСЧ) (Ермаченко, Ермаченко, 1997). Химические анализы выполнены методом атомно-абсорбционной спектрометрии с электротермической атомизацией на спектрометре AAS-220G производства фирмы "Varian" (Австралия). Содержание *Hg* определялось методом «холодного пара» на AAS-220G с помощью ртутной приставки РП-1 (Reference Methods, 1984; Sampling of selected marine organisms…, 1984; Метод. указания …,

1999). Относительная оценка (в %) загрязненности грунта и донных отложений производилась с использованием сводки (Lindsay, 1979) по содержанию химических элементов в почвах, а содержания поллютантов в гидробионтах – по ПДК химических элементов в пищевых продуктах разной природы, приведенных Е.Е. Совгой (2005).

Сбор биологических материалов осуществлен на станциях, приведенных на рисунках 116, 117 на УАС «Академик Вернадский» в период пяти зимовок (2002/2003, 2005/2006, 2007/2008, 2008/2009 и 2009/2010 гг.) и в ходе сезонной работы в апреле 2005 г. По фиксированным пробам исследовались состав, обилие и распределение фитопланктона (Кузьменко, Игнатьев, 2007, 2008), бактериопланктона (Серёгин, 2005, 2009), макро-, мезозоопланктона (Игнатьев и др., 2013; Гринцов, 2008), микрофитобентоса (Рябушко, 2005), макрофитобентоса (Мильчакова и др.,

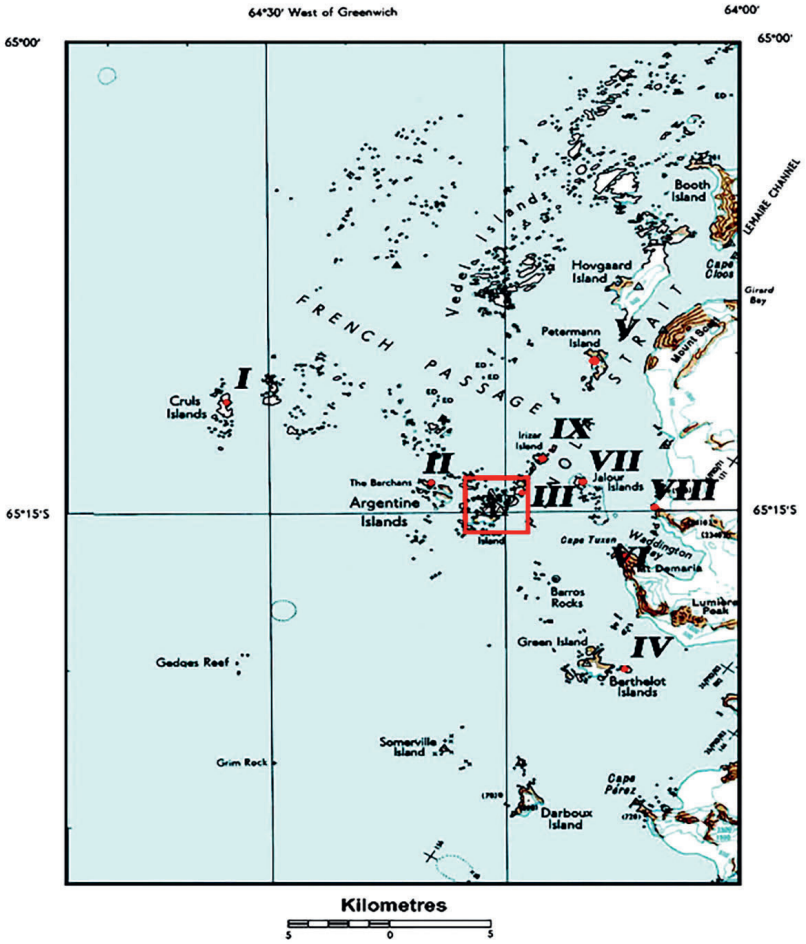


Рисунок 116. Положение станций океанологических наблюдений (ст.ст. 1 – 11), отбора проб донных осадков и гидробионтов, в том числе для токсикологического обследования (ст.ст. 1- 4а) в районе УАС.

Таблица 44. Обозначения районов отбора проб на содержание тяжелых металлов в грунте на рисунке 118.

№ района	Название района	№ точки
	King George Isl.	1–5
I	Cruls Isl.	36
II	The Barchans	6, 7
III	Uruguay Isl.	37
IV	Bertelots islands	38
V	Petermann Isl.	39, 40
VI	Cape Tuxen	41, 42
VII	Jalour Islands	35, 43
VIII	Rasmussen Isl.	44–46
IX	Irizar Isl.	47, 48
X	Mario Pedro Isl.	49, 50
XI	Galindez Isl.	8– 34

2006, 2007; Миронова, 2007), зообентоса (Бондарев, 2008) и рыб (Чесалин и др., 2009; Манило и др., 2009). По всем биологическим объектам выполнено предварительное биологическое обследование – индикация видов и их количественная оценка в пробах (Чудиновских, 2016, Игнатьев и др., 2013).

Сбор фитопланктона в разные сроки вегетационного периода 2007 – 2008 гг. производились в 12-й УАЭ с марта по февраль по стандартной схеме станций вокруг о. Галиндез в проливах Мик, Пенола и Стела (рис. 117). Сборы фитопланктона из слоя дно − 0 м (глубина 35−50 м) проводились с 5−6 горизонтов батометром Нансена. При выполнении сборов производились измерения температуры поверхностного слоя воды. Сгущение проб производились в лаборатории. Первоначальный объем пробы (1–5 литров) сгущался в воронке обратной фильтрации с использованием нуклеопорового фильтра с диаметром пор 1,1 мкм. Окончательный объем пробы (12 мл) фиксировался 25% раствором глютаральдегида из расчета 0,2 мл фиксатора на 10 мл пробы. Подготовка проб фитопланктона для токсикологических анализов производилась в центрифужных пробирках, предварительно взвешенных на весах ВЛР-200. Объединенные и декантированные пробы водорослей промывались сначала дистиллированной водой, а затем 3-дистиллатом методом центрифугирования. Впоследствии объем проб в пробирках доводился до 1 мл методом декантирования, после чего они помещались в сушильный шкаф, где при температуре 75°С в течение трех суток происходило полное испарение влаги. После повторного взвешивания пробирок с высушенными пробами на весах ВЛР-200 определялся сухой вес проб, и осуществлялось определение в них содержания искомых элементов – кадмия и цинка (Самышев и др., 2014).

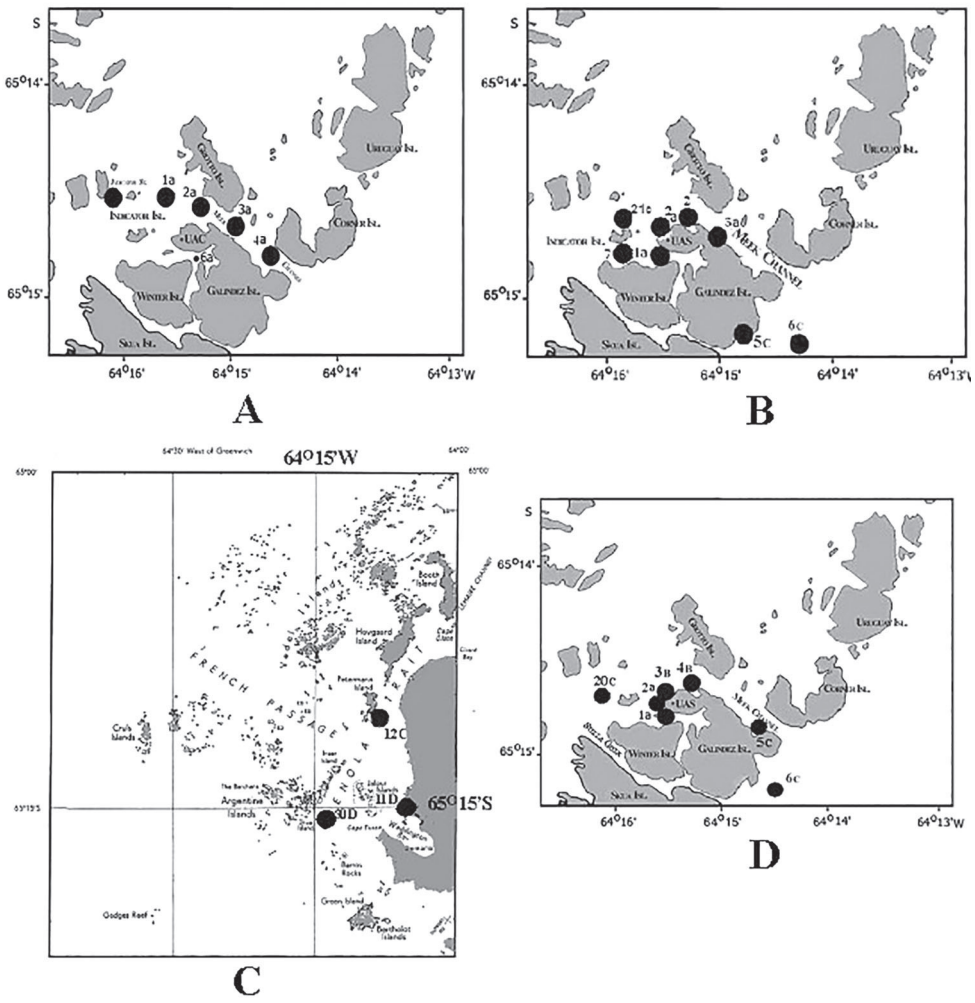


Рисунок 117. Гидробиологические станции, на которых проводились регулярные сборы проб планктона с плавсредств.
Сборы зоопланктона: A, B – архипелаг Аргентинские о-ва; A – схема станций в зимовках 2002-2005 гг., B – схема станций в 2007 г. C – район УАС “Академик Вернадский”. D – схема станций сбора проб фитопланктона в 2007–2008 гг.

Сбор проб мезозоопланктона был начат в марте 1998 г. (3-я УАЭ) и продолжен в зимовочные сезоны 7-й (февраль 2002 – февраль 2003 гг.), 10-й (февраль 2005 – февраль 2006 гг.), 11-й (февраль 2006 − февраль 2007 гг.) и 12-й (март 2007 – февраль 2008 гг.) Украинских антарктических экспедиций. На станциях (рис. 117), расположенных между о-вами Галиндез, Винтер, Индикатор, Гротто, Корнер, Уругвай, в проливах Мик, Пенола и Стела, пробы собирались в течение года подекадно.

Сборы проводились также на удаленных от УАС акваториях – о. Питерманн, в проливе Французский канал и др., но вследствие сложной

ледовой обстановки они выполнялись эпизодически, в летний период. Их результаты использованы для уточнения видового состава планктона. Использовалась стандартная планктонная сеть Джеди (диаметр входного отверстия 36 см, площадь 0,1 м^2, размер ячеи 150 мкм) в режиме вертикальных ловов (дно – поверхность и 30 – 0 м, в зависимости от глубины места). Местоположение ловов контролировались с использованием GPS Etrex Garmin. Отбор проб сопровождался измерением температуры воды.

Подготовка проб зоопланктона для токсикологических анализов (Самышев и др.., 2014) заключалась в их многократной промывке дистиллатом и 3-дистиллатом в стакане Яшнова с использованием мельничного газа № 38 и последующей сушки в аналогичном описанному для фитопланктона режиме. Высушенные пробы взвешивались на микроаналитических весах ВЛА-1000.

С целью получения достаточных навесок для химических анализов фито- и зоопланктона в большинстве случаев произведено объединение их проб по срокам сборов и составу доминирующих форм.

Для токсикологических исследований зеленых бентосных макроводорослей *Monostroma hariotii* Gain и *Cladophora repens* (J. Agardh) Harvey использованы их гербарные листы, промытые дистиллатом и высушенные в вышеуказанном режиме до постоянного веса. Взвешивание образцов осуществлено на микроаналитических весах ВЛА-1000.

10.2. Результаты и обсуждение

Размерно-возрастная структура и соотношение полов криля как по общей сумме выборок в районе, так и в отдельных уловах на одной и той же станции претерпевают в разные сроки наблюдений существенные изменения. Судя по диапазону размеров, в популяции в большинстве случаев преобладают 2–3-летки, в иные месяцы года доминировали половозрелые или особи в возрасте 4 и 4+ года. При этом последние находились в пред- или постнерестовом состоянии. Однако, как и в сетных сборах мезозоопланктона, так и в уловах криля практически не обнаружены личинки криля на ранних стадиях развития (от стадии Nauplius до стадии Furcilia). Сравнительное обилие фитопланктона (и связанного с ним обилия детрита) обеспечивают благоприятные кормовые условия рачкам, о чем свидетельствуют постоянно наблюдавшиеся высокие индексы наполнения их желудочно-кишечного тракта (Самышев, 2009; Samyshev, 2011, 2011a).

10.2.1. Исследования загрязнения грунтов и донных осадков

До недавнего времени отсутствие сведений о содержании тяжелых металлов в прибрежных зонах Антарктики порождало лишь предполо-

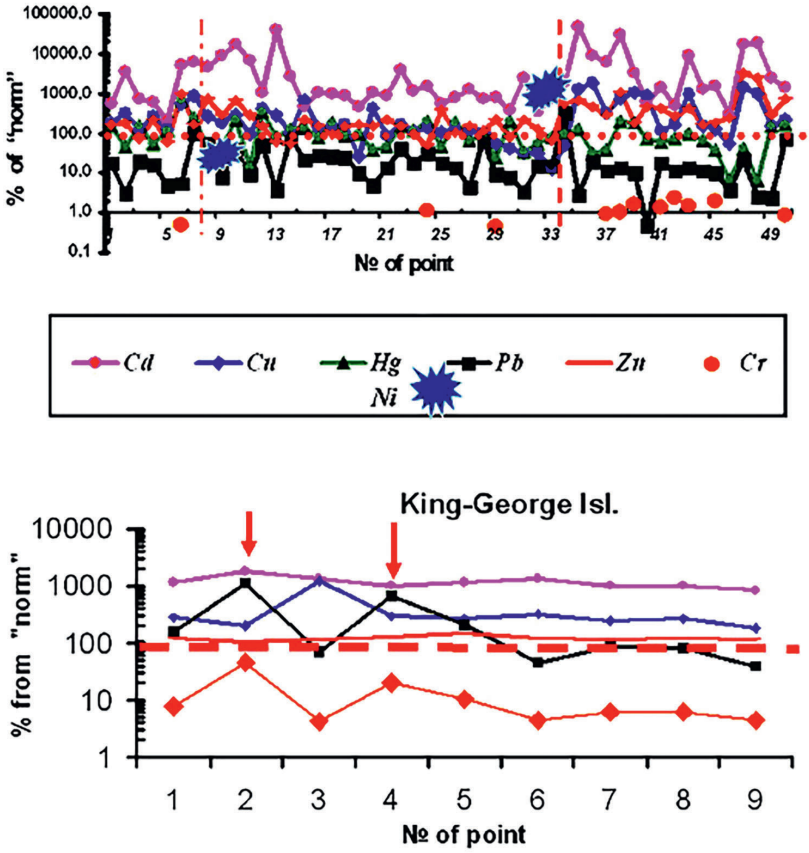


Рисунок 118. Содержание тяжелых металлов в грунте о-вов Аргентинского архипелага.
Вверху – по нашим данным (Самышев, Копытов, 2007а; Samyshev, Kopytov, 2008; Самышев, 2009; Samyshev, 2011), содержание никеля приведено по Н.И. Рясинцевой и др. (1998). Обозначения районов даны в таблице 44, точек – в таблице 45. Вертикальными штрихпунктирными линиями обозначен интервал точек на острове Галиндез (№№ 8-34, таблицы 44, 45).
Внизу – по (Vodopivetz and al., 2008), район Jubany Station (Аргентина), о. Кинг Джордж. Стрелками обозначены точки №2 (район печи для сжигания мусора) и №4 (район эллинга).
«Норма» (100%) по (Lindsay, 1979) обозначена красной пунктирной линией.

жения о возможном обогащении этими токсикантами вод Южного океана. Начатыми в 1997 г. Н.И. Рясинцевой с соавторами (1998) исследованиями в районе о. Галиндез это предположение подтверждено. Вместе с тем ограниченность этих исследований в пространстве не позволяло получить представление о возможной этиологии и масштабности источника загрязнения региона и, тем более, судить об экологической роли этого явления.

Как следует из впервые полученных нами данных (табл. 45, рис. 118), грунты всех исследованных о-вов Аргентинского архипелага, а также о. Кинг Джордж, отличаются высоким содержанием кадмия (превышение «нормы» в 13–474 раза) и сопряженного с ним цинка (превышение «нор-

Таблица 45. Содержание тяжелых металлов в грунтах, мгкг$^{-1}$

№ пробы	№ точки	Наименование района	*Cd*	*Cu*	*Hg*	*Pb*	*Zn*	*Cr*
001	1	Перуанская ст. Мачу-Пикчу	0,325	54,49	0,047	1,756	81,07	-
002	2	Перуанская ст. Мачу-Пикчу	2,1	93,68	0,014	0,299	90,7	-
004	3	Российская ст. Беллинсгаузен, о. Кинг-Джордж	0,45	38,45	0,045	2,025	35,99	-
005	4	Российская ст. Беллинсгаузен, о. Кинг-Джордж	0,35	79,9	0,017	1,584	105,57	-
006	5	Российская ст. Беллинсгаузен, о. Кинг-Джордж	0,121	38,16	0,035	0,49	30,89	-
007	6	о. Барханы	3,178	160,41	0,205	0,522	491,86	-
008	7	о. Барханы	3,61	261,36	0,074	10,197	87,12	0,496
009	8	о. Галиндез, Полигон. Озеро-1	2,787	81,55	0,014	5,685	351,31	-
010	9	о. Галиндез, Полигон. Озеро-2	5,407	54,06	0,014	0,774	146,32	-
011	10	о. Галиндез, Полигон. Озеро-3	9,92	84,59	0,065	3,644	326,14	-
012	11	о. Галиндез, Полигон. Озеро-4	3,991	28,67	0,004	0,955	145,64	-
013	12	о. Галиндез, Полигон. Озеро-5	0,62	125,52	0,106	5,139	78,78	-
014	13	о. Галиндез, Полигон. Озеро-6	23,41	90,77	0,023	0,384	30,62	-
015	14	о. Галиндез, Полигон. Озеро-7	1,55	30,47	0,037	8,1	26,21	-
016	15	о. Галиндез, Полигон. Озеро-8	0,29	193,07	0,042	2,084	110,83	-
017	16	о. Галиндез, Полигон.	0,65	39,76	0,024	2,806	79,43	-
018	17	о. Галиндез, Полигон.	0,609	44,26	0,056	2,612	48,79	-
019	18	Край озера «Дуга» со стороны «Пингвин Пойнт», лишайники	0,507	48,16	0,025	2,42	77,9	-
020	19	о. Галиндез, Полигон.	0,289	8	0,028	1,03	83,31	-
021	20	о. Галиндез, Полигон. Озеро.	0,653	122,16	0,011	0,489	77,5	-
022	21	о. Галиндез, Полигон. Озеро-	0,513	25,94	0,014	1,397	113,19	-
023	22	о. Галиндез, Полигон. Озеро-	2,43	49,17	0,044	4,012	74,33	-
024	23	о. Галиндез, Полигон. Озеро-6	0,704	35,06	0,036	1,758	46,21	-

025	24	о. Галиндез, Полигон. Каскад озер через моховое поле.	0,91	40,91	0,058	3,263	23,89	1,16
026	25	о. Галиндез, Полигон. Каскад озер через моховое поле.	0,337	31,68	0,014	1,748	191,94	-
027	26	о. Галиндез, Полигон. Каскад озер через моховое поле.	0,497	42,32	0,055	1,316	53,75	-
028	27	о. Галиндез, Полигон. Каскад озер через моховое поле.	0,734	34,56	0,02	0,451	78,31	-
029	28	о. Галиндез, Полигон. Каскад озер через моховое поле.	0,429	32,24	0,028	6,305	55,1	-
030	29	о. Галиндез, Полигон. Озеро-	0,486	16,9	0,007	0,925	110,93	0,46
031	30	о. Галиндез, Полигон. Озеро- , лишайники	0,228	12,56	0,06	0,786	39,2	-
032	31	о. Галиндез, камень в снегу перед полигоном	1,445	9,37	0,01	0,338	113,96	-
034	32	о. Галиндез, скала	0,211	9,04	0,017	1,438	60,34	-
037	33	о. Галиндез, скала	0,447	3,58	0,023	1,543	31,75	-
038	34	о. Галиндез, Полигон моховое поле	1,083	15,59	0,03	31,161	276,06	-
044	35	о. Ялур	28,43	382,87	0,038	0,275	324,31	-
45	36	о.Крулс	5,211	558,09	0,009	2,016	228,03	-
46	37	о. Уругвай	3,782	95,23	0,011	1,103	140,98	0,924
47	38	о. Бертело	18,801	228,67	0,059	1,347	551,18	-
03-1	39	о. Питерманн	2,024	305,31	0,053	1,063	93,43	1,596
03	40	о. Питерманн	0,38	258,87	0,021	0,0498	225,8	-
04-1	41	м. Туксен	0,81	34,5	0,018	1,751	207	1,372
04	42	м. Туксен	0,31	50,32	0,021	1,115	137,36	2,252
01	43	о. Ялур	5,442	290,92	0,028	1,342	213,33	1,46
043/1	44	о. Радсмусен	0,804	45,82	0,02	1,13	85,77	-
043/2	45	о. Радсмусен	0,89	37,17	0,011	1,05	87,32	2,032
02	46	о. Радсмусен	0,168	16,29	0,002	0,389	122,22	-
009 Иризар	47	о. Иризар	10,429	425,54	0,012	2,107	1572,78	-

Продолжение табл. 45.

На восток от Иризара	48	о. Иризар	11,749	284,04	0,002	0,267	1193,53	-
02	49	о. Марио Педро	1,41	47,41	0,045	0,237	139,41	-
01	50	о. Марио Педро	0,811	64,03	0,05	7,226	361,33	0,816
Предел обнаружения			0,095	0.90	0,02	0,05	0,5	0,005
Норма в «почве»			0,06 (0,01-0,07)*	30 (2-100)*	0,03 (0,01-0,3)*	10 (2-200)*	50 (100-300)*	100 (1-1000)*

* пределы обнаружения в почве.

мы» до 30 раз), что свидетельствует о преобладающем источнике загрязнения вод этими и другими металлами, вероятно, связанным с тектоническими процессами в регионе.

Исследованиями донных осадков вблизи УАС установлено накопление нефтяных углеводородов (НУВ), особенно значительное на илах, где превышение ПДК по ним составило до 50 крат. Многократными исследованиями донных осадков в проливе Пенола не обнаружены хлорорганические пестициды (Самышев, Копытов, 2007 а; Самышев, 2009, Samyshev, 2011, 2011а).

Как известно, кадмий является редким элементом, практически не встречающимся в земной коре в свободном состоянии. Его получают из цинковых руд, в связи с чем горнодобывающие и металлургические предприятия, удаленные от Антарктиды, не могут рассматриваться как основные антропогенные источники.

Аналогичные результаты получены в районе Аргентинской станции на о. Кинг Джордж (Vodopivez et al., 2008). Для сравнения скажем, что по уровню загрязненности грунтов кадмием и цинком о-ва Аргентинского архипелага не уступают загрязненности донных осадков многих бухт Крымского полуострова (Самышев, Копытов, 2007). Из других металлов по содержанию в грунтах выделяется медь, в значительном количестве обнаруженная на ряде о-вов Аргентинского архипелага, в том числе и в некоторых участках о. Галиндез (превышение «нормы» более чем в 470 раз).

10.2.2. Загрязненность гидробионтов

При исследованиях гидробионтов в них предварительно определялись содержание органического вещества и золы с целью оценки качества исходного материала. Полученные результаты свидетельствуют о соответствии их приводимым в классической литературе, как по макрофитам (Барашков, 1963), так и по водным животным (Биохимия …, 1967).

Как и следовало ожидать, и в макрофитах (табл. 46, рис. 119 А), и в донных и пелагических животных (табл. 47, рис.120–123) из прибрежья о. Галиндез обнаружено накопление разных металлов: в первых – кадмия, цинка, никеля и хрома, во вторых – кадмия, цинка, железа, мышьяка, у части животных – меди, свинца и хрома. Превышение их содержания над условной нормой в макрофитах составляет для кадмия – до 34 раз, для цинка – до 14 раз, для никеля – до 155 раз (содержание этого элемента в грунтах не определялось), для меди – до 39 раз (хотя ее содержание в грунтах было низким).

У животных превышение содержания кадмия составило до 320 раз в теле массового моллюска *Neobuccinum eatoni*, до 26 раз у амфипод, до 20 раз у криля, до 10–30 раз у «массовых» видов рыб. Повышенное содер-

Таблица 46. Содержание органического вещества, золы и тяжелых метал лов в массовых видах макрофитов в районе УАС

Вид	№ гербарного листа	% содержания органического в-ва	% содержания золы	Содержание элемента в пробе, мг* кг$^{-1}$					
				Cd	Cr	Cu	Ni	Pb	Zn
RHODOPHYTA									
Iridea obovata	5	86,42	13,58	3,40	12,55	38,84	22,07	5,27	548,61
Kallymenia antarctica	23	79,75	20,25	1,36	4,38	26,21	77,74	2,18	269,59
Kallymenia antarctica	9	78,47	21,53	1,49	1,20	5,89	19,75	1,14	348,85
Curdiea racovitzae	29	80,44	19,56	1,69	1,85	31,97	17,03	0,69	91,20
Curdiea racovitzae	35	86,3	13,7	2,33	11,92	9,92	34,02	0,26	369,52
Curdiea racovitzae	36	84,42	15,58	1,23	4,37	22,32	8,38	0,90	103,57
Curdiea racovitzae	37	83,54	16,46	1,73	6,61	5,26	19,43	0,92	419,16
Curdiea racovitzae	38	84,72	15,28	0,86	3,96	18,05	13,02	0,270	67,67
Delisea sp	15	79,03	20,97	0,54	0,48	10,33	7,69	1,187	54,75
Rhopophyta sp.	13	88,19	11,81	1,41	0,65	20,09	4,64	0,648	122,52
CHLOROPHYTA									
Monostroma hariotii	17	86	14	0,933	5,96	3,69	24,99	0,832	143,79
ПДК для пищевых продуктов(Совга, 2005)				0,1	0,5	100	0,5	4	40

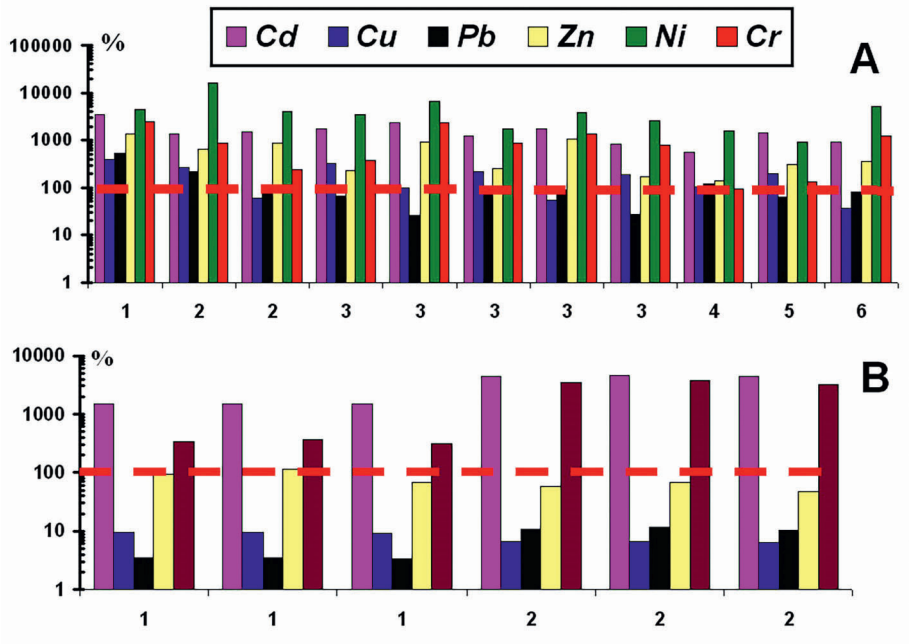


Рисунок 119. Содержание тяжелых металлов в макрофитах.
А – у УАС (Самышев, Копытов, 2007 а; Samyshev, Kopytov, 2008; Самышев, 2009; Samyshev, 2011): 1 – *Iridea obovata*, 2 – *Kallymenia antarctica*, 3 – *Curdiea racovitzea*, 4 – *Delisea sp*., 5 – *Rhodopyta sp*., 6 – *Monostroma hariotii.*
В – у о. Кинг Джордж по (Ahn and al., 2004): 1 – *Iridea obovata*, 2 – *Adenocystis utricularis.*
«Норма» (100%) на этом рисунке и на всех последующих – ПДК для пищевых продуктов по (Совга, 2005) – обозначена на графиках красной пунктирной линией.

жание других элементов в животных в большинстве случаев находилось в пределах, на порядок уступающих по «норме» для кадмия. Интересно, что исследованиями Д. Кахле и Д. Зауке (2003) зафиксировано еще более значительное накопление кадмия, меди, цинка и свинца массовыми видами копепод в море Уэдделла (рис. 122). Учитывая масштабность загрязненности грунтов в регионе архипелага, можно предположить, что поступление в воду широкого спектра тяжелых металлов (в том числе их подвижных соединений) и аккумуляция их гидробионтами, особенно интенсивная вблизи источников, происходила издавна, охватывая достаточно большие пространства.

При этом процесс поступления этих поллютантов в воду возрастает с усилением таяния ледников, особенно интенсивного в периоды потепления. И если их концентрация по мере сноса в открытые воды снижается разбавлением, «утилизацией» в разных формах, то вблизи источников, особенно в значительной степени изолированных топогенными факторами (изрезанностью береговой линии, наличием островов и поднятий), возникают условия длительного удержания загрязненных вод, при которых природой «ставится эксперимент на выживание» всех форм биоты этих зон.

Таблица 47. Содержание органического вещества, золы и тяжелых метал лов в массовых видах бентосных гидробионтов и рыбах

Вид	Объект	% содержания органического в-ва	% содержания золы	Содержание элемента в пробе, мг*кг$^{-1}$							
				Cd	Cu	Pb	Zn	Ni	Cr	Fe	As
ECHINODERMATA											
Sterechinus neumaeri	1	26,24	73,76	0,02	5,47	0,01	13,51	11,66	0,59	-	-
S. neumaeri	2	27,13	72,87	0,01	4,48	0,002	8,29	2,60	0,04	-	-
MOLLUSCA											
Nacella concinna	без раковины (1)	80,06	19.9	0,04	0,49	0,03	0,75	1,47	0,05	-	-
N. concinna	без раковины (2)	68,8	30,7	0,01	0,37	0,03	0,41	0,91	0,05	-	-
N. concinna	раковина (1)	8,81	91,2	0,004	8,64	0,11	18,88	9,95	0,25	-	-
N. concinna	раковина (2)	8,36	91,6	0,03	8,30	0,26	28,00	8,10	0,22	-	-
Neobuccinum eatoni	тело			32,09	104,73	5,87	505,2	14,18	27,61	156,3	17,4
N. eatoni	раковина			2,72	5,66	7,99	47,52	0,02	10,5	47,8	12
CRUSTACEA											
Ceradocus sp.	1	72,8	27,2	1,430	5,87	0,07	1,82	1,43	0,06	-	-
Ceradocus sp.	2	72,8	27,16	0,782	2,97	0,02	1,34	1,48	0,01	-	-
Ceradocus sp.	3	-	-	2,56	31,13	3,1	111,41	2,52	7,37	101,6	12,0
Euphausia superba	1	-	-	1,77	1,54	1,32	55,08	1,15	3,63	115,8	4,25
E. superba	2	-	-	0,91	14,63	2,14	87,19	0,67	3,29	107,32	2,08
E. superba	3	-	-	1,96	11,28	0,94	176,79	0,03	12,12	60,76	0,82
E. superba	4	-	-	1,56	3,13	0,55	78,74	0,02	5,89	32,52	0,59
PISCES											
Notothenia corriiceps	1	-	-	3,14	23,03	1,82	84,48	4,84	18,53	30,28	6,99
Parachaenichtys charcoti	2	-	-	0,89	1,83	2,14	100,07	0,03	3,31	103,56	1,12
Trematomus bernacchii	3	-	-	0,84	54,61	13,5	202,97	1,3	3,72	151,08	0,67
ПДК для пищевых продуктов (Совга, 2005)				0,1	10	1	40	0,5	0,5	30	1

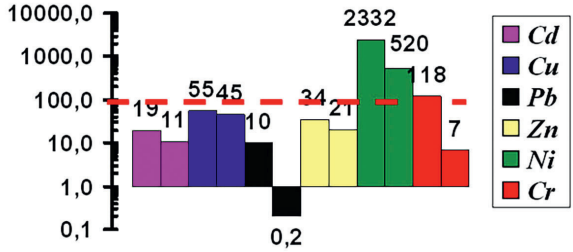


Рисунок 120. Содержание тяжелых металлов в морских ежах *Sterechinus neumaeri* у УАС (Самышев, Копытов, 2007 а; Samyshev, Kopytov, 2008; Самышев, 2009; Samyshev, 2011).

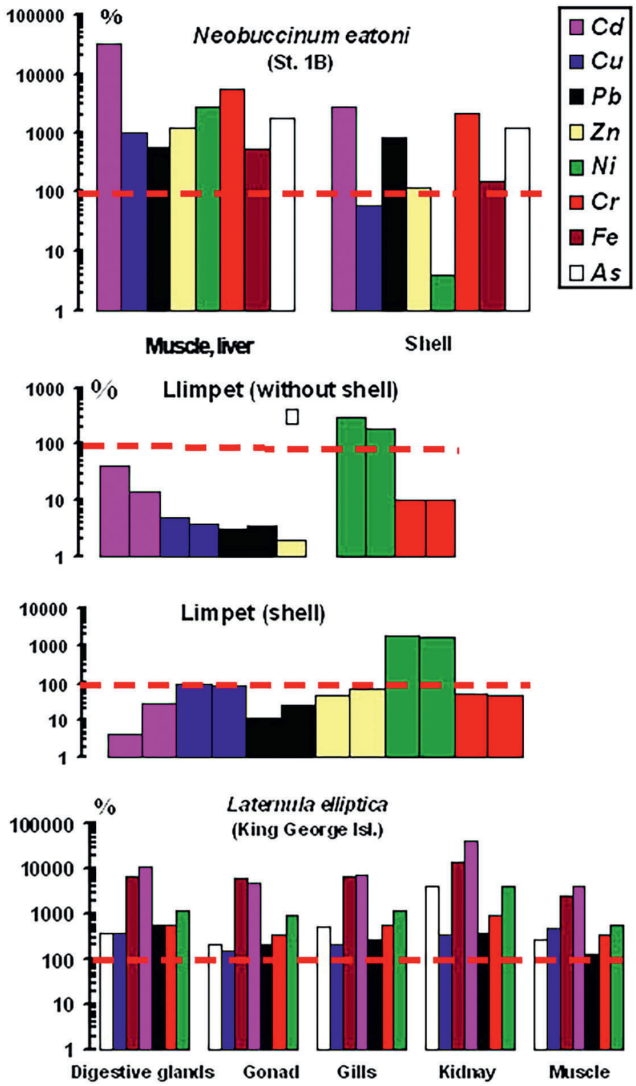


Рисунок 121. Содержание тяжелых металлов в моллюсках (в мускуле, раковине, печени) у УАС (Самышев, Копытов, 2007 а; Samyshev, Kopytov, 2008; Самышев, 2009; Samyshev, 2011).

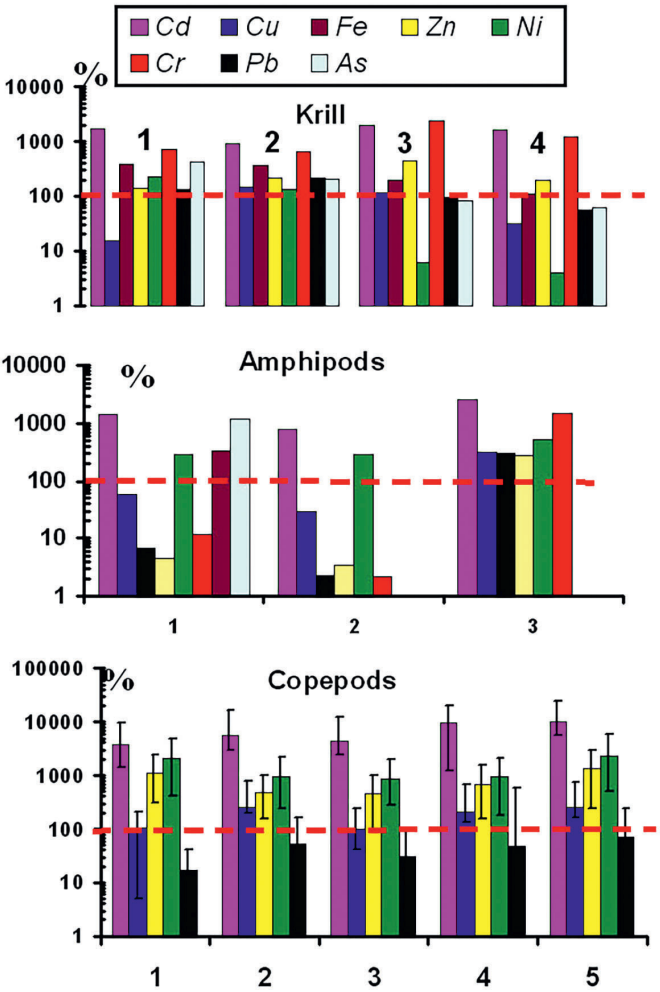


Рисунок 122. Содержание тяжелых металлов в ракообразных.
В районе УАС: в криле *Euphausia superba*, амфиподах *Ceradocus sp.* (Самышев, Копытов, 2007 а; Samyshev, Kopytov, 2008; Самышев, 2009; Samyshev, 2011). По горизонтальной оси – номера проб. Внизу – в массовых видах копепод из моря Уэдделла по (Kahle, Zauke, 2003): 1 – *Rhincalanus gigas*, 2 – *Calanus propinquus*, 3 – *Calanoides acutus*, 4 – *Metridia curticauda*, 5 – *M. gerlachei*. На графике нанесены предельные значения концентраций металлов, обнаруженные в рачках этими авторами.

Согласно существующей классификации (Совга, 2005) из исследованных нами тяжелых металлов к очень токсичным в нашем случае относятся никель, свинец и умеренно токсичным – кадмий, хром, железо, цинк, а из органических токсичных поллютантов – нефтяные углеводороды (НУВ).

Воздействие тех или иных поллютантов на морских гидробионтов разного трофического уровня, систематического положения, возраста, физиологического состояния слабо изучено. Ситуация усложняется в

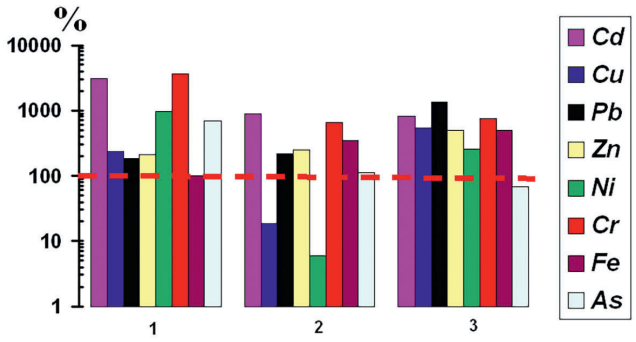


Рисунок 123. Содержание тяжелых металлов в рыбах из прибрежья района УАС (2007 г.). 1 – в нототении широколобой *Notothenia corriiceps* (ст. 1 А), 2 – в парахенихте Шарко *Parachaenichthys charcoti* (ст. 10) и 3 – в трематоме-пестряке *Trematomus bernacchii* (ст. 1 А) (Samyshev, Kopytov, 2008; Самышев, 2009; Samyshev, 2011).

случаях присутствия в среде «букета» из поллютантов, когда безусловно «разыгрываются» явления синергизма и антагонизма. В связи с этим об эффекте влияния смеси загрязнителей на сообщества гидробионтов можно судить по «остаточному принципу» и – частично – по абсолютно известным отношениям к загрязнителям тех или иных объектов в целом или объектов на определенной стадии развития.

Конкретные результаты биологических исследований позволяют с определенной вероятностью оценить степень воздействия поллютантов на изученные компоненты биоты района следующим образом.

Наиболее чувствительны ко всем видам загрязнения ракообразные а также икра и личинки всех гидробионтов. Этим объясняется чрезвычайно низкая численность мезозоопланктона и отсутствие в уловах их личинок. Ингибирующее влияние токсикантов на популяцию криля объясняется безусловной гибелью его икры, которая к тому же инкубируется на дне (Самышев, 1991). В отличие от криля, амфиподы вынашивают икру и личинок в марсупиальной (выводковой) сумке и имеют больший шанс для выживания. С большой вероятностью можно сделать вывод о негативном воздействии токсикантов и на популяцию рыб. В связи со сказанным популяции «ранимых» объектов в районе являются зависимыми.

Несмотря на распространенность явления аккумуляции тяжелых металлов малоподвижными животными и прикрепленными к субстрату макрофитами, характер и интенсивность этого процесса изучены недостаточно. Известны несколько путей, обеспечивающих выживаемость этих организмов – десорбция металлов (у макрофитов), низкая температура и уровень pH среды, явления антагонизма и, наконец, адаптация.

Т.о., район УАС характеризуется специфическими условиями, определяющими состав, обилие и функционирование отдельных компонентов сообщества: существованием системы локальных циркуляций, зави-

симостью гидрофизических параметров от разнонаправленных течений, изменяющихся в режиме приливов и отливов, разной степенью водообмена с открытым океаном и наличием природного и антропогенного загрязнения (Ломакин, Скрипалёва, 2008).

Высокая трофность вод, характерная для прибрежных районов, реализуется обильно развивающимся фито- (Кузьменко, Игнатьев, 2007, 2008) и бактериопланктоном (Серегин, 2005, 2009), донным населением (Рябушко, 2005; Бондарев, 2008) и проникающими в район объектами разного трофического уровня (криль, рыбы).

Явно выраженное ингибирование загрязнителями разной природы проявляется на «ранимых» компонентах биоты – мезозоопланктоне, преимущественно состоящим из ракообразных (копепод), криле и, по-видимому, на рыбах – вероятнее всего объясняющимся негативным воздействием поллютантов на их икру и личинок. В связи с этим популяции этих объектов являются зависимыми (рис. 124). Резистентность популяций прикрепленных и малоподвижных форм (макрофитобентос, зообентос, амфиподы) к загрязнителям (тяжелым металлам), накапливающимся в значительных количествах в этих гидробионтах, может быть объяснена существованием разных, специфических для этих объектов механизмов.



Рисунок 124. Выброшенный на берег мертвый криль у южного берега бухты Поттер-Ков (о. Кинг Джордж) в марте 2007 г. вдоль 400-м береговой линии. Биомасса мертвого криля – 1042 экз.·м$^{-2}$, только 7% – взрослые особи и 93% –молодь криля (по (Fuentes et al., 2016)).

Впервые выявленная нами загрязненность грунтов на разных островах Аргентинского архипелага свидетельствует о масштабности вероятного загрязнения вод региона тяжелыми металлами разной токсичности при интенсифицирующем их поступлении в результате наблюдающегося потепления и значительном сокращении зоны эффективного нереста (пополнения популяции) антарктического криля (*Euphausia superba*).

По заключению наших исследований в 2002–2009 гг. в условиях масштабного наблюдающегося потепления и связанного с ним естественного загрязнения тяжелыми металлами разной токсичности, смываемых с суши, практически все компоненты биоты на достаточно большой акватории (район Аргентинского архипелага, западное побережье Антарктического полуострова) находились под негативным влиянием этого фактора.

В настоящее время этот же вывод был сделан в работе (Webb et al., 2020). Эти исследователи также считают, что основным источником высоких концентраций тяжелых металлов в тканях обследованных ими антарктических бентосных моллюсков, морских звезд и в донных отложениях, эквивалентные значениям, зарегистрированным в промышленно развитых неполярных районах, является талая вода литогенного происхождения, поступающая в морскую среду при эрозии ледников.

Нами был также впервые объяснен феномен ингибирования воспроизводства криля (Самышев, 2009, 2010, Samyshev, 2011), икра которого развивается на дне мелководий (Самышев, 1991, Samyshev, 2002), подверженном в данном случае загрязнению тяжелыми металлами из-за их смыва их в воду с материка и островов Антарктиды во время таяния ледников. По данным исследований Атлантического научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО, г. Калининград, Россия) запасы криля в Атлантической части Антарктики (АЧА) в 1960-е гг. прошлого столетия составляли 20 млн. т. Рекомендациями Международного Антарктического комитета (SCAR, Хобарт, Новая Зеландия) на основе этих данных (Anon. Report…, 1991) вылов криля в АЧА в 2002 г. был определен в объеме 4 млн. т. По результатам исследований в Украинских антарктических экспедициях запасы криля в этом районе в 1997–1998 гг. находились на уровне 1–1,2 млн. т. (Самышев и др., 1997, 2000 а), что было подтверждено и данными других исследователей (Atkinson et al., 2004). В результате квота на вылов криля в АЧА в 2008 г. была снижена SCAR в 10 раз – до 0,4 млн. т.

Данные, полученные при работе с грунтом и биологическими объектами с длительным жизненным циклом, не позволяют оценить временной аспект вынесения загрязнителей и, соответственно, судить о межгодовой изменчивости процесса потепления климата в Антарктике. «Чисто климатические» исследования оказались явно недостаточными, что породило противоречивые мнения метеорологов и океанографов относительно этого явления. Э.З. Самышевым выдвинута идея, ко-

торая не имеет мировых аналогов – оценка межгодовой изменчивости интенсивности потепления климата в Антарктике на основании динамики содержания тяжелых металлов тектонического происхождения в гидробионтах с коротким жизненным циклом (Самышев и др., 2014; Samyshev, Minkina, 2019). Существенным критерием состояния популяции *E. superba* является успешность его нереста в исследуемом регионе, оцениваемую по наличию и обилию в пробах зоопланктона его личинок.

Как следует из табл. 48 и рисунка 125 А содержание *Cd* и *Zn* в фитопланктоне района исследований практически во все сезоны 2007 г. было повышенным. При выраженном тренде возрастания содержания элементов в микроводорослях от весны к лету в некоторых случаях наблюдалось изменение в их соотношениях, в малой степени связанные с составом доминантов среди водорослей. Последнее зависело в большей степени от содержания этих металлов в воде, а точнее – от состава поступающего загрязнения. Более «чёткая» динамика загрязненности в сезонном и межгодовом аспектах наблюдалась в отношении мезозоопланктона (табл. 49 и рис. 125 В) в 2002–2007 гг. Из приведенных рисунков видно, что в исследованном ряду лет наибольшее накопление токсикантов в зоопланктоне происходило в 2005 г. При этом соотношение содержания *Cd* и *Zn* в организмах планктона практически мало изменялось.

Таблица 48. Описание проб фитопланктона, отобранных в районе УАС «Академик Вернадский», и содержание в них цинка и кадмия

Сезон, год сбора проб	Глубина, м	Температура воды, солёность	Время суток	Биомасса, мг*м$^{-3}$	Общая численность, млн.кл.*м$^{-3}$	Общий средний объем клеток в пробе, мкм^3	Примечание	Содержание металлов, мкг*г$^{-1}$	
								Cd	*Zn*
Сентябрь 2007	0,1-0,2-0,3	-1,7– -1,8 °С 33,55 – 33,43‰	10.40 -17.10	23879,52	5135,30	20196,25	Пробы собраны с берега на ст. 1А, 2А, 3В, 3С, 5В, В. Доминировали: по численности – мелкие флагелляты, *Thalassiosira sp., Phaeocystis pouchetii*; по биомассе - *Thalassiosira sp., Coscinodiscus sp., Corethron criophilum, Porosira glacialis, Proboscia truncata, Fragilariopsis sp.*	0,443	42,673
Октябрь 2007	0,1-0,2-0,3	-1,8 – -1,3 °С 33,59 – 33,40‰	9.20 -12	43598,74	5996,20	25763,29	Пробы собраны с берега и с «Зодиака» на ст. 1А, 2А, 3В, 4В, 5С, 6С. Доминировали: по численности – *Navicula transitans f. Delicatula*, мелкие флагелляты, *Thalassiosira sp., Phaeocystis pouchetii*; по биомассе - *Detonula pumila, Thalassiosira sp., Coscinodiscus sp., Navicula transitans f. Delicatula,* мелкие флагелляты, *Phaeocystis pouchetii, Porosira glacialis, Actynocyclus actynochilus.*	0,460	22,993
Ноябрь 2007	0,1-0,2-0,3 5-10-20-30	-1,8 – +0,28 °С 33,68 – 32,84‰	8.40 – 16.25	20737,94	5357,45	22926,49	Большинство проб собрано с «Зодиака» на ст. 1А, 2А, 3В, 4В, 5С, 6С, 20С (о. Индикатор) и 30D (Пенола). Доминировали: по численности – *Navicula transitans f. Delicatula,* мелкие флагелляты, *Thalassiosira sp., Phaeocystis pouchetii, Nitzschia frigida;* по биомассе - *Thalassiosira sp., Coscinodiscus sp., Detonula pumila, Corethron criophilum, Asteromphalus sp., Navicula transitans f. delicatula.*	0,108	47,012

Декабрь 2007 – январь 2008	0,2	-0,1 – +0,9 °C 32,38 – 32,84‰	9.30 – 14.30	1618,9	6573,33	7356,30	Пробы собраны с берега и с «Зодиака» на ст. 1А, 2А, 6С. Доминировали: по численности – *Fragilariopsis sp., Navicula transitans f. Delicatula,* мелкие флагелляты, *Dunaliella sp.*;по биомассе - мелкие флагелляты,*Corethron criophilum, Fragilariopsis sp.*	0,673		64,119
ПДК в пищевых продуктах по (Совга, 2005)								0,1	40	

В ходе 1-ой Украинской Антарктической экспедиции были получены сведения о содержании некоторых тяжелых металлов в воде и во взвеси в прибрежных и открытых водах Атлантической части Антарктики (табл. 2 в работе Рясинцевой и др., 1998). Мы воспользовались этими табличными данными для расчета зависимости коэффициентов накопления тяжелых металлов (отношения концентраций в изучаемом объекте и в среде) взвесью от содержания их в воде (рис. 126). Коэффициенты накопления взвесью меди, никеля и цинка снижаются с возрастанием концентрации этих металлов в морской воде и приближаются к нулю при содержании металлов в воде, соответствующих ПДК. Т.о., взвешенному веществу, включающему детрит и микропланктон, и планктону принадлежит важная роль в процессах самоочищения морской экосистемы от загрязнения.

Содержание токсикантов в зеленых макрофитах (табл. 50 и рис. 127), взятых из разных участков в разные годы, оказалось чрезвычайно различным, что, безусловно, характеризует гетерогенность поля переноса загрязнителей. В связи с этим данные по содержанию поллютантов в прикрепленных формах не могут быть использованы для суждения о загрязненности района в целом.

Исследования в ходе 79-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в Атлантическом секторе Антарктики летом 2020 г. показали, что, несмотря на ограниченный режим антропогенной нагрузки в этом регионе Южного океана, в морской воде отдельных районов АЧА в современный период зафиксированы повышенные концентрации тяжёлых металлов (Мирзоева и др., 2020; Paraskiv et al., 2021).

В пробах донных осадков (песчаный грунт), взятых в локальных участках (табл. 51) в 2008 г., содержание *Cd* и *Zn* было незначительным по сравнению с таковыми по данным Рясинцевой и др. (1998), полученными в апреле 1997 г. на 11 станциях в районе архипелага Аргентинские о-ва (включая о. Галиндез): содержание этих металлов в донных отложениях по нашим данным было ниже на 2 порядка. Это, безусловно, свидетельствует: во-первых, об

Таблица 49. Характеристика проб зоопланктона в районе УАС «Ак. Вернадский» и содержание в них кадмия и цинка

№ п/п	Сезон, год сбора проб	Глубина, м	Время сбора проб, ч	Биомасса суммарная в пробе, мг*м$^{-3}$	Масса навески, мг	Примечание	Содержание металлов, мг*кг$^{-1}$	
							Cd	*Zn*
1	Апрель-май 2002 (осень)	0-3-10-20	12-17	64,68	147,8	Составная проба со ст. 1А, 2А, 3А, 6А, Индикатор 2-6. Доминировали по биомассе *Oithona sp.* и Amphipoda. Численность копепод – 0,31 экз.·м$^{-3}$.	0,022	0,976
2	Сентябрь-ноябрь 2002 (весна)	0-2-15-20	11-16	21,35	88,7	Составная проба со ст. 1А, 2А, 3А,4А. Доминировали по биомассе Harpacticoida и *Stephos longipes*. Численность копепод – 0,02 экз.·м$^{-3}$.	0,024	1,481
3	Апрель-июнь 2005 (осень)	0-0,5-33	14-16	3,79	34,2	Составная проба со ст. 2, 2А, 3А. Доминировали по биомассе Amphipoda, *Oithona similis,* Harpacticoida и *Stephos longipes.* Численность копепод – 0,007 экз.·м$^{-3}$.	0,084	3,785
4	Сентябрь-октябрь 2005 (весна)	0-30-34	15-17	20,50	116,1	Ст. 3А. Доминировали по биомассе Gastropoda, Amphipoda, Harpacticoida и *Oithona similis*. Численность копепод – 0,03 экз.·м$^{-3}$.	0,023	1,128
5	Апрель-май 2007 (осень)	0-0,5	11-17	11,45	43,4	Составная проба со ст. 1А, 2А, 3В, 4В, 4С, 5С, 6С. Доминировали по биомассе *Oithona similis* и *Metridia sp*. Численность копепод – 0,58 экз.·м$^{-3}$.	0,187	7,838
6	Октябрь-ноябрь 2007 (весна)	0-0,5	11-14	473,42	25,7	Составная проба со ст. 1А, 2А, 3В, 4В, 5С, 21С. Доминировали по биомассе Euphausia и *Oithona similis*. Численность копепод – 0,12 экз.·м$^{-3}$.	0,250	10,603

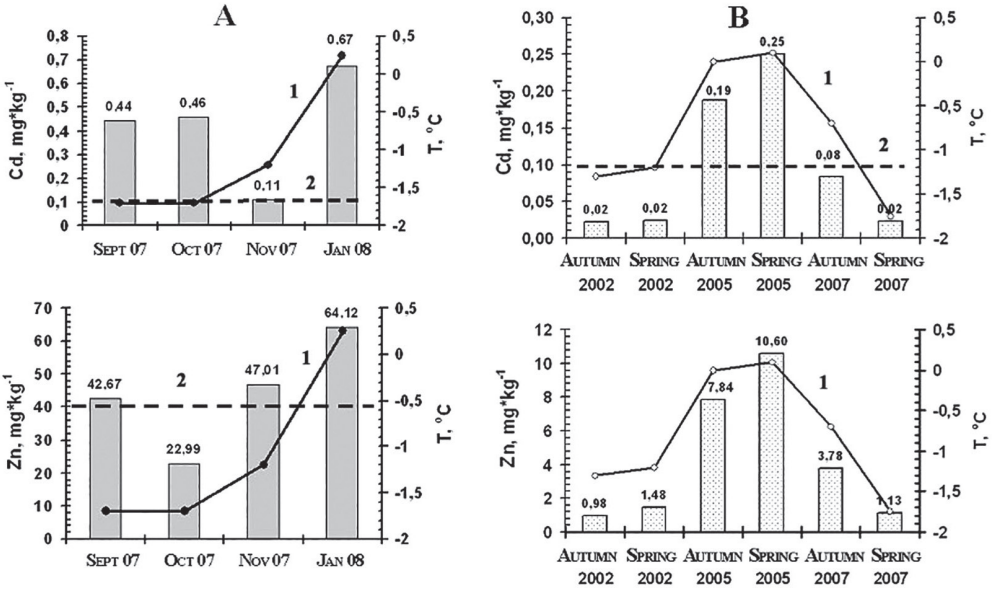


Рисунок 125. Сезонная и межгодовая динамика накопления *Cd* и *Zn* фитопланктоном (А) и зоопланктоном (В) в районе Украинской антарктической станции (УАС). 1 – сезонные изменения средней температуры обитания, 2 – ПДК содержания этих металлов в пищевых продуктах по (Совга, 2005).

«утилизации» загрязнителей биотами в пелагиали, во-вторых, о механическом удалении их течениями, в том числе приливо-отливными явлениями.

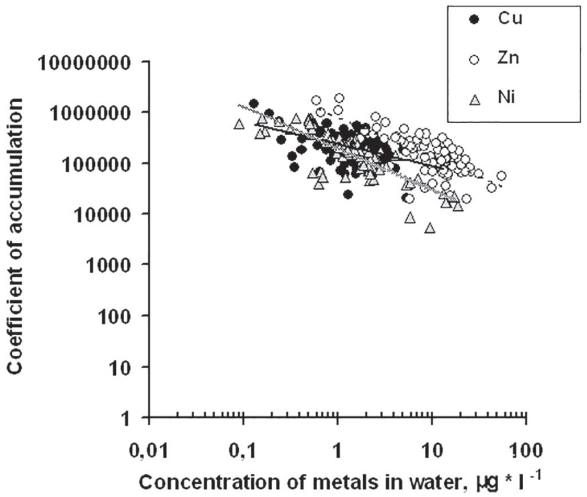


Рисунок 126. Зависимость между коэффициентами накопления тяжелых металлов взвешенным веществом (мг кг$^{-1}$ сухого вещества) и концентрацией этих металлов в прибрежных и открытых водах Атлантического сектора Антарктики (по данным Рясинцевой и др., 1998, с. 181–182). Уравнения регрессии рассчитаны нами: для *Cu*: $2{,}4 \cdot 10^5 \, X^{-0.44}$, коэффициент корреляции R=0,219; для *Zn*: $8{,}5 \cdot 10^5 \, X^{-0.80}$, R=0,535; для *Ni*: $2{,}0 \cdot 10^5 \, X^{-0.83}$, R=0,649.

Таблица 50. Характеристика проб макрофитов, собранных в разные годы в районе УАС, и содержание в них кадмия и цинка

№ п/п	Описание места сбора	Место сбора	Глубина, м	Дата сбора	Примечание	Вес навески, мг	*Cd, мг*кг$^{-1}$*	*Zn, мг*кг$^{-1}$*
Monostroma hariotii Gain								
1	остров Галиндез	Район УАС	0,5	27.02.02	Отмель у пирса, камни	24,95	0	4,898
2	Пролив Мик	Пингвин-пойнт	0	15.09.02	Каменистая литораль при отливе	24,95	0,933	143,790
3	скала Тамброк	УАС, Thumb Rock	0,5	21.11.02	Отлив	29,8	0,039	3,643
4	скала Ченнел	Район УАС	0,5	16.12.05		65,38	0,045	1,990
5	о. Барханы			23.01.07	Выброс на берег	107,75	0,035	1,302
6	Между Пингвин пойнт и Пиджин пойнт	Район УАС		23.12.07	Скальная трещина	48,55	0,07	2,768
7	Бухта у входа в пролив Стелла			18.03.08	В зарослях водоросли *Iridea obovata*	35,85	0,071	3,695
8	о. Фордж	Район УАС		15.04.08		Большая навеска	0,020	3,316
Cladophora repens (J. Agardh) Harvey								
1	остров Галиндез	УАС	0,5	06.04.02		12,9	0,531	10,155
2	остров Галиндез	УАС		25.03.07		5,75	0,247	17,853
3	Пиджин пойнт			18.03.08	В полосе прибоя на камне	5,02	0,330	24,741
4	О-ва «Три поросенка»		0,3	05.01.09		50,5	0,065	3,009
5	О. Круль		0	02.02.09		Большая навеска	0,053	2,879
ПДК в продуктах питания по (Совга, 2005)							0,1	40

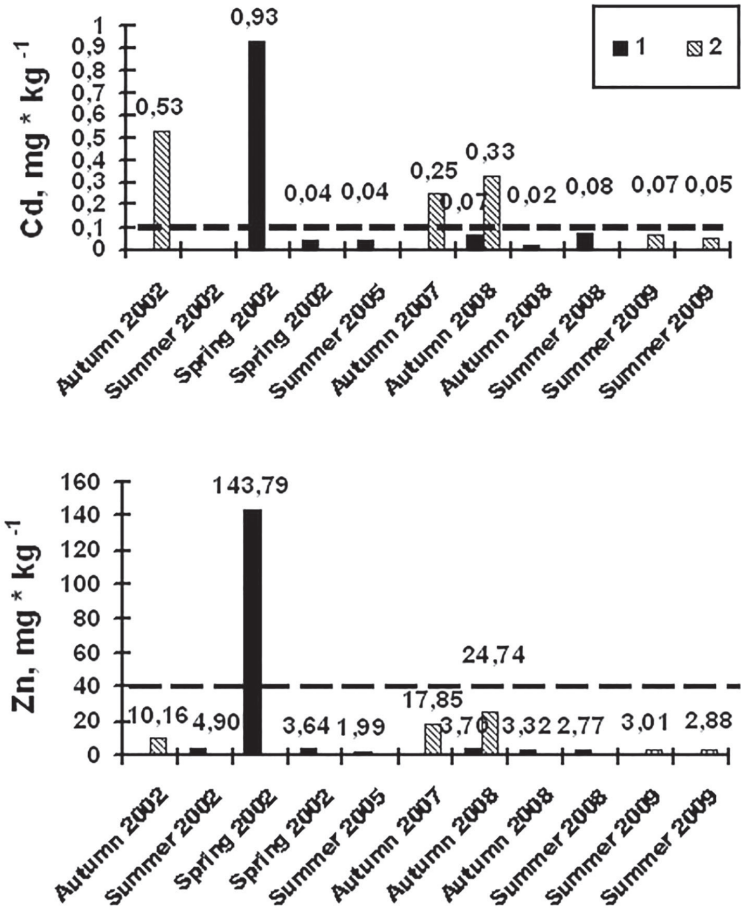


Рисунок 127. Сезонная и межгодовая динамика накопления Cd и Zn зелеными водорослями *Monostroma hariotii* Gain (1) и *Cladophora repens* (J. Agardh) Harvey (2) в районе УАС. Пунктирная линия соответствует ПДК этих металлов в пищевых продуктах по (Совга, 2005).

В нашем случае представляли интерес изучение размерно-возрастной структуры популяции криля *Euphausia superba* Dana и её изменчивости, выявление признаков эффективности его нереста (пополнения) в районе и обилия. Размерно-возрастная структура и соотношение полов рачка как по общей сумме выборок в районе, так и в отдельных уловах на одной и той же станции претерпевают в разные сроки наблюдений существенные изменения. Судя по диапазону размеров, в популяции в большинстве случаев преобладают 2–3-летки, в иные месяцы года доминировали половозрелые или особи в возрасте 4 и 4+ года. При этом последние находились в пред- или постнерестовом состоянии. Однако, как в сетных сборах мезозоопланктона не обнаружены личинки криля на ранних стадиях развития (от стадии Nauplius до стадии Furcilia), так и в уловах криля практически отсутствовала молодь в возрасте од-

Таблица 51. Описание проб донных отложений (2008 г.) в районе УАС и содержание в них кадмия и цинка

Образец, №	Район	Место отбора проб	Глубина, м	Дата	Вес образца, мг	Cd, мг кг$^{-1}$	Zn, мг·кг$^{-1}$
1	Яхтенная бухта	Ст. 7	8	22.02.08	>50	0,038	1,713
2	Яхтенная бухта	Ст. 7	8	22.02.08	>50	0,036	1,599
3	У входа в пролив Скуа	Ст. 16 С	22,4	07.12.08	0.025	1,397	
Среднее содержание элементов в кларках земной коры по (Lindsay, 1979)						0,01–0,7	10–300

ного года. Сравнительное обилие фитопланктона (и связанного с ним обилия детрита) (Кузьменко, Игнатьев, 2007, 2008) обеспечивали благоприятные кормовые условия рачкам, о чем свидетельствуют постоянно наблюдавшиеся высокие индексы наполнения их желудочно-кишечного тракта.

До недавнего времени отсутствие сведений о содержании тяжелых металлов в прибрежных зонах Антарктики порождало лишь предположения о возможном обогащении этими токсикантами вод Южного океана. Начатыми в 1997 г. Н.И. Рясинцевой и др. (1998) исследованиями в районе о. Галиндез это предположение подтверждено. Вместе с тем ограниченность этих исследований в пространстве не позволяла получить представление о возможной этиологии и масштабности источника загрязнения региона и, тем более, судить об экологической роли этого явления.

Как следует из впервые полученных нами данных (рис. 118 и табл. 45) (Самышев, 2009; Samyshev, 2011), грунты всех исследованных о-вов Аргентинского архипелага, а также о. Кинг Джордж, отличаются высоким содержанием кадмия (превышение «нормы» в 13–474 раза) и сопряженного с ним цинка (превышение «нормы» до 30 раз), что свидетельствует о преобладающем источнике загрязнения вод этими и другими металлами, вероятно, связанным с тектоническими процессами в регионе.

Резюмируя, можно говорить о том, что результатами токсикологических исследований в районе УАС установлена загрязненность токсикантами тектонического происхождения – кадмием и цинком – важнейших компонентов планктона – фито- и зоопланктона, являющихся организмами с коротким жизненным циклом. Это явление отмечено во все годы наблюдений в 2002–2009 гг., что свидетельствует о существовании процесса смыва загрязнителей с суши вследствие таяния ледников в условиях продолжавшегося потепления климата в Антарктике.

Разная степень загрязненности исследованных компонентов, вероятно, обусловлена гетерогенным полем сноса токсикантов, в том числе в вертикальном плане: пресная вода с тающего ледника, имея меньшую плотность, распространяется преимущественно в верхнем слое соленой морской воды, загрязняя в первую очередь пелагическую зону.

Судя по наличию загрязнения во всех исследованных короткоживущих компонентах (фитопланктон, зоопланктон, зеленые макрофиты) кадмием и цинком, процесс потепления климата в Антарктике имел место во все годы исследований в период с 2002 по 2009 гг.

Существенным дополнительным критерием к этому заключению является полное отсутствие в исследованных пробах зоопланктона личинок антарктического криля *Euphausia superba* Dana.

Наиболее информативными для оценки загрязненности района являются сведения о загрязненности планктонных форм, распространяемых движением вод по всей его площади. Данные о загрязненности прикрепленных форм являются ограниченными из-за их локального распределения.

В связи с этим дальнейший мониторинг биоты на основании принятого подхода должен осуществляться в отношении фито- мезозоопланктона, взвеси и личинок антарктического криля.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе комплексных исследований в модельных регионах получены представления о наиболее важных структурно-функциональных характеристиках антарктического криля и планктонного сообщества в целом, что позволило дать реальную оценку перспективе промысла рачка на базе взаимно верифицированных данных.

Результаты многократных наблюдений за распределением личинок криля и изучения состояния первой на разных глубинах (до 2000 м) свидетельствуют о несостоятельности концепции «подъёма с развитием» в отношении схемы жизненного цикла рачка. Нерест животных возможен в любой части ареала, однако он эффективен лишь в прибрежной мелководной зоне. Значительная часть икры, выметанной самками за пределами этой зоны, из-за большого остаточного веса быстро погружается на глубины и обречена на гибель (рис. 128).

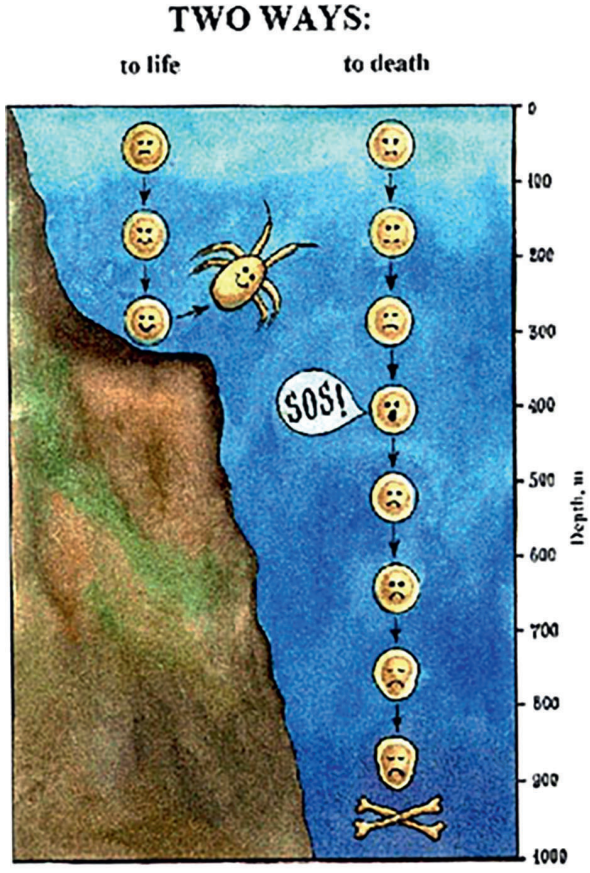


Рисунок 128. Две ситуации при размножении криля: нерест криля возможен в любой части ареала, однако эффективен лишь в прибрежной мелководной зоне. Концепция успешного нереста криля над большими глубинами оказалась несостоятельной.

При этом отмечено негативное воздействие на неё гидростатического давления; отловленная с больших глубин икра, как и в поверхностном слое, оказывается на ранних стадиях дробления.

Для взрослой части популяции криля, обитающей летом в поверхностном слое вод, обычно над сезонным пикноклином, располагающемся в среднем на глубине около 50 м, характерно неравномерное, агрегированное распределение, обусловленное как активным поведением самих животных (образованием стай, стремлением к поиску благоприятных условий, в том числе пищевых), так и динамикой вод, воздействие которой может быть непосредственным (аккумулирующий эффект круговоротов) и опосредованным (через пищевые условия – уровень развития фитопланктона). Наиболее вероятно стечение позитивных факторов, обусловливающих образование обширных и устойчивых агрегаций криля, в прибрежных (приледовых) и приостровных участках, где под влиянием топогенного фактора стационируется система круговоротов. В океанической зоне подобные агрегации редки и существуют непродолжительное время, распадаясь в связи с частыми изменениями в гидроструктуре. Здесь преобладают мелкие агрегации животных, представленные их отдельными стаями.

Основу ареала рачка составляют Прибрежное Антарктическое течение и система циркуляций в приматериковых морях и прилежащих к ним акваториях, возникающая благодаря существованию орографических и гидрологических предпосылок.

По данным учета концентрация и запас криля в основном исследованном регионе испытывают межгодовую изменчивость, связанную с разной степенью экспатриации животных, обусловленной в свою очередь изменениями в интенсивности меридионального переноса вод под влиянием атмосферных процессов. В части исследованного региона, общей для всех наблюдений, крайние значения биомассы и запасов криля отличались в 7 раз, составив соответственно 100 и 15 $гм^{-2}$ и 68 и 10 млн. тонн. Средняя за ряд лет биомасса животных в регионе площадью около 1 млн. $км^2$ составила около 40 $гм^{-2}$ (запас – соответственно – около 40 млн. тонн). В расчете на часть ареала площадью 19 млн. $км^2$, где располагаются массовые скопления рачка, средняя величина его запаса составляет около 760 млн. тонн при его крайних значениях от 285 до 1900 млн. тонн.

Экспериментально определенные балансовые величины рациона криля зависят от массы тела животных и аппроксимируются степенными уравнениями. Полученные значения рациона и его составляющих у антарктического криля в разной степени уступают величинам, полученным рядом авторов. Завышенные значения обмена криля и принимаемые ими на этой основе завышенные величины его рационов обусловлены методическими погрешностями – недостаточной акклимацией животных к условиям опытов. Изменчивость коэффициента $К_2$ в зависимости

от массы тела животных исключает возможность использования физиологического способа расчета их продукции. Для расчета продукции популяции в целом могут быть использованы обычные способы (Методы определения продукции …, 1968), либо определение K_2 для всех возрастов, что заведомо предполагает экспериментальное определение самого прироста. Исходя из экспериментально определенных значений последнего и размерно-массовой структуры облавливаемых когорт популяции представляется возможным расчет её продукции за различные короткие отрезки времени сезона для каждого конкретного случая. Полученные величины биоэнергетических характеристик криля применены при оценке его функциональной роли в планктонном сообществе.

Результаты исследований криля на популяционном уровне хорошо согласуются с данными исследований структуры планктонного сообщества в его ареале, что объясняется общностью причин, и прежде всего – океанографических факторов, обусловливающих структурно-функциональные характеристики основных компонентов сообщества.

При таксономическом разнообразии антарктического фитопланктона (210 видов) в его составе доминировали около десятка видов диатомовых разной географической природы. Доля массовых видов претерпевает изменчивость, как в течение сезона, так и в разные годы. Преобладание в фитоценозе диатомей, а среди последних – крупных форм, обусловлено перманентным возобновлением сукцессии – «возвратом» фитоценоза к ранней стадии развития в связи с неустойчивостью в гидроструктуре. Неизученность сукцессионных явлений привела к соответствующей недооценке другими авторами роли крупных диатомовых в антарктическом фитопланктоне. Обильное развитие фитопланктона в антарктической зоне определяется благоприятным сочетанием в некоторой степени сопряженных факторов – неглубоким расположением сезонного пикноклина, развитием стационированных циркуляций (аккумулирующий эффект) и интенсивным вертикальным перемешиванием вод над пикноклином. Выраженность этих факторов наибольшая в прибрежной (приледовой) зоне и в зоне Антарктической дивергенции, в связи с чем и продуктивность последних может быть оценена в одинаковой степени. Межгодовые колебания биомассы фитопланктона в исследованном регионе достигают более 300% (от 390 до 1530 мгм$^{-3}$) и обусловлены изменчивостью вышеуказанных факторов, определяющих его обилие. В связи с этим существовавшие оценки обилия фитопланктона в антарктической зоне по результатам эпизодических наблюдений весьма относительны.

Недооценка продукции фитопланктона при определениях её скляночным радиоуглеродным методом обусловлена недостоверностью выборок при существующей системе сбора материала в условиях неоднородного распределения фитопланктона, асинхронности его сукцессии, кратковременности вспышек в его развитии. По произведенным расче-

там с применением математической модели реальная величина первичной продукции в исследованном регионе в «средние» по продуктивности фитопланктона годы составляет в вегетационный период около 1,5 г $C \cdot м^{-2} \cdot день^{-1}$, а в расчете на год – около 160 г $C \cdot м^{-2}$. Полученные результаты хорошо согласуются с данными ориентировочных расчетов пополнения ВОВ и анализом структурно-функциональных характеристик некоторых компонентов планктона.

Одним из важных компонентов антарктических сообществ является бактериопланктон, значение которого до сих пор недооценивалось в связи со слабой его изученностью. В составе микрофлоры доминируют кокки, что удовлетворительно объясняется неустойчивостью гидроструктуры, обусловливающей постоянную трансформацию максимумов детрита, в результате чего в относительно большом количестве успевают развиться эти наиболее мелкие формы бактерий. Концентрации бактерий достигают значительных величин, соизмеримых с биомассой мезозоопланктона (до 90 $мгм^{-3}$), обусловливая значительную роль их в гетеротрофной трансформации органического вещества в верхнем деятельном слое антарктических вод.

Как и в других продуктивных районах Мирового океана, в микрозоопланктоне антарктических вод значительная роль принадлежит инфузориям, представленным преимущественно тинтиннидами и разными видами рода Strombidium.

Распределение и уровень развития микрогетеротрофов (бактерий и инфузорий) сопряжены с распределением и уровнем развития фитопланктона и с фазой сукцессии сообществ.

В мезозоопланктоне антарктических вод, наряду с известными тремя массовыми крупными видами копепод, в определенные периоды значительно возрастает роль мелких форм. На основании учета разных размерно-возрастных групп зоопланктона получены более полные представления о последовательности смены максимумов интенсивности нереста массовых видов.

Уровень развития мезозоопланктона в расчете на слой 0-500 м в разные годы испытывает значительные флуктуации, обусловленные, как и в случае с крилем, разной интенсивностью экспатриации животных составляющими течений в поверхностном слое вод.

На основании комплексного изучения в трофической структуре мезозоопланктона выявлено 5 основных групп, среди которых доминируют группировки «мирного» планктона. Сочетание широкого пищевого спектра у отдельных компонентов и большого разнообразия размерно-функциональных групп обусловливают возможность оптимальной реализации пищевых связей в сообществах.

Антарктическому планктону присущи основные черты несбалансированных по трофическим взаимоотношениям сообществ. В верхнем деятельном слое подвергается утилизации незначительная доля первично

продуцируемого вещества. При этом, в зависимости от фазы сукцессии и обилия основных компонентов, из общей гетеротрофной деструкции в этом слое 50–75% приходится на бактерий, 11–23% – на инфузорий, 4–12% – на растительноядных мезозоопланктон, 5–17% – на криля, на долю хищных зоопланктёров – не более 2–3% и 1–200% – на сальп.

Значительная доля первичного вещества, неиспользованного в верхнем слое, поступает в более глубокие слои, пополняя взвешенное органическое вещество (ВОВ). Обилие последнего на различных глубинах, вплоть до 2000 м, является ярким свидетельством и проявлением высокой трофности антарктических вод и несбалансированности трофических взаимоотношений в их планктонных сообществах. В условиях указанной несбалансированности лимитирование в пище форм, зависимых от фитопланктона, создается за счет пространственной неоднородности и временной изменчивости максимумов последних, в конечном итоге определяющих доступность корма. Обильное количество ВОВ, более чем на порядок превышающее биомассу живых элементов сестона, имеет своим следствием обильное развитие донной фауны и составляет значительный резерв энергии для сообществ более низких широт океана.

Из произведенных соизмерений следует, что попытки некоторых авторов объяснить ограниченность запасов криля недостаточным уровнем продукции фитопланктона не имеют оснований: она достаточно высока.

Наблюдающиеся в последние 20 лет существенные колебания в размере популяции криля и его потребителей связываются с климатическими колебаниями, происходящими в трех секторах Южного океана несинхронно. Эти колебания порой характеризуются «противоположными знаками направленности процессов». Анализ динамики обилия криля за последние 50 лет по литературным и собственным данным показал, что по сравнению с 1970 г. его количество в Атлантическом секторе Атлантики сократилось почти в два раза.

В отношении прибрежной зоны Антарктиды проводимые разными странами исследования свидетельствуют о «наложении» на фактор потепления климата фактора загрязнения. Выявлено мощное загрязнение антарктической экосистемы тяжелыми металлами, которое оказалось сопоставимо с таковым в наиболее эксплуатируемых человечеством морских акваториях. Нами показано существенное накопление гидробионтами разного систематического уровня тяжелых металлов тектонического происхождения. Тяжелые металлы поступают в морскую среду в результате смыва вулканического материала с материка и островов Антарктиды и островов при таянии ледников в результате потепления климата в Антарктике. При этом нами был сделан вывод о негативном влиянии этих токсикантов на популяцию криля, икра которого развивается на подверженному загрязнению дне мелководий, Полученные результаты дали основание использовать в качестве показателя временных изменений климата уровни загрязненности тяжелыми металлами

компонентов биоты с коротким жизненным циклом, а также данные об обилии в водах шельфовой зоны личинок *E. superba*.

Следует полагать, что возможные катастрофические последствия для антарктической экосистемы будут сопряжены с тремя основными факторами – механическим выносом из основы ареала криля, подавлением развития его популяции вследствие ингибирования воспроизводства рачка, икра которого развивается на подверженном загрязнению дне мелководий, и через пищевую конкуренцию, создаваемую сальпами.

Таким образом, крупномасштабный комплексный мониторинг в антарктической зоне может базироваться на синхронном решении двух задач: выявлении направленности изменений в экосистеме и в получении суждения о направленности глобальных климатических процессов на Земле. Вместе с тем, целый ряд результатов свидетельствуют о региональных различиях в характеристиках разных элементов антарктической экосистемы и разных масштабах временной изменчивости ее компонентов. Очевидно, что для объективной оценки изменений мониторинговые наблюдения должны осуществляться на основе региональной типизации антарктической зоны в целом по важнейшим факторам, характеризующим состояние экосистемы.

ЛИТЕРАТУРА

Аболмасова Г. И. Скорость обмена у некоторых видов беспозвоночных из Средиземного моря // Биология моря. 1978. Вып. 46. С. 25–29.

Аверкиев В. П. Судовые рыбопоисковые и электронавигационные приборы. Ленинград : Судостроение, 1972. 212 с.

Акинфиев В. С. Отчет о работе на НПС «Хронометр» в районах о. Южная Георгия и юго-восточной части Тихого океана в период с 21 марта по 11 сентября 1980 года (рейс 1/6 – 80). Севастополь : СЭКБП ВРПО «АзЧеррыба», 1980. Ч. I. 549 с. (Рукоп.).

Аннинский Б. Е., Щепкина А. М. Органический состав *Salpa thompsoni* Foxton из района южной Атлантики // Украинский Антарктический журнал. 2003. № 1. С. 99–106.

Аннинский Б. Е., Щепкина А. М. Содержание и состав органического вещества в теле сальпы *Salpa thompsoni* Foxton из района Южной Атлантики // Системы контроля окружающей среды. Средства и мониторинг : сб. науч. тр. / Морской гидрофизический институт НАН Украины. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2004. С. 309–313.

Антипчук А. Ф. Микробиология рыбоводных прудов. Москва : Легкая и пищевая промышленность, 1983. 145 с.

Арашкевич Е. Г. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана // Океанология. 1969. Т. 9, вып. 5. С. 857–873.

Арашкевич Е. Г. Трофическая характеристика копепод разных глубин бореальных и тропических районов Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18 / Ин-т океанологии АН СССР. Москва, 1970. 24 с.

Арашкевич Е. Г. Некоторые характеристики питания копепод // Труды института океанологии АН СССР. 1976. Т. 112. С. 119–125.

Арашкевич Е. Г., Тимонин А. Г. Питание копепод тропической части Тихого океана // Доклады АН СССР. 1978. Т. 112. С. 118–125.

Аржанова Н. В. Распределение, межгодовые и сезонные изменения содержания биогенных элементов в море Скотия // Труды ВНИРО. 1974. Т. 98, ч. 2. С. 77–90.

Артамонов Ю. В. Сезонная изменчивость крупномасштабной циркуляции вод и термохалинных фронтов Южной Атлантики : дис. ... д-ра геогр. наук : 11.00.18 / Морской гидрофизический институт НАН Украины. Севастополь, 2005. 363 с.

Артамонов Ю. В., Романов А. С., Внуков Ю. Л., Перов А. А., Степура И. И. Результаты океанографических исследований в западной части пролива Брансфилда в марте 2002 г // Украинский Антарктический журнал. 2003. № 1. С. 7–16.

Артемьев В. Е., Мельников И. А. Органическое вещество в субтропических и антарктических водах Южной Атлантики // Труды института океанологии АН СССР. 1974. Т. 98. С. 253–260.

Асеев Ю. П. К методике определения запасов криля и его прогнозирования с помощью гидроакустической аппаратуры // Экспресс-информация ЦНИИТЭИРХ. 1976. Сер.1, вып. 1. С. 10–16.

Асеев Ю. П. К изучению размерно-возрастной структуры и величины популяции антарктического криля (*Euphausia superba* Dana) в Индоокеанском секторе Антарктики : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Институт биологии южных морей АН УССР. Севастополь, 1978. 24 с.

Асеев Ю. П., Вагин А. В., Ефимов В. С., Макаров Р. Р. Размерный состав, распределение группировок и особенности биологии размножения *Euphausia superba* Dana в морях Космонавтов и Содружества // Комплексные исследования экосистемы пелагиали в морях Содружества и Космонавтов : сб. науч. тр. / Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) ; ред. Р. Р. Макаров Москва : [б.и.], 1988. С. 125–143.

Асеев Ю. П., Самышев Э. З. Опыт использования гидроакустической аппаратуры для количественного учета микропланктонных животных // Технические средства изучения и освоения океана, 3-8 октября 1978 гю : [Океанотехника-78] : тезисы докладов на II всесоюзной конференции. Ленинград : [б. и.], 1978. С. 72–73.

Асеев Ю. П., Химица В. А. О влиянии гидрологической структуры на вертикальное распределение криля в антарктической зоне Индийского океана // Экспресс-информация ЦНИИТЭИРХ. 1976. Сер. 1, вып. 1. С. 7–10.

Афанасьев Б. В., Масленников В. В. Океанологические условия летом 1982 г. в южной части моря Скотия – в северной части моря Уэдделла. Москва : ВНИРО, 1983. 38 с. (Препринт / ВНИРО).

Барашков Г. К. Химия водорослей. Москва : АН СССР. 1963. 223 с.
Беклемишев К. В. Связь распределения фитопланктона Индоокеанского сектора Антарктики с гидрологическими условиями // Доклады АН СССР. 1959. Т. 119, № 4. С. 694–697.
Беклемишев К. В. Исследования фитопланктона // Труды Советской Антарктической экспедиции. 1960. Т. 7. С. 143–152.
Беклемишев К. В. Влияние атмосферных циклонов на поля питания китов в Антарктике. Биологические исследования моря (Планктон) // Труды института океанологии АН СССР. 1961. Т. 51. С. 121–141.
Бибик В. А. Отчет о работах в XVIII-ом научно-исследовательском рейсе НПС «Фиолент» с октября 1983 года по апрель 1984 года. Керчь : АзЧерНИРО, 1984. 152 с. (Рукоп.).
Бибик В. А. Отчет о работах в VII-ом научно-исследовательском рейсе РТМС «Звезда Черноморья» в Индоокеанский сектор Антарктики с января по июнь 1985 года. Керчь : АзЧерНИРО, 1985. 178 с. (Рукоп.).
Биохимия морских организмов / под ред. З. А. Виноградовой. Киев : Наукова думка, 1967. 160 с.
Бикбулатова Е. М., Бикбулатов Э. С., Мельникова Н. И. Влияние температуры на распад органического вещества синезелёных водорослей // Труды института биологии внутренних вод АН СССР. 1979. № 37 (40). С. 204–212.
Богданов А. С., Любимова Т. Г. Советские исследования криля в Южном океане // Рыбное хозяйство. 1978. № 10. С. 6–9.
Богданов М. А., Солянкин Е. В. Изменчивость количества *Euphausia superba* Dana в районе острова Южная Георгия в связи с особенностями гидрологического режима // Океанология. 1970. Т. 10, вып. 4. С. 695–701.
Богоров В. Г. Количественная оценка животного и растительного населения океана // Доклады АН СССР. 1965. Т. 162, № 5. С. 1181–1183.
Богоявленский А. Н. Особенности распределения кислорода, фосфатов и кремнекислоты в антарктических водах // Информационный бюллетень Советской Антарктической экспедиции. 1958. № 3. С. 19–20.
Бондарев И. П. Характеристика бентосу району УАС за матеріалами зборів в 10 і 11 УАЕ (2005-2007 рр.) / Вивчення змін у популяції крилю та в інших компонентах пелагічної спільноти Атлантичної частини Антарктики та оцінка зв'язку цих змін з глобальними кліматичними змінами на Землі : Науковій звіт про науково-дослідну роботу за додатковою угодою № 2 від 21.05.2008 до договору № Н/11-2007 від 17.01.2007. Київ : НАНЦ МОН України, 2008. Розділ 3.1. С. 42–66. (Рукоп.).
Бондарь С. Б., Орлова И. Г., Усенко В. П. Ингредиенты химического загрязнения в экосистеме шхерного мелководья островов Аргентинского архипелага (район Украинской антарктической станции «Академик Вернадский») // Бюллетень Украинского антарктического центра. 2000. Вып. 3. С. 192–208.
Брянцев В. А., Баринов А. А. Объёмный статистический T,S-анализ масс района Новошетландского шельфа и банки Джорджес // Океанология. 1971. Т. 11, вып. 1. С. 22–26.
Брянцев В. А., Самышев Э. З. Опыт определения макромасштабных зон скоплений антарктического криля. – Результаты рыбохозяйственных исследований в Индийском секторе Антарктики // Труды ВНИРО. 1977. Т. 120 А. С. 50–54.
Брянцев В. А., Соболев Н. А. Межгодовая изменчивость гидроструктуры моря Содружества в летний период // Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования : тез. докл. Всесоюз. науч. конф., Керчь, 4–6 октября 1983 г. Керчь : АзЧерНИРО, 1983. С. 14–15.
Будниченко Э. В. Развитие мезозоопланктона в летний и зимний периоды в Индоокеанском секторе Антарктики // Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования : тез. докл. Всесоюз. науч. конф., Керчь, 4–6 октября 1983 г. Керчь : АзЧерНИРО, 1983. С. 77–78.
Булгаков Н. П., Артамонов Ю. В., Бибик В. А., Ломакин П. Д., Попов Ю. И., Украинский В. В. Особенности термохалинной структуры и кинематики вод в районе острова Коронейшн (архипелаг Южные Оркнейские острова) осенью 1998 г. // Морской гидрофизический журнал. 2000. № 3. С. 32–38.
Булгаков Н. П., Артамонов Ю. В., Бибик В. А., Грищенко В. Ф., Ломакин П. Д., Попов Ю. И., Украинский В. В. Аномальные явления в Атлантике в феврале-мае 1998 года // Океанология. 2001. Т. 41, вып. 2. С. 201-206.

Булгаков М. П., Артамонов Ю. В., Ломакин П. Д. Циркуляция вод в районі північно-західного шельфа Антарктичного півострова та ii вплив на розповсюдження криля // Доповіді НАНУ. 2001. № 5. С.113–115.

Ванюшин Г. П. Опыт дешифровки зон повышенной биологической продуктивности по многозональным космическим изображениям водной среды // Неконтактные методы измерения океанографических параметров : сб. докл. на 3-м Всесоюз. семинаре, Ленинград, 17-19 янв. 1978 г. / под ред. С. В. Викторова. Москва : Гидрометеоиздат : Моск. отд-ние, 1981. С. 72–78.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск : Изд-во Белгосуниверситета им. В. И. Ленина, 1956. 253 с.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоёмов. Минск : Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.

Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44, № 1. С. 31–42.

Виноградов М. Е. Распределение трофических группировок зоопланктона на разрезе от мыса Пакасамайо (7°37’ ю.ш.) в океан // Экосистемы пелагиали Перуанского района. Москва : Наука, 1980. С. 158–166.

Виноградов М. Е., Семенова Т. Н. Трофическая характеристика пелагических сообществ экваториального апвеллинга // Труды института океанологии АН СССР. 1975. Т. 102. С. 232–237.

Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Сукцессия морских планктонных сообществ // Океанология. 1983. Т. 23, № 4. С. 633–639.

Виноградова Л. А., Волошина Г. В., Семенова С. Н., Сушин В. А. Размерно-функциональные группы и схема потока вещества в планктоне Северного моря // Функциональные характеристики планктонных сообществ Северного моря : [сб. статей]. Калининград : АтлантНИРО, 1979. С. 3–23.

Виноградова Л. А., Фетисов Л. П. Модельные исследования процесса продуцирования органического вещества в море // Труды ГОИН. 1987. Вып. 171. С. 82–96.

Воронина Н. М. Годовой цикл планктона в Антарктике // Основы биологической продуктивности океана и ее использование : [сборник статей] / [отв. ред. К. В. Беклемишев]. Москва : Наука, 1971. С. 64–71.

Воронина Н. М. Сообщества умеренных и холодных вод Южного океана // Биология океана : [в 2-х т.]. Т. 2: Биологическая продуктивность океана / АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова] ; отв. ред. М. Е. Виноградов. Москва : Наука, 1977. С. 68–91. (Океанология / гл. ред. чл.-кор. АН СССР А. С. Монин).

Воронина Н. М. Экосистемы пелагиали Южного океана : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Институт океанологии АН СССР. Москва, 1981. 29 с.

Воронина Н. М. Экосистемы пелагиали Южного океана. Москва : Наука, 1984. 240 с.

Воронина Н. М. Антропогенная эволюция пелагического сообщества Антарктики // Вестник АН СССР. 1989. № 9. С. 64–68.

Воронина Н. М., Масленников В. В. Ратькова Т. Н. Изменения структуры антарктического планктона в местах массового развития сальп // Океанология. 2005. Т. 45, № 3. С. 393–401.

Воронина Н. М., Суханова И. Н. Состав пищи у массовых видов растительноядных копепод Антарктики // Океанология. 1976. Т. 16, вып. 6. С. 1082–1086.

Гейнрих А. К. О фильтрующей способности копепод бореальной и тропической области Тихого океана // Труды института океанологии АН СССР. 1963. Т. 71. С. 60–71.

Гирс А. А. Многолетние колебания атмосферной циркуляции и долгосрочные гидрометеорологические прогнозы. Ленинград : Гидрометеоиздат, 1971. 280 с.

Грезе В. Н. Трансформация энергии в экологической системе Чёрного моря // Океанология. 1980. Т. 20, вып. 1. С. 123–128.

Греков Н. А., Минкина Н. И., Самышев Э. З. Автоматизированный многоканальный оксиметр для эколого-физиологических исследований // Системы контроля окружающей среды. Методические, технические и программные средства : сб. науч. тр. / Национальная академия наук Украины, Морской гидрофизический институт. Севастополь : Мор. гидрофиз. ин-т, 2003. С. 44–47.

Грінцов В. О. Амфіподи (Amphipoda) у районі о. Галіндез / Вивчення змін у популяції крилю та в інших компонентах пелагічної спільноти Атлантичної частини Антарктики та оцінка зв’язку цих змін з глобальними кліматичними змінами на Землі : науковій звіт про науково-дослідну роботу за додатковою угодою № 2 від 21.05.2008 до договору № Н/11-2007 від 17.01.2007. Київ : НАНЦ МОН України, 2008. Розділ 2.2. С. 15–31. (Рукоп.).

Гройсман М. Я., Карпенко Э. Л., Степанов Г. Н. Опытный лов криля в море Скотия. Морские биологические ресурсы // Труды ВНИРО. 1969. Т. 66. С. 275–282.
Гулин С. Б., Самышев Э. З., Стокозов Н. А., Сысоев А. А. Оценка скорости седиментации взвешенного органического вещества из поверхностного слоя водной толщи пролива Брансфилда (Западная Антарктика) с использованием тория-234 в качестве природного радиотрассера // Украинский Антарктический журнал. 2003. № 1. С. 30–36.
Гюльбадамов П. С., Карпенко Э. А., Акишин В. В. Исследование фильтрующих свойств сетного полотна и удельного отсева криля в различных частях трала / ВНИРО. Москва, 1983. 10 с. Рук. деп. в ЦНИИТЭИРХ 13 июня 1983 г., № 498рх-Д83.
Долженков В. Н. Зоопланктон антарктических вод Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.08 / ТИНРО. Владивосток, 1975. 32 с.
Дриц А. В., Семёнова Т. Н. Трофическая характеристика планктонных фитофагов района Южных Шетландских островов в ранне-весенний период // Комплексные исследования пелагиали Южного Океана : [сборник статей] / АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова ; [отв. ред. Л. А. Пономарева]. Москва : Ин-т океанологии, 1989. С. 66–78.
Дриц А. В., Пастернак А. Ф. Питание доминирующих видов антарктического травоядного зоопланктона // Пелагические экосистемы Южного океана : сб. науч. тр. / Рос. АН, Комис. по пробл. Мирового океана, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова ; [отв. ред. Н. М. Воронина]. Москва : Наука, 1993. С. 250–259.
Дубинец Г. А., Фесюнов О. Е., Трофимов М. Н. Основные черты геоморфологии дна в районе моря Содружества // Антарктический криль. Особенности распределения и среда : сб. науч. тр. / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Москва : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 7–19.
Елизаров А. А. Особенности динамики вод в местах массовых скоплений криля // Труды ВНИРО. 1971. Т. 79. С. 31–40.
Емельянов Е. М., Романкевич Е. А. Геохимия Атлантического океана. Органическое вещество и фосфор / АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова. Москва : Наука, 1979. 220 с.
Ермаченко Л. А., Ермаченко В. М. Атомно-абсорбционный анализ в санитарно-гигиенических исследованиях : методическое пособие / под ред. Л. Г. Подуновой. Москва ; Чебоксары : Чувашия, 1997. 149 с.
Заика В. Е. Балансовая теория роста животных. Киев : Наукова думка, 1985. 192 с.
Заика В. Е. Аллометрия скоростей роста, питания и метаболизма у гребневиков и медуз // Экология моря. 2002. Вып. 59. С. 42–47.
Зернова В. В. Биомасса фитопланктона Южного океана // Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования : тез докл. Всесоюз. науч. конф., Керчь, 4–6 октября, 1983 г. Керчь : АзЧерНИРО, 1983. С. 95–96.
Иваненков В. Н. Способ учета продукции кислорода при фотосинтезе в океане // Рыбное хозяйство. 1983. № 1. С. 36–37.
Иванов Ю. А. Горизонтальная циркуляция вод Индийского сектора Антарктики // Океанологические исследования. 1961. № 3. С. 5–29.
Ивлев В. С. О превращении энергии при росте беспозвоночных // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. 1938. Т. 47, вып. 4. С. 267.
Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев : Наукова думка, 1981. 232 с.
Игнатьев С. М., Попова Е. В., Мельник Т. А. Зоопланктон в водах у о-ва Галиндез (Архипелаг Аргентинские о-ва, Антарктика) // Морской экологический журнал. 2013. Т. 12, № 4. С. 53–60.
Кабанова Ю. Г., Ведерников В. И., Коновалов В. В., Андреева Л. Н. Первичная продукция и хлорофилла «*a*» // Труды института океанологии АН СССР. 1974. Т. 98. С. 9–29.
Карапетян Т. Ш. Количественная характеристика начальных звеньев продукционного процесса в мелководных бухтах залива Посьета // Океанология. 1971. Т. 11, вып. 3. С. 700–704.
Карзинкин Г. С., Тарковская О. И. Определение калорийности в малых навесках // Руководство по методике исследований физиологии рыб : сборник статей. Москва : Изд-во АН СССР, 1962. С. 147–150.
Карпенко Э. А., Гюльбадамов П. С., Акишин В. В. Определение дифференциальной уловистости крилёвого трала и уточнение состава облавливаемой популяции. Москва : ВНИРО, 1983. 12 с. Рук. деп. в ЦНИИТЭИРХ 13 июня 1983 г., № 500рх-Д83.
Киселёв И. А. Планктон морей и континентальных водоёмов. Т. 1: Водные и общие вопросы планетологии. Ленинград : Наука, Ленингр. отд-ние, 1969. 658 с.

Кляшторин Л. В. Исследования первичной продукции в Антарктике // Океанология. 1964. Т. 4, № 3. С. 458–461.
Кляшторин Л. В., Мусаева Э. И. Применение кислородных электродов для измерения скорости движения планктонных животных // Океанология. 1977. Т. 17, вып. 5. С. 901–905.
Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И. Первичная продукция // Биология океана : [в 2-х т.]. Т. 2: Биологическая продуктивность океана / АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова] ; отв. ред. М. Е. Виноградов. Москва : Наука, 1977. С. 183–209. (Океанология / гл. ред. чл.-кор. АН СССР А. С. Монин).
Козлов А. Н., Лукашева Т. А., Масленников В. В., Спиридонов В. А., Шатохин Б. М., Юданов К. И. Гидрологические условия, распределение и биологическое состояние антарктического криля в южной части моря Скотия // Антарктический криль: Особенности распределения и среда : сб. науч. тр. / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Москва : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 85–95.
Козлова О. Г. Диатомовые водоросли Индийского и Тихоокеанского секторов Антарктики / Акад. наук СССР, Ин-т океанологии. Москва : Наука, 1964. 175 с.
Колтун В. М. Донные беспозвоночные // Атлас Антарктики : [в 2-х т.]. Москва : Гл. упр. геодезии и картографии ; Ленинград [Санкт-Петербург] : Гидрометеорологич. изд-во, 1969. Т. 2. С. 509–515.
Краткий отчет о ходе реализации комплексной целевой программы «Освоение и комплексное использование ресурсов антарктического криля («Криль») за I полугодие 1985 года. Москва : ВНИРО, 1985. 42 с. (Рукоп.).
Крисс А. Е. Морская микробиология (глубоководная) / Акад. наук СССР, Ин-т микробиологии ; Севастоп. биол. станция им. А. О. Ковалевского. Москва : Изд-во АН СССР, 1959. 455 с.
Крисс А. Е. Количественное распределение сапрофитных бактерий между Новой Зеландией и Антарктидой // Микробиология. 1973. Т. 42, № 5. С. 913–917.
Крисс А. А., Мишустина И. Е., Мицкевич И. Н., Земцова Э. В. Микробное население Мирового океана : Видовой состав, геогр. распространение. Москва : Наука, 1964. 297 с.
Крисс А. Е., Рукина Е. А. Биомасса микроорганизмов и скорость их размножения в океанических глубинах // Журнал общей биологии. 1952. № 5. С. 346–362.
Крупаткина Д. К. Влияние интенсивности света на размеры клеток планктонных водорослей при адаптации к свету // Океанология. 1980. Т. 20, № 5. С. 902–908.
Кузнецов С. И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озёрах. Москва : Изд-во АН СССР, 1962. 300 с.
Кузнецов С. И. Ближайшие задачи изучения микрофлоры внутренних вод и вопросы унификации методов микробиологических исследований // Биология внутренних вод : информационный бюллетень. 1970. № 7. С. 6–10.
Кузьменко Л. В. Фитопланктон западной части пролива Брансфилда // Украинский Антарктический журнал. 2004. № 2. С. 125–137.
Кузьменко Л. В., Игнатьев С. М. Сезонная изменчивость развития фитопланктона у Аргентинских островов (Антарктика) // Морской экологический журнал. 2007. Т. 6, № 3. С. 47–60.
Кузьменко Л. В., Игнатьев С. М. Видовое разнообразие фитопланктона в водах у Аргентинских островов (Антарктика) // Альгология. 2008. Т. 18, № 2. С. 198–212.
Кузьмина А. И. Короткопериодная изменчивость фитопланктона Тихоокеанского сектора Антарктики в районе островов Баллени в марте 1977 г. // Антарктика. 1982. Вып. 21. С. 169–174.
Кузьмичева В. И., Шарф Е. И. Обмен планктонных Copepoda при разных сроках экспозиции // Экосистемы пелагиали Чёрного моря : [сборник статей] / АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова ; [отв. ред. М. Е. Виноградов]. Москва : Наука, 1980. С. 199–206.
Латогурский В. И., Баринов А. А., Первушин А. С. Вертикальное распределение E*uphausia superba* Dana и термоклин // Поведение водных беспозвоночных : материалы I-го Всесоюз. симп., Борок, 1972 / под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского ; АН СССР, Ин-т биологии внутр. вод ; Всесоюз. гидробиол. о-во. Борок : [б. и.], 1972. С. 72–79.
Латогурский В. П., Наумов А. Г., Первушин А. С. Антарктическая дивергенция, особенности биологии и формирования скоплений криля // Тр. АтлантНИРО. 1975. Вып. 58. С. 77–87.
Лебедева М. Н. Эколого-физиологическая характеристика бактериального населения Южных морей : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.07. Москва, 1976. 48 с.
Лестев А. В., Гюльбадамов П. С. Временная инструкция по технике лова криля. Москва, 1976. 14 с.

Лисицын А. П. Методы сбора и получение взвешенных органических веществ для геологических целей // Труды института океанологии АН СССР. 1956. Т. 19. С. 204–281.
Лисицын А. П. Распределение и состав взвеси в водах Индийского океана. Сообщение 1. Количественное распределение // Океанологические исследования. 1960. № 2. С. 71–85. https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-1960.2(1).05
Лисицын А. П. Распределение и состав взвешенного материала в морях и океанах // Современные осадки морей и океанов : (труды совещания, 24-27 мая 1960 г.). Москва : Изд-во Акад. наук СССР, 1961. С. 175–231.
Лисицын А. П. Распределение и химический состав взвеси в водах Индийского океана. Москва : Наука, 1964. 136 с.
Ломакин П. Д., Самышев Э. З. Океанографические условия в районе Южных Шетландских островов в марте-апреле 1997, 1998 гг. и их влияние на распределение криля и сальп // Океанология. 2004. Т. 44, № 6. С. 882–891.
Ломакин П. Д., Скрипалева Е. А. Циркуляция и структура вод юго-западной части Атлантического океана и прилегающих акваторий Антарктики. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. 116 с.
Любимова Т. Г. Биологические ресурсы Южного океана // Биологические ресурсы океана / под ред. П. А. Моисеева. Москва : Агропромиздат, 1985. С. 206–219.
Любимова Т. Г., Шевцов В. В. Некоторые данные о количестве криля в отдельных районах Южного океана // Рыбное хозяйство. 1980. № 11. С. 21–25.
Любимова Т. Г., Шуст К. В. Оценка уровня потребления антарктического криля основными группами консументов // Биологические ресурсы антарктического криля : [сборник статей]. Москва : ВНИРО, 1980. С. 203–224.
Манило Л. Г., Игнатьев С. М., Чесалин М. В. Состояние прибрежной ихтиофауны и особенности биологии массовых видов рыб в районе украинской антарктической станции Академик Вернадский // Рыбное хозяйство Украины. 2009. № 6 (64). С. 7–23.
Макаров Р. Р. Жизненный цикл и особенности распределения E*uphausia superba* Dana // Труды ВНИРО. 1972. Т. 77. С. 85–92.
Макаров Р. Р., Масленников В. В., Солянкин Е. В., Шевцов В. В. Особенности количественного распределения и условия образований скоплений E*uphausia superba* Dana на примере некоторых районов Атлантического и Тихоокеанского секторов Южного океана // Биологические ресурсы антарктического криля : [сборник статей]. Москва : ВНИРО, 1980. С. 114–145.
Макаров Р. Р., Шевцов В. В. Некоторые проблемы биологии и распределения антарктического криля // Основы биологической продуктивности океана и её использование : [сборник статей]. Москва : Наука, 1971. С. 81–88.
Макеров Ю. В. Основные черты гидрологического режима антарктических вод // Антарктика : [в 2 ч.] / [отв. ред. Л. Ф. Рудовиц] ; Глав. упр. гидрометеорол. службы при Совете Министров СССР. Гос. океаногр. ин-т. Ленинград : Гидрометеоиздат, 1956. Ч. 2. 119 с.
Мамаев О. И. T,S-анализ вод Мирового океана. Ленинград : Гидрометеоиздат, 1970. 364 с.
Мамаева Н. В. Инфузории планктона Берингова моря // Биология моря. 1983. № 4. С. 9–14.
Мамаева Н. В. К изучению инфузорий Антарктики // Доклады АН СССР. 1984. Т. 275, № 1. С. 250–251.
Мартазинова В. Ф., Тимофеев В. Е., Иванова Е. К. Современный региональный климат Антарктического полуострова и станции Академик Вернадский // Украинский Антарктический журнал. 2010. № 9. С. 231−248.
Масленников В. В. О влиянии динамики вод на распределение *Euphausia superba* Dana в районе острова Южная Георгия // Труды ВНИРО. 1972. Т. 75. С. 107–117.
Масленников В. В. Современные представления о крупномасштабной циркуляции вод Антарктики и пути массового дрейфа криля // Биологические ресурсы антарктического криля : [сборник статей]. Москва : ВНИРО, 1980. С. 8–27.
Масленников В. В. Климатические колебания и морская экосистема Антарктики. Москва : Изд-во ВНИРО, 2003. 295 с.
Масленников В. В., Парфенова С. С., Солянкин Е. В. Исследования поверхностных течений моря Скотия // Труды ВНИРО. 1971. Т. 79. С. 41-49.
Мельников И. А. Гетеротрофная активность микросообществ вод антарктического района // Материалы симпозиума по энергетическим аспектам роста и обмена водных животных. Киев : Наукова думка, 1972. С. 87–92.

Метеорология южного полушария : [пер. с англ.] / под ред. Ч. У. Ньютона. Ленинград : Гидрометеоиздат, 1976. 260 с.
Методические указания по сбору и первичной обработке в полевых условиях материалов по биологии и распределению антарктического криля. Москва : ВНИРО, 1982. 102 с.
Методические указания по определению загрязняющих веществ в пробах морских донных отложений и взвеси. Москва : Федеральная служба России по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, 1996. С. 18–26. (РД 52.10.556-95).
Методика выполнения измерений массовой концентрации кадмия, цинка, меди, свинца и мышьяка в пищевых продуктах. Атомно-абсорбционный метод с использованием электротермической атомизации. Северодонецк : КНПП «Химавтоматика-аналитприбор». Аналитическая лаборатория, 1998. 64 с.
Методические указания по определению ртути, мышьяка, сурьмы и селена с использованием ртутно-гидридного генератора «РГД-105П». Москва : Росгидромет, 1999. 45 с.
Методы определения продукции водных животных : методическое руководство и материалы / под ред. Г. Г. Винберга. Минск : Вышэйшая школа, 1968. 248 с.
Минкина Н. И. Интенсивность обмена *Salpa thompsoni* Foxton // Бюллетень Украинского Антарктического центра. 2000. № 3. С. 241–245.
Минкина Н. И. Пространственная вариабельность энергетического обмена зоопланктона (метод оценки) // Системы контроля окружающей среды: средства, методы, мониторинг : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. Севастополь : [ЭКОСИ-Гидрофизика], 2007. С. 318–324.
Минкина Н. И. Пространственная вариабельность энергетического обмена черноморского гребневика *Mnemiopsis leidyi* Agassiz, 1865 // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. 2020. Вып. 4 (16). С. 13–29. https://doi.org/10.21072/eco.2021.16.02
Минкина Н. И., Павлова Е. В. Суточные изменения интенсивности дыхания гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море // Океанология. 1995. Т. 35, № 2. С. 241–245.
Минкина Н. И., Самышев Э. З. Интенсивность энергетического обмена у антарктических сальп // Системы контроля окружающей среды: методические, технические и программные средства : сб. науч. тр. / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2004. С. 286–294.
Минкина Н. И., Самышев Э. З. Энергетический метаболизм антарктической сальпы (*Salpa thompsoni* Foxton) в гетерогенном океанографическом поле // Мониторинг состояния природной среды Антарктики и обеспечение деятельности национальных экспедиций : материалы I Междунар. науч.-практ. конф., 26-29 мая 2014 г., к.п. Нарочь, Беларусь. Минск : Экоперспектива, 2014. С. 159–164.
Мирзоева Н. Ю., Терещенко Н. Н., Параскив А. А., Проскурнин В. Ю., Морозов Е. Г. Тяжелые металлы в поверхностной воде Атлантического сектора Антарктики в 79-м рейсе научно-исследовательского судна «Академик Мстислав Келдыш» // Морской биологический журнал. 2020. Т. 5, № 4. С. 56–68. https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.4.05
Мицкевич И. Н., Крисс А. Е. Общее число и продукция микроорганизмов в водах Южного океана // Микробиология. 1975. Т. 44, вып. 5. С. 135–140.
Мільчакова Н. А., Міронова Н. В., Олександров В. В. та ін. Макрофітобентос / Моніторинг сучасного стану прибережних екосистем у районі УАС Академік Вернадський : науковій звіт про науково-дослідну роботу за договором № Н/3-2005 від 2.02.2005. Київ : НАНЦ МОН України, 2006. Розділ 2.4. С. 48–72. (Рукоп.).
Мільчакова Н. А., Міронова Н. В., Бондарева Л. В. Характеристика макрофітобентосу району УАС за матеріалами зборів в 12 УАЕ (2007-2008 рр.) / Вивчення змін у популяції крилю та в інших компонентах пелагічної спільноти Атлантичної частини Антарктики та оцінка зв'язку цих змін з глобальними кліматичними змінами на Землі : науковій звіт про науково-дослідну роботу за додатковою угодою №2 від 21.05.2008 до договору № Н/11-2007 від 17.01.2007. Київ : НАНЦ МОН України, 2008. Розділ 3.2. С. 64–67. (Рукоп.).
Міронова Н. В. Видове різноманіття витку фітобентосу у прибережних водах Аргентинських островів (2006-2007 рр.) / Вивчення змін у популяції крилю та в інших компонентах пелагічної спільноти Атлантичної частини Антарктики та оцінка зв'язку цих змін з глобальними кліматичними змінами на Землі : науковій звіт про науково-дослідну роботу за договором № Н/11-2007 від 17.01.2007. Київ : НАНЦ МОН України, 2007. Розділ 2.3. С. 17–26. (Рукоп.).

Мысков А. С. Определение уловистости канатного разноглубинного трала для облова мелких объектов с помощью гидроакустических средств // Комплексное изучение биопродуктивности вод Южного океана : [сборник статей в 3-х т.] / под ред. В. Н. Яковлева ; Атлантический науч.-исслед. ин-т рыбного хоз-ва и океанографии. Москва : [б. и.], 1985. Т. 2. С. 339–345.

Наумов А. Г. Некоторые черты распределения и биомассы *Euphausia superba* // Информационный бюллетень Советской антарктической экспедиции. 1962. № 36. С. 12–17.

Наумов А. Г. Основные черты биологии и распределения антарктического криля // Рыбное хозяйство. 1978. № 10. С. 9–12.

Наумов А. Г., Чекунова В. И. Интенсивность кислородного обмена и биоэнергетические потребности антарктического криля // Биологические ресурсы антарктического криля : [сборник статей]. Москва : ВНИРО, 1980. С. 185–202.

Нейман В. Г. Динамическая карта Антарктики // Океанологические исследования. 1961. № 3. С. 117–123.

Нейман А. А. Структура пелагических и донных сообществ, распределение кормовой базы и её использование промысловыми объектами в океанах и открытых морях : отчёт. Москва, 1980. 13 с. (Рукоп.).

Несис К. Н. Подводные наблюдения за антарктическим крилем // Природа. 1985. № 5. С. 101–103.

Океанографическая энциклопедия / пер. с англ. А. А. Алимова [и др.] ; отв. ред. Р. М. Деменицкая [и др.]. Ленинград : Гидрометеоиздат, 1974. 630 с.

Остапеня А. П. Калорийность водных беспозвоночных животных и энергетическая оценка взвешенного органического вещества в водоёмах : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1968. 19 с.

Остапеня А. П. Детрит и его роль в водных экосистемах // Общие основы изучения водных экосистем / под ред. Г. Г. Винберга. Ленинград : Наука, Ленингр. отд-ние, 1979. С. 257–271.

Павлов В. Я. Питание криля и некоторые особенности его поведения // Труды ВНИРО. 1969. Т. 66. С. 207–222.

Павлов В. Я. Питание и некоторые черты поведения *Euphausia superba* Dana : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1972. 25 с.

Павлова Е. В. Метаболизм средиземноморского зоопланктона // Биологическая структура и продуктивность планктонных сообществ Средиземного моря / [отв. ред. В. Е. Заика] ; АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1975. С. 124–144.

Парфенович С. С. Некоторые особенности пространственного размещения антарктического криля // Океанология. 1982. Т. 22, вып. 3. С. 480–485.

Пелевин В. Н. Оценка концентрации взвеси и хлорофилла в море по измеряемому с вертолета спектру выходящего излучения // Океанология. 1978. Т. 18, вып. 3. С. 428–434.

Петипа Т. С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах : (Закономерности потребления и превращения вещества и энергии у особи). Киев : Наукова думка, 1981. 242 с.

Петипа Т. С., Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. Изучения питания массовых форм планктона тропической области Тихого океана радиоуглеродным методом // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана : по материалам 44-го рейса науч.-исслед. судна «Витязь» / [под ред. М. Е. Виноградова] ; АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова. Москва : Наука, 1971. С. 123–141.

Полуяктов В. Ф., Солянкин Е. В., Хвацкий Н. В., Хомутов А. В. Особенности гидрологических условий как факторов распределения криля в юго-восточной части пролива Брансфилд // Антарктический криль: особенности распределения и среда : сб. науч. тр. / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Москва : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 99–102.

Помазанова Н. П., Касич Т. Г., Коваленко Л. А., Ледниченко В. А. Особенности атмосферных процессов и их типизация в антарктической области Индийского океана // Антарктический криль: особенности распределения и среда : сб. науч. тр. / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Москва : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 19–25.

Пономарева Л. А. Эвфаузииды антарктических вод / Атлантич. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океаногр. (АтлантНИРО). Калининград : [АтлантНИРО], 1966. 51 с.

Пономарева Л. А., Цихон-Луконина Е. А., Сорокин Ю. И. О потреблении фитопланктона и бактерий тропическими эвфаузидами // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана : по материалам 44-го рейса науч.-исслед. судна «Витязь» / [под ред. М. Е. Виноградова] ; АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова. Москва : Наука, 1971. С. 152–156.

Попов А. Е. О связи интенсивности энергетического обмена водных организмов с концентрацией их массы в условиях эксперимента // Экология морских организмов : материалы Всесоюз. науч.-техн. конф. [г. Севастополь, 1979 г.]. Киев : Наукова думка, 1981. С. 98–104.
Рагулин А. Г. Подводные наблюдения за крилем // Труды ВНИРО. 1969. Т. 66. С. 231–234.
Разумов А. С. Прямой метод учета бактерий в воде и сравнение его с методом Коха // Микробиология. 1932. Т. 1, вып. 2. С. 131-146.
Разумов А. С. Методы микробиологического исследования воды / М-во строительства предприятий тяжелой индустрии [СССР] ; Техн. упр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-т [водоснабжения, канализации, гидротехн. сооружений и инженерной гидрогеологии] «Водгео». Москва : светогр. Метропроекта, 1947. 60 с.
Разумов А. С. Мембранные фильтры и их применение при микробиологических исследованиях // Микробиология. 1955. Т. 24, вып. 2. С. 234–246.
Родина А .Г. О роли отдельных групп бактерий в толще воды водоёмов // Труды проблемных и тематических совещаний / Зоол. ин-т. Москва : Изд-во АН СССР, 1951. Вып. 1. С. 23–33.
Родина А. Г. О формах существования бактерий в толще воды водоёмов // Труды ВНИРО. 1971. Т. 16. С. 28–43.
Романенко В. И. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 бактериальной флорой воды // Микробиология. 1964. Т. 33, вып. 4. С. 679–683.
Романенко В. И. Сравнительная характеристика микробиологических процессов в водохранилищах различных типов // Труды института биологии внутренних вод. 1965. Вып. 9 (12). С. 233–246.
Романенко В. И. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах // Труды института биологии внутренних вод. 1967. Вып. 15 (18). С. 61–72.
Романенко В. И. Микробиологические процессы // Рыбинское водохранилище. Ленинград : Наука, 1972. С. 129–146.
Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов : лаб. руководство / АН СССР, Ин-т биологии внутр. вод. Ленинград : Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. 194 с.
Романкевич Е. А. Связь органического вещества взвеси, донных осадков и бентоса с биологической продуктивностью // Доклады АН СССР. 1971. Т. 198, № 5. С. 1190–1202.
Романкевич Е. А., Люцарев С. В. Сбор проб воды и выделение взвеси методом фильтрации // Методы исследования органического вещества в океане : [сборник статей] / АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова. Москва : Наука, 1980. С. 7–16.
Рябушко Л. И. Микроводоросли бентоса украинского сектора Антарктики // Системы контроля окружающей среды. Средства и мониторинг : сб. науч. тр. / Морской гидрофизический институт НАН Украины. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. С. 129–146.
Рясинцева Н. И., Савин П. Т. Экологические проблемы украинской Антарктической станции Академик Вернадский // Бюллетень Украинского антарктического центра. 1998. Вып. 2. С. 171–177.
Рясинцева Н. И., Савин П. Т., Секундяк Л. Ю., Доценко С. А. Некоторые результаты изучения загрязнения вод и донных отложений различных районов Субантарктики // Бюллетень Украинского антарктического центра. 1998. Вып. 2. С. 178–190.
Савич М. С., Маштакова Г. П. Закономерности развития фитопланктона в районе моря Содружества // Антарктический криль: особенности распределения и среда : сб. науч. тр. / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Москва : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 26–34.
Сажина Л. И. Экологическая изменчивость темпа размножения и развития пелагических копепод // Биология моря. 1975. Вып. 33. С. 78–87.
Сажина Л. И. Размножение, рост и продукция морских копепод. Киев : Наукова думка, 1987. 156 с.
Самышев Э. З. К изучению сестона Гвинейского залива // Труды Калининградского технического института рыбной промышленности и хозяйства. 1968. Вып. 20. С. 9–23.
Самышев Э. З. Трофологические и биохимические аспекты изучения компонентов сестона тропической части Восточной Атлантики : дис. ... канд. биол. наук : 105 - гидробиология / Институт биологии южных морей АН УССР. Севастополь, 1970. 220 с.
Самышев Э. З. Питание некоторых массовых видов копепод в Гвинейском заливе // Продуктивная зона экваториальной Атлантики и условия ее формирования : [сборник статей] / под ред. К. А. Седых. Калининград : [б. и.], 1971. С. 216–271. (Труды / Атлант. науч.-исслед. ин-т рыбного хоз-ва и океанографии «АтлантНИРО» ; вып. 37).

Самышев Э. З. Размерно-возрастная структура популяции криля и некоторые данные о распределении и трофической структуре зоопланктона в антарктической зоне Индийского океана : отчет о НИР. Керчь : АзЧерНИРО, 1976. 42 с. (Рукоп.).
Самышев Э. З. Предварительные данные по распределению и районам скоплений криля в Индоокеанском секторе Антарктики. – Отчет о НИР по теме: Промысловые ресурсы криля Инлоокеанского сектора Антарктики. N ГР 78044474. Керчь: АзчерНИРО, 1978. С. 19–29. (Рукоп.).
Самышев Э. З. Структура и функционирование антарктического планктонного сообщества // Второй Всесоюзный съезд океанологов, Ялта, 10-17 декабря 1982 г. : тез. докл. / АН СССР, Комис. по пробл. Мирового океана ; АН УССР, Мор. Гидрофиз. ин-т. Севастополь : МГИ, 1982. Вып. 2. Физика и химия океана. С. 53–55.
Самышев Э. З. Закономерности распределения криля (*Euphausia superba* Dana) в антарктической зоне Индийского океана // Биология, сырьевые ресурсы и перспективы промысла новых объектов – рыб и беспозвоночных : сборник научных трудов. Москва : ВНИРО, 1983а. С. 32–44.
Самышев Э. З. Бактериопланктон и его продукция в антарктических водах // Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования : тез докл. Всесоюз. науч. конф., Керчь, 4–6 октября, 1983 г. Керчь : АзЧерНИРО, 1983б. С. 132–133.
Самышев Э. З. Закономерности межгодовой изменчивости экологических условий криля в районе моря Содружества, характеристика распределения скоплений и величины запаса. Отчет о НИР по теме: Промысловые ресурсы криля Индоокеанского сектора Антарктики. № ГР 0182. 4016554. Керчь : АзчерНИРО, 1983 в. С. 27–49. (Рукоп.).
Самышев Э. З. Оценка запасов и условия обитания криля в районе моря Содружества. Отчет о НИР по теме: Промысловые ресурсы криля Индоокеанского сектора Антарктики и их использование. № ГР 01.83.0006574. Керчь : АзчерНИРО, 1983 г. С. 46–63. (Рукоп.).
Самышев Э. З. Взвешенное органическое вещество (ВОВ) в антарктических водах Индийского океана // Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования : тез докл. Всесоюз. науч. конф., Керчь, 4–6 октября, 1983 г. Керчь : АзЧерНИРО, 1983д. С. 133–135.
Самышев Э. З. Оценка запасов и некоторые проблемы промысла криля (*Euphausia superba* Dana) в антарктической зоне Индийского океана // Биология, сырьевые ресурсы и перспективы промысла новых объектов – рыб и беспозвоночных : сб. науч. тр. Москва : ВНИРО, 1983е. С. 52–62.
Самышев Э. З. Распределение икры и личинок и функциональная структура ареала *Euphausia superba* Dana // Океанология. 1984. Т. 24, вып. 3. С. 505–510.
Самышев Э. З. Распределение и продукция антарктического криля // Биологические основы промыслового освоения открытых районов океана / Академия наук СССР, Комис. по пробл. мирового океана ; отв. ред.: М. Е. Виноградов, М. В. Флинт. Москва : Наука, 1985а. С. 40–49.
Самышев Э. З. Методика прогноза воспроизводства и распределения антарктического криля в промысловых районах Индоокеанского сектора Антарктики на основе гидрохимических данных : отчет о НИР. Керчь : АзЧерНИРО, 1985б. 25 с. (Рукоп.).
Самышев Э. З. Бактериопланктон антарктических вод: его концентрация, продукция и бактериальная деструкция // Океанология. 1986. Т. 26, вып. 4. С. 673–678 .
Самышев Э. З. Антарктический криль // Биологические ресурсы Индийского океана : сборник научных трудов / отв. ред. Н. В. Парин, Н. П. Новиков . Москва : Наука, 1987а. С. 75–80.
Самышев Э. З. Антарктический планктон // Биологические ресурсы Индийского океана : сборник научных трудов / отв. ред. Н. В. Парин, Н. П. Новиков. Москва : Наука, 1987б. С. 80–82.
Самышев Э. З. Краткая информация о результатах комплексной научно-промысловой съемки в сезон 1987-1988 гг. // Report of the Tenth Meeting of the Scientific Committee for the Conservation of Antarctic Living Resources, Hobart, Australia, 21-25 Oct., 1991. Hobart : CCAMLR, 1991. (SX-CAMLR-X). [Доклад от делегации СССР на заседании рабочей группы АнтКом по крилю в 1991 г.].
Самышев Э. З. Антарктический криль и структура планктонного сообщества в его ареале / АН СССР, Всесоюз. гидробиол. о-во. Москва : Наука, 1991. 168 с.
Самышев Э. З. Функциональная структура ареала антарктического криля *(Euphausia superba* (Dana) // Пелагические экосистемы Южного океана : сб. науч. тр. / под ред. Н. М. Ворониной. Москва : Наука, 1993а. С. 168–171.
Самышев Э. З. Учетный научно-исследовательский трал конструкции Самышева-Едокимова (крилевый трал С/Е) // Пелагические экосистемы Южного океана : сб. науч. тр. / под ред. Н. М. Ворониной. Москва : Наука, 1993б. С. 185–187.

Самышев Э. З. Заключение о состоянии популяции криля и пелагической экосистемы в западном регионе Атлантической части Антарктики в предзимний период 1998 года // Бюллетень Украинского антарктического центра. 2000а. № 3. С. 231–236.
Самышев Э. З. Сальпы в Атлантической части Антарктики (АЧА): состав, обилие, распределение // Бюллетень Украинского антарктического центра. 2000б. № 3. С. 237–240.
Самышев Э. З. Особенности структуры и функционирования экосистемы в районе УАС «Академик Вернадский» // Украинский антарктический журнал. 2009. Вып. 8. С. 237–266.
Самышев Э. З., Асеев Ю. П. К методике расчета биомассы некоторых видов макропланктона по данным эхолотных записей и траловых уловов // Экология моря. 1980. Вып. 3. С. 75–76.
Самышев Э. З., Бибик В. А., Савич М. С., Гришин А. Н., Оканев О. А., Алексеенко В. Р. К вопросу о состоянии популяции криля и пелагической экосистемы в районе моря Скотия // Бюллетень Украинского антарктического центра. 1997. Вып. 1. С. 132–136.
Самышев Э. З., Брянцев В. А, Петрова Н. Г. К методике прогноза запасов антарктического криля // Сырьевые ресурсы Южного океана и проблемы их рационального использования : тез докл. Всесоюз. науч. конф., Керчь, 4–6 октября, 1983 г. Керчь : АзЧерНИРО, 1987. С. 105–107.
Самышев Э. З., Волошина Г. В., Будниченко Э. В. Трофическая структура антарктического зоопланктона // Питание морских беспозвоночных в естественных условиях : [докл. всесоюз. совещ., г. Калининград, 1984 г. / отв. ред. М. Н. Соколова]. Москва : ИОАН, 1986. С. 34–56.
Самышев Э. З., Гайдамак А. И., Чепурнова Э. А., Шуляковский Ю. В. Количественные характеристики бактериопланктона в антарктических водах // Гидробиологический журнал. 1987. Т. 23, № 1. С. 44–50.
Самышев Э. З., Виноградова Л. А., Фетисов Н. П. О реальных значениях первичной продукции в антарктической зоне океана // Океанология. 1987а. Т. 32, вып. 2. С. 301–309.
Самышев Э. З., Копытов Ю. П. Уровень загрязнения донных осадков некоторых бухт Крымского полуострова тяжелыми металлами и нефтяными углеводородами // Чистота довкілля в нашому місті : третя міжнар. конф., Севастополь, Україна, 2-5 жовтня 2007 р. Севастополь, 2007. С. 47–49.
Самышев Э. З., Копытов Ю. П. О содержании тяжелых металлов в некоторых донных гидробионтах в районе Антарктического полуострова // Чистота довкілля в нашому місті : третя міжнар. конф., Севастополь, Україна, 2-5 жовтня 2007 р. Севастополь, 2007а. С. 49–51.
Самышев Э. З., Лушов А. И., Ефимов В.С. Об изменении интенсивности обмена гидробионтов в процессе адаптации к условиям опыта (на примере *Idotea baltica basteri* из Чёрного моря) // Гидробиологический журнал. 1980. Т. 16, вып. 6. С. 94–96.
Самышев Э. З., Лушов А. И. Пищевой рацион и его составляющие у антарктического криля (*Euphausia superba* Dana) // Океанология. 1983. Т. 23, вып. 6. С. 1018–1022.
Самышев Э. З., Минкина Н. И., Копытов Ю. П., Чудиновских Е. С., Игнатьев С. М. Загрязненность прибрежной экосистемы тяжелыми металлами как показатель климатических изменений в Антарктике // Украинский Антарктический журнал. 2014. Вып. 13. С. 198–213.
Самышев Э. З., Меньшенина Е. Н., Мироненко Н. И. Личинки эвфаузид в планктоне морей Космонавтов и Содружества // Комплексные исследования экосистемы пелагиали в морях Содружества и Космонавтов : сб. науч. тр. / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Москва : ВНИРО, 1988. С. 143–161.
Самышев Э. З., Мироненко Н. И. Пространственное распределение криля в зимний период, сроки начала и окончания промыслового сезона. Северная граница скоплений. Условия обитания и форма существования и оценка запасов в Индоокеанском секторе Антарктики. Отчет о НИР по теме: Промысловое освоение ресурсов криля и комплексное использование его в народном хозяйстве (КПП «Криль»). № ГР 81065402. Керчь : АзчерНИРО, 1982. С. 25–74. (Рукоп.).
Самышев Э. З., Савич М. С., Лушов А. И., Гайдамак А. И. Закономерности развития фитопланктона и его продукция в Индоокеанском секторе Антарктики // Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования : тез докл. Всесоюз. науч. конф., Керчь, 4–6 октября, 1983 г. Керчь : АзЧерНИРО, 1983а. С. 136–138.
Самышев Э. З., Соколов Б. Г., Василенко В. И. Биомасса и запасы криля в районах Атлантической части Антарктики в 1998 году // Бюллетень Украинского антарктического центра. 2000. № 3. С. 226–230.
Самышев Э. З., Сушин В. А., Пужакова В. Н. Микрозоопланктон антарктичеких вод // Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования : тез докл. Всесоюз. науч. конф., Керчь, 4–6 октября, 1983 г. Керчь : АзЧерНИРО, 1983б. С. 139–140.

Серёгин С. А. Содержание бактерий в водах моря Скотия в предзимний период // Бюллетень Украинского Антарктического центра. 2002. Вып. 4. С. 97–103.
Серёгин С. А Численность и продукция бактериопланктона в западной части пролива Брансфилда в марте 2002 года // Украинский Антарктический журнал. 2003. № 1. С. 114–122.
Серёгин С. А. Бактериопланктон антарктических вод и его функциональная роль // Системы контроля окружающей среды: Методические, технические и программные средства : сб. науч. тр. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2004. С. 295–300.
Серёгин С. А Численность бактерий в водах Аргентинских островов (Антарктика) в осенний сезон // Системы контроля окружающей среды: Методические, технические и программные средства : сб. науч. тр. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. С. 293–296.
Серёгин С. А. Сезонные и межгодовые изменения численности бактериопланктона в районе Аргентинских островов, Антарктика // Морской экологический журнал. 2009. Т. 8, № 3. С. 29–39.
Серенков Г. П., Барашков Р. К. Биохимический анализ морских планктонных дальневосточных диатомовых // Вестник Московского государственного университета. Сер. физ.–мат. и естеств. наук. 1955. Т. 8, № 12. С. 95–102.
Скопинцев Б. А. Органическое вещество в природных водах (водный гумус). Ленинград : Гидрометеоиздат, 1950. 290 с. (Труды Государственного океанографического института ; № 17 (29)).
Скопинцев Б. А. Некоторые результаты изучения органического вещества в морских водах применительно к познанию процессов осадкообразования // Современные осадки морей и океанов : (труды совещания. 24-27 мая 1960 г.) / Акад. наук СССР, Комис. по осадочным породам при отд-нии геол.-геогр. наук. Москва : Изд-во АН СССР, 1961.
Скопинцев Б. А. Взвешенное и растворенное органическое вещество в природных водах по экспериментальным данным и натурным наблюдениям // Труды института биологии внутренних вод АН СССР. 1979. Вып. 37 (40). С. 235–256.
Скопинцев Б. А. Новые данные о природе органического вещества океанских вод и его энергетические ресурсы // Океанология. 1981. Т. 21, № 5. С. 821–830.
Совга Е. Е. Загрязняющие вещества и их свойства в природной среде / НАН Украины, Морской гидрофизический институт, Черноморское отделение Московского государственного университета. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2005. 237 с.
Солянкин Е. В. Об изменчивости положения фронтальной зоны в море Скотия // Мировое рыболовство. 1969. № 11. С. 42–48.
Солянкин Е. В. О динамике некоторых фронтальных зон южной Антарктики // Труды ВНИРО. 1972. Т. 75. С. 96–105.
Солянкин Е. В., Сысоева М. В., Хвацкий Н. В. Динамика вод и условия образования скоплений криля в море Лазарева // Антарктический криль: особенности распределения и среда : сб. науч. тр. / ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии. Москва : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. С. 57–66.
Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных внутренних водоёмов // Труды института биологии внутренних вод АН СССР. 1966. Вып. 12 (5). С. 75–118.
Сорокин Ю. И. К количественной оценке роли бактериопланктона в круговороте органического вещества в тропических водах океана // Доклады АН СССР. 1970а. Т. 193, № 4. С. 923–925.
Сорокин Ю. И. Исследование численности, продукции и функциональной активности бактерий в Чёрном море // Биология моря. 1970б. Вып. 19. С. 43–75.
Сорокин Ю. И. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана : по материалам 44-го рейса науч.-исслед. судна «Витязь» / [под ред. проф. М. Е. Виноградова] ; АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова. Москва : Наука, 1971а. С. 92–122.
Сорокин Ю. И. Численность и продукция бактерий в толще воды центральной части Тихого океана // Океанология. 1971б. Т. 11, вып. 1. С. 105–110.
Сорокин Ю. И. Первичная продукция в разных районах морей и океанов // Биологическая продуктивность водоемов. Москва : [б. и.], 1973а. С. 7–46. (Итоги науки и техники. Серия «Общая экология. Биоценология. Гидробиология» / Гос. ком. Совета Министров СССР по науке и технике ; АН СССР, ВИНИТИ ; т. 1).
Сорокин Ю. И. Гетеротрофный микропланктон как компонент морских экосистем // Журнал общей биологии. 1975. Т. 36, № 5. С. 716–730.

Сорокин Ю. И. Продукция микрофлоры // Биология океана : [в 2-х т.]. Т. 2: Биологическая продуктивность океана / АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова] ; отв. ред. М. Е. Виноградов. Москва : Наука, 1977. С. 209–233. (Океанология / гл. ред. чл.-кор. АН СССР А. С. Монин).

Сорокин Ю. И. Зоофлагелляты как компонент сообщества эвтрофных и олиготрофных вод Тихого океана // Океанология. 1979. Т. 19, вып. 3. С. 476–480.

Сорокин Ю. И. Роль микрогетеротрофов в функционировании морских экосистем // Успехи современной биологии. 1982а. Т. 93, вып. 2. С. 236–252.

Сорокин Ю. И. К количественной оценке функционального значения планктонных микрогетеротрофов в морских экосистемах // Второй Всесоюзный съезд океанологов, Ялта, 10-17 декабря 1982 г. : тез. докл. / АН СССР, Комис. по пробл. Мирового океана ; АН УССР, Мор. Гидрофиз. ин-т. Севастополь : МГИ, 1982б. Вып. 5, ч. 1. Биология океана. С. 76–77.

Сорокин Ю. И., Мамаева Т. И. Бактериопланктон (распределение, продукция, деструкция) // Экосистемы пелагиали Перуанского района / [отв. ред. М. Е. Виноградов]. Москва : Наука, 1980. С. 104–115.

Сорокин Ю. И., Павельева Е. В., Васильева М. И. Продукция и трофическая роль бактериопланктона в районе экваториальной дивергенции // Труды института океанологии АН СССР. 1975. Т. 102. С. 184–198.

Сорокин Ю. И., Федоров В. К. К характеристике бактериопланктона антарктических вод // Труды института океанологии АН СССР. 1978. Т. 112. С. 69–75.

Спиридонов В. Л., Трибрат И. Н. Количественный и качественный состав органического вещества грунтов промысловых районов северной части хребта Кергелен // Труды ВНИРО. 1977. Т. 120а. С. 39–49.

Стайер М. Гидрология и экология фитопланктона Южного океана // Второй Международный океанографический конгресс, 30 мая - 9 июня 1966 г. : тез. докл. Москва : Наука, 1966. С. 356.

Суетин В. С., Шутиков С. П., Игнатов А. М., Суслин В. В. Линейный алгоритм обработки результатов дистанционных измерений цвета океана // Методы обработки космической океанологической информации : [сборник статей] / АН УССР, Мор. гидрофиз. ин-т ; [отв. ред. Б. А. Нелепо]. Севастополь : МГИ, 1983. С. 39–46.

Сушин В. А., Маклыгин Л. Г., Касаткина С. М. Основные результаты исследований антарктического криля в Атлантическом секторе Южного океана // Антарктический криль в экосистемах промысловых районов: (биол., технол. и экон. аспекты) : сб. науч. тр. / Атлант. НИИ рыб. хозва и океанографии. Калининград : АтлантНИРО, 1990. С. 5–17.

Сущеня Л. М. Некоторые данные о количестве сестона в водах Эгейского, Ионического и Адриатического морей // Океанология. 1961. Т. 1, вып. 4. С. 664–669.

Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных / АН УССР, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1972. 196 с.

Сущеня Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных / АН БССР, Отдел зоологии и паразитологии. Минск : Наука и техника, 1975. 208 с.

Сущеня Л. М., Финенко З. З. Содержание взвешенного органического вещества в водах тропической Атлантики и некоторые количественные соотношения между его компонентами // Океанология. 1966. Т. 6, вып. 5. С. 835–847.

Сысоев А. А. АТФ и хлорофилл *а* микропланктона в проливе Брансфилд в ранний осенний сезон 2002 г. // Украинский антарктический журнал. 2004. № 2. С. 153–159.

Сысоев А. А., Сысоева И. В. Биохимические основы оценки стадии продукционно-деструкционной сукцессии микропланктона вод пролива Брансфилд (Западная Антарктика) в ранне-осенний сезон 2002 г. // Украинский антарктический журнал. 2005. № 3. С. 108–114.

Тимонин А. Г. Структура пелагических сообществ, количественное соотношение различных трофических группировок планктона в фронтальных зонах тропической области океана // Океанология. 1969. Т. 9, вып. 5. С. 846–856.

Тимонин А. Г. Структура пелагических сообществ. Трофическая структура зоопланктонных сообществ северной части Индийского океана // Океанология. 1973. Т. 13, вып. 1. С. 114–124.

Тимофеев В. Е. Пространственно-временные особенности регионального потепления на Антарктическом полуострове // Украинский антарктический журнал. 2006. № 4–5. С. 288–295.

Токарев Ю. Н., Соколов Б. Г., Василенко В. И. Использование биофических методов в исследованиях планктонного сообщества Антарктики: первые итоги и перспективы развития // Бюллетень Украинского антарктического центра. 2002. Вып. 4. С. 104–111.

Токарев Ю. Н., Василенко В. И., Соколов Б. Г., Жук В. Ф., Слипецкий Д. Я. Метод биофизической экспресс-оценки пространственного распределения и биомассы скоплений антарктического криля // Украинский антарктический журнал. 2004. № 2. С. 160–169.
Троицкий А. С., Сорокин Ю. И. К методике расчета биомассы бактерий в водоёмах // Труды института биологии внутренних вод АН СССР. 1967. Вып. 15 (18). С. 85–90.
Туманцева Н. И. Количественное распределение инфузорий в Антарктических водах Тихого океана // Труды института океанологии АН СССР. 1978. Т. 112. С. 93–98.
Туманцева Н. И. Инфузории и их роль в сообществах // Экосистемы пелагиали Перуанского района / [отв. ред. М. Е. Виноградов]. Москва : Наука, 1980. С. 116–127.
Туманцева Н. И. Биомасса и продукционные характеристики протозойного планктона в субантарктических и антарктических водах юго-западной части Тихого океана // Океанология. 1982. Т. 22, вып. 5. С. 813–819.
Туманцева Н. И., Сорокин Ю. И. Микрозоопланктон экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана // Труды института океанологии АН СССР. 1975. Т. 102. С. 206–212.
Туполев В. М. Опытно-промысловый лов антарктического криля с СРТР «Орехово» и «Обдорск» // Труды ВНИРО. 1969. Т. 66. С. 283–293.
Финенко З. З. Детрит и его значение в море // Проблемы морской биологии : [сборник статей] : К столетию Ин-та биологии юж. морей / АН УССР. Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1971. С. 214–217.
Флинт М. В. Трофическая структура и вертикальное распределение трофических группировок мезопланктона на экваторе (97° з.д.) // Труды института океанологии АН СССР. 1975. Т. 102. С. 238–244.
Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана : (биология, физика, химия) : [сборник статей] / АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова ; отв. ред. М. Е. Виноградов, К. Н. Федоров. Москва : Наука, 1984. 332 с.
Функционирование пелагических сообществ тропических районов Тихого океана : по материалам 44-го рейса науч.-исслед. судна «Витязь» / [под ред. проф. М. Е. Виноградова] ; АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова. Москва : Наука, 1971. 272 с.
Хайлов К. М., Празукин А. В., Минкина Н. И., Павлова Е. В. Концентрация и функциональная активность живого вещества в сгущениях разного уровня организации // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119, № 1. С. 3–14.
Хайлов К. М., Попов А. Е. Концентрация живой массы как регулятор функционирования водных организмов // Экология моря. 1983. Вып. 15. С. 3–16.
Хвацкий Н. В. О динамике вод и концентрации антарктического криля *Euphausia superba* Dana в южной части моря Скотия // Труды ВНИРО. 1972. Т. 75. С. 118–134.
Химица В. А. Исследование геострофических течений в антарктической зоне Индийского океана // Океанология. 1975. Т. 16, вып. 2. С. 234–238.
Хлебович Т. В. Интенсивность дыхания у инфузорий разного размера // Цитология. 1974. Т. 16, вып. 1. С. 103–105.
Хлебович Т. В. Количественные показатели питания инфузорий // Общие основы изучения водных экосистем / под ред. Г. Г. Винберга. Ленинград : Наука : Ленингр. отд-ние, 1979. С. 25–31.
Хунов Х. Т., Ланин В. А., Кварацхелия В. Г. Океанографические исследования : отчет о НИР во 2-ом рейсе РТМ-А «Чатыр-Даг» с 6 мая по 29 октября 1973 г. Керчь : АзЧерНИРО, 1973. С. 29–52.
Цатурян В. И., Черкащенко Н. В. Общая физико-географическая характеристика района // Промысловое описание моря Содружества. Ленинград : Изд. ГУНИО МО СССР, 1983. С. 5–19.
Цейтлин В. Б. О зависимости энергетического обмена у животных от массы и размера тела // Океанология. 1984. Т. 24, № 4. С. 696–700.
Чекунова В. И., Рыкова Т. И. Энергетические потребности антарктического рачка *Euphausia superba* Dana // Океанология. 1974. Т. 14, вып. 3. С. 526–532.
Чесалин М. В., Дикий И. В., Тимофеев В. А., Трохимец В. Н. Состояние ихтиофауны и популяционно-биологические характеристики массовых видов рыб в районе украинской антарктической станции «Академик Вернадский» в 2002-2008 гг. // III Міжнародний полярний рік. 2007-2008 : тезі IV Міжн. Антарктичн. конф., м. Київ, Україна 12-14 травня 2009. Київ, 2009. С. 109–110.
Чмыр В. Д. Определение удельной продукции Copepoda в условиях, близких к естественным // Гидробиологический журнал. 1985. Т. 21, № 3. С. 25–27.

Чмыр В. Д. Первичная продукция в водах АЧА в предзимний период 1998 г. // Бюллетень Украинского антарктического центра. 2002. Вып. 4. С. 112–115.
Чмыр В. Д. Первичная продукция органического вещества как основа функционирования экосистемы Антарктики // Мониторинг состояния природной среды Антарктики и обеспечение деятельности национальных экспедиций : материалы I Междунар. науч.-практ. конф., к.п. Нарочь, 26 – 29 мая 2014 г. Минск : Экоперспектива, 2014. С. 260–264.
Чмыр В. Д., Загородняя Ю. А. Использование радиоуглеродного мечения при изучении естественного зоопланктона // Экология морских организмов : материалы Всесоюз. науч.-техн. конф., г. Севастополь, 1979 г. Киев : Наукова думка, 1981. С. 3–12.
Чмыр В. Д., Серёгин С. А. Соотношение первичной и бактериальной продукции в водах Антарктики // Природная среда Антарктики: современное состояние изученности : материалы II Междунар. науч.-практ. конф., Нарочь, Беларусь, 18–21 мая 2016 г. Минск : Конфидо, 2016. С. 365–369.
Чмыр В. Д., Сысоев А. А. Первичная продукция в проливе Брансфилда в марте 2002 г. // Украинский Антарктический журнал. 2004. № 2. С. 145–152.
Чудиновских Е. С. Состав и распределение фитопланктона в районе Украинской антарктической станции «Академик Вернадский» в 2007/8 гг. // Природная среда Антарктики: современное состояние изученности : материалы II Междунар. науч.-практ. конф., Нарочь, Беларусь, 18–21 мая 2016 г. Минск : Конфидо, 2016. С. 370–378.
Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология / АН СССР, Уральск. наук. центр, Ин-т экологии растений и животных. Москва : Наука, 1976. 152 с.
Шевцов В. В., Макаров Р. Р. К биологии антарктического криля // Труды ВНИРО. 1969. Т. 66. С. 176–205.
Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? / пер. с англ. В. Ф. Куликова, И. И. Полетаевой ; под ред. Н. В. Кокшайского. Москва : Мир, 1987. 259 с.
Шуст К. В. Визуальные наблюдения за крилем с борта научно-промыслового судна «Академик Книпович» // Труды ВНИРО. 1969. Т. 66. С. 222–229.
Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Ведерников В. И., Суханова И. Н., Туманцева Н. И. Структурно-функциональный анализ планктонных сообществ юго-восточной части Тихого океана // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана : (биология, физика, химия) : [сборник статей] / АН СССР, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова ; отв. ред. М. Е. Виноградов, К. Н. Федоров. Москва : Наука, 1984. С. 257–276.
Экосистемы пелагиали Перуанского района / отв. ред. М. Е. Виноградова. Москва : Наука, 1971. 272 с.
Ярогов Б. А. О физико-географических условиях ареала *Euphausia superba* Dana // Труды ВНИРО. 1969. Т. 66. С. 85–101.
Ahn I.-Y., Chung K. H., Choi H. J. Influence of glacial runoff on baseline metal accumulation in the Antarctic limpet *Nacella concinna* from King George Island // Marine Pollution Bulletin. 2004. Vol. 49. P. 119–141. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.03.008
Ahn I.-Y., Kim K.-W., Choi H. J. A baseline study on metal concentrations in the Antarctic limpet *Nacella concinna* (Gastropoda: Patellidae) on King George Island: variations with sex and body parts // Marine Pollution Bulletin. 2002. Vol. 44, iss. 5. P. 424–431. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(01)00297-1
Ahn I.-Y., Lee S.H., Kim K. T., Shim J. H., Kim D-Y. Baseline heavy metal concentrations in the Antarctic clam, *Laternula elliptica* in Maxwell Bay, King George Island Antarctica // Marine Pollution Bulletin. 1996. Vol.32, iss. 8-9. P. 592–598. https://doi.org/10.1016/0025-326X(95)00247-K
Alcaraz M. Marine zooplankton and the metabolic theory of ecology: is it a predictive tool? // Journal of Plankton Research. 2016. Vol. 38, iss. 3. P. 762–770. https://doi.org/10.1093/plankt/fbw012
Allen K. R. Relation between production and biomass // Journal of the Fisheries Board of Canada. 1971. Vol. 28, no. 1. P. 1573–1581. https://doi.org/10.1139/f71-236
Allen J. I., Polimene L. Linking physiology to ecology: towards a new generation of plankton models // Journal of Plankton Research. 2011. Vol. 33, iss. 7. P. 989–997. https://doi.org/10.1093/plankt/fbr032
Andersen V. Filtration and ingestion rates of *Salpa fusiformis* Cuvier (Tunnicata: Thaliacea): effects of size, individual weight and algal concentration // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1985. Vol. 87, no. 1. P. 13–29.

Andersen V. Effect of temperature on the filtration rate and percentage of assimilation of Salpa fusiformis Cuvier (Tunicata: Thaliacea) // Hydrobiologia. 1986. Vol. 137. P. 135–140. https://doi.org/10.1007/BF00004209
Andrews K. I. H. The distribution and life history of *Calanoides acutus* (Giesbrecht) // Discovery Reports. 1966. Vol. 34. P. 117–162.
Antarctic climate change and the Environment / Eds: J. Turner, R. Bindschadler, P. Convey, G. di Prisco, E. Fahrbach, J. Gutt, D. Hodgson, P. Mayewski, P. Summerhayes. Version 1.1 25. Cambridge : Scientific Committee on Antarctic Research, 2009. 526 p.
Aronson R. B., Thatje S., McClintock J. B., Hughes K. A. Anthropogenic impacts on marine ecosystems in Antarctica // Annals of the New York Academy of Sciences. 2011. Vol. 1223, iss. 1. P. 82–107. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05926.x
Atkinson A., Hill S. L., Pakhomov E., Siegel V., Anadon R., Chiba S., Daly K. L., Downie R., Fielding S., Fretwell P., Gerrish L., Hosie G. W., Jessop M. J., Kawaguchi S., Krafft B. A., Loeb V. J., Nishikawa J., Peat H. J., Reiss C. S., Ross R. M., Langdon B., Quetin L. B., Schmidt K., Steinberg D. K., Subramaniam R. C., Tarling G. A., Ward P. KRILLBASE: a circumpolar database of Antarctic krill and salp numerical densities, 1926–2016 // Earth System Science Data. 2017. Vol. 9, iss. 1. P. 193–210. https://doi.org/10.5194/essd-9-193-2017
Atkinson A., Siegel V., Pakhomov E. A., Rothery P. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean // Nature. 2004. Vol. 432, no. 7013. P. 100–103. https://doi.org/10.1038/nature02996
Baars M. A. The pelagic system in the photic zone of the tropical Atlantic // Hydrobiological Bulletin. 1980. Vol. 14, no. 3. P. 223–224. https://doi.org/10.1007/BF02260130
Balech E. Dinoflagellates et Tintinnides de la Terre Adelie (Secteur Antarctique) // Vie et Milieu. 1958. Vol. 8, no. 7. P. 382–408.
Balech E. Segunda contribucion al conocimento del microplancton del mar de Bellinshausen. Buenos-Aires : Direccion Nacional del Antartico, 1973. P. 63. (Contribucion / Instituto Antartico Argentino ; no. 107). (In Spanish).
Balech E., El-Sayed S. Z. Microplankton of the Weddell Sea // Biology of the Antarctic Seas II / Ed. G. A. Liano. Washington : American Geophysical Union, 1965. P. 107–124. (Antarctic Research Series ; no. 5). https://doi.org/10.1029/AR005p0107
Bargagli R. Trace metals in Antarctica related in climate change and increasing human impact // Reviews of Environmental Contamination and Toxicology. 2000. Vol. 66. P. 129–173.
Bargagli R. Environmental contamination in Antarctic ecosystems // Science of the Total Environment. 2008. Vol. 400, iss. 1-3. P. 212–226. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.06.062
Barneche D., Kulbicki M., Floeter S., Friedlander A., Maina J., Allen A. P. Scaling metabolism from individuals to fish communities at broad spatial scales // Ecology Letters. 2014. Vol. 17, iss. 9. P. 1067–1076. https://doi.org/10.1111/ele.12309
Belser W. L. Bioassay of trace substances // The Sea. Vol. 2 / Ed. M. N. Hill. New York ; London : Wiley - Interscience, 1963. Chap. 9. P. 220–231.
Berger C. In situ primary production measured with 250 ml and 130 ml bottles // Hydrobiological Bulletin. 1984. Vol. 18, no. 1. P. 17–22. https://doi.org/10.1007/BF02256669
Boaden P. J. S. Adaptation of intertidal sand meiofaunal oxygen uptake to temperature and population density // Scientia Marina. 1989. Vol. 53, no(s) 2–3. P. 329–334.
Boden B. P. The diatoms collected by the US “Cacopan” in the Antarctic in 1947 // Journal of Marine Research. 1949. Vol. 8, no. 1. P. 6–13.
Bone Q., Carre C., Rian K. P. The endostyle and feeding filter in salps (Tunicata) // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 2000. Vol. 80, iss. 3. P. 523–534. https://doi.org/10.1017/S0025315400002228
Bombosch A. *Euphausia superba* or *Salpa thompsoni* – who is going to win? / University of Canterbury. PhD Theses. [Christchurch, New Zealand], 2008. 20 p. https://ir.canterbury.ac.nz/handle/10092/13921
Brown P. C. A note on the effect of bottle size on phytoplankton production measurements // Fisheries bulletin = Visserye-bulletin Republic of South Africa. 1982. No. 16. P. 21–24.
Brown J. H., Gillooly J. F., Allen A. P., Savage V. M., West G. B. Toward a metabolic theory of ecology // Ecology. 2004. Vol. 85, iss. 7. P. 1771–1789. https://doi.org/10.1890/03-9000
Bunt J. S., Wood E. I. Microbiology of Antarctic sea-ice // Nature. 1963. Vol. 199, no. 4900. P. 1254–1255. https://doi.org/10.1038/1991254a0

Buchholz F. Zur ebensweise des antarktischen und des nordischen Krills *Euphausia superba* und *Meganictiphanes norvegica* // Verleichende Untersuchungen der Haufungs-physiologie und des Wachstums im Freiland und Labor. Ber. Inst. Meersk. Christian-Albrechts-Univ. Kiel, 1988. No. 185. 247 p.
Calow P. Toward a definition of functional ecology // Functional Ecology. 1987. Vol. 1, no. 1. P. 57–61. https://doi.org/10.2307/2389358
Cetta C. M., Madin L. P., Kremer P. Respiration and excretion by oceanic salpa // Marine Biology. 1986. Vol. 22. P. 529–537. https://doi.org/10.1007/BF00392605
Chiochiolo A. L., Dickhut R. M., Cochran M. A., Ducklow H. W. Persistent organic pollutants at the base of the Antarctic marine food web // Environmental Science and Technology. 2004. Vol. 38. P. 3551–3557. https://doi.org/10.1021/es0351793
Clarke A., Morris D. J. Towards feeding and energy budget for krill: The physiology and biochemistry of *Euphausia superba* Dana // Polar Biology. 1983. Vol. 2, no. 2. P. 69–86. https://doi.org/10.1007/BF00303172
Clarke A., Quetin L. B., Ross R. M. Laboratory and field estimates of the rate of fecal pellet production by Antarctic krill, *Euphausia superba* // Marine Biology. 1988 C. Vol. 98, no. 4. P. 557–563. https://doi.org/10.1007/BF00391547
Clowes A. J. Phosphates and silicates in the Southern ocean // Discovery Report. 1938. Vol. 19. P. 1–120.
Convey P., Bindschadler R., di Prisco G., Di Pisco G., Fahrbach E., Gutt J., Hodgson D. A., Mayewsky P. A., Summerhayes C. P., Turner J. Review. Antarctic climate change and the environment // Antarctic Sciences. 2009. Vol. 21, no. 6. P. 541–563. https://doi.org/10.1017/S0954102009990642
Corsolini S., Romeo T., Ademollo N., Greco S., Focardi S. POPs in key species of marine Antarctic ecosystem // Microchemical Journal. 2002. Vol. 73, iss. 1-2. P.187–193. https://doi.org/10.1016/S0026-265X(02)00063-2
Corsolini S., Olmastroni S., Ademollo N., Minucci G., Focardi S. Persistent organic pollutants in stomach contents of Adelie penguins from Edmondson Point (Victoria Land, Antarctica) // Antarctic Biology in a Global Context : Proc. of the VIII-th SCAR Int. Biology Symp. (27 Aug.–1 Sept. 2001, Vrije University, Amsterdam). Leiden : Backhuys Publishers, 2003. P. 296–300.
Deacon G. E. R. A general account of the hydrology of the South Atlantic Ocean // Discovery Reports. 1933. Vol. 7. P. 171–128.
Deacon G. E. R. The hydrology of the Southern Ocean // Discovery Reports. 1937. Vol. 15. 124 p.
Deacon G. E. R. Water movements and Antarctic krill // Journal of Crustacean Biology. 1984. Vol. 4, Spec. no. 1. P. 13–15. https://www.jstor.org/stable/27920085
De Bello F., Lavorel S., Díaz S., Harrington R., Cornelissen J. H. C., Bardgett R. D., Berg M. P. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits // Biodiversity and Conservation. 2010. Vol. 19. P. 2873–2893. https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9
Deibel A**.** Laboratory determined mortality, fecundity and growth rates of *Thalia democratica* Forskal and *Dolioletta gegenbauri* Uljanin (*Tunicata, Thaliacea*) // Journal of Plankton Research. 1982. Vol. 4, iss. 1. P.143–152. https://doi.org/10.1093/plankt/4.1.143
Delille D., Bouvy M., Cachet G. Short-term variations of bacterioplankton in Antarctic zone: terre Adelie area // Microbial Ecology. 1988. Vol. 15, iss. 3. P. 293–309. https://doi.org/10.1007/BF02012643
Dodds P. S., Rothman D. H., Weitz J. S. Re-examination of the '3/4-law' of metabolism // Journal of Theoretical Biology. 2001. Vol. 209, iss. 1. P. 9–27. https://doi.org/10.1006/jtbi.2000.2238
Dubischar C. D., Bathmann U. V. Grazing impact of copepods and salps on phytoplankton in the Atlantic sector of the Southern Ocean // Deep-Sea Research. Part II: Tropical Studies in Oceanography. 1997. Vol. 44, iss. 1-2. P. 415–433. https://doi.org/10.1016/S0967-0645(96)00064-1
Ducklow H. W., Kirchman D. L. Bacterial dynamics and distribution during a spring diatom bloom in the Hudson River plume, USA // Journal of Plankton Research. 1983. Vol. 5, iss. 3. P. 333–335. https://doi.org/10.1093/plankt/5.3.333
El-Sayed S. Biological productivity of Antarctic and Subantarctic waters // Antarctic Journal of the United States. 1966. Vol. 1, no. 5. P. 215.
El-Sayed S. Z. On the productivity of the Southwest Atlantic Ocean and the waters of the Antarctic Peninsula // Biology of the Antarctic Seas III / Eds G. A. Liano, W. L. Schmitt. Washington : American Geophysical Union, 1968a. P. 15–47. (Antarctic Research Series ; no. 11). . https://doi.org/10.1029/AR011p0015
El-Sayed S. Z. Prospects of primary productivity studies in Antarctic waters // Proceedings of Symposium on Antarctic Oceanography, Santiago, Chile, 13-16 Sept., 1966 : proceed. Cambridge : Scott Polar Research Institute, 1968b. P. 227–239.

El-Sayed S. Z. On the productivity of the Southern ocean // Antarctic Ecology / Ed. M. W. Holdgate. London ; New York : Academic Press, 1970a. Vol. 1. P. 119–136.
El-Sayed S. Z. Phytoplankton production of the South Pacific and the Pacific sector of the Antarctic // Wooster W. S. Scientific Exploration of the South Pacific : Proceedings of a symposium held during the Ninth General Meeting of the Scientific Committee on Oceanic Research. Washington DC : National Academy of Sciences, 1970 b. P. 194–210.
El-Sayed S. Z., Hampton J. Phytoplankton/krill investigation in the south-west sector of the Southern Ocean // Antarctic Journal of the United States. 1980. Vol. 15, no. 5. P. 143–144.
Eppley R. W. Relations between nutrient assimilation and growth in phytoplankton with a brief review of estimates of growth rate in the Ocean // Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences. 1981. Vol. 21. P. 251–263.
Everson I. The living resources of the Southern Ocean. South Ocean Fisheries Survey Programme. Rome, Italy : FAO, 1977. 160 p.
Everson I. Variations in vertical distribution and density of krill swarms in the vicinity of South Georgia // Proceedings of the BIOMASS Colloquium in 1982 / Eds: T. Nemoto, T. Matsuda. Tokyo : National Institute of Polar Research, 1983. P. 84–92. (Memoirs of National Institute of Polar Research ; vol. 27).
Fevolden S. E. Krill off Bouvetöya and in the southern Weddell Sea with a description of larval stages of *Euphausia crystallorophias* // Sarsia. 1980. Vol. 65, iss. 2. P. 143–162. https://doi.org/10.1080/00364827.1980.10431481
Fials M., Oriol V. Vitamine B_{12} et phytoplancton dans l'Ocean Antarctique. Distribution et approche experimentale // Marine Biology. 1984. Vol. 79, iss. 3. P. 325–332. https://doi.org/10.1007/BF00393266
Flores H., Atkinson A., Kawaguchi S., Krafft B. A., Milinevsky G., Nicol S., Reiss C., Tarling G. A., Werner R., Bravo Rebolledo E., Cirelli V., Cuzin-Roudy J., Fielding S., Groeneveld J. J., Haraldsson M., Lombana A., Marschoff E., Meyer B., Pakhomov E. A., Rombolá E., Schmidt K., Siegel V., Teschke M., Tonkes H., Toullec J. Y., Trathan P.N., Tremblay N., Van de Putte A. P., van Franeker J. A., Werneret T. Impact of climate change on Antarctic krill // Marine Ecology Progress Series. 2012. Vol. 458. P. 1–19. https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01250922
Fortier L., Le Févre J., Legendre L. Export of biogenic carbon to fish and to the deep ocean: the role of large planktonic microphages // Journal of Plankton Research. 1994. Vol. 16, iss. 7. P. 809–839. https://doi.org/10.1093/plankt/16.7.809
Foxton P. The distribution of the standing group of zooplankton in the Southern ocean // Discovery Reports. 1956. Vol. 28. P. 191–236.
Foxton P. *Salpa fusiformis* Cuvier and related species // Discovery Reports. 1961. Vol. 34. P. 1–32.
Foxton P. The distribution and life history of *Salpa thompsoni* Foxton with observation on a related species, *Salpa gerlachei* Foxton // Discovery Reports. 1966. Vol. 21, no. 4. P. 1–116.
Fuentes V., Alurralde G., Meyer B., Aguirre G. E., Canepa A., Wölfl A.-C., Hass A. C., Williams G. N., Schloss I. Glacial melting: An overlooked threat to Antarctic krill // Scientific Reports. 2016. Vol. 6, art. no. 27234. https://doi.org/10.1038/srep27234
Furhman J. A., Ammerman J. W., Azam F. Bacterioplankton in the coastal euphotic zone: distribution, activity and possible relationships with phytoplankton // Marine Biology. 1980. Vol. 60, no(s) 2/3. P. 201–204. https://doi.org/10.1007/BF00389163
Fukase S. Oceanographic condition of surface water between South and of Africa and Antarctica // Antarctic Research. 1962. Vol. 15. P. 53–110.
Fukuda Y., Ohno M., Fukuchi M. Surface chlorophyll and distribution in marginal ice zone in Antarctica, 1984/1985 // Memoirs of National Institute of Polar Research. 1986. Vol. 44, Spec. iss. P. 24–33.
Fryirs K. A., Hafsteinsdóttir E. K., Stark S. C., Gore D. B. Metal and petroleum hydrocarbon contamination at Wilkes Station, East Antarctica // Antarctic Science. 2015. Vol. 27, uss. 2. P. 118–133. https://doi.org/10.1017/S0954102014000443
Galindo-Zaldivar J., Maestro A., Lopez-Martinez J., de Galdeano C. S. Elephant island recent tectonics in the framework of the Scotia-Antarctic-South Shetland Block Triple Junction (NE Antarctic Peninsula) // Antarctica. Contribution to Global Earth Sciences : Proc. of the IX Int. Symp. of Antarctic Earth Sciences (Postdam, 2003). Berlin ; Heidelberg ; New York : Springer, 2003. P. 271–275. https://doi.org/10.1007/3-540-32934-X_33
George R. Y. Pressure and adaptation of Antarctic krill and common peracarid crustaceans // Antarctic Journal of the United States. 1980. Vol. 15. P. 145–146.
George R. Y. Field and laboratory studies on the Antarctic krill *Euphausia superba* in austral summer 1982-1983 // Antarctic Journal of the United States. 1983. Vol. 18, no. 5. P. 202–203.

George R. Y. Ontogenetic adaptations in growth and respiration of *Euphausia superba* in relation to temperature and pressure // Journal of Crustacean Biology. 1984. Vol. 4, Spec. no. 1. P. 252–262. https://www.jstor.org/stable/27920101
George R. Y., Fields J. R., Amster M. O. Effect of hydrostatic pressure and temperature on krill growth // Antarctic Journal of the United States. 1982. Vol. 17, no. 5. P. 170.
George R. Y. International symposium on the biology of krill *Euphausia superba* // Antarctic Journal of the United States. 1983. Vol. 18, no. 1. P. 4–6.
Gieskes W. W., Kray G. W., Baars M. A. Current ^{14}C methods for measuring primary production: gross underestimates in oceanic waters // Netherlands Journal of Sea Research. 1979. Vol. 13, iss. 1. P. 75–78. https://doi.org/10.1016/0077-7579(79)90033-4
Gille S. T. Warming of the Southern Ocean since the 1950 // Science. 2002. Vol. 295, no. 5558. P. 1275–1277. https://doi.org/10.1126/science.1065863
Glazier D. S. The 3/4-power law is not universal: evolution of isometric, ontogenetic metabolic scaling in pelagic animals // BioScience. 2006. Vol. 56, iss. 4. P. 325–332. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[325:TPLINU]2.0.CO;2
Gocke K., Hoppe H.-G. Regionalverteilung der Bakterienzahl und -aktivität in der mittleren Ostsee // Botanica Marina. 1982. Vol. 25, iss. 8. P. 381–389. https://doi.org/10.1515/botm.1982.25.8.381
Godlewska M., Kluzek Z. Micronekton and macrozooplankton in the open ocean nearly the edge of Antarctic ices // Polish Polar Research. 1988. Vol. 9, no. 2-3. P. 357–366.
Grall J. R., Jacques G. Communities phytoplanctonique antarctiques // Production pélagique dans le secteur antarctique de l'océan Indien : Campagne océanographique MD 21-Antiprod II (mars 1980) / Ed. Jacques G. ; Comté national français des recherches antarctiques. Paris : C.N.F.R.A., 1982. P. 111–129.
Green K. A. Role of krill in the Antarctic marine ecosystem // Report to the Department State Office to External Research. Washington D. C., 1977. P. 1–28.
Groeneveld Y., Berger U., Henschke N., Pakhomov E., Reiss C., Meyer B. Blooms of a key grazer in the Southern Ocean – an individual-based model of *Salpa thompsoni* // Progress in Oceanography. 2020. Vol. 185, art. no. 102339 (10 p.). https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102339
Gulin S. B. ^{234}Th-based measurements of particle flux in surface water of the Bransfield Strait, western Antarctica // Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry. 2014. Vol. 299. P. 819–825. https://doi.org/10.1007/s10967-013-2725-2
Hagmeier E. Auswertung von chemischen und mikroskopischen Analysen // Kieler Meeresforschungen. 1961. Bd 17, fs. 1. P. 32–48.
Hanfland C., Geibert W., Vöge I. Tracing Marine Processes in the Southern Ocean by Means of Naturally Occurring Radionuclides // Antarctica. Contribution to Global Earth Sciences : Proc. of the IX Int. Symp. of Antarctic Earth Sciences (Postdam, 2003). Berlin ; Heidelberg ; New York : Springer, 2003. P. 409–413.
Hampton J. Preliminary reports on the FIBEX acoustic work to estimate the abundance of *Euphausia superba* // Proceedings of the BIOMASS Colloquium in 1982 / Eds: T. Nemoto, T. Matsuda. Tokyo : National Institute of Polar Research, 1983. P. 165–175. (Memoirs of National Institute of Polar Research ; vol. 27).
Hanson R. B. Microbial dynamics in Antarctic waters, Drake Passage // Antarctic Journal of the United States. 1980. Vol. 15, no. 5. P. 134–135.
Hanson R. B., Shafer D., Ryan T., Pope D. H., Lowery K. H. Bacterioplankton in Antarctic ocean waters during late austral winter: abundance, frequency of dividing cells and estimates of production // Applied and Environmental Microbiology. 1983. Vol. 45, no. 5. P. 1622–1632. https://doi.org/10.1128/aem.45.5.1622-1632.1983
Harbison G. R., Gilmer R. W. The feeding rates of the pelagic tunicate *Pegea confoederata* and two other salps // Limnology and Oceanography. 1976. Vol. 21, iss. 4. P.517–528. https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.4.0517
Harbou L., Dubischar C. D., Pakhomov E. A., Hunt B. P. V., Hagen W., Bathmann U. V. Salps in the Lazarev Sea, Southern Ocean: I. Feeding dynamics // Marine Biology. 2011. Vol. 158, iss. 9. P. 2009–2026. https://doi.org/10.1007/s00227-011-1709-4
Hardings L. W. (Jr.), Prezelin B. B., Sweency B. M., Cox J. L. Diel oscillations of the photosynthesis - irradiance (P-1) relationship in natural assemblages of phytoplankton // Marine Biology. 1982. Vol. 67, iss. 2. P. 167–178. https://doi.org/10.1007/BF00401282
Hardy A. C., Gunther E. R. The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926-1927 // Discovery Reports. 1935. Vol. 11. P. 1–456.

Hart T. J. On the phytoplankton of the southwest Atlantic and the Bellingshausen sea 1929-1931 // Discovery Reports. 1934. Vol. 8. P. 1–268.
Hart T. J. Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters // Discovery Reports. 1942. Vol. 21. P. 261–356.
Hashimoto H. Dynamics of bacterial flora in the Seto Inland Sea // Researches Relation in the Unesco's Man and the Biosphere Programme in Japan 1981-1982. Tokyo, 1982. S. 1. P. 48–50.
Hasle G. R. An analysis of the phytoplankton of the Pacific Southern Ocean: abundance, composition and distribution during the Brategg expedition, 1947–1948 // Hvalrådets skrifter, 1969. Iss. 52. 169 p.
Hayes P. K., Whitaker T. M., Fogg G. E. The distribution and nutrient status of phytoplankton in the Southern Ocean between 20° and 70° // Polar Biology. 1984. Vol. 3, no. 3. P. 153–165. https://doi.org/10.1007/BF00442647
Hbert M-P., Beisner B. E., Maranger R. Linking zooplankton communities to ecosystems functioning: toward an effect-trait framework // Journal of Plankton Research. 2017. Vol. 39, iss. 1. P. 3–12. https://doi.org/10.1093/plankt/fbw068
Hempel I. Vertical distribution of eggs and nauplii of krill (*Euphausia superba*) south of Elephant Island // Meeresforschung. 1979. Vol. 27, no. 2. P. 119–123.
Hempel I. Zur Verbreitung der Brut von *Euphausia superba* in der mittleren Scotia Sea *während* FIBEX 1981 // Archiv für Fischereiwissenschaft. 1982. Vol. 33, no. 1. P. 89–95.
Hempel I., Hempel G. Larval krill (*Euphausia superba*) in the plankton and neuston samples of German Antarctic Expedition 1975/1976 // Meeresforschung. 1978. No. 26 (1977/1978). P. 206–216.
Hempel I., Hempel G., Baker A. Early life history of krill (*Euphausia superba*) in Bransfield Strait and Weddell Sea // Meeresforschung. 1979. Vol. 27, no. 4. P. 267–281.
Henschke N., Blain S., Cherel, Y., Cotte C., Espinasse B., Hunt B. P. V., Pakhomov E. A. Population demographics and growth rate of *Salpa thompsoni* on the Kerguelen Plateau // Journal of Marine Systems. 2021. Vol. 214, art. no. 103489 (10 p.). https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103489
Henshke N., Pakhomov E., Groeneveld J., Meyer B. Modelling the life cycle of *Salpa thompsoni* // Ecological Modelling. 2018. Vol. 387. P. 17–26. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.08.017
Henshke N., Pakhomov E. Latitudinal variation in *Salpa thompsoni* reproductive fitness // Limnology and Oceanography. 2019. Vol. 64, iss. 2. P. 575–584. https://doi.org/10.1002/lno.11061
Hentschel E. Allgemeine Biologie des Südatlantische Ozeans // Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Atlantischen Expedition «Meteor», 1925-1927. 1933. Vol. 11, no. 1. P. 1–314.
Heron A. C., Benham E. E. Individual growth rates of salps in three populations // Journal of Plankton Research. 1984. Vol. 6, iss. 5. P. 811–828. https://doi.org/10.1093/plankt/6.5.811
Hitchcock C. L. Influence of temperature on the growth rate of *Skeletonema costatum* in response to variations in daily light intensity // Marine Biology. 1980. Vol. 57, iss. 4. P. 261–269. https://doi.org/10.1007/BF00387569
Holm-Hansen O., Leteiler R., Mitchell B. G. RACER: Temporal and spatial distribution of phytoplankton biomass and primary production // Antarctic Journal of the United States. 1987. Vol. 22, no. 5. P. 142–145.
Honda K., Yamamoto Y., Tatsukava R. Distribution of heavy metals in Antarctic marine ecosystem // Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology. 1987. Vol. 1. P. 184–197.
Hopkins T. L. Midwater food web in McMurdo Sound, Ross Sea, Antarctica // Marine Biology. 1987. Vol. 96, iss. 1. P. 93–106. https://doi.org/10.1007/BF00394842
Hosie G. W., Ikeda T., Stolp M. Distribution, abundance and population structure of the Prudz Bay region, Antarctica // Polar Biology. 1988. Vol. 8, iss. 3. P. 213–224. https://doi.org/10.1007/BF00443453
Horns A. J., Fogg G. I., Eagle D. Y. Studies in situ of the primary production of an area of inshore Antarctic sea // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1969. Vol. 49, iss. 2. P. 393–405. https://doi.org/10.1017/S0025315400035980
Hoshisi N. Diatom distribution in the sea ice near McMurdo and Syowa Station // Antarctic Journal 1972. Vol. 11, no. 4. P. 84–85.
Huntley M. E., Sykes P. F., Marin V. Biometry and trophodynamics of *Salpa thompsoni* foxton (Tunicata: Thaliacea) near the Antarctic Peninsula in austral summer, 1983–1984 // Polar Biology. 1989. Vol. 10. P. 59–70. https://doi.org/10.1007/BF00238291
Iguchi N., Ikeda I. Metabolism and elemental composition of aggregate and solitary forms of *Salpa thompsoni* (Tunicata: Thaliacea) in waters off the Antarctic Peninsula during austral summer 1999

// Journal of Plankton Research. 2004. Vol. 26, iss. 9. P. 1025–1037. https://doi.org/10.1093/plankt/fbh093
Ikeda T. Nutritional ecology of marine zooplankton // Memoirs of the Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University. 1974. Vol. 22, no. 1. P. 1–97. http://hdl.handle.net/2115/21857
Ikeda T. Development of the larvae of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) observed in the laboratory // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1984. Vol. 75, iss. 2. P. 107–117. https://doi.org/10.1016/0022-0981(84)90175-8
Ikeda T., Bruce B. Metabolic activity and elemental composition of krill and other zooplankton from Prydz Bay, Antarctica, during early summer (November-December) // Marine Biology. 1986. Vol. 92. P. 545–555. https://doi.org/10.1007/BF00392514
Ikeda T., Dixon P. The influence of feeding on the metabolic rate of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) // Polar Biology. 1984. Vol. 3, iss. 1. P. 1–9. https://doi.org/10.1007/BF00265561
Ikeda T., Mitchell A. W. Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition //Marine Biology. 1982. Vol. 71. P. 283–298. https://doi.org/10.1007/BF00397045
Ivanov B. G. On the biology of the Antarctic krill *Euphausia superba* // Marine Biology. 1970. Vol. 7, iss. 4. P. 340–354. https://doi.org/10.1007/BF00750827
Ivlev V. S. Eine Micromethode zur Bestimmung der Kaloriengehaltes von Nahrstoffen // Biochemische Zeitschrift. 1934. Vol. 275, no(s) 1–2. P. 49–55.
Jacques G., de Billy G., Panouse M. Biomasse et production primaire dans le secteurs antarctique et subantarctique de L'Ocean Indien // Production pélagique dans le secteur antarctique de l'océan Indien : Campagne océanographique MD 21-Antiprod II (mars 1980) / Ed. Jacques G. ; Comté national français des recherches antarctiques. Paris : C.N.F.R.A., 1982. P. 87–99.
Kahle J., Zauke J. P. Trace metals in Antarctic copepods from the Weddell Sea (Antarctica) // Chemosphere. 2003. Vol. 51, iss. 5. P. 409–417. https://doi.org/10.1016/S0045-6535(02)00855-X
Kalinovski J. The biomass of krill in the eastern part of Bransfield Strait, March 1981 // Polish Polar Research. 1984. Vol. 5, no(s) 1–2. P. 99–105.
Kalinowski J., Witek Z. Rough estimation of Antarctic krill stock // ICES D.M. 1981a. L/:18. 10 p.
Kalinowski J., Witek Z. The physical parameters of krill aggregation in the Western Antarctic // ICES D.M. 1981b. L/:19. 10 p.
Karl D. M., Tien G., Jones D., Tilbrook B., Bailitt M. D., Nawrocki M., Tailor G., Haberstroh P. Seasonal changes in the downward flux of biogenic matter // Antarctic Journal of the United States. 1987. Vol. 22, no. 5. P. 157–158.
Kato M., Segawa S., Tanoue E., Murano M. Filtering and ingestion rates of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana // Transactions of the Tokyo University of Fisheries. 1982. Vol. 5. P. 167–175.
Kearney M., Porter W. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges // Ecology Letters. 2009. Vol. 12, iss. 4. P. 334–350. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01277.x
Kennicutt M. C., Champ M. A. Environmental awareness in Antarctica: History, problems, and future solutions // Marine Pollution Bulletin. 1992. Vol. 25, no(s). 9–12. P. 219–340.
Kikuno T. Spawning behaviour and early development of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana, observed on board R. V. Kaiyo Maru in 1979/1980 // Antarctic Research. 1981. Vol. 73. P. 97–102.
Kikuno T. Observation of early development of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana // Memoirs of National Institute of Polar Research. Spec. iss. 1982. Vol. 23. P. 38–43.
Kils U. Performance of Antarctic krill, *Euphausia superba*, at different levels of oxygen saturation // Meeresforschung. 1978–1979. Vol. 27, no. 1. P. 35–48.
Kim S. B., Sohn Y. K., Choe M. Y. The Eocene Volcanic lastic Sejong Formation, Barton Peninsula, King George Island, Antarctica: Evolving Arc Volcanism from Precursory Fire Fountaining to Vulcanian Eruptions // Antarctica. Contribution to Global Earth Sciences : Proc. of the IX Int. Symp. of Antarctic Earth Sciences (Postdam, 2003). Berlin ; Heidelberg ; New York : Springer, 2003. P. 261–269.
King C. K., Riddle M. J. Effects of metal contaminants on the development of the common Antarctic sea urchin *Sterechinus neumayeri* and comparison of sensitivity with tropical and temperate echinoids // Marine Ecology Progress Series. 2001. Vol. 215. P. 143–154. https://doi.org/10.3354/meps215143
Kiørboe T., Hirst A. G. Shifts in mass scal ing of respiration, feeding, and growth rates across life-form transitions in marine pelagic organisms // American Naturalist. 2014. Vol. 183, no. 4. E118–E130. https://doi.org/10.1086/675241

Klindt H., Zwack F. A. Method for acoustic estimation of krill (*Euphausia superba* Dana) abundance applied to FIBEX data // Archiv für Fischereiwissenschaft. 1983. Vol. 34, no(s) 2/3. P. 121–144.
Kluzek Z., Godlewska M. Depth distribution and day-night migrations of krill (BIOMASS III. Oct.-Nov., 1986, Jan. 1987) // Polish Polar Research. 1988. Vol. 9, no(s) 2/3. P. 349–356.
Kotori M., Kanomata I., Tanaka I., Nasukawa I. Carbon and nitrogen contents of natural populations of net plankton and individuals of Ishikari Bay and adjacent waters // *Scientific Reports* of *Hokkaido Fisheries Experimental Station*. 1986. No. 28. P. 11–23.
Krebs W. W. Ecology and preservation of neritic marine diatoms, Arthur Harbor, Antarctica. PhD Thesis. Davis : University of California, 1970. 217 p.
Krey J. Die Untersuchung des Eiweißgehaltes in kleinen Planktonproben // Kieler Meeresforschungen. 1952. Bd. 8, h. 2. S. 164–172.
Kuboto K. Relation between sun light intensity and vertical distribution of krill swarms // Antarctic Research. 1981. Vol. 73. P. 88–96.
Lannuzel D., Bowie A. R., van der Merwe P., Townsend A. T., Schoemann V. Distribution of dissolved and particulate metals in Antarctic sea ice // Marine Chemistry. 2011. Vol. 124, iss. 1–4. P. 134–146. https://doi.org/10.1016/j.marchem.2011.01.004
Laws R. M. Seals and whales of the Southern Ocean // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B. Biological Sciences. 1977. Vol. 279, iss. 963. P. 81–96. https://doi.org/10.1098/rstb.1977.0073
Laws R. M. Summary and conclusions // Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs : Proc. of 4th SCAR Symposium on Antarctic Biology, Wilderness, South Africa, 12-16 Sept., 1983 / Eds: W. R. Siegfried, P. R. Condy, R. M. Lows. Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 1985. P. 676–682.
Laws R. M. Ecology of the Southern Ocean: the Antarctic ecosystem, based on krill, appears to be moving toward a new balance of species in its recovery from the inroads of whaling // American Science. 1985a. Vol. 73, no. 1. P. 26–40.
Le Févre J., Legendre L., Rivkin R. B. Fluxes of biogenic carbon in the Southern Ocean: roles of large microphagous zooplankton // Journal of Marine Systems. 1998. Vol. 17, iss. 1-4. P. 325–345. https://doi.org/10.1016/S0924-7963(98)00047-5
Lenihan H. S. Benthic marine pollution around McMurdo Station, Antarctica: A summary of find // Marine Pollution Bulletin. 1992. Vol. 25, iss. 9–12. P. 318–323. https://doi.org/10.1016/0025-326X(92)90689-4
Lessard E. J., Rivkin R. B. Nutrition of microzooplankton and macrozooplankton from McMurdo Sound // Antarctic Journal of the United States. 1986. Vol. 21, no. 5. P. 178–188.
Levitus S., Boyer P. T. World Ocean Atlas. Vol. 4: Temperature. Washington, D. C. : National Oceanographic Data Center, 1994. 120 p. (NOAA Atlas NESDIS 4).
Ligowski R. Sea ice microalgae community of the floating ice in the Admiralty Bay (south Shetland Islands) // Polish Polar Research. 1987. Vol. 8, no. 4. P. 367–380.
Lindsay W. L. Chemical Equilibra in Soils. New York : Wiley and Sons, 1979. 449 p.
Loeb V. J., Santora J. A. Population dynamics of *Salpa thompsoni* near the Antarctic Peninsula: Growth rates and interannual variations in reproductive activity (1993–2009) // Progress in Oceanography. 2011. Vol. 96, iss. 1. P. 93–107. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.11.001
Loeb V., Siegel V., Holm-Hansen O., Hewitt R., Fraser W., Trivelpiece W., Trivelpiece S. Effect of sea-ice extent and krill or salps dominance on the Antarctic food web // Nature. 1997. Vol. 378. P. 987–900. https://doi.org/10.1038/43174
Loeb V. J., Shulenberger E. Vertical distributions and relations of euphausiids populations off Elephant Island // Polar Biology. 1987. Vol. 7, iss. 6. P. 363–373. https://doi.org/10.1007/BF00293226
Locker G. Wet weight, volume and length correlation in the Antarctic krill, *Euphausia superba* / Appendix zu Mackintoch N. A. : Distribution of post-larval krill in the Antarctic // Discovery Reports. 1973. Vol. 36. P. 152–155.
Luo J. Y., Stock C. A., Henschke N., Dunne J. P., O'Brien T. D. Global ecological and biogeochemical impacts of pelagic tunicates // Progress in Oceanography. 2022. Vol. 205, art. no. 102822 (18 p.). https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102822
Lüskow F., Pakhomov E. A, Stukel M. R., Décima M. Biology of *Salpa thompsoni* at the Chatham Rise, New Zeland: demography, growth, and diel vertical migration // Marine Biology. 2020. Vol. 167, art. no. 175 (18 p.). https://doi.org/10.1007/s00227-020-03775–x
Lyubimova T. G. Ecological basis of exploitation of the resources of Antarctic krill // Memoirs of National Institute of Polar Research. Spec. iss. 1983. Vol. 27. P. 211–219.

Maciejewska K. Feeding of Antarctic krill *Euphausia superba* in Weddell Sea // Polish Polar Research. 1993. Vol. 14. P. 52–54.
Mackintosh N. A. The distribution of the macroplankton in the Atlantic sector of the Antarctic // Discovery Reports. 1934. Vol. 9. P. 65–160.
Mackintosh N. A. Life cycle of Antarctic krill in relation to ice and water conditions // Discovery Reports. 1972. Vol. 36. P. 5–93.
Madin L. P., Cetta C. M., McAlister V. L. Elemental and biochemical composition of salps (*Tunicata: Thaliacea*) // Marine Biology. 1981. Vol. 63. P. 217–226. https://doi.org/10.1007/BF00395990
Madin L. P., Deibel D. Feeding and energetic of Thaliacea // The Biology of Pelagic Tunicates / Ed. Q. Bone. Oxford : Oxford University Press, 1998. Chap. 5. P. 81–104.
Madin L. P., Purcell J. E. Feeding, metabolism and growth of *Cyclosalpa bakeri* in the Subarctic pacific // Limnology and Oceanography. 1992. Vol. 37, iss. 6. P. 1236–1251. https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.6.1236
Manguin E. *Les diatomées de la Terre Adélie campagne du Commandant-Charcot 1949-1950* // Annales des Sciences Naturelles. Botanique, sér. 1960. Vol. 12. P. 223–363. (In French).
Marr T. W. S. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) // Discovery Reports. 1962. Vol. 32. P. 33–164.
Marra J., Heinemann K. Photosynthesis response by phytoplankton to sunlight variability // Limnology and Oceanography. 1982. Vol. 27, iss. 6. P. 1141–1153.
Marshall H. P. Sinking speed, density and size of euphausiid eggs // Meeresforschung. 1983. Vol. 30, no. 1. P. 1–9.
Marshall H. P., Hirche H. J. Development of eggs and nauplii of *Euphausia superba* // Polar Biology. 1984. Vol. 2, no. 4. P. 245–250.
Marumo R. On the diatom plankton of the Antarctic ocean in the summer of 1946 to 1952 // Records of Oceanographic Works in Japan. New Series. 1953. Vol. 1, no. 2. P. 55–59.
Masao O. Chlorophyll content in the surface water observed during the cruise of the “Fuji” to Antarctica in 1974-1975 // Antarctic Research. 1976. Vol. 57. P. 106–114.
Mauchline J., Fisher L. R. The Biology of Euphausiids. London ; New York : Academic Press, 1964. 454 p. (Advances in Marine Biology ; vol. 7).
McClatchie S., Boyd C. M. Morphological study of sieve efficiences and mandibular surfaces in the Antarctic krill, *Euphausia superba* // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1983. Vol. 40, no. 7. P. 955–967. https://doi.org/10.1139/f83-122
McQuillan H. The Antarctic krill // Western Fisheries. 1962. Vol. 65, no. 4.
McWhinnie M. A., Marciniac P. Temperature responses and tissue respiration in Antarctic Crustacea with particular reference to the *Euphausia superba* // Biology of the Antarctic Seas / Ed. M. O. Lee. Washington, D. C. : American Geophysical Union, 1964. P. 63–72. (Antarctic Research Series ; vol. 1). https://doi.org/10.1029/AR001p0063
Meguro H. Plankton ice in the Antarctic Ocean // Antarctic Research. 1962. Vol. 14. P. 1192–1199.
Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton // Limnology and Oceanography. 2000. Vol. 45, iss. 3. P. 569–579. https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569
Meyer M. A., El-Sayed S. Z. Grazing of *Euphausia superba* Dana on natural phytoplankton populations // Polar Biology. 1983. Vol. 1. P. 193–197. https://doi.org/10.1007/BF00443187
Mezykowski T., Rakusa-Suszczewski S. The circadian rhythms in *Euphausia superba* Dana and its carbohydrate metabolism // Meeresforschung. 1978–1979. Vol. 27, no. 2. P. 124–129.
Mikhalev Yu. Whales of the Southern Ocean. Biology, Whaling and Perspectives of Population Recovery. Cham, Switzerland : Springer, 2019. 408 p. (Advances in Polar Ecology ; vol. 5). https://doi.org/10.1007/978-3-030-29252-2
Minkina N. I., Samyshev E. Z., Chmyr V. D., Seregin S. A. Relative evaluation of assimilation of primary production by krill, salps and bacterioplankton in Atlantic Sector of Antarctic (ASA) under the condition of mass of development of gelatinous animals // Abstracts of the Second International Symposium on Krill, 23–27 Aug. 1999. Santa Cruz, USA, 1999. P. 33–35.
Minkina N. I., Samyshev E. Z., Pakhomov E., Melnikov V. V. Temporal and spatial variability of energy exchange in Antarctic salps // Research Square. 2022. 19 p. (Preprint). https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1243247/v1
Morris D. J., Ward P., Clarke A. Some aspects of feeding in the Antarctic krill, *Euphausia superba* // Polar Biology. 1983. Vol. 2, no. 1. P. 21–26.

Mullin M. M. In situ measurement of filtering rates of the salp, *Thalia democratica*, on phytoplankton and bacteria // Journal of Plankton Research. 1983. Vol. 5, iss. 2. P. 279–289. https://doi.org/10.1093/plankt/5.2.279
Mulling B. W., Priddle J. Relationships between bacteria and phytoplankton in the Bransfield Strait and Southern Drake Passage // *British Antarctic Survey Bulletin*. 1987. Vol. 76. P. 51–64.
Muralikrishna I. V. Ocean Color Studies in Arabian Sea // Remote sensing Applications in Marine Science and Technology. Dordrecht, Holland : Reidel Publ. Comp., 1983. P. 299–316.
Mutsuda O., Ishikawa S., Kawaguehi K. Seasonal variation of downward flux of particulate organic matter under Antarctic fast ice // Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology. 1987. Vol. 1. P. 23–24.
Naganobu M., Nirano T. Geographical distribution of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana, and its environmental structure // Memoirs of National Institute of Polar Research. Spec. iss. 1982. Vol. 23. P. 1–4.
Nagata T. Some basic problems in the Antarctic krill population // Antarctic Research. 1983. Vol. 79. P. 42–54.
Nast F. The vertical distribution of larval and adult krill (*Euphausia superba* Dana) on a time station of Elephant Island, South Shetland // Meeresforschung. 1979. Vol. 29. P. 103–118.
Negri A., Burns K., Boyle S., Brinkman D., Webster N. Contamination in sediments, bivalves and sponges of MacMurdo Sound, Antarctica // Environmental Pollution. 2006. Vol. 143, iss. 3. P. 456–467. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.12.005
Nemoto T. Feeding of baleen whales and krill and the value of krill as a marine resource in the Antarctic // Symposium on Antarctic Oceanography, Santiago, Chile, Sept., 13-16, 1966 / Ed. R. I. Currie. Cambridge : Scott Polar Research Institute, 1968. P. 240–253.
New Findings on Krill // Aquaculture Magazine. 1984. Vol. 10. P. 43–44.
Newhouse J. Daily euphotic zone primary productivity. Pioneer cruise of the International Indian Ocean Expedition // Archivio di Oceanografia e Limnologia. 1967. Vol. 16, no. 1. P. 1–43.
Nicol S., Croxall J., Trathan F., Gales N., Murphy E. J. Opinion. Paradigm misplaced? Antarctic marine ecosystem are affected by climate change as well as biological processes and harvesting // Antarctic Sciences. 2007. Vol. 19, no. 3. P. 291–295. https://doi.org/10.1017/S0954102007000491
Niederlandische Liste. Atlasten Spektrum 3/95 // PTS limits and levels of concern in the environment, food and human tissues. 1995. Chap. 3. P. 29–32.
Nolting R. F., de Baar H. J. W. Behaviour of nickel, copper, zinc and cadmium in the upper 300 m of a transect in the Southern Ocean (57-62°S, 49°W) // Marine Chemistry. 1994. Vol. 45, iss. 3. P. 225–242.
Odening K., Bannasch R. Biologische Forschung in der Antarktis // Wissenschaft und Fortschritt. 1981. No. 5. P. 181–186.
Odum E. F., de la Cruz A. A. Detritus as a major component of system // American Institute of Biological Scientists Bulletin. 1963. Vol. 13, no. 3. P. 39–40.
Öquist J., Hagström A., Alm P., Samuelsson G., Richardson K. Chlorophyll “a” fluorescense, an alternative method for estimating primary production // Marine Biology. 1982. Vol. 68, no. 1. P. 71–75. https://doi.org/10.1007/BF00393143
Opalinski K. W. Heartbeat rate in the Antarctic crustaceans: *Euphausia superba* and *Parathemisto gaudichaudi* // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1979. Vol. 26, no(s) 1–2. P. 91–100.
Opalinski K. W., Maciejewska K., Georgieva L. V. Notes on food selection in the Antarctic krill, *Euphausia superba* // Polar Biology. 1997. Vol. 17. P. 350–357.
Palmisano A. C., Sullivan C. W. Sea ice microbial communities (SIMCO). 1. Distribution abundance, and primary production of ice microalgae in McMurdo sound, Antarctica in 1980 // Polar Biology. 1983. Vol. 2, no. 3. P. 171–177.
Pakhomov E. A., Dubischar C., Strass V., Brichta M., Bathmann U. The tunicate *Salpa thompsoni* ecology in the Southern Ocean. – I. Distribution, biomass, demography and feeding ecophysiology // Marine Biology. 2006. Vol. 149. P. 609–623. https://doi.org/10.1594/PANGAEA.847635
Pakhomov E. A., Dubishar C., Hunt B. P. V., Strass V., Cisewski B., Siegel V., von Harbou L., Gurney L., Kitchener J., Bathmann U. Biology and life cycles of pelagic tunicates in the Lazarev Sea, Southern Ocean // Deep-Sea Research Part II: Tropical Studies in Oceanography. 2011. Vol. 58, iss. 13–16. P. 1677–1689. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.11.014
Pakhomov E. A., Hunt P. V. Trans-Atlantic variability in ecology of the pelagic tunicate *Salpa thompsoni* near the Antarctic Polar Front // Deep–Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2017. Vol. 138. P. 126–140. http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.03.001

Pakhomov E. A., Froneman P. W. Mesozooplankton dynamics in the eastern Atlantic sector of the Southern Ocean during the austral summer 1997/1998 – Part 2: Grazing impact // Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2004. P. Vol. 51, iss. 22–24. P. 2617–2631. https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2000.11.002

Pakhomov E. A., Froneman P. W., Perissinoto R. Salp/krill interactions in the Southern Ocean: spatial segregation and implications for the carbon flux // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. 2002. Vol. 49, iss. 9–10. P. 1881–1907. https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00017-6

Paraskiv A. A., Mirzoeva N. Yu., Tereshchenko N. N., Proskurnin V. Yu., Sidorov I. G., Arkhipova S. I., Morozov E. G. Heavy Metals and Anthropogenic Radionuclides in the Region of the Antarctic Peninsula // Antarctic Peninsula Region of the Southern Ocean: Oceanography and Ecology / Eds: E. G. Morozov, M. V Flint., V. A. Spiridonov. Cham, Switzerland : Springer, 2021. **C**hap. 29. P. 433–454. (Advances in Polar Ecology ; vol. 6). https://doi.org/10.1007/978-3-030-78927-5_27

Pequegnat W. E. Whales, plankton and man // Scientific American. 1958. Vol. 198, no. 1. P. 84–91.

Perissinotto R., Pakhomov E. A. The trophic role of the tunicate *Salpa thompsoni* in the Antarctic marine ecosystem // Journal of Marine Systems. 1998. Vol. 17, iss. 1–4. P. 361–374. https://doi.org/10.1016/S0924-7963(98)00049-9

Perry F. A., Atkinson A., Sailley S. F., Tarling G. A., Hill S. G., Lucas C. H., Mayor D. J. Habitat partitioning in Antarctic krill: Spawning hotspots and nursery areas // PLoS ONE. 2019. Vol. 14, no. 7. Art. no. eo219325 (25 p.). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0219325

Perry M. J., Talbot M. C., Alberts R. S. Photoadaptation in marine phytoplankton: Response of the photosynthetic unit // Marine Biology. 1981. Vol. 62, no(s) 2/3. P. 91–101. https://doi.org/10.1007/BF00388170

Petri G., Zauke G.-P. Trace metals in crustaceans in the Antarctic Ocean // Ambio. 1993. Vol. 22. P. 529–536.

Platt T., Irwin B. Caloric content of phytoplankton // Limnology and Oceanography. 1973. Vol. 18, iss. 2. P. 306–310. https://doi.org/10.4319/lo.1973.18.2.0306

Provasoli L. Organic regulation of phytoplankton fertility // The Sea. Vol. 2 / Ed. M. N. Hill. New York ; London : Wiley - Interscience, 1963. P. 165–231.

Purcell J. E. Extension of methods for jelly-fish and ctenophore trophic ecology on to large-scale research // Hydrobiologia. 2009. Vol. 616. P. 23–50. https://doi.org/10.1007/s10750-008-9585-8

Quetin L. B., Ross R. M. Larval growth and hatching under pressure of eggs of *Euphausia superba* // Antarctic Journal of the United States. 1983. Vol. 18, no. 5. P. 200–202.

Rakusa-Suszczewski S. The role of near-shore research in gaining an understanding of the functioning of Antarctic ecosystem // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1980. Vol. 27, no. 2. P. 229–233.

Rakusa-Suszczewski S. Krill larvae in the Atlantic sector of the Southern Ocean during FIBEX 1981 // Polar Biology. 1984. Vol. 3, no. 3. P. 141–147.

Rakusa-Suszczewski S., Opalinski K. W. Oxygen consumption in *Euphausia superba* // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1978. Vol. 25, no. 3. P. 633–642.

Reading A. M. Antarctic seismicity and neotectonics // Royal Society of New Zealand Bulletin. 2002. Vol. 35. P. 479–484.

Reference Methods No. 7 and No. 11. UNEP/FAO/IAEA/IOC. Determination of total cadmium, zinc, lead and copper inselected marine organisms byflamelessatomic absorption spectrophotometry. Reference Methods for the Marine Pollution studies. Geneva : UNEP., 1984. No. 11, Rev.1. 21 p.

Reinke M. On the feeding and locomotory Physiology of *Salpa thompsoni* and *Salpa fusiformis* // Berichte zur Polarforschung. 1987. Vol. 36. P. 1–87.

Riley G. A. Particulate organic matter in sea water // Advances in Marine Biology. 1970. Vol. 8. P. 1–118. https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60491-5

Report of the Tenth Meeting of the Scientific Committee for the Conservation of Antarctic Living Resources, Hobart, Australia, 21-25 Oct., 1991. Hobart : CCAMLR, 1991. 429 p. (SX-CAMLR-X).

Rivkin R. B., Puff M. Diel periodicity photosynthesis in polar phytoplankton: influence on primary production // Science. 1987. Vol. 283, iss. 4831. P. 1285–1288. https://doi.org/10.1126/science.238.4831.1285

Roe H. S. J. Vertical distribution of euphausiids and fish in relation to light intensity in the Northeastern Atlantic // Marine Biology. 1983. Vol. 77, no. 3. P. 287–293. https://doi.org/10.1007/BF00395818

Ross M., Quetin L. B. *Euphausia superba*: fecundity and physiological ecology of its eggs and larvae // Antarctic Journal of the United States. 1982. Vol. 17, no. 5. P. 166–167.

Ross M., Quetin L. B. *Euphausia superba*: A critical review of estimates of annual production // Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry. 1988. Vol. 90, iss. 3. P. 499–505. https://doi.org/10.1016/0305-0491(88)90288-X
Runcie J. W., Riddle M. J. Metal concentrations in macroalgae from East Antarctica // Marine Pollution Bulletin. 2004. Vol. 49, iss. 11–12. P. 1109–1126. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.09.001
Ruud T. T. On the biology of southern Euphausiidae // Hvalrådets skrifter. 1932. Vol. 2. P. 1-105.
Sampling of selected marine organisms and sample. Reference Methods for Pollution Studies. Geneva : UNEP, *1984*. No. 7, Rev. 2. UNEP/FAO/IAEA/IOC
Samyshev E. Z. Antarctic krill and the structure of planktonic community in its distribution area. 2nd ed. Moscow : Nauka, 1991. 168 p. [recently included Chapter VI. Sevastopol : EKOSI-Gydrophysica, 2002. 268 p.].
Samyshev E. Z. The structure and functioning of Antarctic marine coastal ecosystems in the conditions of natural and anthropogenic contaminations // Morskoj ekologicheskij zhurnal. 2011. Vol. 10, no. 2. P. 3–25. (In English).
Samyshev E. Z. The structure and functioning of marine ecosystem in Argentine Islands waters // Reports of Science Committee of CCAMLR, Working Group of Ecological Monitoring and Management (SC-CCAMLR/WG-EMM-11/5), Busan (S. Korea), 27 June 2011. [Busan], 2011a. No(s) 2.1. P. 1–5.
Samyshev E. Z., Kopytov Yu. P. Pollution of the environment and hydrobionts by heavy metals in region of the archipelago Argentine islands // Polar Research - Arctic and Antarctic perspectives in the Intern. Polar Year : Abstr. Volume, St. Petersburg, Russia (July 8th-11th, 2008). St. Petersburg, 2008. P. 264.
Samyshev E. Z., Minkina N. I. Coastal ecosystem contamination by heavy metals as an indicator of climate change in Antarctica // Journal of Computational and Theoretical Nanoscience. 2019. Vol. 16, no. 1. P. 228–236. https://doi.org/10.1166/jctn.2019.7729
Sarchage D. Zur Lange-Gewicht - Beziehung beim antarktishen krill (*Euphausia superba*) // Meeresforschung. 1977–1978. Vol. 26. P. 47–49.
Sawamoto S., Kikuno T., Sugai J., Komaki Y. Some observation on the feeding activity of Antarctic krill in the Indian sector of the Antarctic Ocean // Antarctic Research. 1983. Vol. 77. P. 43–44.
Segawa S., Kato M., Murano M. Respiration and ammonia extraction rates of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana // Transactions of the Tokyo University of Fisheries. 1982. Vol. 5. P. 177–187.
Segawa S., Kato M., Murano M. Growth, moult and filtration rate of krill in laboratory conditions // Memoirs of National Institute of Polar Research. Spec. iss. 1983. No. 27. P. 93–108.
Seki H., Zo Bell C. E. Microbial assimilation of carbon dioxide in the Japan Trench // Journal of the Oceanographic Society of Japan. 1967. Vol. 23, no. 4. P. 182–188.
Shannon C. E. A mathematical theory of communication // The Bell System Technical Journal. 1948. Vol. 27. P. 379-423 ; 623–656.
Shulenberger E. *Euphausia superba* Dana. Super-swarms of Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) // Antarctic Journal of the United States. 1983. Vol. 18, no. 5. P. 194–198.
Siegel V. Investigation on krill (*Euphausia superba*) in the southern Weddell Sea // Meeresforschung. 1982a. Vol. 29, no. 4. P. 244–252.
Siegel V. Untersuchungen und nachtaichkonsentrationen der antarktischen krills *Eupausia superba* // Archiv für Fischereiwissenschaft. 1982b. Vol. 33, no. 1. P. 113–125.
Slawyk G. ^{13}C and ^{15}N uptake by phytoplankton in the Antarctic upwelling area: Results from the Antipod 1 cruise in the Indian Ocean sector // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 1979. Vol. 30, no. 4. P. 431–448. https://doi.org/10.1071/MF9790431
Smetacek V., Nicol S. Polar ocean ecosystems in a changing world // Nature. 2000. Vol. 437. P. 362–368. https://doi.org/10.1038/nature04161
Smith R. A. The theoretical basis and specific growth rate from chlorophyll, light and temperature data // Ecological Modelling. 1980. Vol. 10, iss. 3–4. P. 243–264. https://doi.org/10.1016/0304-3800(80)90062-9
Smith R. C., Baker K. S. Biology effective dose transmitted by culture bottles in ^{14}C productivity experiments // Limnology and Oceanography. 1980. Vol. 25, iss. 2. P. 364–366. https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.2.0364
Sorokin Yu. I. On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic water // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. 1971. Vol. 56, iss. 1. P. 1–48. https://doi.org/10.1002/iroh.19710560102

Stein M., Rakusa-Suszszewski S. Mesoscale structure of water masses and bottom topography as the basis for krill distribution in the SE Bransfield Strait February-March 1981 // Meeresforschung. 1984. Vol. 30, no. 2. P. 73–81.

Stomska A. W., Panasiuk−Chodnicka A. A., Żmijewska M. I., Mańko M. K. Variability of *Salpa thompsoni* population structure in the Drake Passage in summer season 2010 // Polish Polar Research. 2015. Vol. 34, no. 4. 391–404. https://doi.org/10.1515/popore-2015-0020

Stomska A. W., Panasiuk A., Weydmann-Zwolicka A., Wawrzynek-Borejko J., Konik M., Siegel V. Historical abundance and distribution of *Salpa thompsoni* hot spots in the Southern Ocean and projections for further ocean warming // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 2021. Vol. 31, iss. 8. P. 2095–2102. https://doi.org/10.1002/aqc.3443

Spies A. Growth rates of Antarctic marine phytoplankton in the Weddell Sea // Marine Ecology Progress Series. 1987. Vol. 3. P. 267–274.

Steyaert I. Distribution of plankton diatoms along an African-Antarctic transect // Investigacion Pesquera. 1973. Vol. 37, no. 2. P. 295–328.

Steyaert I. Distribution of some selected diatom species during the belgo-dutch Antarctic expedition of 1964-65 and 1966-67 // Investigacion Pesquera. 1974. Vol. 38, no. 2. P. 259–267.

Straskrabova V., Desortova B. Bakterielle Ausnutzung der extrazellulären Algenprodukte // III Internationales Hydromikrobiologisches *Symposium*, *Smolenice*,. *3-6 Juni 1980* / Verlag der Slowakischen Akademie der Wissenschaften. Bratislawa, 1981. P. 423–434.

Strathmann R. S. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume // Limnology and Oceanography. 1967. Vol. 12, iss. 3. P. 411–418. https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.3.0411

Strickland J. D. H. Solar radiation penetration the Ocean. A review of requirements, data and methods of measurement with particular reference to photosynthetic productivity // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. 1958. Vol. 15, no. 3. P. 453–493. https://doi.org/10.1139/f58-022

Strickland J. D. H. Microbial activity in aquatic environments // Microbes and Biological Productivity : Twenty-First Symposium of the Society for General Microbiology / Eds: D. E. Hughes, A. H. Rose. Cambridge : Cambridge University Press, 1971. P. 231-253.

Sutherland K. R., Madin L. P., Stocker R. Filtration of submicrometer particles by pelagic tunicates // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2010. Vol. 107, no. 34. P. 15129–15134. https://doi.org/10.1073/pnas.1003599107

Takahashi T. Distribution of underwater irradiance, turbidity and suspended matter in the Antarctic Ocean and their relations to Antarctic krill distribution // Transactions of the Tokyo University of Fisheries. 1979. Vol. 3. P. 61–70.

Terry K. L., Caperon J. Phytoplankton growth response to deep water // Marine Environmental Research. 1982a. Vol. 7, iss. 3. P. 211–225. https://doi.org/10.1016/0141-1136(82)90032-0

Terry K. L., Caperon J. Phytoplankton assimilation of carbon, nitrogen and phosphorus in response to enrichment with deep-ocean water // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 1982b. Vol. 29, iss. 10. P. 1251–1258.

Tilman D., Hillerislambers J., Harpole S., Dybzinski R., Fargione J., Clark C., Lehman C. Does metabolic theory apply to community ecology? It's a matter of scale // Ecology. 2004. Vol. 85, iss. 7. P. 1797–1799. https://doi.org/10.1890/03-0725

Tome A. P., Marschoff E. Cálculo de algunos parámetros que hacen al manejo de Euphausia Superba Dana, como recurso renovable. Koblenz, Deutschland : Versandantiquariat Petra Gros GmbH & Co. KG, 1977. (Direccion Nacional del Antartico, Contribucion / Instituto Antartico Argentino ; no. 200). (In Spanish).

Torres J. J., Childress J. J. Relationship of oxygen consumption to swimming speed in *Euphausia pacifica*. 1. Effects of temperature and pressure // Marine Biology. 1983. Vol. 74, iss. 1. P. 79–86. https://doi.org/10.1007/BF00394278

Tranter D. I. Interlinking of physical and biological processes in the Antarctic Ocean // Oceanography and Marine Biology : An Annual Review. 1982. Vol. 20. P. 11–35.

Vargas C. A., Madin L. P. Zooplankton feeding ecology: clearance and ingestion rates of the salps *Thalia democratica*, *Cyclosalpa affinis* and *Salpa cylindrica* on naturally occurring particles in the Mid-Atlantic Bight // Journal of Plankton Research. 2004. Vol. 26, iss. 7. P. 827–833. https://doi.org/10.1093/plankt/fbh068

Vinogradov M. E., Menshutkin V. V., Shushkina E. A. On mathematical simulation of a pelagic ecosystem in tropical waters of the ocean // Marine Biology. 1972. Vol. 16. P. 261–268. https://doi.org/10.1007/BF00347747

Vodopivez C., Mac Cormack W. P., Villaamil E. , Curtosi A., Pelletier E., Smichowski P. Evidence of pollution with hydrocarbons and heavy metals in the surrounding of Jubany Station // Berichte zur Polar und Meeresforschung. 2008. Vol. 571. P. 357–364.

Vollenweider R. A. Calculation models of photosynthesis – depth curves and some implication regarding day rate estimates in primary production measurements // Primary Productivity in Aquatic Environments : Proceedings of an I. B. P. PF Symposium, Pallanza, Italy, April 26–May 1, 1965 / Ed. C. R. Goldmen. Berkeley, California : Univ. of California Press, 1966. P. 425–428. (Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia dott. Marco De Marchi ; vol. 18).

Voronina N. M. An attempt of a functional analysis of the distribution range of *Euphausia superba* // Marine Biology. 1974. Vol. 24, iss. 4. P. 13–19. https://doi.org/10.1007/BF00396101

Voronina N. M. Comparative abundance and distribution of major filter-feeders in the Antarctic pelagic zone // Journal of Marine System. 1998. Vol. 17, iss. 1–4. P. 375–390. https://doi.org/10.1016/S0924-7963(98)00050-5

Walsh I. I. Vertical distribution of Antarctic phytoplankton. II. A comparison of phytoplankton standing crops in the Southern ocean with that of Florida strait // Limnolology and Oceanography. 1969. Vol. 14, iss. 1. P. 84–95. https://doi.org/10.4319/lo.1969.14.1.0086

Walsh I. I. Relative importance of habitat variables in predicting the distribution of phytoplankton at the ecotone of the Antarctic upwelling ecosystem // Ecological Monographs. 1971. Vol. 41, iss. 4. P. 291–309. https://doi.org/10.2307/1948495

Webb A. L., Hughes K. A., Grand M. M., Lohan M. C., Peck L. S. Sources of elevated heavy metals concentration in sediments and benthic marine invertebrates of the western Antarctic Peninsula // Science of the Total Environment. 2020. Vol. 698. Art. no. 134268 (14 p.). https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134268

Westlake D. F. Some problems in the measurement of radiation under water: A review // Photochemistry and Photobiology. 1965. Vol. 4, iss. 5. P. 849–868. https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.1965.tb07933.x

Williams P. M. The distribution and cycling of organic matter in the ocean // Organic Compound in Aquatic Environments. New York : M. Decker, 1971. P. 145–163.

Williams P. M., Le B. Biological and chemical aspects of dissolved organic material in sea water // Chemical Oceanography. Vol. 2 / Eds: J. P. Riley, G. Skirrow. London ; New York : Academic Press, 1975. P. 301–363.

Witek L., Kalinowski I., Grelowski A., Wolnomiejski N. Studies of aggregations of krill (*Euphausia superba*) // Meeresforschung. 1981. Vol. 28, no. 4. P. 228–243.

Wolter K. Bacterial incorporation of organic substances released by natural phytoplankton population // Marine Ecology Progress Series. 1982. Vol. 17, iss. 3. P. 287–295.

Wormuth J. H. Zooplankton associated with superswarms of Antarctic krill // Antarctic Journal of the United States. 1983. Vol. 8, iss. 5. P. 199–200.

Worrest R., Brooker D., van Dyke H. Results of primary productivity study as affected by the type of glass in the culture bottles // Limnology and Oceanography. 1980. Vol. 25, iss. 2. P. 360–364. https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.2.0360

Yakovenko V. A., Spiridonov V. A., Gorbatenko K. M., Shadrin N. V., Samyshev E. Z., Minkina N. I. Macro- and mesozooplankton in the Powell Basin (Antarctica): species composition and distribution of abundance and biomass in February 2020 // Antarctic Peninsula Region of the Southern Ocean: Oceanography and Ecology / Eds: E. G. Morozov, M. V Flint., V.A. Spiridonov. Cham, Switzerland : Springer, 2021. P. 409–420. (Advances in Polar Ecology ; vol. 6). https://doi.org/10.1007/978-3-030-78927-5_27

Yamaguchi Y., Sibata Y. Standing stock and distribution of phytoplankton chlorophyll in the Southern ocean, South of Australia // Transactions of the Tokyo University of Fisheries. 1982. Vol. 5. P. 11–128.

Young D. A., Wilson T. J. Seismic detection of an active subglacial magmatic complex in Marie Byrd Land, Antarctica // Nature Geoscience. 2013. Vol. 6. P. 1031–1035. https://doi.org/10.1038/ngeo1992

Zo Bell G. E. Bacterial life in the deep sea // Bulletin of the Misaki Marine Biological Institute, Kyoto University. 1946. Vol. 12. P. 77–96.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 5

КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНОГО РЕГИОНА ИССЛЕОВАНИЯ (ОБЗОР) 13

ГЛАВА I. АНТАРКТИЧЕСКИЙ КРИЛЬ (*EUPHAUSIA SUPERBA* DANA): ОСНОВНЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ 18

1.1. Распределение икры и личинок и схема жизненного цикла 18
1.1.1. Материал и методика 22
1.1.2. Результаты исследований и их обсуждение 23
1.2. Закономерности распределения взрослой части популяции и оценка запасов 40
1.2.1 Материал и методика 45
1.2.2. Результаты исследований и их обсуждение 53
1.3. Пищевой рацион криля и элементы его балансового равенства 82
1.3.1. Материал и методика 85
1.3.2. Результаты и их обсуждение 87

Глава II. ФИТОПЛАНКТОН: СОСТАВ, ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИИ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И УРОВЕНЬ РАЗВИТИЯ 101

2.1. Материал и методика 106
2.2. Состав, особенности сукцессии и распределения, обилие 109

Глава III. УРОВЕНЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ 136

3.1. Материалы и методика 138
3.2. Результаты и обсуждение 141

ГЛАВА IV. БАКТЕРИОПЛАНКТОН: КОНЦЕНТРАЦИЯ, ПРОДУКЦИЯ, БАКТЕРИАЛЬНАЯ ДЕСТРУКЦИЯ 150

4.1. Материалы и методика 155
4.2. Результаты исследований и обсуждение 157

Глава V. МЕЗОЗООПЛАНКТОН 171

5.1. Состав, распределение, уровень развития мезозоопланктона 174
5.1.1. Материал и методика 174
5.1.2. Результаты исследований и их обсуждение 175
5.2. Трофическая структура зоопланктона 198
5.2.1. Материал и методика 198
5.2.2. Результаты и их обсуждение 200

ГЛАВА VI. МИКРОЗООПЛАНКТОН (ИНФУЗОРИИ): СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, УРОВЕНЬ РАЗВИТИЯ 224

6.1. Материал и методика 225
6.2. Результаты и обсуждение 226

ГЛАВА VII. ВЗВЕШЕННОЕ ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО: СОДЕРЖАНИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБРАЗОВАНИЯ 236

7.1. Материал и методика 238
7.2. Результаты и обсуждение 239

ГЛАВА VIII. САЛЬПЫ 250

8.1. Влияние океанографических условий на распределение сальп 250
8.2. Энергетический метаболизм антарктической *Salpa thompsoni* Foxton и его временная и пространственная изменчивость 263
8.2.1. Методы и материалы исследований 265

8.2.2. Результаты и их обсуждение 270
8.3. Элементы энергетического баланса сальп Томпсона 287
8.3.1. Материал и методика 288
8.3.2. Результаты и их обсуждение 291
ГЛАВА IX. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ ПЛАНКТОНА И ПЕРСПЕКТИВЫ ПРОМЫСЛА КРИЛЯ 308
ГЛАВА X. СОВРЕМЕННОЕ ПРИРОДНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ АНТАРКТИЧЕСКОЙ ЭКОСИСТЕМЫ 333
10.1. Материалы и методы 335
10.2. Результаты и обсуждение 339
10.2.1. Исследования загрязнения грунтов и донных осадков 339
10.2.2. Загрязненность гидробионтов 344
Заключение 361
Литература 367

CONTENTS

Introduction 5
Brief physico-geographical description of the investigated region (review) 13
Chapter I. Antarctic krill (Euphausia superba Dana): main biological characteristics 18
1.1. Distributions of eggs and larvae and life cycle scheme 18
1.1.1. Material and methods 22
1.1.2. Results of the research and discussion 23
1.2. Patterns of distribution of the adult portion of the population and the stock assessment 40
1.2.1. Material and methods 45
1.2.2. Results of the research and discussion 53
1.3. Food ration and elements of its balance equality 82
1.3.1. Material and methods 85
1.3.2. Results and discussion 87
Chapter II. Phytoplankton: composition, features of succession, distribution and level of development 101
2.1. Material and methods 106
2.2. Results and discussion 109
Chapter III. Primary production level 136
3.1. Material and methods 138
3.2. Results and discussion 141
Chapter IV. Bacterioplankton: concentration, production, bacterial destruction 150
4.1. Material and methods 155
4.2. Results and discussion 157
Chapter V. Mesozooplankton 171
5.1. Composition, distribution, level of development of mesozooplankton 174
5.1.1. Material and methods 174
5.1.2. Results and discussion 175
5.2. Trophic structure of zooplankton 198
5.2.1. Material and methods 198
5.2.2. Results and discussion 200
Chapter VI. Microzooplankton (infusoria): composition, distribution, level of development 224
6.1. Material and methods 225
6.2. Results and discussion 226
Chapter VII. Suspended organic matter: the abundance, distribution, generation rate 236
7.1. Material and methods 238
7.2. Results and discussion 239
Chapter VIII. Salps 250
8.1. Influence of oceanographic conditions on the distribution of salps 250
8.2. Energetic metabolism of Antarctic Salpa thompsoni Foxton and its temporal and spatial variability 263
8.2.1. Material and methods 265
8.2.2. Results and discussion 270
8.3. Elements of the energy balance of *Salpa thompsoni* 287
8.3.1. Material and methods 288
8.3.2. Results and discussion 291

Глава IX. Functional role of the major components of plankton and prospects for krill fishing 308
Глава X. Modern natural contamination of the Antarctic ecosystem 333
10.1. Material and methods 335
10.2. Results and discussion 339
10.2.1. Studies of soil pollution and bottom sediments 339
10.2.2. Contamination of hydrobionts 344
Conclusion 361
References 367