

ПРОБ 2011

ПРОБ 23

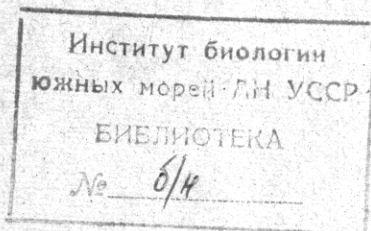
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

БИОЛОГИЯ МОРЯ

Вып. 19

ПРОДУКЦИЯ И ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ
В СООБЩЕСТВАХ ПЛАНКТОННЫХ
ОРГАНИЗМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ — 1970

СТРУКТУРА ПИЩЕВЫХ СЕТЕЙ, ПЕРЕДАЧА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ В ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

Т.С.Петипа, Е.В.Павлова, Г.Н.Миронов

Для исследования потока вещества и энергии через трофические уровни в том или ином сообществе необходимо изучить структуру пищевых цепей, или сетей. В данном сообщении рассматриваются схемы пищевых взаимоотношений в эпи- и батипланктонном сообществах Черного моря, которые относятся к различным экологическим системам. Нами исследованы величины удельных скоростей потребления, накопления и расхода вещества и энергии у основных экологических группировок каждого трофического уровня сообществ. На основании полученных материалов высказано суждение о главном направлении и характере потока вещества и энергии в каждой экосистеме. Определялась также эффективность передачи вещества и энергии от одного трофического уровня к другому.

На основании изучения способа питания, состава пищи, физиологических показателей и поведения организмов разного возраста были выделены экологические группировки, или жизненные формы /Петипа, 1967/. Выделение жизненных форм позволяет объединить все разнообразные виды организмов в крупные экологические единицы, представляющие собой определенный экотип.

Для проведения исследований ранним летом был выбран наиболее устойчивый район в галистазе западной половины моря. В этот период, когда почти все планктоноядные рыбы питаются и нерестятся у берегов, а их молодь в этом районе еще отсутствует,

пелагические сообщества состоят практически только из фито- и зоопланктона.

Эпипланктонное сообщество Черного моря занимает довольно тонкий слой воды, в основном выше термоклина, батипланктонное - обитает в значительно большей водной толще, под термоклином.

Фитопланктон в исследованном районе состоял главным образом из *Dinoflagellata*, в том числе из *Noctiluca miliaris* и *Diatomea*. Зоопланктон включал в основном 8 видов *Copepoda*, 2 вида *Chaetognatha*, 1 вид *Appendicularia*, 1 вид *Stenophora* и различные виды личинок *Lamellibranchiata*, *Gastropoda* и *Polychaeta*. Такой состав планктона в Черном море преобладает в течение большей части года, когда верхний предел температуры поверхностного слоя воды равен 17-18°C. В теплое время года резко возрастает значение самых мелких форм фитопланктона, а также бактерий и инфузорий. В зоопланктоне летом, в отличие от зимы, существенную роль играют тонкие фильтраторы, главным образом из *Gladocera*.

В настоящей работе приведены предварительные результаты обработки материалов, собранных на многосуточной якорной стоянке исследовательского судна в выбранном районе, представляющие собой в большинстве случаев средние данные 10 - 40 наблюдений или экспериментов.

Материал и методика

Наряду со сбором планктона на четырех суточных станциях /20 серий/, в исследованном районе на различных глубинах получены показатели по следующим факторам среды: освещенность, температура, соленость, течения, кислород, биогенные соли - фосфаты, нитраты /по материалам лабораторий гидрологии и гидрохимии/, детрит.

Сбор фитопланктона производили однолитровым батометром Нансена, зоопланктона - двумя сетями типа Джеди с диаметром входных отверстий 50 и 80 см. Диаметр отверстий фильтрующего конуса сетей равен 130 μ . Темп размножения водорослей /данные Л.А.Ланской/ и траты на обмен животных /Павлова, 1967, 1968; Петипа, 1966, 1966а/ определяли экспериментально в основном на борту судна /в лаборатории/ или в море /метод склянок, вывешиваемых на разные глубины/. Прирост животных рассчитывали по продолжительности развития возрастных стадий при соответствующей температуре /Сажина, 1960, 1961, и др./ и изменению

их веса в море при переходе из одной стадии в другую / Пети-па, 1966 а, б/. Плодовитость животных определена Л.И.Сажинной экспериментальным путем. Величины суточных рационов рассчитывали двумя способами: по содержанию кишечников и продолжительности переваривания пищи; по сумме затрат на прирост и обмен с учетом принятого значения неусвоенной пищи. Количество неусвоенной пищи определялось по разнице между рационами, полученными по наполнению кишечников, и суммарными затратами на прирост и обмен, выраженными в веществе пищи.

Общий прирост, траты на обмен и рационы всей массы организмов того или иного трофического уровня, или жизненной формы, рассчитывали умножением соответствующих данных для одного организма на их среднесуточную численность. Суточная продукция массы вещества трофических уровней сообщества и входящих в них жизненных форм определялась в виде суммы организмов, съеденных за сутки из данного уровня, отмерших в течение суток, разницы биомасс в начале и конце суток и организмов, перешедших за то же время в следующий трофический уровень.

Суточная продукция всего сообщества, или прибыль органического вещества, состояла из суммы суточной прибыли биомассы живых и отмерших организмов по всем трофическим уровням. Расходы энергии всего сообщества организмов на обмен определялись суммированием затрат энергии при дыхании, определенных для каждого трофического уровня.

В исследованном районе изучалось распределение только относительно крупного детрита, образованного за счет отмерших организмов с учетом некоторых продуктов их жизнедеятельности, в частности линьки и дефекации.

Скорость отмирания планктонных организмов определялась следующим путем. Можно принять, что число отмерших за сутки организмов равно числу мертвых, но целых форм, обнаруженных в пробах планктона, деленному на количество дней, в течение которых мертвые организмы сохраняются неразрушенными.

В настоящее время точно еще не установлено, с какой скоростью разрушаются отмершие организмы, хитиновые линичные шкурки и фекалии. Отдельные наблюдения показали, что фекалии и водоросли сохраняются в более или менее целом виде в течение

суток, отмершие животные - в течение двух-четырех, а хитиновые шкурки планктонных ракообразных держатся в толще воды еще дольше, по-видимому, в течение четырех - семи суток.

Скорость линьки у ракообразных, как и скорость дефекации у отдельных массовых представителей группировок, определяли экспериментально.

Если же известно образованное за сутки количество детритных частиц для всех отмеченных групп и продолжительность их сохранения в море в целом виде /или период их постепенного разложения до разрушения/, то можно рассчитать какое примерно количество частиц каждой группы детрита содержится в толще воды при одномоментном наблюдении. Для этого надо число частиц той или иной группы, образованное за сутки, умножить на число суток, в течение которых представители данной группы детрита находятся в воде в неразрушенном состоянии.

В результате проведения соответствующих расчетов были получены приближенные данные по распределению отдельных групп относительно крупного детрита в море.

Результаты

Все организмы, входящие в исследованные планктонные сообщества, можно разделить на 6 трофических уровней: 1/ первичных продуцентов и сапрофагов, 2/ растительноядных организмов, 3/ потребителей смешанной /растительной и животной/ пищи, 4/ хищников I порядка, 5/ хищников II порядка и 6/ хищников III порядка.

Сапрофаги /из фитопланктона/, потребляющие в основном только мертвые остатки организмов всех уровней в виде взвешенного и растворенного органического вещества, включены в первый трофический уровень сообществ на том основании, что они в некотором отношении подобны продуцентам. Сапрофаги, так же, как и продуценты, потребляют мертвые элементы среды. Взвешенное органическое вещество /детрит/ и растворенное органическое вещество являются только промежуточными продуктами процесса разложения мертвого органического вещества, а биогенные соли, потребляемые продуцентами, являются конечными продуктами этого процесса. Кроме того, у многих водорослей в настоящее время еще не представляется возможным полностью отделить автотрофное питание от гетеротрофного. Как известно, большинство *Dinoflagellata* способно питаться обоими способами.

Уровень первичных продуцентов и сапрофагов, состоящий в основном из фитопланктона, исследуемом районе был разделен на три группы в соответствии с пищевыми требованиями консументов из различных экологических группировок, или жизненных форм. Это следующие группы: 1/ мелкий фитопланктон - от 7 до 25-30 μ , 2/ средний фитопланктон - от 30 до 50 μ , 3/ крупный фитопланктон - более 50 μ .

Соотношение между этими группами в эпи- и батипланктонном сообществах в целом одинаково: в обоих сообществах по численности преобладала первая группа фитопланктона. В эпи-планктонном сообществе она составляла 86% всего фитопланктона, вторая и третья группы соответственно - 12 и 2%. В батипланктонном сообществе /от 12 до 100 м глубины/ соотношение между первой, второй и третьей группами составило соответственно 92,6, 3,9 и 3,5%. Однако в батипланктонном сообществе роль крупных форм с глубиной возрастает. Если в слоях 12-25 и 25-50 м численность первой группы составляет 90-96% всего фитопланктона, а численность третьей группы - 3-2%, то в слое 50-75 м численность первой группы уменьшилась до 57%, а численность третьей группы увеличилась до 30%. Аналогичную картину изменения состава фитопланктона с глубиной наблюдал Маргалеф /Margalef, 1967/ в Средиземном море.

Соотношение по биомассе между этими группами в обоих сообществах противоположно их соотношению по численности: первые две группы по всем слоям составляют 0,2 - 1,7%, а третья группа - 97 - 99% общей биомассы фитопланктона в каждом слое.

В целом, основная масса организмов сосредоточена в эпи- и в верхнем слое батипланктонной экосистемы.

Видовой состав каждой группы фитопланктона в обоих сообществах с глубиной претерпевает некоторые изменения. В эпипланктонной экосистеме при температуре 16-18° и в верхнем слое батипланктонной экосистемы при температуре 12° преобладают мелкие и средние *Dinoflagellata*: *Euxiella cordata*, *E. compressa*, *Peridinium steinii*, *Prorocentrum micans* и цепочки мелких *Diatomea*: *Cyclotella caspia*, *Chaetoceros insignis*, *Coscinodiscus ostrupii*. Их численность равна 0,5 - 4,5 млн. кл./м³, биомасса - 1 - 4 мг/м³. Крупные *Dinoflagellata* представлены здесь *Ceratium furca* 0,13 млн. кл./м³; 4,6 мг/м³/, в огромной массе развивается *Noctiluca miliaris* /до 0,019 - 0,043 млн. кл./м³; 2390 - 5103 мг/м³/; из крупных

Diatomea - Rhizosolenia calcaravis/0,006 - 0,014 млн.кл/м³;
2 - 5 мг/м³/.

Все эти водоросли в слоях, где освещенность обычно больше 50 лк, обладают высокими темпами деления - 1 - 3 раза в сутки.

Некоторые водоросли, живущие в верхних слоях батипланктонной экосистемы обитают и в более глубоких /до 75 м / ее слоях. Эти мелкие *C. insignis*, *C. oestrupii*, некоторые виды *Paridium*; средние *Dinoflagellata* - *Glenodinium* sp., *Dinophysis acuta* и др.; крупные - *N. miliaris*.

Некоторые формы приурочены только к относительно глубоким водам и в поверхностных слоях не обнаружены. Так, в слое 25-100 м обитают мелкие Diatomea - тенелюбивая *Nitzschia seriata*, мелкие *Silicoflagellata*, *Distephanus speculum*. Встречаются здесь также крупные *Dinoflagellata* - *Ceratium tripos* и *C. fusus*, а из крупных Diatomea - *Coscinodiscus jnischii*, *Rhizosolenia alata*, *Cerataulina bergonii*. Во всех этих слоях /от 25 до 100 м/ температура воды сохраняется всегда постоянной и равна 7 - 8°C, а освещенность колеблется от нескольких до двух-трех десятков люксов. Темп деления водорослей здесь обычно не превышает 0,4 - 0,5 раза в сутки. Только *N. seria* на всех глубинах делится со скоростью 3 раза в сутки.

Особый интерес из представителей третьей группы первого трофического уровня представляет *N. miliaris*, являющаяся сапрофагом. В ее рационе детрит разного размера составляет 70-90%. Суточный рацион низок - 3-5% сырого веса тела /Миронов, 1954/. *N. miliaris* значительно больше развита в батипланктонной системе /численность в слое массового обитания - 43260 экз/м³, биомасса - 5100 мг/м³/, чем в эпипланктонной, соответственно 1900 экз/м³ и 2390 мг/м³.

Остальные пять трофических уровней представлены зоопланктоном.

В уровне растительноядных в эпи- и батипланктонном сообществах выделено по шесть экологических групп. Среди потребителей смешанной пищи и хищников I, II и III порядков - по одной группе в каждом сообществе.

Эти экологические группировки /жизненные формы/ составляют основную массу зоопланктона, преобладая по численности и биомассе. К эпипланктонному сообществу относятся немигрирующие

или слабо мигрирующие организмы, в батипланктонном основную массу организмов составляют мигрирующие животные /табл. I, 2/.

Так, в эпипланктонном сообществе в уровне растительных можно выделить следующие группы, или жизненные формы.

1. Науплиусы III-VI стадий всех копепод сообщества - *Oithona minuta*, *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Pontellidae* с добавлением науплиусов батипланктонных видов. Науплиусы потребляют в основном мелкий и средний фитопланктон, преимущественно формы от 15 до 50 μ . Рацион науплиусов эпипланктонных видов высок - 140% веса тела.

2. I-III копеподитные стадии всех копепод сообщества. Младшие копеподиты - потребители мелких, средних и отчасти крупных водорослей - до 55 - 60 μ . Их рацион также высок - 100 - 125% веса тела.

3. IV-VI копеподитные стадии, самки и самцы *P. parvus*. Это потребители мелких водорослей /до 20-30 μ / при относительно низком рационе /до 45% веса тела/.

4. *Oikopleura dioica* может быть выделена в самостоятельную группу. Это потребитель только мелких водорослей и детритных частиц. Рацион - 60-70% веса тела.

5. Личинки моллюсков и полихет. Всегда присутствующая экологическая группировка, незначительна по численности и биомассе. Это потребители мелких, средних и крупных водорослей, в том числе и детрита, или вообще непитающиеся формы. Рацион питающихся организмов колеблется от 2 до 30% веса тела.

6. IV-VI копеподитные стадии *Pseudocalanus* и *Calanus*. Численность и биомасса их в эпипланктоне очень низка. Это нетипичные обитатели поверхностных вод, они попадают сюда случайно, на короткое время при миграциях, проходя через слой термоклина.

В батипланктонном сообществе в уровне растительных из шести экологических групп три группы те же, что и в эпипланктонном сообществе. Это *Oikopleura dioica* IV-VI копеподитные стадии *Paracalanus parvus* и личинки полихет и моллюсков. Максимальная численность и биомасса организмов этих групп здесь в 1,5 раза ниже, чем в эпипланктонном сообществе. Количество их резко понижается по мере увеличения глубины, а рационы в 2-3 раза ниже в соответствии с более низкой температурой.

Т а б л и ц а I

Потребление и расход вещества экологическими группировками эпипланктонного сообщества при температуре 16-17°C

Жизненные формы	Численность, экз/м ²	Биомасса, мг/м ² / В /	Прирост и разноразличия (ρ)	Траты на обмен /Т/	Суточный рацион /Р/	% вещества пищи от сырого веса тела
Фитопланктон - продуценты и сапрофиты						
Малые формы	113868000	190,8	115,3	20,3*	-	-
Средние "	16212000	243,6	60,9	10,7*	-	-
Крупные "	2592000	28815,0	74,1	7,0*	-	-
В том числе	260500	28658,0	74,1	6,9	93,0	5,0
Растительные						
Nostilusa/	61908	33,0**	9,4	36,8	56,9	129,3
Науплиусы, III-VI	83904	184,7	14,4	57,1	82,4	194,2
Копеподиты, I-III	28296	320,7	8,0	30,0	45,0	35,1
Paracalanus, IV-VI	35940	215,6	16,0	30,0	60,0	16,2
Oikopleura	372	2,4	3,0	9,0	15,0	10,0
Личинки моллюсков, полихет	396	35,5	0,4	4,0	4,8	9,4
Pseudocalanus, IV-VI***)						
Calanus						
Потребители смешанной пищи						
Acartia, Oithona, IV-V, о и ♂	33252	193,5	7,0	68,5	82,8	88,2

Хищники I порядка

<i>Oithona minuta</i> , <i>Oithona similis</i>	37932	175,2	4,8	150,0	164,7	169,0
---	-------	-------	-----	-------	-------	-------

Хищники II порядка

<i>Sagitta</i>	3984	297,3	18,0	48,2	85,2	37,5
----------------	------	-------	------	------	------	------

Хищники III порядка

<i>Pleurobrachia</i> , <i>Medusae</i>	1836	263,2	4,0	140,0	332,5	20,0
---------------------------------------	------	-------	-----	-------	-------	------

* Дыхание взрослых принято равным 15% величины фотосинтеза

ЖЖ Питающиеся и непитающиеся науплиусы.

ЖЖЖ Данные получасового питания за время пребывания в эвипланктоне

Т а б л и ц а 2

Потребление и расход вещества экологическими группировками
офитопланктонного сообщества при температуре 7-12°C

Жизненные формы	Численность, экз/м ²	Биомасса, мг/м ² /в/	Прирост и размножение	Траты на обмен	Суточный рацион/R/	% вещества пищи от сырого веса тела
			P/	T/		
Фитопланктон - продуценты и сапрофиты						
Мелкие формы	202669000	218,5	84,7	14,9%*	-	-
Средние "	8474000	212,7	11,7	2,1%*	-	-
Крупные "	7664000	83080,0	66,3	2,8%*	-	-
/в том числе	739800	81379,2	66,2	2,8	86,4	4,6
Nostiluca/						
Растительные						
Науплиусы, III-IV	249109	167,8%*	6,3	12,5	21,3	58,0
Копеподиты, I-III	76726	385,0	18,8	33,5	66,4	90,3
Paracalanus, IV-VI	13578	136,7	4,0	15,0	22,0	16,0
Oikopleura	52196	313,3	4,0	20,0	30,0	8,0
Личинки моллюсков и полихет	1767	34,5	1,5	4,0	7,0	8,5

Pseudocalanus, IV-VI Calanus	35878	2765,0	13,6	99,2	121,9	198,7
Потребители смешанной пищи						
Acartia, Oithona, IV и V, ♂♂ Acartia	18533	122,0	3,0	34,7	48,1	69,0
Хищники I порядка						
♂♂ Oithona similis, Oithona minuta	33768	187,8	8,5	70,0	87,0	95,0
Хищники II порядка						
Sagitta	402	837,3	9,0	12,3	64,5	20,0
Хищники III порядка						
Pleurobrachia, Medusae	1122	18775,0	2,0	24,3	80,2	3,5

*/ Дыхание водорослей принято равным 15%
величины фотосинтеза.

**/ Питающиеся и непитающиеся наутилусы.

Остальные жизненные формы растительноядного уровня бати-планктона характеризуются некоторым своеобразием. Науплиусы III-VI и копеподиты I-III стадий батипланктонного сообщества отличаются от соответствующих жизненных форм эпипланктонного сообщества по видовому составу. Здесь присутствует, кроме эпипланктонных видов, молодь *Oithona similis*, *Pseudocalanus elongatus*, *Calanus helgolandicus*. Численность организмов в этих группировках в основном ниже, чем в эпипланктонном сообществе, масса примерно такая же, причем с глубиной их численность и биомасса падают. Суточный рацион батипланктонных видов науплиусов и копеподитов значительно ниже /18-20 и 60-70% веса тела/, чем планктонных. Организмы обеих групп - потребители разных водорослей до 60-70μ.

IV-VI копеподитные стадии *Pseudocalanus* и *Calanus* характеризуются малой численностью, но самой высокой биомассой, интенсивными суточными вертикальными миграциями, большими энергетическими затратами и высокими суточными рационами /100-140% веса тела/. Старшие возрастные стадии *Pseudocalanus* и *Calanus* - потребители разнообразного /мелкого, среднего и крупного/ фитопланктона. В их питании наблюдается четкий суточный ритм.

В целом, у мигрирующих растительноядных батипланктонных видов наблюдается постепенное повышение рационов по мере роста организмов, а у немигрирующих эпипланктонных - понижение /Петипа, 1966 а,б/.

Третий трофический уровень включает потребителей смешанной пищи и состоит из одной жизненной формы.

В эту группу входят копеподиты IV-V стадий *Acartia clausi*, *Centropages ponticus*, *Pontellidae*, *Oithona minuta*, *O. similis*. самки и самцы *Acartia* *Centropages*. Эти организмы потребляют мелких и средних водорослей, *Nauplii*, *Copepoda* и мелких копеподитов.

В эпипланктонном сообществе в рассматриваемой группе *O. similis* почти отсутствует, в батипланктонном - это основной представитель группы. Большую роль в батипланктоне играет также *Acartia clausi*, остальные эпипланктонные виды уменьшаются по численности и биомассе в 10-15 раз. Суточные рационы потребителей смешанной пищи в эпи- и батипланктоне составляют соответственно 40 - 144 и 20 - 70% веса тела.

В трофическом уровне хищников I порядка выделена одна жизненная форма, состоящая из хищных *Copepoda*. В эпиланктонном сообществе эта группа состоит из половозрелых форм *O. minuta* *Pontellidae*. Все представители - активные хищники, питающиеся мелкими /до 1,5 мм/ *Copepoda* и *Gladocera*. Суточный рацион *Pontellidae* 40 - 80%. *O. minuta* 158% веса тела.

В батипланктонном сообществе группа хищных *Copepoda* состоит из *O. similis*. Суточный рацион *O. similis* при низкой температуре понижается до 79%.

Трофический уровень хищников II порядка также состоит из одной жизненной формы в каждом из сообществ.

В эпиланктонном сообществе в эту группу входит мелкая *Sagitta setosa*. Ее суточный рацион равен примерно 85% веса тела. *Sagitta* потребляет копепод старших возрастных стадий размером 0,8 - 1,5 мм. *Oikopleura* и собственную молодь.

В батипланктонном сообществе группа хищников II порядка состоит в основном из крупной *Sagitta* sp. Ее суточный рацион, в котором *Copepoda* играют наибольшую роль, составляет 65% веса тела.

Трофический уровень хищников III порядка в исследованном районе состоит главным образом из *Pleurobrachia pilsus* изредка встречались, относящиеся к этой же группе, медузы всех видов. В эпиланктонном сообществе встречен только мелкий *P. pileus* - потребитель животных различных размеров, главным образом *Copepoda*, *Sagitta*. Его суточный рацион - 330% веса тела.

В батипланктонном сообществе резко возрастает роль крупных экземпляров *P. pileus*, их рацион уменьшается до 80% своего веса тела. Состав пищи, по-видимому, меняется незначительно.

Таков состав трофических уровней в эпи- и батипланктонных сообществах Черного моря.

Важную роль в пищевых взаимоотношениях в море играет детрит, относящийся к элементам мертвой среды и поэтому не входящий ни в один из трофических уровней живых организмов. Наряду с другими элементами среды, такими, как биогенные соли и растворенное органическое вещество, детрит выделен в само-

стоятельную группу. Ниже приводятся данные по распределению и скорости образования детрита в море эпи- и батипланктонными сообществами.

Распределение отмершего фитопланктона, или растительного детрита, противоположно распределению живого фитопланктона. В эпипланктонной экосистеме и в верхнем слое батипланктонной экосистемы на глубине до 25 м отмерших водорослей /кроме *N. miliaris* /почти не обнаружено, обычно мертвые клетки составляют здесь 1-2, иногда до 8% живых.

В более глубоких слоях батипланктонной системы число мертвых средних и крупных *Dinoflagellata* и *Diatomea* постепенно увеличивается от 8-20 до 80% численности живых организмов.

Отмершие *Noctiluca* распределяются иначе. В эпипланктонной экосистеме их в 2,4 раза меньше, чем живых. В батипланктонной экосистеме с глубиной абсолютное количество мертвых клеток постепенно уменьшается, а процент мертвых от живых увеличивается от 12% в слое 12-25 м до 60% в слое 75-100 м.

Мертвые водоросли сохраняются в море неразрушенными, в течение одних суток, поэтому наличное число мертвых организмов равно количеству отмерших за сутки. Скорость отмирания фитопланктона по экологическим группам представлена в табл. 3,4.

Наибольшее суточное отмирание обнаружено в группе крупного фитопланктона, в частности у *N. miliaris*. С глубиной количество мертвых клеток всего фитопланктона в исследованный период резко уменьшается.

Распределение и темп образования в море детрита животного происхождения характеризуется следующими особенностями.

Как и у водорослей, абсолютная масса мертвого зоопланктона понижается при увеличении глубины, а процент мертвых организмов от живых возрастает. В эпипланктонной системе количество мертвых животных составляет 1,5% количества живых, в батипланктонной - оно увеличивается от 2,5 в слое 12 - 25 м до 10% в слое 100-150 м. Общее количество мертвых животных в батипланктонной системе составляет 2,5% количества живых организмов.

Максимальное число мертвых организмов среди гетеротрофов обеих экосистем наблюдается у хищников II порядка /*Chaetognatha* /, минимальное - у хищников III порядка /*Pleurobrachia*

Темп образования детрита эпипланктонным сообществом
черного моря /в мг/м² за сутки/

Жизненные формы	Биомасса		Отмира- ние	Дефекация	Длина	Суммарная прибыль детрита Д/В	Д, %
	живых орга- низмов /В/	мертвых организмов /В/					
Продукенты и сапрофиты	29249,6	12593,8	12593,8	183,4	-	12777,2	4,4
Мелкие формы	190,8	4,1	4,1	-	-	4,1	2,1
Средние "	243,6	5,2	5,2	-	-	5,2	2,1
Крупные "	28815,2	12584,5	12584,5	-	-	12584,5	43,7
В том числе Nostilusa /	28658,0	-	12581,0	183,4	-	183,4	0,6
Растительные	792,0	11,6	3,9	30,2	8,2	92,8	11,7
Науплиусы, III-VI	33,1	0,48	0,2	6,5	1,0	7,7	23,3
Копеподиты, I-III	184,7	1,66	0,5	47,5	3,1	51,1	27,7
Paracalanus, IV-VI	320,7	3,85	1,3	17,6	4,0	22,9	7,1
Oikopleura	215,6	5,61	1,9	8,2	-	10,1	4,7
Pseudocalanus, IV-VI	35,5	-	-	0,3	0,1	0,4	1,1
Calanus	2,4	-	-	0,05	-	0,05	2,1
Личинки моллюсков, полихет	193,5	3,48	1,9	15,1	2,4	19,4	10,0
Потребители смешанной пищи	175,2	3,85	1,3	17,9	-	19,2	10,9
Хищники I порядка	297,3	8,32	2,8	24,9	-	27,7	9,3
" II "	263,2	-	0	29,7	-	29,7	11,3
" III "							
Всего	30970,8	12621,05	12609,0	351,2	10,6	12965,5	41,9

Институт биологии
Южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

Темп образования детрита батиопланктонном сообществе Черного моря / в $\text{мг}/\text{м}^2$ за сутки/

Жизненные формы	Биомасса		Отмирание	Дефекация	Линька	Суммарная прирост детрита /Д/	Д, % В
	живых ганглов /В/	омертвевших ганглов /В/					
Продуценты и сапрофиты	83511,0	12821,0	12821,0	756,8	-	13577,8	16,3
Мелкие формы	218,5	38,0	38,0	-	-	38,0	17,4
Средние "	212,7	32,0	32,0	-	-	32,0	15,0
Крупные "	83079,7	12751,0	12751,0	-	-	12751,0	15,3
/в том числе							
<i>Nostilusa</i> /	81379,0		12451,0	756,8	-	756,8	0,9
Растительные	3802,3	199,17	66,2	502,1	25,1	593,4	15,6
Наулиусы, III-VI	167,8	0,67	0,2	9,8	8,3	18,3	10,9
Копеподиты, I-III	385,0	7,32	2,4	73,8	6,7	82,9	21,5
<i>Paracalanus</i> , IV-VI	136,7	1,78	0,6	2,9	1,7	5,2	3,8
<i>Oikopleura</i>	313,3	12,20	4,0	5,0	-	9,0	28,7
<i>Pseudocalanus</i> IV-VI	2765,0	177,20	59,0	410,0	8,4	477,4	17,5
<i>Calanus</i>							
Личинки моллюсков, полихет	34,5	-	-	0,6	-	0,6	1,7
Потребители смешанной пищи	122,0	4,76	1,6	18,2	1,5	21,3	17,5
Хищники I порядка	187,8	7,51	2,5	17,4	-	19,9	1,7
" II "	837,3	242,82	81,0	112,9	-	193,9	23,2
" III "	18775,0	142,30	47,4	441,2	-	488,6	2,6
Всего	107235,4	13417,56	13019,7	1848,6	26,6	14894,9	13,9

Величина суточного отмирания животных втрое ниже биомассы мертвых организмов.

Фекальные комки гетеротрофов и личинные шкурки ракообразных распределяются в толще воды примерно аналогично живым организмам. В эпипланктонной системе вес наличной массы фекалий составляет 1,2, а вес личинных шкур $\frac{x}{y}$ - 0,03% биомассы живых организмов. В батипланктонной системе фекалии и личинные шкурки составляют соответственно 1,7 и 0,02%. Суточная продукция фекалий и личинных шкур организмов эпипланктонного сообщества равна 351, 2 и 10,6 мг/м², батипланктонного - соответственно 1848,6 и 26,6 мг/м².

В целом, в эпипланктонном сообществе суточная интенсивность образования детрита /42%/ в 3 раза выше, чем в батипланктонном /14%/. Основная масса детрита в обеих экосистемах образуется за счет отмершей *Noctiluca* и фекальных масс. Теперь перейдем к описанию путей переноса вещества и энергии в сообществах планктонных организмов.

Для определения направления потока вещества и энергии в исследованных экосистемах были использованы данные по составу пищи в суточных рационах животных из различных экологических группировок. В этом случае использовались величины суточных рационов, определенные по содержанию кишечника. Количество потребленной пищи положено в основу построения пищевых цепей или путей переноса вещества и энергии в эпи- и батипланктонном сообществах Черного моря. Основной поток вещества и энергии в эпипланктонной системе /рис. I/ проходит через мелкие /рис. I, а/ и средние /рис. I, б/ формы всех трофических уровней.

Водоросли размером до 50μ и животные размером до 1,5 мм имеют малую биомассу, однако их темпы продуцирования вещества и энергетического обмена высоки. В эпипланктонной системе именно эти организмы составляют основную массу планктона и используются в качестве пищи. В частности, основными жизненными формами, которые переносят вещество и энергию в эпипланктоне, являются мелкие и средние *Peridinea*, *Diatomea* науплиусы и младшие копеподитные стадии мелких эпипланктонных ко-
* /Вес личиночных шкур у *Artemia*, по данным Н.Н.Хмелевой, составляет 5% веса линяющих рачков.

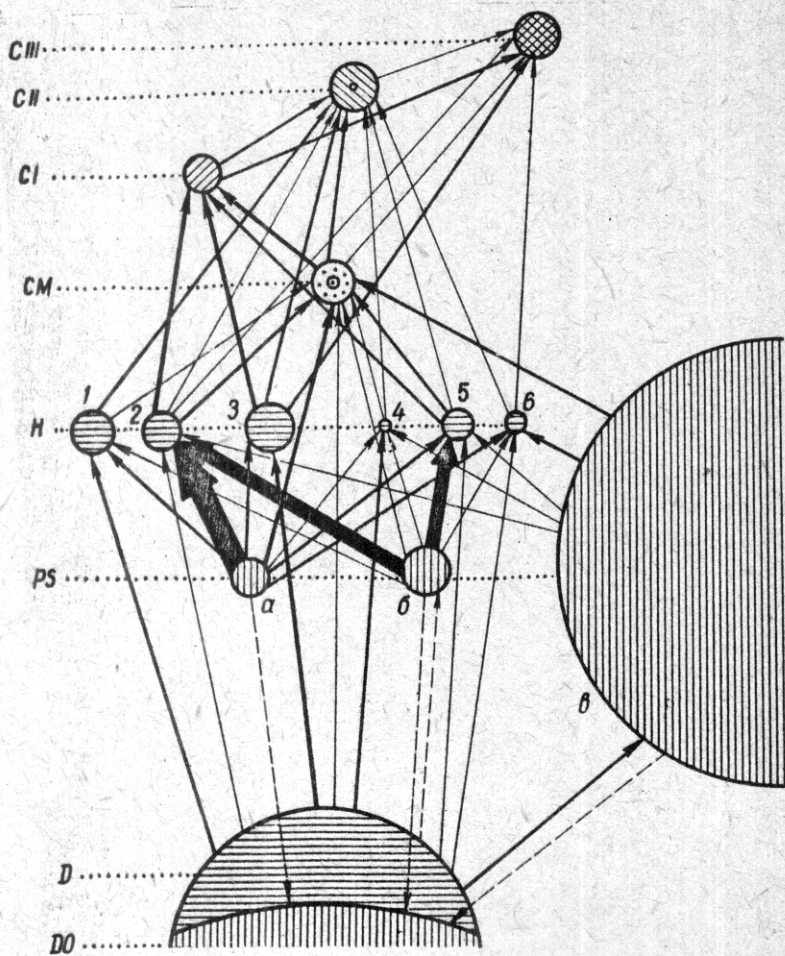


Рис.1. Пищевые сети в эпипланктонном сообществе:

СЛ - хищники III порядка; *СЛ* - хищники II порядка;
СИ - хищники I порядка; *СМ* - потребители смешанной пищи; *Н* - растительноядные; *РС* - продуценты и сапрофиты фитопланктона; *Д* - детрит; *ДО* - расторгнутое органическое вещество:

а - мелкие формы; б - средние формы; в - крупные формы.

Уровень растительноядных: 1 - *Oikopleura*, 2 - копепоиды, I-III, 3 - копепоиды *Pagacalanus*, IV-VI, 4 - личинки моллюсков и полихет, 5 - науплиусы, 6 - копепоиды *Pseudocalanus* и *Calanus*, IV-VI.

Площадь кругов пропорциональна среднесуточной биомассе жизненных форм. Толщина сплошных стрелок пропорциональна суточной удельной скорости потребления той или иной пищи. Пунктирными стрелками обозначены процессы выделения растворенного органического вещества и потребления детрита, для которых не получены количественные данные.

пепод, тонкий фильтратор *Paracalanus*, потребители смешанной пищи /IV-VI копепоидные стадии *Acartia clausi*, *O. minuta*) и мелкие хищники I, II и III порядков /самки и самцы *O. minuta*, *Sagitta setosa*, *Pleurobrachia pileus*/. Крупные мигрирующие организмы, появляющиеся здесь на очень короткое время, в переносе вещества и энергии играют незначительную роль.

Эпипланктонные формы, главным образом тонкие фильтраторы *Oikopleura*, *Paracalanus*, в значительной степени потребляют детрит. Суточная скорость потребления в эпипланктонной экосистеме составляет 20% биомассы живых организмов.

Основной поток вещества и энергии в батипланктонной экосистеме, в противоположность эпипланктонной, проходит через крупные жизненные формы трофических уровней /рис.1, в/. Из уровня продуцентов и сапрофагов /фитопланктон/ в переносе вещества и энергии кроме мелких *Paridinea* и *Diatomea* важное место занимают крупные *Diatomea* и особенно *Noctiluca*. Из уровня растительноядных наиболее мощные потоки вещества и энергии проходят через мигрирующих старших копепоидов крупных копепод /*Pseudocalanus*, *Calanus* / из уровней хищников I, II, III порядков - через самок и самцов *O. similis* и крупных экземпляров *Sagitta* и *Pleurobrachia* /рис.2/.

Детрит батипланктонными организмами используется в большей степени, чем эпипланктонными. Суточная скорость его потребления в батипланктонной экосистеме равна 45% биомассы живых организмов.

Прежде чем давать количественную оценку потоку энергии в сообществах, рассмотрим характер превращений вещества и энергии, поступающих в каждый трофический уровень.

На основании проведенных экспериментальных работ полученные данные по потреблению пищи, приросту, размножению и дыханию всех основных жизненных форм трофических уровней /табл.1, 2/. Суммируя количественные показатели каждого из процессов по всем жизненным формам, составляющим тот или иной трофический уровень, получаем величины, характеризующие отмеченные процессы, для каждого уровня в целом /рис.3, 4; табл.5, 6/.

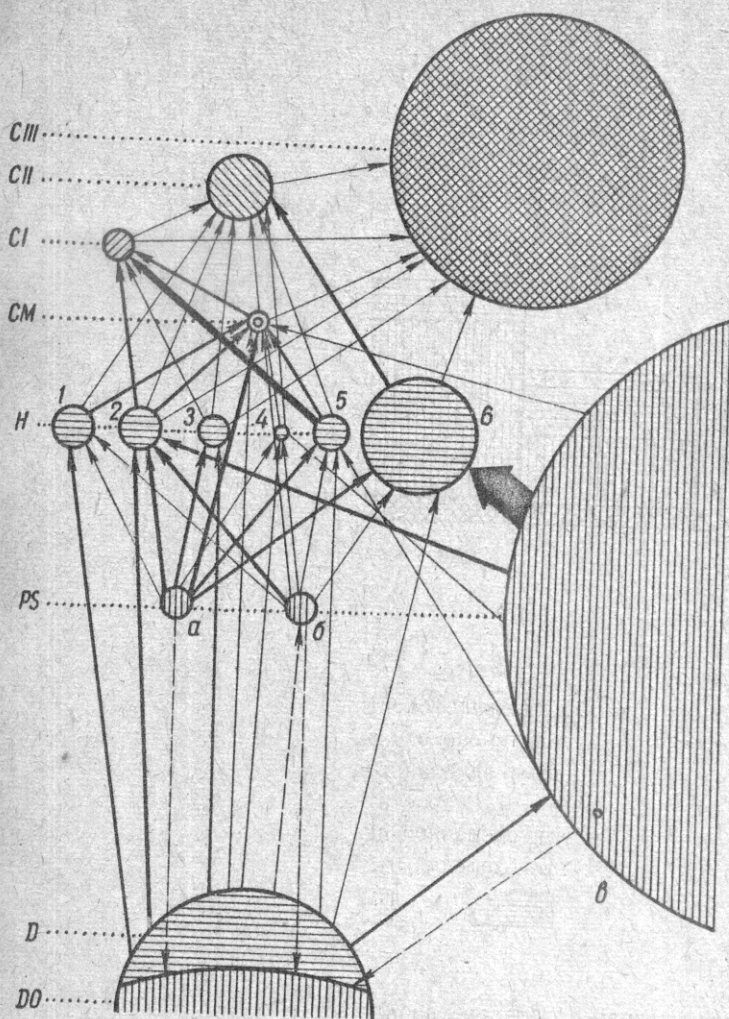


Рис.2. Пищевые сети в батипланктонном сообществе. Обозначения те же, что на рис.1.

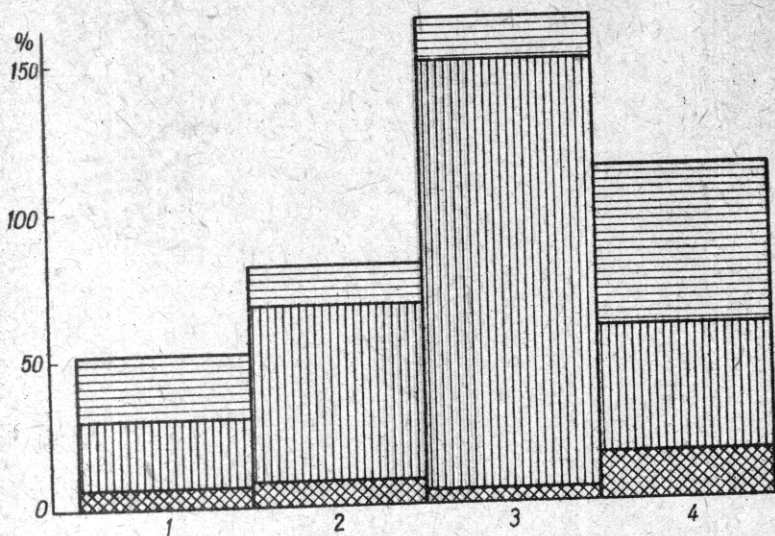


Рис.3. Удельные скорости потребления, накопления и расхода энергии трофическими уровнями эпипланктонного сообщества:

1 - растительноядные, 2 - потребители смешанной пищи, 3 - хищники I порядка, 4 - хищники II-III порядков.

$\frac{R}{B}$ $\frac{I}{B}$ $\frac{P}{B}$

В эпипланктонном сообществе наблюдается четкая тенденция возрастания средних величин суточной интенсивности двух процессов - энергетического обмена и потребления пищи, начиная от низших трофических уровней сообщества к высшим уровням хищников I, II, III порядков. В батипланктонном сообществе эта тенденция выражена слабо, вследствие очень высокой интенсивности отмеченных процессов в уровне растительноядных.

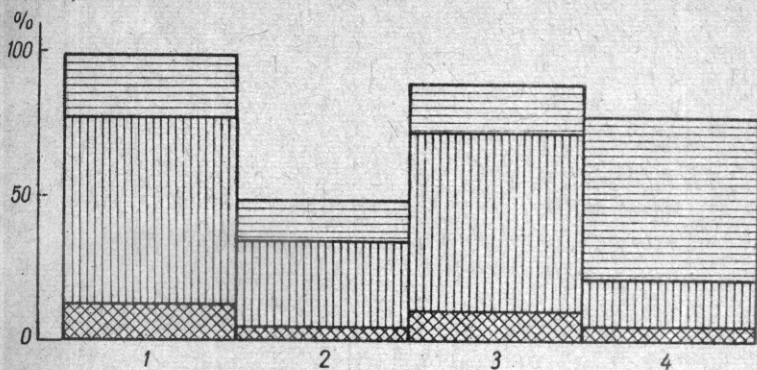


Рис.4. Удельные скорости потребления, накопления и расхода энергии трофическими уровнями батипланктонного сообщества.

Обозначения те же, что на рис.3.

Суточная удельная скорость прироста и размножения, напротив, в обоих сообществах падает по мере продвижения от первого трофического уровня сообществ к высшим уровням хищников. Сравнение интенсивностей указанных процессов, рассчитанных не по калорийности, а по сырому веществу, затруднено, так как организмы различных трофических уровней резко отличаются между собой по содержанию воды в теле. Калорийность сухого вещества у них также различна /табл.7/. Особенно различаются данные по интенсивности всех трех процессов, рассчитанные по калорийности и сырому веществу, у хищников II-III порядков - *Sagitta* и *Pleurobrachia*. Эти животные в своем теле содержат много воды и поэтому имеют большой вес и низкую калорийность. Однако они потребляют небольшое количество высококалорийной пищи /главным образом ракообразных/, достаточное для покрытия всех их потребностей /см. табл.1,2/. Для уровня хищников II-III порядка /особенно для *Pleurobrachia*/ характерно также понижение интенсивности потерь энергии при дыхании, что вполне объяснимо, так как эти животные не только состоят из большого количества не участвующего в обменных процессах вещества, но также менее подвижны, чем другие планктон-

Таблица 5

Интенсивность потребления, накопления и расхода энергии (кал/м²)
трофическими уровнями эпипланктонного сообщества при температуре

Трофические уровни	Среднесу- точная на- личная биомасса /В/	Суточный прирост, разноже- ние /Р/	Суточные траты на обмен /Т/	Суточный рацион /R/	$\frac{P}{B}, \%$	$\frac{T}{B}, \%$	$\frac{R}{B}, \%$
Продукенты и сапрофиты /фитопланктон/	2709	2072	165	-	76	6	-
Растительные	871	62	260	448	7	30	51
Потребители смешанной пищи	213	15	146	176	7	68	83
Хищники I порядка	192	9	288	317	5	150	165
Хищники II-III порядков*	113	18	66	127	16	58	112

*/ уровни объединены, т.к. практически все животные обоих уровней в исследованный период потребляли одну и ту же пищу.

Интенсивность потребления, накопления и расхода энергии (кал/м²)
трофическими уровнями батипланктонного сообщества при температуре 7-12°C

Трофические уровни	Среднесу- точная наличная биомасса /В/	Суточный прирост, размноже- ние /Р/	Суточные траты на ромен/Г/	Суточный рацион /R/	$\frac{P}{B}, \%$	$\frac{T}{B}, \%$	$\frac{R}{B}, \%$
Продуценты и сап- рофиты /фитопланктон/	7944	4984	241	-	63	3	-
Растительные	4182	514	3228	4096	12	77	98
Потребители смешанной пищи	134	4	46	64	3	34	48
Хищники I порядка	206	18	145	181	9	70	88
Хищники II - III по- рядков	1183	43	253	907	4	21	77

Сухое вещество и калорийность
основных представителей или групп планктона

Группы планктона	Содержание сухого ве- щества, %	Калорийность 1 мг сухого вещества г. кал
Peridinea	14,5	3,5
Diatomea	12,2	2,5
Noctiluca	2,0	4,4
Copepoda	20,0	5,5
Oikopleura	10,0	4,0
Sagitta	8,6	3,9
Pleurobrachia	2,4	2,0
Д е т р и т	40,0	4,2

ные гетеротрофы. В связи с этим самая низкая интенсивность потерь при дыхании обнаружена у хищников II-III порядков в батипланктонном сообществе, так как среди организмов этого уровня преобладали *Pleurobrachia* /рис.2/.

Наблюдающаяся тенденция увеличения интенсивности процессов поступления и расхода вещества и энергии от низших гетеротрофных уровней к высшим, по-видимому, обусловлена возрастанием в этом направлении роли хищничества и активного лова пищевых организмов. Очень высокой интенсивностью потребления пищи и энергии-

ческих потерь обладают наиболее мелкие и активные хищники I порядка из обоих сообществ - самки и самцы. *O. minuta* и *O. similis*.

Сопоставление процессов накопления вещества с заключенной в нем энергией /прирост и размножение/ и энергетических расходов показало, что для всех гетеротрофных уровней потери энергии, связанные с дыханием, в 4-10 раз превышают накопление энергии в теле животных.

Выше уже отмечалось, что продукция уровня определяется как сумма организмов, съеденных из данного уровня, отмерших, организмов, перешедших в последующий уровень, и разницы биомасс в начале и конце суток. Если ввести буквенные обозначения, то продукция уровня P^I равна:

$$P^I = G + M + L \quad / B_I - B_0 / , \text{ где}$$

G - количество организмов, съеденных за сутки из уровня /вне-
дание/;

M - количество отмерших за сутки организмов /отмирание/;

L - количество организмов, перешедших в течение суток в сле-
дующий уровень;

$/B_I - B_0/$ - разница наличной биомассы живых организмов в на-
чале и конце суток.

Имеющиеся данные по питанию, отмиранию и наличному коли-
честву в море в разные часы суток всех основных жизненных
форм из фито- и зоопланктона позволили получить числовые зна-
чения каждого члена приведенного равенства и рассчитать про-
дукцию каждого уровня /табл. 8-11/.

Для трех трофических уровней /продуцентов, хищников I и
хищников II-III порядков/ $L = 0$, т.е. в этих уровнях нет орга-
низмов, которые, будучи живыми, могли бы перейти в более вы-
сокий трофический уровень.

Иначе обстоит дело с уровнем растительноядных и потреби-
телями смешанной пищи. Уровень потребителей смешанной пищи со-
стоит из IV-VI козеподитных стадий *Acartia* и *Oithona*. Их суточ-
ный прирост массы тела невелик и в значительной степени данный
уровень пополняется за счет уровня растительноядных. Вследствие
этого продукция уровня растительноядных образуется не только
из прибыли наличной биомассы, съеденных и отмерших организмов,
но также за счет организмов, ушедших в уровень потребителей
смешанной пищи. В свою очередь продукция уровня потребителей

Т а б л и ц а 8

Продукция трофических уровней
в эпипланктонном сообществе Черного моря
(в $\text{мг}/\text{м}^2$ за сутки)

Трофические уровни	Внеда- ние /G/	Отми- рание /M/	Разница между конеч- ной и на- чальной биомас- сой /B ₁ -B ₀ /	Пере- ход в сле- дующий уро- вень /L/	Продук- ция /P'/
Продуценты, сапро- фаги	478,5	12593,8	5397,2	-	18469,5
Растительоядные	361,2	4,0	-6,3	156,0	515,0
Потребители смешан- ной пищи	67,0	1,2	20,0	82,2	170,4
Хищники I порядка	53,5	1,3	27,4	-	82,2
Хищники II-III поряд- ков	33,0	2,8	-1,1	-	34,7

Т а б л и ц а 9

Продукция трофических уровней в эпипланктонном
сообществе Черного моря (в $\text{кал}/\text{м}^2$ за сутки)

Трофические уров- ни	Внеда- ние /G/	Отми- рание /M/	Разница между конечной и началь- ной био- массой /B ₁ -B ₀ /	Переход в следую- щий уро- вень /L/	Продук- ция /P'/
Продуценты, сапро- фаги	213,5	1112,4	474,9	-	1800,8
Растительоядные	316,6	3,0	33,8	171,6	525,0
Потребители сме- шанной пищи	73,7	1,3	22,0	90,4	187,4
Хищники I порядка	58,9	1,4	30,1	-	90,4
Хищники II-III поряд- ков	11,1	9,4	12,9	-	33,4

Т а б л и ц а 10

Продукция трофических уровней в батипланктонном сообществе Черного моря /в мг/м² за сутки/

трофические уровни	Выеда- ние /Г/	Отми- рание /М/	Разница между ко- нечной и началь- ной био- массой /В ₁ -В ₀ /	Переход в сле- дующий уровень /Л/	Продук- ция /Р'/
продуценты, сапрофа- ги	37415,6	12821,0	22273,0	-	72509,6
растительноядные	967,4	66,2	-59,7	90,0	1063,9
отребители смешан- ой пищи	21,3	1,6	11,4	60,0	94,3
рыбники I порядка	47,2	2,5	10,4	-	60,1
рыбники II-III порядков	0	128,4	1289,1	-	1417,5

Т а б л и ц а 11

Продукция трофических уровней в батипланктонном сообществе Черного моря /в кал/м² за сутки/

Трофические уровни	Выеда- ние /Г/	Отмира- ние /М/	Разница между конечной и началь- ной био- массой /В ₁ -В ₀ /	Количество перешедших в следующий уровень (Л)	Продук- ция /Р'/
продуценты, сапро- фаги	3581,6	1198,5	1960,0	-	6740,1
растительноядные	1033,0	70,0	-63,6	99,7	1139,1
отребители сме- шанной пищи	23,4	1,8	12,5	66,1	103,8
рыбники I порядка	51,9	2,8	11,4	-	66,1
рыбники II - III по- рядков	0	29,5	46,3	-	75,8

смешанной пищи состоит из прибыли биомассы, а также организмов съеденных, отмерших и перешедших в уровень хищников I порядка. В уровень хищников I порядка переходят копеподиты *Oithona* V стадии, достигнувшие половозрелости. Самки и самцы *Oithona*, образующие уровень хищников I порядка, хотя и продуцируют яйца, но совсем не растут. В результате пополнение уровня хищников I порядка происходит исключительно за счет предыдущего уровня потребителяй смешанной пищи.

Яйца всех организмов, независимо от принадлежности последних к тому или иному трофическому уровню, являются главным источником пополнения растительоядных, наряду с приростом.

Сопоставление продукции всех трофических уровней, полученной по способу изъятия организмов, показало, что в обоих исследованных сообществах эта продукция по мере продвижения от уровня продуцентов к гетеротрофным уровням хищников уменьшается в 2-10 раз /табл.8-11/.

В этом же направлении изменяется и суточная удельная скорость такого продуцирования - $\frac{P}{B}$ /табл. 12,13/. Исключение составляет только уровень потребителей смешанной пищи, в котором величина $\frac{P}{B}$ имеет максимальное значение.

Охарактеризуем поток энергии в обоих сообществах с количественной стороны. Поток энергии, проходящим через тот или иной трофический уровень, мы называем количеством полученной уровнем в единицу времени энергии, выраженной в калориях, использованной на увеличение массы органического вещества уровня и израсходованной при дыхании. В случае, если в данный уровень перехода организмов из предыдущего уровня не наблюдалось, вся полученная уровнем энергия представляет ассимилированную энергию из потребленной пищи.

Для оценки величины потока энергии через трофические уровни сообществ необходимо иметь данные по общему поступлению энергии в каждый уровень и, в частности, по определению ассимилированной части пищи. Величины потока энергии для каждого уровня исследованных сообществ могут быть получены из табл.9 и 11 суммированием суточной продукции уровня и энергетических трат при дыхании. Из табл.14 можно видеть, что в обоих сообществах абсолютная величина потока энергии уменьшается примерно в 20 раз при переходе от первого трофического уровня к уровню хищников II-III порядков.

Т а б л и ц а 12

Интенсивность продуцирования и накопления вещества
и энергии трофическими уровнями эвипланктонного
сообщества /%/

Трофические уровни	$\frac{P'}{B}$	$\frac{P' - G - L}{B}$	$\frac{dB}{B}$
Продуценты и сапрофаги	63,0*	61,5	20,3
	66,0	58,7	17,5
Растительныеядные	64,0	-0,3**	-0,8
	60,0	4,2	3,9
Потребители смешанной пищи	88,0	10,9	10,3
	88,0	10,9	10,3
Хищники I порядка	46,9	16,4	15,6
	46,9	16,4	15,6
Хищники II-III порядков	6,2	0,3	-0,2
	29,6	19,7	11,4
Все сообщество	-	58,2	17,6
	-	41,5	13,9

* / Верхняя строка в табл. 12 и 13 обозначает величины, полученные по данным, выраженным в сыром веществе, нижняя строка - по данным, выраженным в калориях.

** / Знак минус перед цифрами в верхней строке означает отрицательную продукцию, или убыль биомассы что вызвано различием в содержании воды и сухого вещества в продуцируемых и внедаемых организмах.

Средняя интенсивность потока энергии, или его суточная удельная скорость изменяется несколько иначе. В эвипланктонном сообществе она увеличивается от уровня продуцентов к уровню хищников I порядка примерно в 3 раза, а от первого гетеротрофно-

Т а б л и ц а 13

Интенсивность продуцирования и накопления вещества и энергии трофическими уровнями батипланктонного сообщества /%/

Трофические уровни	$\frac{P'}{B}$	$\frac{P^{I-G-L}}{B}$	$\frac{dB}{B}$
Продуценты и сапрофаги	87,0	42,0	26,7
	84,8	39,8	24,7
Растительноядные	28,0	0,2	-1,6
	27,0	1,8	-1,5
Потребители смешанной пищи	77,5	10,7	9,3
	77,5	10,7	9,3
Хищники I порядка	32,0	6,9	5,5
	32,0	6,9	5,5
Хищники II-III порядков	7,2	7,2	0,7
	6,4	6,4	3,9
Все сообщество	-	34,1	21,9
	-	23,9	14,4

го уровня к тому же уровню хищников I порядка - в 2 раза. Интенсивность потока энергии через уровень хищников II-III порядков резко понижена, очевидно, вследствие вообще низкой интенсивности процессов роста и обмена у этой группы организмов.

В батипланктонном сообществе удельная скорость потока энергии при переходе от первых трофических уровней к последним колеблется в большей или меньшей степени около одной средней величины /приблизительно 86%/.

Для того чтобы судить об эффективности передачи вещества и энергии от одного трофического уровня к другому, был

использован коэффициент $\frac{G}{P}$, введенный Слободкиным /1962/ и названный экологической эффективностью уровня. Этот коэффициент представляет отношение количества вещества, или заключенной в нем энергии, которое изымается из данного уровня в виде пищи последующими уровнями, к количеству пищи, которое данный уровень потребляет.

Т а б л и ц а 14

Величина и интенсивность потока энергии, проходящей
через трофические уровни сообществ

Эпипланктонное сообщество			Батипланктонное сообщество	
Трофические уровни	$(P' + T) = U$ /в кал/м ² за сутки/	$\frac{U}{B}$, %	$(P' + T) = U$ /в кал/м ² за сутки/	$\frac{U}{B}$, %
Продуценты и сапрофиты /фитопланктон/	1966	73	6981	88
Растительные	785	90	4367	104
Потребители смешанной пищи	333	156	150	110
Хищники I порядка	378	197	211	102
Хищники II-III порядков	99	87	329	28

Расчеты показывают, что экологическая эффективность $(\frac{G}{P})$, т.е. эффективность передачи вещества и энергии от предыдущего уровня к последующему за счет пищи, в эпипланктонном сообществе постепенно уменьшается в направлении от первого трофического уровня к последнему /табл.15,16/. Так, экологическая эффективность продуцентов составляет 71%, а экологическая эффективность хищников I и II-III порядков - соответственно 19 и 7%. В батипланктонном сообществе этот коэффициент у всех трофических уровней, кроме уровня хищников II-III порядков, величина более или менее постоянная, составляющая в среднем 30%. Организмы этого уровня, по имеющимся данным, не выедались, поэтому его экологическая эффективность равна нулю.

Если необходимо судить об общей передаче вещества и энергии

от одного трофического уровня к другому, то следует учитывать также данные по непосредственному переходу организмов из предыдущего уровня в последующий. Тогда эффективность передачи вещества и энергии трофическими уровнями будет равна $\frac{G+L}{R+L_0}$ /табл.15,16/. В этом отношении $G+L$ представляет количество вещества или энергии, которое любыми путями перешло из данного трофического уровня в следующий, а $R+L_0$ - количество вещества или энергии, которое пришло в данный уровень. Таким образом, в знаменатель входит общее количество потребленной уровнем пищи (R) и количество вещества в виде организмов, пришедших в данный уровень из предыдущего (L_0). В уровне растительноядных в знаменатель добавляются также яйца, продуцируемые несколькими трофическими уровнями исследованных сообществ, так как вылупляющиеся из них личинки растительноядны.

Как показали вычисления, тенденция изменения эффективности полной передачи вещества и энергии от уровня к уровню в обоих сообществах сохраняется той же, что и при исследовании эффективности передачи вещества и энергии за счет пищи.

Как уже отмечалось, суточное продуцирование вещества с заключенной в нем энергией всем сообществом есть сумма прибыли биомассы живых и мертвых организмов всех трофических уровней за сутки.

В результате произведенных расчетов оказалось, что средняя суточная удельная скорость накопления мертвого и живого вещества и в эпипланктонном сообществе /41,5%/, почти в два раза выше, чем в батипланктонном /23,9%/. Однако средняя суточная удельная скорость накопления живого вещества в обоих сообществах была фактически одинаковой /13,9 и 14,5% соответственно/.

При сравнении общих потерь энергии сообществами при дыхании оказалось, что удельная скорость расхода энергии за сутки в эпипланктоне /23%/ только на 6% ниже, чем в батипланктоне /29%/.

Обсуждение

В настоящей работе приведены предварительные результаты исследования переноса и превращения вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря, а также сопоставлены два разных метода определения продукции трофических уровней.

Эффективность передачи вещества и энергии через гетеротрофные
уровни в эпипланктонном сообществе

Трофические уровни	Размер- ность величин	G	R	$\frac{G}{R}, \%$	$G+L$	$R+L_0$	$\frac{G+L}{R+L_0}, \%$
Растительные	мг/м ²	361,2	544,0	66	517	569	91
	кал/м ²	316,6	448,0	71	488	465	105
Потребители смешанной пищи	мг/м ²	67,0	171,0	39	149	327	45
	кал/м ²	78,7	176,0	42	164	348	47
Хищники I порядка	мг/м ²	53,5	296,0	18	53,5	296,0	18
	кал/м ²	58,8	317,0	19	58,8	317,0	19
Хищники II-III порядков	мг/м ²	33,0	164,1	20	33,0	164,1	20
	кал/м ²	11,1	155,0	7	11,1	155,0	7

Т а б л и ц а 16

Эффективность передачи вещества и энергии через гетеротрофные уровни
в олиготрихтонном сообществе

Трофические уровни	Размер- ность величин	G	R	$\frac{G}{R}, \%$	G+L	R+L ₀	$\frac{G+L}{R+L_0}, \%$
Растительные	мг/м ²	967,0	5972,0	16	1057	6085	17
	кал/м ²	1033,0	4096,0	25	1133	4220	27
Потребители смешанной пищи	мг/м ²	21,3	84,0	25	81	174	46
	кал/м ²	23,4	64,0	36	89	164	54
Хищники I порядка	мг/м ²	47,2	179,7	26	47,2	179,7	26
	кал/м ²	51,9	181,0	29	51,9	181,0	29
Хищники II-III порядков	мг/м ²	0	824,6	0	0	824,6	0
	кал/м ²	0	907,0	0	0	907,0	0

Известно, что понятие трофический уровень объединяет в одну группу все организмы, которые характеризуются одинаковым типом питания /автотрофность, растительность, хищничество/ и составом пищи, независимо от их систематической принадлежности. Все трофические уровни в совокупности представляют собой звенья одной пищевой цепи сообщества, из которых каждое последующее звено питается предыдущим и каждое предыдущее имеет обычно больший запас энергии, чем последующее.

В природе, однако, обычным оказывается такое положение, когда каждый последующий уровень питается не одним, а несколькими предыдущими. На основании этого и были выделены основные трофические уровни в планктонных сообществах Черного моря. Вследствие такого определения одна и та же популяция какого-либо вида может входить в состав нескольких трофических уровней, если ее отдельные возрастные стадии характеризуются разным типом питания и составом пищи. Так, в уровень потребителей смешанной пищи были включены только старшие возрастные стадии некоторых копепод, которые питаются одновременно растительной и животной пищей. Из младшие возрастные группы относятся к уровню растительноядных /см. табл. 1, 2/.

Использование жизненных форм - экологических единиц трофических уровней - позволяет в значительной степени сократить количество экспериментов и полевых наблюдений для определения величин потребления, накопления и расхода вещества и энергии всей массой различных видов, входящих в состав уровней.

Состав трофического уровня имеет прямое отношение к расчету продукции уровня. В данной работе суточная продукция каждого уровня определялась двумя способами: 1/ умножением среднего суточного прироста /с учетом размножения/ одной особи на среднесуточную численность организмов; 2/ суммированием всех особей, изъятых из уровня вследствие выедания, отмирания и перехода в следующий уровень; с разницей между количеством их в начале и конце суток.

В обоих случаях рассчитанная продукция в большей или меньшей степени приближается к фактически созданной продукции /Петипа, 1967а/ и поэтому обе величины для каждого уровня могут сравниваться. При таком сравнении, однако, необходимо иметь в виду состав трофических уровней и пути их пополнения. Иначе говоря, необходимо учитывать, какая часть продукции образуется непосредственно за счет прироста при питании, и какая - за счет перехода из предыдущего уровня.

Сопоставление величин продукции, полученных обоими способами, показало, что для большинства уровней продукция, определенная путем изъятия организмов, оказывается более высокой. Особенно большая разница между параллельными величинами продукции обнаружена для уровня растительноядных в эпипланктонном сообществе /см.табл.5 и 9/. Основными причинами указанных различий, по-видимому, можно считать следующие: 1/ нецелов мелких копепод и особенно их личинок. По наблюдениям В.Е.Зайки, планктонные сети, примененные в данном исследовании, улавливают только 1/10 часть науплиусов копепод и половину всех копеподитов; 2/ в лабораторных условиях величины прироста и плодовитости копепод могут быть несколько заниженными, по сравнению с природными, вследствие недостатка подходящего корма, малого жизненного пространства, неблагоприятного воздействия продуктов выделения и т.д.; 3/ учет или неучет ритмики процессов выедания, отмирания, размножения и т.п.

Внесение поправок на уловистость сетей и использование данных по максимальной плодовитости копепод, наблюдаемой в эксперименте, значительно сближает результаты обоих способов расчета продукции трофических уровней. Кроме того, определение продукции уровня по фактически наблюдаемому изъятию организмов из уровня и по изменению их наличной численности за период исследования должно давать более надежные величины, так как при этом волей-неволей учитывается влияние на величину продуцирования ритмики процессов выедания, отмирания, размножения и перехода в следующий уровень, а также большой процент молоди. При первом способе определения продукции уровней эти факторы практически не учитываются. Особенно наглядно последнее видно при сравнении величин продукции фитопланктона /уровень продуцентов и сапрофитов/, определенной этими двумя способами /см.табл.5,6,9,11/.

Как отмечалось ранее /Петипа, 1967а/, ритмика выедания фитопланктона батипланктонными животными способствует более интенсивному продуцированию органического вещества фитопланктоном в батипланктонной экосистеме, несмотря на то что потенциальные продукционные возможности фитопланктона в этой системе ниже, чем в эпипланктонной.

Все сказанное дает основание считать второй способ определения продукции трофических уровней /методом изъятия организмов/ более правильным.

Выводы

Предварительное рассмотрение основных результатов проведенного исследования экосистем позволяет сделать следующие выводы.

1. Специфика условий среды и позедения основных жизненных форм каждого сообщества определяет пути переноса и характер продуцирования вещества и энергии трофическими уровнями, а также характер их использования.

2. Основной поток вещества и энергии в эпипланктонном сообществе проходит через мелкие формы всех трофических уровней. Значительную роль здесь играют молодые возрастные стадии *Copepoda* и тонкие фильтраторы.

В батипланктонном сообществе основной поток вещества и энергии проходит главным образом через крупные формы трофических уровней.

3. Метод определения продукции вещества трофических уровней путем суммирования прибыли биомассы уровня за исследованный период времени и всех изъятых из уровня организмов наиболее точно приближается к истинной фактической продукции вещества в море, так как косвенным путем учитывает влияние на процесс продуцирования ритмики процессов выедания, отмирания, размножения и другие факторы.

4. В результате наблюдающегося в каждом сообществе различного ритма в выедании фитопланктона, суточная удельная скорость фактического продуцирования вещества фитопланктоном, определенная по методу изъятия организмов, в батипланктоне оказалась выше /85%/, чем в эпипланктоне /66%/.

5. Преобладание пассивного состояния у мигрирующих организмов в глубоких слоях днем и способность образовывать энергетический запас в виде ежесуточно накапливаемого жира позволяет батипланктонным животным более экономно расходовать энергию на обмен. В целом, потери энергии при дыхании всей массы организмов батипланктонного сообщества только на 6% выше, чем у всего эпипланктонного, несмотря на большие активные перемещения батипланктонных животных.

6. Суточная удельная скорость прироста живого вещества у всего батипланктонного сообщества примерно та же /14,5%/, что и у эпипланктонного /13,9%/, а удельная скорость общего продуцирования органического вещества /живого и мертвого/ вдвое меньше.

7. Продукция и использование детрита в обоих сообществах также различны. Эпипланктонное сообщество продуцирует детрит со скоростью в три раза большей, чем батипланктонное, а использует его со скоростью вдвое меньшей.

8. В каждом из сообществ Черного моря абсолютная величина общего потока энергии от первого трофического уровня к последнему уменьшается в 20 раз. Суточная удельная скорость потока энергии через трофические уровни в эпипланктонном сообществе уменьшается от низших уровней к высшим, в батипланктонном сообществе — это более или менее постоянная величина.

9. Экологическую эффективность уровней /Slobodkin, 1962/ можно назвать эффективностью передачи вещества и энергии за счет пищи от одного трофического уровня к другому. Этот коэффициент в эпипланктоне постепенно уменьшается от первого гетеротрофного уровня сообщества /71%/ к последнему /7%/, в батипланктоне эффективность передачи вещества и энергии относительно постоянная величина /30%/. Эффективность полной передачи вещества и энергии от уровня к уровню /с учетом перехода организмов из одного уровня в другой/ изменяется аналогично.

Высокая экологическая эффективность свидетельствует о большой доле выедания вещества по сравнению с его поступлением, и, следовательно, о большой напряженности взаимоотношений между трофическими уровнями. Сохранение экологической эффективности постоянно на низком уровне, напротив, говорит о ненапряженности и стабильности пищевых взаимоотношений и может быть обусловлено постоянством условий среды и физиологических характеристик жизненных форм. С этой точки зрения, по-видимому, можно говорить и о различной степени стабильности сообществ в целом.

10. Для успешного изучения структуры, динамики и продуктивности планктонных сообществ необходимо обратить особое внимание: а/ на учет мелкого /меньше 7-100 μ / фито-, зоопланктона и детрита; б/ на определение прироста, энергетического обмена и плодовитости организмов в условиях, приближающихся к природным; в/ на учет влияния на продукционные процессы той или иной ритмичности одновременно действующих факторов.

Л и т е р а т у р а

М и р о н о в Г.Н. Питание планктонных хищников, 1. Питание ноктилюки. — В кн.: Тр. Севаст. биол. ст., 8, 1954.

Павлова Е.В. Потребление пищи и превращение энергии популяциями кладоцер в Черном море. - В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. "Наукова думка", К., 1967.

Павлова Е.В. Дыхание планктонных животных Черного моря. - В кн.: Исследование Черного моря и его промысловых ресурсов. "Наука", М., 1968.

Петипа Т.С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих рачков *Acartia clausi* Giesbr., *A. lativetosa* Kritsz - Зоол.журн., 45, 3, 1966.

Петипа Т.С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. - В кн.: Физиология морских животных. "Наука", М., 1966а.

Петипа Т.С. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* Giesbr. - В кн.: Физиология морских животных. "Наука", М., 1966б.

Петипа Т.С. О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней. - В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. "Наукова думка", К., 1967.

Петипа Т.С. Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря. - В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. "Наукова думка", К., 1967а.

Сажина Л.И. Развитие черноморских Copepoda, I. Науплиальные стадии *Acartia clausi*, G., *Centropages kröyeri* G., *Oithona minuta* Kritsz. - В кн.: Тр. Севаст. биол.ст., 13, 1960.

Сажина Л.И. Развитие черноморских Copepoda, II. Науплиальные формы *Calanus helgolandicus* (Claus). - В кн.: Тр. Севаст. биол.ст., 14, 1961.

Margalef D.K. The food web in the pelagic environment. *Helgoländer wiss. - Meeresuntersuch.*, 15, 1967.

Slobodkin Z.B. Growth and regulation of animal populations. - Pabls. Holt, Rinehart and Winston, New-York, 1962.

ИССЛЕДОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ, ПРОДУКЦИИ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ БАКТЕРИЙ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Ю.И. Сорокин

В предшествующих сообщениях было показано, что на границе аэробной и анаэробной зон Черного моря наблюдается интенсивная