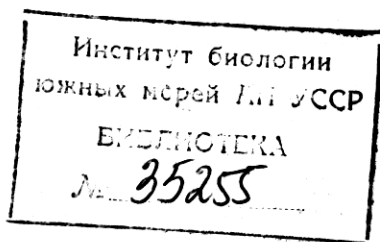


ПРОВ 2010

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

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЮЖНЫХ МОРЕЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА», КИЕВ, 1974

ЗНАЧЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ ОБРАСТАНИЯ В ПРОДУКТИВНОСТИ ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНОВ ЧЕРНОГО МОРЯ

М. А. Долгопольская, В. Д. Брайко

С точки зрения хозяйственной деятельности человека обитателей моря принято делить на полезных, используемых человеком непосредственно или опосредованно через ряд промежуточных звеньев, и вредных, причиняющих человеку те или иные неудобства, помехи, а иногда и прямой вред. Однако такой обобщенный подход к оценке вредности не всегда достаточно объективен. В этих случаях необходимо отличать прямую вредность (ядовитые животные и растения) от нежелательности присутствия или поселения тех или иных организмов в каких-то особых условиях, при каких-то особых обстоятельствах. В таких случаях организмы из полезных переходят в ранг вредных. К числу последних относятся организмы обрастания, поселяющиеся почти в любое время, на любом предмете, погруженном в море, независимо от его прямого назначения.

Не касаясь в настоящем сообщении всех аспектов вредной деятельности этой категории организмов, мы попытаемся показать их немаловажную и полезную роль в общей продуктивности моря, особенно в его неритической зоне.

Мы рассматриваем обрастание как своеобразный ценоз, всегда как бы возникающий заново (Долгопольская, 1959), как некую динамическую экосистему, обладающую, с одной стороны, определенной стабильностью хотя бы в отношении видового состава и последующих сукцессивных изменений внутри этой системы, но вместе с тем подверженную постоянным изменениям в результате сложных взаимоотношений, которые создаются как между отдельными компонентами сообщества, так и с внешними условиями.

Совершенно очевидно, что проблема обрастания по существу тесно связана с проблемой продуктивности. Обрастание, или другими словами, сидячий бентос, является пищей для планктона и вместе с тем производителем его за счет своих пелагических личинок, что связывает его с динамикой других сообществ водоема. Изменения интенсивности обрастания, будучи отражением общей динамики живого вещества в водоеме, могут служить таким же показателем колебания продуктивности, как учет численности и биомассы фитопланктона, зоопланктона, бентоса, обычно используемых для таких целей. Преимущество этого метода состоит в том, что в силу прикрепленного образа жизни, а, следовательно, неподвижности обрастателей, изменения численности не могут осложняться миграцией или пассивным перемещением. Здесь имеет место только иммиграция — оседание, связанное с приносом новых личинок, и нет почти никакой эмиграции уже прикрепившихся организмов (Долгопольская, 1957).

Интеграция ценозе обрастания и внешняя связанность его компонентов имеет свои особенности. обусловленные тем, что из-за однообразия биотопа (поверхность погруженного в море предмета) создаются условия для развития олигомикстного биоценоза с монотонным по видовому составу населением, где наряду с межвидовыми конкурентными отношениями происходит напряженная внутривидовая борьба, которая в итоге приводит к отбору хотя и немногих, но наиболее быстрорастущих и жизнестойких индивидуумов.

Жизненный цикл организмов обрастания складывается из двух фаз: личиночной — свободноплавающей, с разной длительностью нахождения в планктоне, и взрослой — сидячей. Для истинно планктонных форм, вся жизнь которых проходит в толще воды, очевидно, полностью исключается фактор, ограничивающий обеспеченность жизненным пространством, который для временных планктеров — личинок сидячих организмов, завершивших планктонную стадию развития, играет решающую роль в их дальнейшем существовании.

В целях сохранения вида территориальная ограниченность компенсируется увеличением количества выпускаемых личинок. Последнее достигается повышением плодовитости и репродуктивной способности родительских форм, в результате чего происходит обогащение планктона временными планктерами — свободноживущими личинками, которые обуславливают пополнение биомассы планктона и повышение общей продуктивности неритической области моря.

Известно, что всякий вновь появляющийся в море предмет привлекает большое количество личинок, ищущих субстрат для прикрепления. Оседая на новую, не занятую ранее поверхность, организмы обрастания находятся в несколько особых условиях, по сравнению с организмами бентоса. И действительно, биомасса обрастания во много раз превышает биомассу другого биоценоза в море (Зевина, 1958).

Относительно небольшая протяженность донных биотопов по сравнению с пелагиалью, а, следовательно, малая площадь для прикрепления, особенно в период массового размножения и оседания обрастателей, приводит к обреченности большую часть личинок, нуждающихся в субстрате, о чем свидетельствует массовое заселение личинками обрастателей любой, вновь появляющейся в море поверхности. Очевидно, естественные биотопы моря в состоянии предоставить приют лишь небольшому числу новых поселенцев.

В открытых частях морей и океанов над большими глубинами роль личиночных стадий донных организмов весьма незначительна. Но в отличие от истинно бентосных форм, среди организмов обрастания (подотр. Cirripedia) имеются десятки видов родов *Lepas* и *Conchoderma*, ведущих пассивнопелагический образ жизни. Прикрепляются они преимущественно к плавающим, дрейфующим предме-

там, поселяются на водных животных (морских черепахах, змеях, пелагических крабах, рыбах, китообразных), на растениях, мертвых сифонофорах, собственных шарообразных губчатых поплавах и пр. Темп роста их очень высокий. Так, например, *Lepas anserifera* L. и *Conchoderma virgatum* (Sprengel) в Бенгальском заливе уже через 8 дней после оседания достигают половины нормальной величины и начинают размножаться (Тарасов, 1957).

Судя по скорости и плотности обрастания этими формами находящихся в море предметов, количество личинок в планктоне, очевидно, весьма обильно. Таким образом, даже в районах открытого моря, где поставка пелагических личинок донными организмами практически почти исключается, эту функцию, в какой-то мере, выполняют организмы-обрастатели.

Несмотря на сравнительно большое однообразие видового состава массовых видов обрастания и соответственно их личинок по сравнению с видовым составом зоопланктона, количество личинок-обрастателей в отдельные периоды может составлять до 74% улова зоопланктона и, тем не менее, планктонные ловы дают лишь весьма приближенное представление об истинном количестве личинок, выпускаемых сидячими формами.

В основу этой статьи положены данные о содержании личинок обрастающих организмов в планктоне Севастопольской бухты, а также результаты обработки материалов по оседанию их на экспериментальные образцы в течение 1970—1972 гг.

С 1970 г. зоопланктон собирали еженедельно сеткой Джеди из газа № 38 с обловом вертикального горизонта 10—0 м. Начиная с 1971 г., пробы планктона брали через каждые 5 дней. Обработано около 600 проб. Наблюдения за формированием ценоза обрастания вели на стеклянных и железных пластинах различных размеров, а также капроновых фалах, которые устанавливались в море сроком от 1 до 18 месяцев. Для определения численности осевших организмов использованы, главным образом, стеклянные пластины месячной экспозиции, которые наиболее удобны для количественных исследований обрастания.

Многолетние наблюдения за динамикой зоопланктона и формированием ценоза обрастания в Севастопольской бухте дали возможность определить роль личинок обрастателей в продуктивности прибрежных районов моря. Как показали исследования, содержание личинок-обрастателей в планктоне может изменяться не только по сезонам, но и по декадам и даже дням, что связано, прежде всего, с цикличностью размножения ряда животных, внутриценотическими взаимоотношениями в сообществе и гидрологическим режимом района. Последние, на первый взгляд, сопутствующие факторы, связаны с биологией вида и обуславливают свойственные ему закономерности.

Установлено, что видовой состав личинок-обрастателей, отмеченный в планктоне, в большинстве своем не отражает видового разнообразия формирующегося сообщества обрастаний. Такое

несоответствие обусловлено особенностями биологии размножения и экологии личинок многих видов прикрепленных животных. Кроме того, общепринятая методика изучения планктона исключает возможность учета многих из них. Исходя из этого, о наличии в планктоне личинок некоторых видов целесообразно судить по оседанию их на экспериментальные образцы. По интенсивности заселения опытных пластин наиболее полно можно представить значение в планктоне личинок ботриллусов, асцидий, некоторых трубчатых червей, например *Spirorbis*, лецитотрофных личинок мшанок, планул гидроидов. Большинство личинок названных животных обладают коротким периодом планктонной жизни, имеют ограниченный ареал, вследствие чего в вертикальных ловах попадают крайне редко. Вместе с тем встречаются они в обрастании почти круглогодично, исключая самое холодное время года. В ранневесенний период наиболее многочисленны из них гидроиды, составляющие одну из постоянно встречающихся стадий в развитии первичного ценоза. Если при этом учесть, что в это время личинки других видов только начинают появляться, роль личинок гидроидов в планктоне становится особенно значительной. Не учитываются обычно в составе планктона свободноплавающие стадии инфузорий: *Ephelota coronata*, *Acineta tuberosa*, *Folliculina similis*, *Zoothamnion* sp. и другие, хотя в зимне-осенний период их роль, как это видно по оседанию, огромна. На первых стадиях развития ценоза обрастания эти виды появляются в массе, образуя в феврале — мае «чистые» популяции. Плотность поселения их в этот период может достигать 100 тыс. экз/м².

В летние месяцы планктон пополняется лецитотрофными личинками мшанок рода *Bowerbankia*, а осенью и зимой — *Lepralia*, о чем свидетельствует массовое появление их в обрастании, хотя в вертикальных ловах они практически не улавливаются. Доказательством обильного поступления личинок мшанок в планктон может служить тот факт, что каждый зооид в этот период содержит развивающихся зародышей.

Личинки ботриллусов, асцидий, судя по оседанию их на экспериментальные образцы, должны находиться в планктоне круглогодично, причем наиболее часто весной и осенью, однако в общей массе зоопланктона бухты они составляют не более 1%. В то же время в обрастании в результате усиленного вегетативного роста они дают большую биомассу. В отдельные сезоны года ботриллусы и асцидии определяют характер первичной сукцессии, будучи сравнительно продолжительной стадией в ее развитии.

Большая роль в планктоне, очевидно, должна принадлежать личинкам массовых в обрастании трубчатых червей, однако оценить ее можно только исходя из данных по оседанию, что к тому же более показательно в связи с трудностями установления видовой принадлежности их личинок. Сравнивая численность личинок всех видов полихет в планктоне и количество осевших на пластинах червей, можно наметить два максимума в развитии последних. Один из

них приурочен, очевидно, к маю — июлю и связан, по-видимому, с наличием в планктоне *Polydora ciliata limicola*, поскольку в этот период наблюдается их массовое оседание. Второй чаще всего приходится на сентябрь — ноябрь и, по всей вероятности, обусловлен, главным образом, появлением личинок *Vermiliopsis infundibulum* и *Mersierella enigmatica*, которые на экспериментальных образцах на протяжении указанных месяцев являются доминирующим видом в обрастании. Таким образом, можно полагать, что личинки трубчатых червей в осенний период могут составлять не менее 10—15% общей массы зоопланктона бухты.

Самыми массовыми в планктоне Севастопольской бухты являются личинки баянусов. Встречаются они в том или ином количестве круглогодично, что связано с высокой воспроизводительной способностью взрослых особей, обуславливающей большое число генераций в году. Вспышки в их развитии отмечаются в мае, июне, иногда июле. В эти месяцы количество личинок в отдельные декады может достигать 8—12 тыс. экз/м³, среднемесячное содержание их в планктоне составляет несколько меньшую величину (табл. 1). В отдельные годы численность личинок в летние месяцы (июль — август) падает, с одной стороны, в результате интенсивного выедания взрослых особей ресничными червями, которые в июле — августе появляются в массе, с другой — грибкового поражения развивающихся зародышей баянусов, приуроченного к самому теплomu времени года (Ржепишевский, Артемчук, 1970). В октябре, ноябре личинки баянусов встречаются значительно чаще, хотя не в такой мере, как это наблюдается в весенний период. Минимальное содержание их приходится на период с января по апрель, в отдельные годы — на декабрь — март, когда их насчитывается не более 300 экз/м³.

Многолетние фенологические наблюдения за личинками баянусов в планктоне свидетельствуют о том, что они играют значительную роль в продуктивности прибрежных районов моря, составляя в среднем до 30% общей массы зоопланктона бухты. В отдельные месяцы (апрель — май) на личинок баянусов может приходиться до 74%.

Отмеченная выше закономерность в оседании личинок баянусов еще раз подтверждает возможность судить о содержании личинок в планктоне по численности осевших особей.

В зимние месяцы, с января по апрель, оседание баянусов практически почти не наблюдается, лишь в отдельные декады на пластинах встречаются единичные особи. В остальные сезоны года они являются неотъемлемой частью сообщества обрастаний. Массовое появление их в ценозе начинается в апреле и длится вплоть до июля. Численность баянусов и только что осевших циприсов в эти месяцы может превышать 600 тыс. экз/м³. В апреле, когда оседание личинок других видов невелико, баянусы обычно образуют «чистые» популяции, определяя одну из стадий в развитии первичной сукцессии. В летние месяцы интенсивность оседания несколько

Содержание массовых видов обростателей в планктоне (в экз/м³) и численность 1970—

Месяц	Баланысы		Мидии		Трубчатые черви	
	Личинки	Осевшие особи	Личинки	Осевшие особи	Личинки	Осевшие особи
V	4300	—	0	—	400	—
VI	2400	—	500	—	0	—
VII	500	—	4	—	800	—
VIII	200	—	0	—	200	—
IX	200	—	4	—	200	—
X	220	—	0	—	500	—
XI	800	—	300	—	700	—
XII	500	—	80	—	74	—
I	300	—	1	—	1	—
II	80	—	2	—	4	—
III	1503	—	2	—	4	—
IV	1900	—	0	—	2	—
V	2200	—	24	—	0	—
VI	1840	18 871	21	512	620	6
VII	406	5 529	0	21	600	437
VIII	333	19 474	2	93	220	0
IX	42	6 398	142	31	142	700
X	824	10	80	41	1021	0
XI	1641	500	0	25	201	0
XII	282	306	2	0	1	0
I	101	0	0	0	41	0
II	1	0	1	0	0	0
III	83	0	1	0	1	0
IV	500	650 000	0	0	2	1
V	3800	106 000	0	56	22	12
VI	5750	487 200	1	99	163	962 190
VII	—	—	—	—	—	—
VIII	1951	79 365	413	31 746	863	28 400
IX	612	120 634	131	52 380	93	41 269
X	900	614 920	100	10 150	300	61 491
XI	—	0	—	6	—	25

снижается. В отдельные годы они в массе появляются в обрастании в сентябре — октябре, реже ноябре.

На основании данных об оседании личинок на экспериментальные образцы и о содержании их в планктоне в предшествующий период, была сделана попытка выяснить объективно существующую связь между этими показателями. Однако определить зависимость между количеством личинок и числом баланусов практически невозможно. К моменту прикрепления циприсы приобретают отрицательный фототаксис, вследствие чего держатся, в основном, в придонном слое, и поэтому в вертикальных ловах попадают редко. В результате, в период массового нахождения личинок, готовых к оседанию, полученные величины содержания их в планктоне оказываются несколько заниженными. Но основная причина, не позволяющая определить коэффициент корреляции между этими

Таблица 1
осевших особей (в экз/м³) на экспериментальных образцах (Севастопольская бухта; 1972 гг.)

Ботриллусы		Мшанки		Гидроиды	
Личинки	Осевшие особи	Личинки	Осевшие особи	Личинки	Осевшие особи
1	—	1	—	—	—
0	—	0	—	—	—
0	—	0	—	—	—
0	—	0	—	—	—
0	—	0	—	—	—
0	—	0	—	—	—
0	—	0	—	—	—
0	—	7	—	—	—
0	—	1	—	—	—
0	—	0	—	—	—
0	—	0	—	—	—
0	—	0	—	—	—
0	—	100	—	—	—
0	204	20	308	0	6
0	802	0	210	0	100%
0	74	80	123	0	100%
0	21	33	62	0	100%
0	134	20	473	0	100%
0	56	120	463	0	74
0	23	1	87	0	16
0	0	0	62	0	100%
0	0	0	0	0	100%
0	0	0	6	0	100%
0	16	0	85	0	100%
0	753	2	247	0	100%
0	37	100	12	0	100%
—	—	—	—	—	—
0	0	150	106	0	37
0	21	0	10	0	100%
0	60	100	433	0	100%
—	111	—	197	—	100%

звеньями, состоит в том, что невозможно установить начало обрастания опытных пластин (минуты, часы, сутки), которое могло бы служить эталоном при выяснении количественной зависимости между оседанием и численностью личинок в планктоне. Тем не менее вполне очевидно, что интенсивному оседанию (рис. 1) соответствует массовое содержание в планктоне личинок, особенно поздних стадий развития. Следует отметить, что это положение справедливо не только для баланусов, но и для других видов, личинки которых обладают слабо выраженной избирательной способностью. Для некоторых видов, помимо обилия их личинок в планктоне, характер оседания определяется также качеством субстрата.

Менее часто, чем личинки баланусов, попадают в планктоне личинки мидий. Численность их в отдельные декады составляла до 1000 экз/м³. Однако в большинстве случаев их насчитывалось

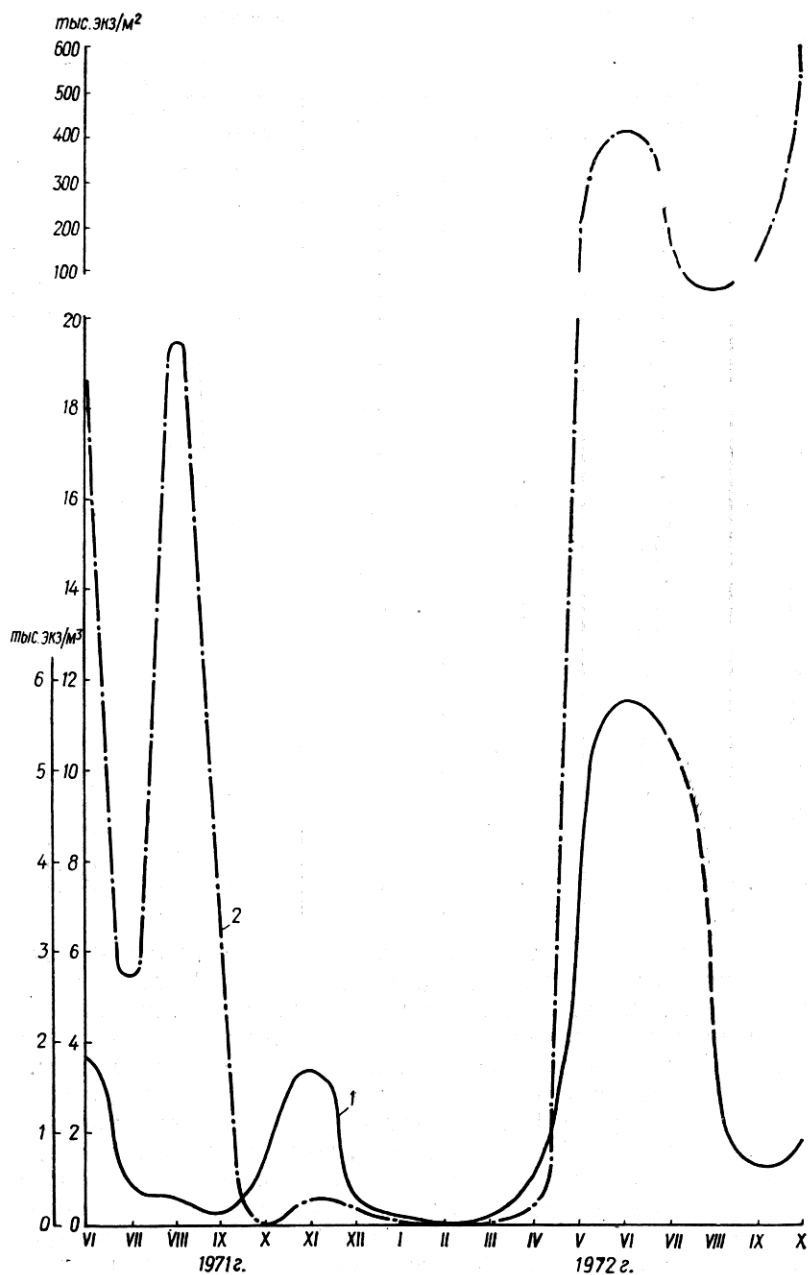


Рис. 1. Изменение численности личинок баянусов (1) в планктоне и количество особей, осевших (2) на экспериментальные образцы.

немногим более 500 экз/м³. Личинки мидий хотя и попадают в планктоне почти круглый год, но наиболее обильны в осенний период. Кроме того, судя по их оседанию на железные образцы и фалы (стеклянные пластины, только что установленные в море, заселяются мидиями крайне слабо), можно полагать, что массовое появление личинок должно иметь место также в марте — апреле. В отдельные декады наблюдается интенсивное оседание мидий, тогда как их личинки в планктоне общепринятым методом не улавливаются. Это объясняется переходом личинок в ползающе-плавающую стадию, которая длится продолжительное время (до 10 дней).

Личинки мидий избирают для оседания шероховатые субстраты. И действительно, как показали наблюдения, железные образцы и капроновые фалы в теплые зимы уже к апрелю сплошь заселяются мидиями. В этот же период на стекле (табл. 1) попадают лишь единичные особи, что еще раз подтверждает высказанное выше положение о том, что характер оседания личинок этого вида определяется качеством субстрата. По мере заселения стеклянных пластин другими видами обрастателей в их сообществе в большем или меньшем количестве начинают появляться мидии. Плотность поселения их от месяца к месяцу увеличивается. Спустя 5—6 месяцев после установившихся пластин в море мидии становятся доминирующим видом в сообществе. Следовательно, качество субстрата весьма важно для оседания личинок лишь на первых стадиях формирования сообщества, в дальнейшем этот фактор нивелируется. Определяющим становится всевозрастающая топическая и трофическая конкуренция, особенно заметная в обрастании, что приводит к выживанию наиболее приспособленных групп организмов. Поэтому в сообществе обрастаний наиболее четко прослеживаются отдельные стадии в развитии сукцессии, которой свойственно преобладание того или иного вида. Однако завершающей фазой в развитии ценоза обрастания в исследуемом районе являются мидии.

Таким образом, хотя личинки мидий в общей массе зоопланктона бухты составляют не более 10%, исходя из количества оседающих экземпляров (рис. 2), можно думать, что эта величина в действительности значительно выше.

Относительно обычны в планктоне личинки мшанок — цифонаутесы. Встречаются они во все сезоны года, но численность их невелика (150 экз/м³). Наиболее многочисленны они в планктоне с весны до поздней осени. В этот же период наблюдается и интенсивное их оседание. Хотя они не дают заметных всплесков в развитии, однако в летний период появляются в массе, поскольку почти каждый зооид колонии начинает продуцировать яйца, планктонный период жизни которых до полного развития личинки длится довольно продолжительное время (около месяца).

Наблюдения за оседанием личинок обрастателей в планктоне и оседанием их на экспериментальные образцы, позволяют считать, что организмы обрастания играют значительную роль в продуктив-

ности планктона прибрежных районов моря, поставляя в отдельные сезоны в среднем до 35%, а в отдельные периоды до 74% всей массы зоопланктона бухты.

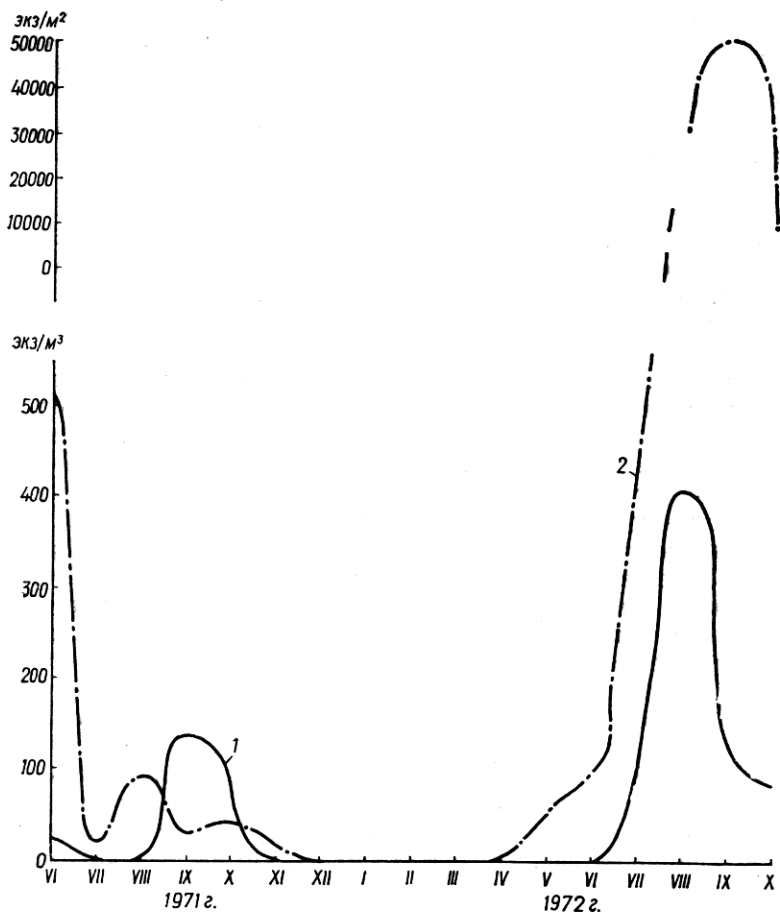


Рис. 2. Изменение численности личинок мидий (1) в планктоне и количество особей, осевших (2) на экспериментальные образцы.

Таким образом, в результате обрастания, с одной стороны, освобождается какая-то часть личинок от конкурентной борьбы за место поселения, а с другой — осевшие организмы служат резервом общей биомассы как донного населения, так и планктона.

ЛИТЕРАТУРА

- Долгопольская М. А. Биология морских обрастаний. — *Вопр. экологии*, 1957, 1.
- Долгопольская М. А. Развитие обрастаний в зависимости от глубины погружения в отдаленном от берега участке Черного моря в районе Крыма. — *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1959, 12.

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

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

M. A. Dolgopolskaya, V. D. Braiko

Summary

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

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

Н. А. Островская, Т. С. Петипа

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

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

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