

ПРОВ. 1980

ПРОВ 98

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

ПРОВ 2010

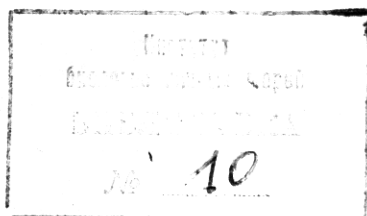
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 42

ДИНАМИКА ПОВЕДЕНИЯ
И ЭЛЕМЕНТЫ БАЛАНСА ВЕЩЕСТВА
И ЭНЕРГИИ В СООБЩЕСТВАХ МОРСКИХ
ОРГАНИЗМОВ



Л. В. Кузьменко,
А. Е. Шершнева, Д. Е. Левашов

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СЕСТОНА И ПРОЗРАЧНОСТЬ ВОД В ЧЕРНОМ, ЭГЕЙСКОМ И ИОНИЧЕСКОМ МОРЯХ

Прозрачность вод зависит от многих факторов, основным из которых является содержание растительных и животных организмов, минеральных и органических частиц, по-разному поглощающих и отражающих свет. Изучение природы слоев повышенной мутности представляет большой интерес, так как образование первичного органического вещества фитопланктоном в процессе фотосинтеза связано с уровнем естественной подводной освещенности.

В настоящей статье рассматривается зависимость показателя ослабления света в воде от распределения сестона и его отдельных компонентов. Исследования проводились в период 76-го рейса НИС «Академик А. Ковалевский» (июнь — июль 1975 г.) в западной галистатической области Черного моря и в глубоководных районах Эгейского и Ионического морей на основе изучения тонкой структуры водных масс. Предварительные результаты этих исследований опубликованы в статье [3].

Методика. Показатель ослабления света в различных участках спектра измеряли логарифмическим фотометром-прозрачномером ЛФП-2, который был оборудован защитным экраном для устранения влияния магнитного поля Земли, что отличает его от ранее применявшейся модели [4]. ЛФП-2 снабжен пятью светофильтрами, пропускающими свет длиной волны $\lambda = 425; 495; 540; 600$ и 640 нм, что позволило поочередно производить измерения в пяти участках видимой области спектра. Одновременно с записью показателей ослабления света на различных глубинах в экстремальных точках и вблизи них отбирали пробы воды пятилитровым пластиковым батометром. Часть воды отфильтровывали без вакуума или под давлением не более $0,1-0,2$ кг/см² на высушенные и предварительно взвешенные мембранные фильтры № 4 (размер по $0,9$ мкм). В зависимости от концентрации в воде взвешенных частиц отфильтровывался разный объем воды (от 200 до 1000 см³). Подсчет и измерение частиц проводили на влажных фильтрах под микроскопом МБИ-3 при максимальном освещении. Из этого же батометра отбирали еще литровые пробы воды, фиксировали их формалином и в дальнейшем обрабатывали осадочным методом. Весь сестон разделен на три группы: фитопланктон, зоопланктон, частицы органического и минерального происхождения.

При обработке проб сестона различными методами сравнимые результаты получаются лишь для частиц сестона от 20 мкм и выше. Более мелкие растительные клетки, минеральную и органическую взвесь, особенно менее 5 мкм, почти не учитывают на фильтрах. В связи с этим частицы сестона от 20 мкм и выше подсчитывали на фильтрах, а более мелкие учитывали при обработке осадочных проб. Корреляционный анализ между показателями ослабления света в пяти участках видимой области спектра и содержанием сестона в воде осуществлен на ЭВМ «Мир-2». Исследования проводили на семи станциях в Черном море, и на десяти — в Эгейском и Ионическом морях. Всего обработано 146 проб.

Результаты и обсуждение. В период наших работ в западной галистатической области Черного моря наблюдалась довольно четкая стратификация вод с ярко выраженным скачком плотности, положение которого менялось в слое $10-22$ м.

Максимальные величины (до 300 тыс. кл/л) численности фитопланктона зарегистрированы на одной из разовых станций на глубине 7 м, т. е. выше скачка плотности. С глубиной число клеток фитопланктона уменьшалось и на 70 м составило 10—48 тыс. кл/л (рис. 1). Наиболее интенсивно в верхних слоях развивались перидиниевые водоросли, такие как *Euxyiaella cordata* Ostf., *E. compressa* Ostf., *Prorocentrum*

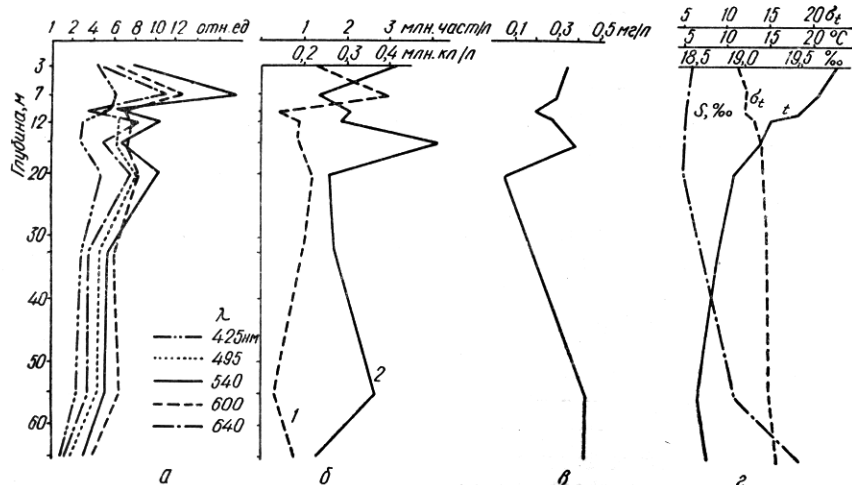


Рис. 1. Распределение показателей ослабления света — а, фитопланктона (1), минеральной и органической взвеси (2) — б, сухой массы сестона — в и гидрологических элементов — г в центральных районах Черного моря.

micans Ehr., различные виды рода *Ceratium*, мелкие жгутиковые. Значительную долю численности фитопланктона составляли клетки размером от 8 до 20 мкм.

Предварительная обработка проб сестона на фильтрах установила доминирование в составе сестона открытых вод Черного моря фитопланктонных организмов [3]. Однако анализ «осадочных» проб показал, что 80—90% количества сестона составляли частицы минерального и органического происхождения размерами менее 10 мкм (табл. 1).

Положение максимумов показателей ослабления света в воде почти на всех световых фильтрах совпадало. Наиболее высокие их значения отмечены для слоя 7—15 м, где концентрировалась основная масса фитопланктона, минеральной и органической взвеси. Глубже 20—25 м

Распределение сестона по размерным фракциям

Глубина, м	Фракция, мкм						Всего	Фракция, мкм	
	<10	10—20	20—30	30—50	50—100	>100		50--100	
Фитопланктон, тыс. кл/м							Зоопланктон, тыс. экз/л		
3	80,0	155,0	5,0	0,5	—	—	240,5	0,1	
7	150,0	144,0	30,0	—	6,0	—	330,0	—	
10	42,0	48,0	6,0	2,0	4,0	—	102,0	—	
12,5	56,0	96,0	8,0	—	16,0	—	176,0	—	
15	96,0	56,0	8,0	8,0	8,0	—	176,0	—	
20	136,0	56,0	—	—	—	—	192,0	0,1	
55	11,0	11,0	5,5	—	16,5	16,5	60,5	—	
65	24,0	20,0	—	—	4,0	0,1	48,1	—	

прозрачность воды по показаниям ЛФП-2 увеличивалась в два-восемь раз. Лишь на отдельных станциях на глубине 50—60 м над слоем повышенной солености зафиксировано скопление мельчайших частиц органической и минеральной взвеси, а также средних и крупных (более 50 мкм) клеток растительного планктона из родов *Rhizosolenia*, *Ceratium*, *Dinophysis*, *Peridinium*.

Исследования зависимости показателя ослабления света от содержания в воде сестона на суточной станции (14—15 VI 1975 г.) показали, что количество минеральной и органической взвеси оставалось примерно на одном уровне. Однако численность и качественный состав фитопланктона изменялись значительно. Слой максимальной мутности в течение 15 ч стабильно держался на глубинах 7—20 м. За этот же период количество мелких клеток (менее 20 мкм) уменьшилось здесь почти в три раза, очевидно, за счет выедания их растительноядным зоопланктоном в ночные часы. В то же время значительно увеличилось в результате деления число крупных (более 50 мкм) видов фитопланктона из родов *Rhizosolenia*, *Ceratium*, *Dinophysis*, *Peridinium*, которые, вероятно, не выедались фитофагами. По-видимому, поглощающая способность света указанных выше крупных представителей фитопланктона была высокой, так как при сравнительно небольшой их численности показатели ослабления света почти не изменились, и максимальная мутность была отмечена для тех же слоев.

Организмы зоопланктона встречались на фильтрах и в «осадочных» пробах крайне редко, и мы не могли учесть их влияние на показатели ослабления света в воде. Однако количество рачков в верхних слоях в светлое время суток было незначительно; максимальная их концентрация (по данным сетных сборов и автоматического планктоно-собиравателя) отмечена в слое 75—100 м [8].

В вертикальном распределении частиц сестона и значений показателя ослабления света в верхней 20-метровой толще (на разовых и суточных станциях), где пробы воды отбирали через 1—3 м, обнаружено некоторое несоответствие, что подтверждает и корреляционный анализ (коэффициент корреляции от $-0,23$ до $+0,14$). Значительно реже такое несоответствие в характере кривых замечено в более глубоких слоях с сравнительно высокой прозрачностью.

Обычно слой повышенной мутности, наблюдающиеся в голубой, зеленой и красной областях спектра ($\lambda=495, 540$ и 640 нм соответственно), характеризуются значительным количеством суммарного фитопланктона. Коэффициент корреляции между числом клеток растительного планктона и показателями ослабления света в воде в зеленом и крас-

в открытых водах Черного моря (20.VI 1975 г.)

Таблица 1

Фракция, мкм						Всего	Общий сестон, тыс. част/л
<10	10—20	20—30	30—50	50—100	>100		
Минеральная и органическая взвесь, тыс. част/л							
2810,0	50,0	110,0	100,0	—	40,0	3110,0	3350,6
1008,0	198,0	66,0	—	18,0	12,0	1302,0	1632,0
1572,0	204,0	138,0	114,0	30,0	24,0	2082,0	2184,0
1600,0	88,0	88,0	40,0	—	32,0	1848,0	2024,0
3504,0	136,0	248,0	232,0	80,0	32,0	4232,0	3308,0
768,0	200,0	336,0	176,0	72,0	56,0	1608,0	1800,1
1705,0	654,0	165,0	115,0	44,0	16,5	2699,5	2760,0
988,0	168,0	88,0	52,0	28,0	12,0	1336,0	1384,1

ном участках спектра составлял 0,61—0,69. Наиболее высокие его значения по всем размерным группам фитопланктона получены для голубой области спектра ($0,96 \pm 0,026$). Это еще раз подтверждает, что клетки растительного планктона, благодаря содержанию в них хлорофила и большого количества различных пигментов, поглощают свет в сине-голубом, зеленом и красном участках видимого спектра [5, 11]. Применение в данных исследованиях указанных выше светофильтров не позволило установить взаимосвязи между показаниями ЛФП-2 и содер-

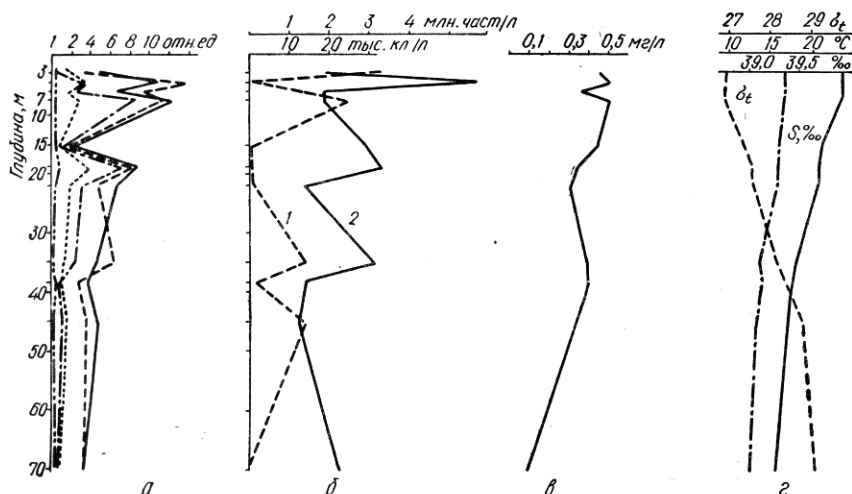


Рис. 2. Распределение показателей ослабления света — а, фитопланктона (1), минеральной и органической взвеси (2) — б, сухой массы сестона — в и гидрологических элементов — г в Эгейском море.

жением в воде самых мелких частиц взвеси, что отмечалось ранее [3], хотя общее количество мелких минеральных и органических частиц (менее 10 мкм) при обработке проб осадочным методом увеличилось более чем в сто раз. Как правило, максимальные их значения не соответствовали максимальным показателям ослабления света в воде. Мельчайшие частицы взвеси в отдельных случаях оказывают некоторое влияние на показатели ослабления света, но те концентрации, которые наблюдались в открытых водах Черного моря, по-видимому, недостаточны для более четкой их регистрации прибором. Вероятно, это объясняется еще и тем, что запись показателей ослабления света проводилась непрерывно, а пробы сестона отбирали лишь в экстремальных точках. При этом возможны некоторые сдвиги в положении максимумов и минимумов количества сестона и показателей ослабления света относительно друг друга в пределах 1—2 м, особенно при тонком слое повышенной мутности. Такое расхождение может быть обусловлено и тем, что зеркало ЛФП-2, отражающее направленный пучок света, располагалось внизу на расстоянии 1,5 м от батометра. Рассмотрим зависимость показателя ослабления света от содержания сестона и его компонентов в водах Эгейского моря. Характерной особенностью вод Эгейского моря в период наших исследований являлось наличие нескольких скачков плотности в слое 0—80 м (рис. 2). Содержание сестона в воде находилось в тесной взаимосвязи с изменениями температуры и солёности, что отмечено и для других районов Мирового океана [1, 2, 9]. В вертикальной толще сестон концентрировался над слоями скачков плотности (численность 3—5 млн. част./л).

Число клеток фитопланктона в Эгейском море в среднем в 13 раз меньше (не более 24—34 тыс. кл./л), чем в Черном. Основу растительных компонентов сестона составляли клетки фитопланктона с размера-

ми 5—20 мкм из родов *Coccolithus*, *Exuviaella*, *Amphidinium*, *Chaetoceros*. Их средние размеры также несколько меньше, чем в Черном море, поэтому их роль в общем сестоне по массе была незначительной. Несмотря на малое количество этих форм в водах Эгейского моря, показатели ослабления света в зеленой области спектра в какой-то мере зависели от вертикального распределения мелкого фитопланктона (коэффициент корреляции 0,40—0,52).

Среднее количество взвешенных частиц в исследованном 80-метровом слое было таким же, как и в Черном море, однако, по качественно-

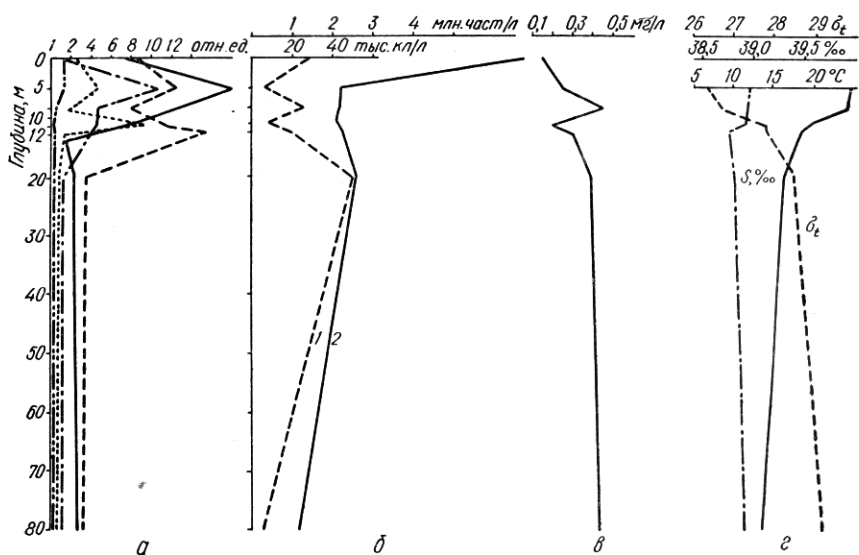


Рис. 3. Распределение показателей ослабления света — а, фитопланктона (1), минеральной и органической взвеси (2) — б, сухой массы сестона — в и гидрологических элементов — г в Ионическом море.

му составу и размерам они несколько отличались. Вероятно, в связи с этим и значения показателей ослабления света почти по всем светофильтрам в Эгейском море были несколько ниже. На отдельных станциях 25—30% всех частиц имели размер от 10 до 30 мкм. Обработка «осадочных» проб позволила установить, что в большинстве случаев эти частицы органического происхождения.

Анализ вертикального распределения взвешенных частиц, по нашим данным, показал некоторую зависимость показателей ослабления света от содержания и массы этих частиц в воде для зеленой и особенно голубой областей спектра (коэффициент корреляции 0,47—0,53).

По данным Ю. Е. Очаковского [7], в водах Средиземного моря значительную часть органической взвеси составляют частицы размером 10—25 мкм и неорганической — 1—2,5 мкм, но им не обнаружена связь между показателями ослабления света и концентрацией этих частиц в воде. Имеются также указания [6], что органические частицы или так называемая желтая субстанция, образующаяся в результате разложения растительных и животных остатков, хорошо фиксируется при использовании светофильтров в сине-зеленой области спектра.

Ослабление света в воде зависит от геометрического сечения взвешенных частиц и должно быть пропорционально их концентрации. Однако, как и в Черном море, здесь не наблюдается соответствия между распределением частиц размером менее 10 мкм и показателями мутности воды. По-видимому, имеющаяся концентрация мельчайших частиц, значительную часть которых можно отнести к минеральным, недостаточна для фиксирования их прибором ЛФП-2.

Исследования, проведенные на двухсуточной станции в Ионическом море, показали, что в верхнем 20-метровом слое наблюдались резкие колебания температуры и солености. Вертикальное распределение фитопланктона в верхних слоях характеризовалось несколькими максимумами. Его численность в исследованной толще в среднем составила 27 тыс. кл/л. Средние размеры растительных клеток в Ионическом море несколько выше, чем в Эгейском, так как помимо мелких форм (*Coccolithus buxleyi* (Lohm.) Kampt., *C. sibogae* (Web. van Bos.) Schill.) здесь встречались также сравнительно крупные (более 50 мкм) виды из родов *Rhizosolenia*, *Peridinium*, *Nitzschia*. Наибольшая концентрация фитопланктона (до 50 тыс. кл/л) отмечалась на глубине 20 м.

Среднее количество частиц сестона в водах Ионического моря было примерно таким же, как в Черном и Эгейском морях (табл. 2). Мельчайшие частицы взвеси (менее 10 мкм) составляли на отдельных глубинах от 75 до 90% всего количества сестона с максимумами (2,0—5,7 млн. част/л) на поверхности или в слое 10—20 м, где наблюдались резкие скачки температуры и солености. Несмотря на то что значительную долю сестона составляли мелкие частицы, общая масса сестона довольно хорошо согласуется с распределением клеток растительного планктона (рис. 3). В связи с этим следует полагать, что общая масса частиц с размерами менее 10 мкм ниже биомассы фитопланктона.

Таблица 2

Содержание сестона и показатель ослабления света в водах Черного, Эгейского и Ионического морей (в среднем для слоя 0—80 м)

Море	Показатель ослабления света в отн. ед., $\lambda=495$ нм (голубая область спектра)	Сухая масса сестона, мг/л	Общее количество сестона, тыс. част/л	Фитопланктон			Минеральная и органическая взвесь	
				Численность, тыс. кл/л	Средний размер клеток, мкм	Доминирующие виды	Численность, тыс. част/л	Размер частиц
Черное	4,4	0,39	2369,0	143,3	20	<i>Exuviaella cordata</i> , <i>E. compressa</i> , <i>Prorocentrum micans</i> , <i>Ceratium furca</i>	2226,7	85% меньше 10 мкм
Эгейское	1,3	0,37	2290,0	11,1	12	<i>Coccolithus huxleyi</i> , <i>C. sibogae</i> , <i>Exuviaella compressa</i> , <i>Amphidinium</i> sp., <i>Chaetoceros</i> sp.	2279,0	80% меньше 10 мкм
Ионическое	2,1	0,38	2172,0	27,2	18	<i>Coccolithus huxleyi</i> , <i>C. sibogae</i> , <i>Peridinium</i> sp., <i>Rhizosolenia</i> sp., <i>Nitzschia</i> sp.	2145,8	81% меньше 10 мкм

В вертикальном распределении показателей ослабления света отмечено несколько слоев пониженной прозрачности на глубинах 4—20 м. Вообще верхний 20-метровый слой характеризовался тонкой, слоистой структурой вод, где мутная вода (обычно над слоями скачков плотности) перемежалась с сравнительно прозрачной водой с показателями ослабления света в 2—8 раз более низкими, чем в слоях повышенной мутности (рис. 3).

Из анализа кривых вертикального распределения фитопланктона и показателей ослабления света по всем сериям наблюдений следует, что клетки растительного планктона поглощают свет в голубом участке спектра (коэффициент корреляции $0,50 \pm 0,072$). Связь между содержанием клеток растительного планктона в воде и значениями показателей ослабления света в других участках спектра не обнаружена. Корреляционный анализ между показателями ослабления света в пяти исследованных участках спектра и содержанием сестона в водах Ионического моря показал некоторую связь между ними лишь в фиолетовой и голубой областях спектра (коэффициент корреляции $0,38-0,65$).

По данным З. З. Финенко с соавт. [10] взвешенные частицы размером 5—50 мкм на 60—80% в Ионическом море состоят из детрита, а на долю фитопланктона вместе с мелкими жгутиковыми, которые почти все разрушаются при фильтрации, приходится 5—14%. По-видимому, в период наших исследований размерная фракция взвеси от 10 до 50 мкм была также органического происхождения. Коэффициент корреляции между показателями ослабления света в голубой области спектра и указанной выше фракцией сестона составил $0,50 \pm 0,098$.

Выводы. Анализ зависимости показателей ослабления света в пяти участках видимой области спектра от содержания сестона в водах Черного, Эгейского и Ионического морей показал следующее.

1. Вертикальное распределение сестона и прозрачность воды находятся в тесной связи с гидрологическими условиями. Наиболее мутные слои с высоким содержанием сестона располагаются над слоями скачка температуры или солености. Максимальные значения показателей ослабления света, как и всех компонентов сестона, чаще всего отмечаются в верхнем 25-метровом слое.

2. Суммарный фитопланктон в большинстве случаев поглощает свет в голубой, зеленой и красной областях спектра (коэффициент корреляции $0,40-0,96$). При одинаковой средней численности и массе частиц сестона, но различной численности клеток фитопланктона, входящих в его состав, показатели ослабления света в голубой области спектра, наиболее четко фиксирующие присутствие в воде растительных клеток, были выше в Черном море. Число фитопланктонных организмов в последнем в 6—13 раз больше, чем в Эгейском и Ионическом морях.

3. Использование широкополосных светофильтров не позволило выявить соответствия между вертикальным распределением мельчайших частиц (менее 10 мкм) взвеси и показателями ослабления света. Возможно, их концентрация в водах Черного, Эгейского и Ионического морей была недостаточна для фиксирования прибором ЛФП-2.

4. Обнаружена зависимость показателей ослабления света в голубой и зеленой областях спектра от содержания в воде частиц органического происхождения размером 10 мкм и выше (коэффициент корреляции $0,42-0,71$).

5. При дальнейших исследованиях тонкой оптической структуры вод необходимо проводить отбор проб сестона в непосредственной близости от устройства, фиксирующего ослабление света в воде.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кайгородов М. Н., Башарин В. А., Михайлов Э. А., Нарусевич Т. Ф. Оптическая структура пассатной зоны Атлантического океана и ее связь с физико-биологическими условиями.— Морские гидрофизические исследования, 1973, вып. 1 (60), с. 226—234.
2. Кобленц-Мишке О. И., Козлянинов М. В. Вертикальное распределение фитопланктона и прозрачности воды в северной части Тихого океана.— ДАН СССР, 1966, 166, № 3, с. 459—461.
3. Кузьменко Л. В., Шершнев А. Е., Левашов Д. Е. О зависимости показателя ослабления света от распределения сестона в водах Черного, Эгейского и Ионического морей.— В кн.: Распределение и поведение морского планктона в связи с микроструктурой вод. К., 1977. 163 с.

4. Ли М. Е., Михайлов Э. А., Неуймин Г. Г. Новый логарифмический фотометр-прозрачномер.— В кн.: Исследования межведомственной экспедиции в северо-западной Атлантике. Севастополь, 1966, с. 71—76.
5. Нарусевич Т. Ф. Изучение оптических свойств ряда культур морских планктонных водорослей.— Биология моря, 1975, вып. 34, с. 47—52.
6. Неуймин Г. Г., Аникин Ю. А. Измерение подводной освещенности в Черном море.— В кн.: Вопросы физики моря. К., 1966, 37, с. 229—247.
7. Очаковский Ю. Е. О зависимости показателя ослабления света от содержания в море взвеси.— Труды ИОАН СССР, 1965, 77, с. 35—40.
8. Петипа Т. С., Островская Н. А., Африкова С. Г., Шершнев А. Е., Левашев Д. Е. О сравнительных ловах зоопланктона автоматическим собирателем и планктонными сетями.— Настоящий сборник.
9. Сорокина Н. А. О корреляции показателя ослабления направленного света и градиентом плотности морской воды в эвфотической зоне тропической области Атлантического океана.— Морские гидрофизические исследования, 1972, вып. 2, с. 141—150.
10. Финенко З. З., Крупаткина Д. К., Заика В. Е. Распределение взвешенного органического вещества. Соотношение размерных фракций взвешенного органического вещества.— В кн.: Биологическая структура и продуктивность планктонных сообществ Средиземного моря. К., 1975, с. 103—111.
11. Yentsch C. S. Measurement of visible light absorption by particulate matter in the ocean.— Limnol. and Oceanogr., 1962, 7, N 2, p. 207—217.

Институт биологии южных морей
им. М. О. Ковалевского АН УССР,
Всесоюзный научно-исследовательский
институт рыбной промышленности
и океанографии

Поступила в редколлегию
15.VI 1976 г.

УДК 591.526:577.42:519.2

Н. В. Шадрин

ПРОСТЕЙШАЯ МОДЕЛЬ ВЛИЯНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИЙ

Познание закономерностей влияния различных факторов на структуру и динамику популяций — одна из важнейших задач экологии. Физиологические исследования помогают понять и объяснить процессы, протекающие в популяциях. Наблюдая динамику популяций в природе и оценивая одновременно параметры внешней среды (температуру, соленость, количество пищи и т. п.), мы можем найти корреляции между динамикой популяций и изменением параметров среды. Знание этих корреляций само по себе не может объяснить каузальные связи и механизмы влияния факторов внешней среды на динамику популяций. Нам кажется, что проще и надежнее, исходя из известных физиологических закономерностей, вывести логически возможные типы реагирования популяций на изменения характеристик внешней среды. Затем, используя результаты природных наблюдений и известные корреляции, отобрать из логически возможных типов реагирования тип, реализуемый в природе данной популяцией.

Предлагаемая простая модель может рассматриваться не более как первый робкий шаг по одному из возможных путей применения физиологических данных в популяционной экологии. Сделана попытка показать, как можно вывести логически возможные типы реагирования популяций на температуру. Модель базируется на ряде допущений и упрощений. Модель не закрыта для усовершенствования, дополнений, уточнений. Основное достоинство модели, как нам кажется — возможность экспериментального определения всех величин, на которых она базируется.

Основные допущения и упрощения модели следующие:

1. Популяция представляется как неимеющая возрастной и половой структуры. Вся популяция — одна генерация.