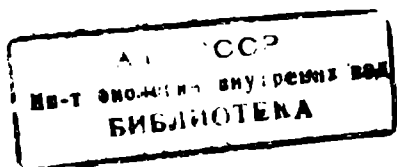


АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР  
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

# БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЮЖНЫХ МОРЕЙ

31.289



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА», КИЕВ, 1974

В сборнике рассматриваются количественное развитие жизни в южных морях на разных пищевых уровнях, зависимость первичной и вторичной продукции от гидрологических и гидрохимических факторов среды, биология массовых, в том числе промысловых видов, nektonных, бентосных и планктонных организмов и указывается их роль в экосистеме водоемов. Приводятся данные о влиянии загрязнения водной среды на продуктивность гидробионтов.

Представляет интерес для гидробиологов, ихтиологов, зоологов, работников рыбной промышленности, студентов-биологов.

**Редакционная коллегия:**  
 чл.-кор. АН УССР *В. Н. Грезе* (ответственный редактор), канд. биол. наук *М. А. Долгопольская*, канд. биол. наук *М. И. Киселева*, канд. биол. наук *Е. В. Павлова* (ответственный секретарь)

**Рецензенты:**

д-р биол. наук *А. С. Константинов*,  
 д-р биол. наук *Ю. Г. Алексеев*

Редакция общей биологии

### **Биологическая продуктивность южных морей**

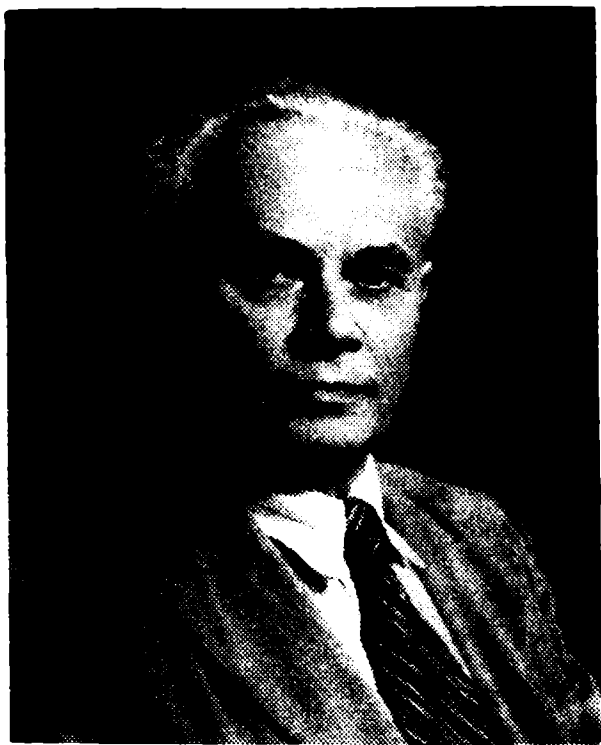
*Печатается по постановлению ученого совета Института биологии южных морей им. А. О. Коялевского АН УССР*

Редактор *Т. Г. Кондрацкая*. Художественный редактор *Р. И. Калыш*. Оформление художника *А. К. Шульковского*. Технический редактор *Г. Р. Боднер*. Корректор *С. Е. Бродская*.

Сдано в набор 10.VIII. 1973 г. Подписано к печати 20.III. 1974 г. БФ 02225. Зак. № 3—2070. Изд. № 200. Тираж 1000. Бумага № 1, 60×90<sup>1/16</sup>. Усл.-печ листов 19,0. Учетно-изд. листов 21,12. Цена 2 руб. 27 коп.

Издательство «Наукова думка», Киев, Репина, 3.  
 Отпечатано с матриц республиканского производственного объединения «Полиграфкинига» в Нестеровской городской типографии Львовского облполиграфиздата. г. Нестеров, ул. Горького, 8. Зак. 3346.

Б  $\frac{2104 - 119}{M221(04) - 74}$  176—74



## **ВЛАДИМИР АЛЕКСЕЕВИЧ ВОДЯНИЦКИЙ — ГИДРОБИОЛОГ И ОРГАНИЗАТОР НАУКИ**

Разносторонние работы члена-корреспондента АН УССР В. А. Водяницкого внесли крупнейший вклад в познание океанографии и жизни Черного моря, в разработку проблемы биологической продуктивности морей, в сравнительное изучение биоокеанографии морей средиземного типа.

Характерной чертой научной деятельности В. А. Водяницкого было глубокое диалектическое мышление, способность видеть за отдельными частностями взаимосвязь и взаимообусловленность явлений в водоеме. Так, начав изучать ихтиопланктон Черного моря и обнаружив большое количество икринок и личинок различных видов рыб в его океанической части, В. А. Водяницкий проанализировал биологическую продуктивность Черного моря с новых позиций. По словам В. А. Водяницкого, «икринки шпрота, собранные в 1927 г., явились первым поводом для возникновения проблемы биологической продуктивности и промысловых запасов открытых вод Черного моря» (Тр. Севастоп. биол. ст., 8, 1954, стр. 423).

Полученные В. А. Водяницким данные о сравнительно высокой продуктивности Черного моря привели его к пересмотру ранее существовавшего представления о гидрологической структуре Черного моря.

В. А. Водяницкий неоднократно подчеркивал, что нельзя правильно оценить природу водоема, в частности Черного моря, если рассматривать его в отрыве от бассейна, в который он входит. Поэтому он организовал комплексное изучение морей средиземноморского бассейна, что позволило дать сравнительную количественную характеристику водоемов средиземного типа и выявить ряд интересных закономерностей.

Мы остановимся на обзоре трех ключевых направлений работ В. А. Водяницкого:

- 1) исследовании ихтиопланктона Черного моря;
- 2) изучении биологической продуктивности Черного моря и теоретической разработке проблемы биологической продуктивности морей;
- 3) теоретических аспектах вертикального перемешивания водных масс Черного моря.

В 30-х годах В. А. Водяницким впервые в Советском Союзе было начато изучение пелагических икринок и личинок рыб. К этому времени в ряде европейских стран подобные исследования приобрели большое значение. В течение уже нескольких десятков лет проводилось изучение морфологических признаков пелагических икринок личинок отдельных видов рыб. Наблюдения над пелагическими икринками и личинками были включены в программу «Постоянного международного совета по исследованию моря».

Видовое определение икринок и личинок рыб представляло большие трудности. Основным источником была работа Рафаэля, изданная в 1888 г., в которой содержалось описание пелагических стадий 50 видов средиземноморских рыб.

В своей первой работе по ихтиопланктону Черного моря В. А. Водяницкий дал описание строения и указал время нахождения в планктоне в районе Новороссийска икринок и личинок 17 видов рыб, а также таблицу для определения пелагических икринок и предличинок рыб Черного моря. Эти исследования послужили основой для решения крупных теоретических вопросов. Анализируя видовой состав, распределение и условия нахождения икринок и личинок рыб средиземноморского происхождения в Черном море, В. А. Водяницкий уже в 1930 г. в одной из своих работ сформулировал гипотезу о происхождении ихтиофауны Черного моря. Были установлены основные закономерности натурализации средиземноморских рыб в Черном море.

Наблюдения над пелагическими икринками и личинками значительно расширили сведения о биологии рыб Черного моря и дали новые представления, в частности о распределении и численности шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*), размножении морских мышей (Callionymidae), гребенчатого губана (*Ctenolabrus rupestris*) и некоторых других рыб.

Дальнейшие исследования ихтиопланктона, проведенные В. А. Водяницким, показали, что сведения о фауне рыб отдельных районов Черного моря, а также о биологии рыб вообще, основанные

на уловах рыб, не всегда соответствуют действительности как в отношении важных промысловых объектов, так и непромысловых, но имеющих большое значение в общей биопродукции моря.

Новые данные об иктиопланктоне Черного моря были обобщены в работе В. А. Водяницкого, опубликованной в Трудах Севастопольской биологической станции в 1936 г. В этой работе дается опи-



В. А. Водяницкий за изучением иктиопланктона (1936 г.).

сание икринок и личинок ряда рыб Черного моря, содержатся сведения о времени и условиях их нахождения в планктоне, дана уточненная и дополненная определительная таблица пелагических икринок и личинок рыб Черного моря. Эта работа в течение многих лет служила основным источником изучения иктиопланктона Черного моря. В 1954 г. на основании обобщения многолетних собственных наблюдений и литературных данных В. А. Водяницким совместно с И. И. Казановой был опубликован «Определитель пелагических икринок и личинок рыб Черного моря», который до настоящего времени служит главным пособием при изучении иктиопланктона Черного моря.

Данные о видовом составе, экологии и распределении пелагических икринок и личинок рыб в Черном море, а также литературные сведения об условиях их нахождения в Средиземном море послужили основанием для вывода, сделанного В. А. Водяницким, о значении экологии икринок и личинок рыб в общем процессе формирования иктиофауны Черного моря за счет патурализации в нем средиземноморских видов.

В. А. Водяницкий установил, что для всех видов рыб, известных к тому времени в Черном море, можно отметить один общий экологический признак: икринки и личинки тех средиземноморских видов рыб, которые вошли в состав фауны рыб Черного моря, в преобладающем числе случаев на всех стадиях развития держатся в верхних слоях воды. Если же пелагические икринки данного вида черноморских рыб в течение развития опускаются на дно, то эти рыбы в период икрометания приближаются к берегам. В Черном море нет тех средиземноморских рыб, личинки которых, по наблюдениям в Средиземном море, совершают значительные вертикальные миграции.

Положения, выдвинутые В. А. Водяницким, были полностью приняты Н. М. Книповичем и в основном подтверждены дальнейшими наблюдениями ряда исследователей.

Изучение пелагических икринок и личинок рыб, начатое на Черном море В. А. Водяницким, стало на Севастопольской биологической станции, а затем в Институте биологии южных морей, традиционным. В 1957 г. по инициативе В. А. Водяницкого была создана лаборатория ихтиопланктона, которая стала развивать исследования в разных направлениях. Продолжалось изучение строения, развития и экологии пелагических икринок и личинок. Было начато изучение питания и пищевых взаимоотношений личинок рыб, закономерностей процессов элиминации и выживания икринок и личинок массовых видов. В общем плане сравнительных исследований биологической продуктивности южных морей одной из основных задач лаборатории стало изучение строения икринок, личинок и условий размножения рыб, общих для Черного и Средиземного морей, пространственного и вертикального распределения и численности ихтиопланктона в разных районах южных морей.

Большое значение В. А. Водяницкий придавал исследованию строения и экологии молоди рыб. Работы в этом направлении стали особенно развиваться в последние годы.

На различных этапах развития гидробиологии перед исследователями возникали проблемы, которые в каждый данный момент определялись как центральные. В 40-х годах такой центральной проблемой была признана проблема биологической продуктивности водоемов. Одни моря исследовались в этом плане очень интенсивно (например, Баренцево), другие оставались еще мало изученными. На Черном море, которое в силу своего специфического режима считалось бедным в отношении биологических ресурсов, проблема продуктивности долгое время не разрабатывалась в должной мере. Положение изменилось коренным образом после выхода в свет работы В. А. Водяницкого «К вопросу о биологической продуктивности Черного моря» (1941), в которой последовательно рассмотрены все звенья цепи от биогенных элементов до хищных рыб в их количественных взаимоотношениях. Критически проанализировав имеющиеся данные по гидрохимическому режиму Черного моря, и учтя ошибки, вызванные применением различных методик, В. А. Во-

Водяницкий пришел к выводу, что содержание нитратов и фосфатов в поверхностных слоях Черного моря не только не ниже, чем в других морях, но даже выше, чем в большинстве морей и океанов. Было обращено внимание на то, что соотношение количеств нитратов и фосфатов в поверхностных слоях Черного моря носит аномальный для морей характер, а именно: относительное количество фосфатов слишком велико и при значительном развитии фитопланктона нитраты исчерпываются ранее фосфатов. Причиной такого соотношения этих веществ служит то обстоятельство, что в глубинных слоях происходит полное восстановление нитратов, вплоть до образования свободного растворенного азота, в то время как фосфаты не подвергаются такому восстановлению. В результате соотношение нитратов и фосфатов в глубинных слоях оказывается резко сдвинутым, а при смешении глубинных слоев с поверхностными водами этот признак восстановительной зоны выявляется и в поверхностных слоях. Поступление биогенных соединений из глубинных вод в поверхностные происходит, по мнению В. А. Водяницкого, не только в результате диффузии и вертикальной циркуляции при зимнем охлаждении, но в значительной степени под влиянием циклонических течений.

Анализ гидрохимического режима Черного моря и сопоставление его с другими глубоководными морями привели В. А. Водяницкого к заключению, что существующее мнение об обедненности поверхностных вод Черного моря биогенными веществами является ошибочным. Он писал, что «объективная картина содержания соединений азота и фосфора в поверхностных слоях Черного моря такова, что мы должны не только отказаться от распространенного мнения об обедненности этими биогенными веществами поверхностных вод Черного моря, но можем с полным основанием допустить, что имеющееся в настоящее время ненормальное обогащение поверхностных слоев его соединениями азота и фосфора происходит как за счет приноса с суши, так и за счет поступления их из верхних слоев восстановительной зоны» (Тр. ЗИН, 7, 2, 1941, стр. 23).

Рассматривая далее динамику развития фитопланктона в Черном море, В. А. Водяницкий отмечает, что вспышка развития диатомовых в зимне-весенний период обусловлена постоянным поступлением из нижних слоев биогенных веществ. Благодаря этому в течение зимне-весенних месяцев фитопланктон дает высокую продукцию, имея в каждый данный момент сравнительно низкую биомассу. Летняя продукция планктона в Черном море должна быть значительно ниже, чем зимне-весенняя, так как развитие фитопланктона в летнее время определяется в основном лишь тем количеством биогенных веществ, которое поступает в воду от разложения зимне-весеннего планктона.

Среди ряда биологов существовало мнение, что в Черном море различие в развитии жизни в неритической зоне по сравнению с океанической во много раз больше, чем в других морях. На многочисленных примерах и сопоставлениях В. А. Водяницкий опроверг

это представление и показал, что развитие жизни в прибрежной зоне Черного моря, лежащей в пределах континентальной ступени, отличается от его открытых районов примерно в той же степени, что и в других морях.

Используя имеющиеся данные по количественному развитию фито-, зоопланктона, фито-, зообентоса и микробов, В. А. Водяницкий определил их ориентировочную биомассу в Черном море, которая составила около 60—70 млн. *т*. При этом биомасса организмов планктона и бентоса области континентальной ступени превышает биомассу организмов открытых районов моря по абсолютной величине и по концентрированности жизни приблизительно в 10 раз. В. А. Водяницкий построил схему пищевых взаимоотношений черноморских рыб. Им было убедительно показано, что Черное море является не только местом нереста для значительного количества рыб, но и их кормовой базой. В. А. Водяницкий обратил внимание на то, что количественное преобладание в Черном море группы пелагических рыб над придонными, равное примерно 7 : 1, стоит в видимом несоответствии с количественным соотношением биомассы пищевой базы этих групп, т. е. планктона и бентоса. Так, если биомасса планктона в Черном море составляет около 15 млн. *т*, то биомасса бентоса — 40—50 млн. *т*. Это кажущееся несоответствие степени использования планктона и бентоса для построения биомассы рыб В. А. Водяницкий объяснил высокой удельной продукцией планктона по сравнению с бентосными организмами, а также более полным и прямым использованием веществ в системе планктон — рыба, чем в системе бентос — рыба. В. А. Водяницкий отметил в Черном море большое количество хищных рыб и дельфинов, что может служить показателем высокой рыбной продукции, а следовательно, и общего достаточно высокого динамико-трофического уровня моря. Произведя ряд расчетов, В. А. Водяницкий показал, что хищники потребляют до 95% количества планктоноядных рыб.

Детальный анализ имеющихся данных о количественном развитии отдельных групп организмов в Черном море, обобщение разрозненных материалов по этому вопросу и сопоставление их со сведениями о развитии жизни в других морях привели В. А. Водяницкого к выводу, что уровень продуктивности в Черном море следует признать не только не пониженным, а относительно высоким.

Это заключение стояло вразрез с существовавшим представлением о Черном море, но впоследствии было принято многими исследователями и подтверждено большим количеством фактических данных.

Большой интерес представляет теоретическая разработка В. А. Водяницким проблемы биологической продуктивности водоемов.

В настоящее время проблема биологической продуктивности сформулирована достаточно четко и современными исследователями воспринимается как сама собой разумеющаяся. После проведения



Международного биологического года (1968 г.) были предложены единая терминология и методы определения продукции. Иное положение существовало в 30—40-х годах. В тот период, когда В. А. Водяницкий изложил в печати свою точку зрения на проблему биологической продуктивности моря, в гидробиологии еще не было дано даже удовлетворительного определения содержания этой проблемы. Одни специалисты видели в проблеме биологической продуктивности водоемов лишь сугубо теоретический аспект, другие — считали ее узко прикладной. В. А. Водяницкий подчеркивал, что «разработка любого прикладного вопроса упирается в большие теоретические проблемы и нужно уметь в каждой конкретной области найти необходимые границы теоретических основ» (Тр. конфер. по вопр. рыbn. хоз-ва, 1951, стр. 487). Определяя содержание проблемы биологической продуктивности водоемов, он наметил цели ее разработки в двух направлениях — теоретическом и хозяйственном. В числе основных теоретических вопросов данной проблемы В. А. Водяницкий указал: 1) установление закономерностей количественного развития жизни в водоемах, рассматриваемого как результат взаимодействия видового состава водного населения с окружающими условиями, эксплуатационной и направляющей деятельностью человека и 2) разработку основ управления процессами продуцирования.

Хозяйственный аспект проблемы биологической продуктивности водоемов должен включать: а) научное обоснование количественных норм эксплуатации естественных запасов водных организмов; б) научное обоснование мероприятий по увеличению запасов и темпов воспроизводства промысловых объектов и их кормовой базы; в) разработку мероприятий по реконструкции фауны и флоры и ряд других вопросов.

Для решения поставленных задач основными предметами непосредственного изучения, как указывал В. А. Водяницкий, служат: 1) «наличие» организмов, выраженное в качественных и количественных показателях; 2) динамика биологических процессов в водоемах, выраженная в изменениях количества организмов и их химического состава, превращения вещества и энергии, вызываемых организмами в водоемах; 3) экология промысловых, массовых и кормовых организмов; 4) гидрологические и гидрохимические процессы, их влияние на количественное развитие организмов и обратное влияние; 5) воздействие хозяйственной деятельности человека на количественное развитие жизни в водоемах.

Интересны с экологических позиций рассуждения В. А. Водяницкого об отличии процессов продуцирования на суше и в водоемах. Свообразие этой проблемы, отмечал он, заключается прежде всего в том, что из водоемов в качестве пищевого продукта извлекаются дикие животные, тогда как на суше они уже почти не имеют практического значения. Широко распространенное представление о том, что на суше продуцирование животного вещества на единицу площади значительно выше, чем в водоемах, по той причине, что в водоемах имеются более многочисленные пищевые цепи,

в значительной степени преувеличено. Если сравнивать естественный водоем с естественным лесом или степью, то увидим, что водоемы, как правило, дают гораздо более высокую животную продукцию, чем суша. В. А. Водяницкий подчеркнул особенность в соотношении продуцентов и консументов на суше и в водоеме. В морских условиях сравнительно огромная масса средних и конечных звеньев, т. е. животных, удерживается незначительной массой первичных звеньев, т. е. растений. Значение фитопланктонных организмов заключается не в их количестве в каждый данный момент, а в высокой энергии фотосинтеза, в способности воспроизводить в течение года много поколений, поставляя непрерывно пищу своим потребителям. Несколько граммов фитопланктона под квадратным метром поверхности моря представляет величину, резко отличную от веса растительности на квадратном метре суши как по абсолютной величине, так и по соотношению с количеством животных на той же площади.

Очень важно для понимания продуктивности водоема, писал В. А. Водяницкий, учитывать двойственный характер этого процесса: конструкцию и деструкцию. Образование на протяжении года определенного количества фитопланктона обуславливается не только однократным запасом биогенных веществ, количеством солнечной энергии и типом циркуляции водных масс, но и непрерывным совместным действием всех звеньев пищевой цепи, которые оказывают влияние на превращение вещества и на количественную регуляцию продуцентов. Продукция фитопланктона служит начальным этапом в процессах продуктивности, но не определяет их в окончательных величинах, так как сама зависит от последующих этапов и в значительной мере является их результатом. Поэтому представление о продуктивности водоема можно получить только при изучении всех этапов.

В. А. Водяницкий обратил внимание исследователей на общую закономерность количественного развития жизни в водоемах. Она заключается в том, что несмотря на значительные изменения по годам количественного развития отдельных групп организмов, а иногда их видового состава, в водоеме имеется некоторая «генеральная линия» количественного развития жизни. В. А. Водяницкий сформулировал это положение так: «все звенья пищевых цепей при данных условиях и данном видовом составе устанавливаются в таких взаимоотношениях, при которых общая интенсивность развития жизни, всех процессов обмена веществ и утилизации солнечной энергии была бы наивысшей» (Тр. Севастоп. биол. ст., 8, 1954, стр. 360). Если появляется возможность более эффективного использования вещества и энергии, то она будет использована наличными организмами (при изменении их физиологии) или вновь вселившимися.

В. А. Водяницкий ввел в гидробиологию понятие «поточного» и «циклического» типов продукционных процессов в водоеме. Первый тип продуцирования в основном базируется на аллохтонном материале, второй — на внутриводоемном обороте веществ, начинающемся с фотосинтеза растений.

В сравнительно недавнем прошлом некоторые ихтиологи ориентировали рыбную промышленность на внутренние водоемы, которые считались наиболее перспективными в отношении промысла, так как их продуцирование основывалось в основном на поступлении аллохтонного материала. Понятие о «циклическом» типе продуцирования, характерном для морей и океанов, особенно для открытых акваторий, заставляло обратить внимание на возможное развитие промысла и в этих районах. Как известно, в настоящее время именно на морской промысел приходится основная часть рыбной продукции.

В. А. Водяницкий подчеркивал, что количественное состояние популяции в определенный момент в основном есть следствие прошедших условий, а не существующих в настоящий период. При этом зависимые явления имеют свой особенный ритм и, будучи друг с другом тесно связаны, протекают в то же время по некоторым собственным путям. Для определения диапазона колебаний численности и биомассы организмов и выявления причин этих процессов, В. А. Водяницкий считал необходимым организацию многолетних режимных наблюдений в водоемах. Он придавал большое значение изучению энергетического баланса для характеристики интенсивности жизненных процессов в море. В. А. Водяницкий отмечал принципиальную ошибку, допускаемую у нас и за рубежом некоторыми исследователями, говорящими о круговороте вещества и энергии. Материя действительно претерпевает многократные превращения, которые трудно пока оценить количественно. Энергия же, однажды превратившись в теплоту в данном организме, выходит из циклического оборота и теряется для дальнейших превращений в пищевой цепи организмов. Поэтому энергия может служить для оценки интенсивности жизненных процессов в водоеме путем суммирования ее количества, ассимилированного растениями и расходоемого в последующих пищевых звеньях. В. А. Водяницкий предложил для обозначения общего потока энергии на единицу площади термин «трофико-энергетическая динамика» (т.-э. д.). Расход энергии должен определяться по измерению величины дыхания как самого фитопланктона, так и всех последующих консументов с учетом их возрастного состава. Однако фактический расход энергии еще ничего не говорит о продуктивности водоема в целом. Реальные величины продукции в вещественном выражении могут быть вычислены для тех организмов, для которых известны рост, размножение, питание и распад при дыхании на всех возрастных стадиях.

В. А. Водяницкий убедительно показал, что численность и продуктивность организмов в естественной водной среде не является прямой и непосредственной функцией кормности, а зависит от многих условий. Кормность зачастую понимали слишком узко, учитывая только пищу взрослых животных, в то время как конечная численность популяции определяется прежде всего условиями откорма личинок и мальков, т. е. совершенно другими пищевыми

объектами. Кроме того, наличие того или иного количества пищи еще не определяет степень ее полезного использования.

Намечая задачи изучения биологической продуктивности водоемов, В. А. Водяницкий подчеркивал необходимость сочетания систематических многолетних наблюдений в природе с эколого-физиологическими исследованиями отдельных массовых видов и популяций в эксперименте. При этом внимание исследователей должно быть обращено на все уровни жизни в водоеме от фитопланктона и микробного населения до рыб и водных млекопитающих.

Полученный В. А. Водяницким убедительный вывод о сравнительно высокой биологической продуктивности Черного моря встал в противоречие с принятой схемой водообмена в этом водоеме.

В науке установились твердые взгляды на Черное море как на водоем, разделенный по вертикали на две различные зоны, из которых верхняя, снабженная кислородом и населенная организмами, постоянно теряет свои питательные вещества, уходящие с «дождем трупов» вниз, а нижняя зона, более осолоненная, накапливающая эти вещества и различные продукты анаэробных процессов, в том числе сероводород, отдает лишь незначительную часть этих веществ верхней зоне только в результате очень медленно идущих диффузионных процессов. Для гидробиологов вопрос о взаимодействии нижних и верхних слоев и обмене веществ между ними был кардинальным, от которого зависело суждение об ежегодно повторяющемся продуцировании живого вещества. В. А. Водяницкий писал: «Вопрос о взаимодействии поверхностных и глубинных слоев в Черном море является основным вопросом, от решения которого зависят: понимание протекающих в Черном море физических, химических и биологических процессов, его промысловой продуктивности и, может быть, даже возможность в будущем управлять режимом Черного моря» (Тр. Севастоп. биол. ст., 6, 1948, стр. 386).

В. А. Водяницкий с позиций гидробиолога, стремящегося к построению комплексного представления о Черном море с учетом биологических данных, рассмотрел вопрос о водообмене через Босфор, общем балансе вод Черного моря, о взаимодействии его верхних и нижних слоев и о формировании солености вод Черного моря.

Исходя из режима биогенных элементов в Черном море и факта куполообразности изоповерхностей, В. А. Водяницкий развил мысль о непрерывном опускании поверхностных вод в периферических районах циклонических течений и подъеме глубинных в средних частях халистатических областей.

В. А. Водяницкий высчитал, что если бы избыток пресной воды, получаемый ежегодно Черным морем, объемом не менее  $500 \text{ км}^3$ , смешивался только с поверхностными слоями, подверженными термической конвекции, как это принималось ранее, то Черное море в поверхностных слоях должно было бы за последние 60 лет опресниться на  $6\text{‰}$ , чего в действительности не наблюдается. Из этого следует, что поскольку из Черного моря верхнебосфорским течением вытекает не пресная вода, а вода соленостью  $18\text{‰}$ , поступаю-

щие в Черное море пресные воды подвергаются глубокому перемешиванию. Подсчет показал, что для поддержания постоянной солености поверхностных вод ( $18\text{‰}$ ), несмотря на систематическое поступление пресных, необходимо, чтобы последние ежегодно смешивались с шестикратным объемом (т. е. с  $3000 \text{ км}^3$ ) глубинных вод. При этом величина вертикальной составляющей скорости должна быть равной около  $30 \text{ м}$  в год. Следовательно, заключает В. А. Водяницкий, срок, необходимый для продвижения глубинных вод к поверхности, измеряется не тысячами лет, как принимали геологи и гидрологи, а примерно 130 годами.

Исходя из того, что для достижения стабильности солености Черного моря, при любой ее величине, необходимо, чтобы отношение оттока и притока было обратно пропорционально солености двух босфорских течений и что Черное море, начав свой процесс осолонения от солености порядка  $12\text{‰}$ , достигло в настоящее время солености  $22\text{‰}$ , В. А. Водяницкий пришел к выводу, что в среднем за геологическое время существования Черного моря соотношение дебетов верхнего и нижнего босфорских течений равнялось приблизительно  $3 : 2$ . В настоящее время это соотношение должно быть таким же, поскольку многолетние наблюдения не обнаруживают заметных изменений солености ни на поверхности, ни на глубине.

В отличие от турецких исследователей, которые полностью (Ulliyott a. Ilgaz, 1946) или частично (Pectac, 1953) отрицали поступление средиземноморских вод в Черное море, В. А. Водяницкий предположил, что приток этих вод через Босфорский пролив происходит достаточно регулярно. Впоследствии это предположение блестяще подтвердилось работами гидролога А. К. Богдановой, которая, проведя тщательные многолетние наблюдения в прибосфорском районе Черного моря при разных ветровых режимах, постоянно фиксировала присутствие в придонном слое соленых мраморноморских вод.

Чтобы представить характер хода осолонения Черного моря после прорыва Босфора, В. А. Водяницкий условно принял, что пропускная способность пролива оставалась одинаковой и вычислил, что соленость от начальной ( $12\text{‰}$ ) в последующие шесть тысячелетий изменялась следующим образом: 16,4; 18,6; 20,2; 21,2; 21,8; 22. Процесс вначале шел очень быстро и постепенно замедлился. Создались условия для гибели прежней фауны и через 1—1,5 тысячи лет соленость оказалась достаточной для существования большого количества средиземноморских форм.

В. А. Водяницкий предложил новую схему внутреннего водообмена в Черном море. Вся водная масса Черного моря по этой схеме составляет единое целое с соподчиненными динамическими процессами во всех его частях. Основной вертикальный обмен В. А. Водяницкий представил как систему вращающихся вокруг своих осей струй течений, отбрасываемых в поверхностных слоях к периферическим частям двух халистатических областей и вызывающих своим

перемещением и вращением соответственные встречные перемещения в более глубоких слоях.

Верхний слой 0—70 м характеризуется мощной термической конвекцией в период охлаждения. Преобладающие поверхностные течения перемещают воды от средних частей моря к берегам и вдоль берегов против часовой стрелки. В средних частях моря происходит подъем вод из глубин, а вблизи берегов опускание вод в глубину.

Ниже 70 м лежит второй слой, куда термическая конвекция не проникает, но где тем не менее содержится растворенный кислород во все уменьшающемся к низу количестве, примерно до глубины 150—200 м. Второй слой — промежуточный — зона внутренних волн и турбулентного перемешивания.

Третий слой, примерно от 150—200 до 1000 м — в основном зона медленных обратных течений, перемещающих глубинную воду от прибрежных районов вниз, далее — к средним частям моря вверх. Эти движения достигают наибольшего развития в холодное время года, когда течения усиливаются и облегчается взаимное проникновение глубинных и поверхностных вод вследствие охлаждения последних. На глубине около 1000 м, возможно, лежит четвертый слой — зона турбулентного перемешивания медленно скользящих под третьего слоя и более застойных и однородных вод пятого слоя, подверженного главным образом термической конвекции под воздействием нагревания снизу.

В. А. Водяницкий указывал на необходимость признания значительных вихревых движений во всей толще воды Черного моря, исходя из того, что непосредственное взаимное замещение одного объема поверхностных пресных вод и шести объемов глубинных вод невозможно и происходит только в виде многократного послойного перемешивания.

Новое представление о режиме вод Черного моря позволило В. А. Водяницкому активно выступить против предложения некоторых зарубежных ученых об использовании Черного моря в качестве «могильника» отходов атомных производств. Он писал «... Черное море даже приближенно не может рассматриваться как водоем с застойными глубинами, изолированными от связи с поверхностными слоями» (Природа, 2, 1958, стр. 52). Следует помнить, подчеркивал В. А. Водяницкий, что любые вещества, оказавшиеся на глубинах, помимо механического переноса могут быть включены в биологические процессы. Так, микробы глубинных зон будут накапливать в себе различные вещества и при выносе в нижние слои кислородной зоны могут быть съедены планктонными животными, которые в свою очередь будут съедены рыбами. Таким образом, произойдет передача радиоактивных веществ от бактерий в тело рыб.

Можно было бы упомянуть еще целую серию гидробиологических исследований В. А. Водяницкого: количественный учет прибрежных биоценозов зарослей макрофитов, впервые примененный им на Черном море; изучение зоопланктона кубанских лиманов и озера Абрау-Дюрсо; определение запасов промысловых беспозвоноч-

ных Черного моря и др. Полный список работ В. А. Водяницкого опубликован издательством «Наукова думка» в брошюре «Володимир Олексійович Водяницький», 1972 г. (Сер. Бібліографія вчених Української РСР).

Делая обзор работ В. А. Водяницкого, необходимо указать на еще одну важную сторону его деятельности — научно-организационную. Он более 30 лет возглавлял Севастопольскую биологическую станцию. В. А. Водяницкий никогда не был сугубо кабинетным ученым. Ясно видя научную перспективу того или иного исследования, он создавал творческие коллективы, которые разрабатывали намеченные направления. Так было на организованной им Новороссийской биологической станции, но особенно ярко проявилось на Севастопольской биологической станции, которая под руководством В. А. Водяницкого выросла в Институт биологии южных морей АН УССР — большое биоокеанографическое учреждение.

В. А. Водяницкий придавал большое значение правильному сочетанию «классических», фундаментальных гидробиологических исследований с новыми направлениями. Основу работ как Севастопольской биологической станции, так и Института биологии южных морей составляло сравнительное изучение количественного развития жизни и продуктивности морских водоемов. Но при этом В. А. Водяницкий сумел внедрить в Институте «биологизацию» гидробиологии, т. е. изучение живых организмов в естественной природе и в эксперименте для определения обмена веществ и энергии у морских организмов, исследование их питания, развития, размножения, движения и т. д.

Даже краткий перечень тематики отделов и лабораторий позволит представить направление и объем работ, проводимых в Институте.

В отделе гидрологии и гидрохимии не только определяли фон гидробиологических процессов, но проводили исследования водообмена в Черном море и изучали режимы проливов в ряде морей средиземноморского бассейна. В. А. Водяницкий поддержал организацию в отделе гидрологии и гидрохимии группы, изучающей процессы самоочищения моря с океанографических и биологических позиций. Были начаты работы по биохимии морской воды.

В отделах планктона и бентоса изучали распределение и продукцию как отдельных видов, так и всего фито-, зоопланктона, фито- и зообентоса в морях средиземноморского бассейна, Красном море, тропической зоне Индийского и Атлантического океанов. Следует заметить, что В. А. Водяницкий неоднократно предостерегал от излишнего увлечения экспресс-методами при определении продукции. Поэтому в Институте постоянно сочетались скоростные методы с углубленным изучением планктона и бентоса в ботаническом, зоологическом и физиологическом аспектах. Специальное внимание уделялось выявлению закономерностей в биологической структуре и продуктивности пелагических и донных сообществ.

Микробиологи исследовали состав и распределение бактерий и их роль в качестве биоиндикаторов гидрологических условий в южных морях. В кабинете масс-спектрометрии проводили исследование процессов азотфиксации в Черном море.

Сотрудники кабинета биолюминесценции определяли силу свечения морских организмов в зависимости от их видовой принадлежности и географической зональности моря.

В отделе ихтиологии проводили исследование состава и динамики ихтиопланктона, экологии личинок, мальков и взрослых рыб в южных морях в сравнительном аспекте. Лаборатория паразитологии изучала паразитофауну рыб и беспозвоночных в различных районах Мирового океана.

В отделе нектона развивалось оригинальное направление по изучению функциональных основ внешнего строения рыб и водных млекопитающих.

Сотрудники отдела экологической физиологии определяли энергетические траты у различных видов морских животных с целью определения продуктивности отдельных видов и популяций.

Отделы радиобиологии и обрастаний имели специальное назначение. В первом исследовали накопление радиоактивных элементов морскими организмами; во втором — изучали режим обрастаний подводных сооружений и кораблей.

Результаты исследований публиковались в Трудах Севастопольской биологической станции, в серии сборников «Биология моря» и в монографиях, большинство из которых редактировались В. А. Водяничким.

На Севастопольской биологической станции, а затем в Институте биологии южных морей были начаты широкие комплексные и тематические исследования в различных районах южных морей. На основании этих исследований установлены важные географические закономерности количественного развития разных уровней жизни, получены новые существенные данные по гидрологии, гидрохимии, санитарной гидробиологии и радиоэкологии.

Впервые идея о необходимости сравнительного изучения морей средиземноморского бассейна была выдвинута В. А. Водяничким в 1936 г. В докладе, прочитанном на 3-ем пленуме Группы географии и геофизики АН СССР, В. А. Водяничкий сформулировал основные проблемы сравнительного изучения средиземных морей.

«Сравнительное изучение цепи средиземных морей от Азовского моря до Гибралтара должно занять подобающее место в общей системе океанографических работ научных учреждений СССР, оно представляет значительный интерес не только для локального освещения основных вопросов океанографии и гидробиологии, но выдвигает и ряд самостоятельных крупных проблем. Нельзя не упомянуть также, что названные моря играют существенную роль и в народном хозяйстве СССР. Наконец, наш Союз, как обладатель значительного участка цепи средиземных морей, не должен оставаться



в стороне от международных работ по их изучению и, несомненно, может в этом деле играть руководящую роль» (Изв. Академии Наук СССР, 1937, стр. 57).

Важнейшими проблемами исследований В. А. Водяницкий считал следующие.

1. Изучение условий накопления органических веществ в глинах морей и в грунтах в связи с вопросом нефтеобразования.

2. Сравнительное изучение теплового режима средиземных морей в связи с различиями в условиях вертикальной циркуляции вод в зависимости от распределения солености и выяснение влияния теплового баланса на климат окружающих стран.

3. Углубленное сравнительно-экологическое изучение распределения организмов с точки зрения геологической истории фауны средиземных морей и взаимного проникновения фауны типично морской и солоноватоводной.

4. Разработка вопросов трофической типологии морей в связи с различными условиями круговорота биогенных веществ в отдельных частях цепи средиземных морей.

5. Изучение миграций организмов между отдельными морями и биологического режима проливов, соединяющих моря. Вопрос этот важен как с точки зрения практических нужд рыболовства, так и с точки зрения изучения экологических условий формирования фауны отдельных морей.

В последующие годы в докладах и публикациях В. А. Водяницкий неоднократно возвращался к вопросу о необходимости проведения исследований в бассейне Средиземного моря.

В 1956 г. в докладе на Сессии Международной Комиссии для изучения Средиземного моря, проходившей в Стамбуле, В. А. Водяницкий сообщил о предстоящих экспедиционных исследованиях советских судов в Средиземном море.

В 1957—1958 гг. Азовско-Черноморский институт морского рыбного хозяйства и океанографии (АзЧерНИРО) проводил рыбохозяйственные исследования в южной части Адриатического моря. Летом 1958 г. была осуществлена первая средиземноморская экспедиция на судне Севастопольской биологической станции «Академик А. Ковалевский» в Эгейское, Ионическое и Адриатическое моря. Результаты этой первой средиземноморской экспедиции получили высокую оценку в Президиуме АН СССР. Летом и осенью 1959 г. в Средиземном море работали уже четыре научно-исследовательских корабля. Были получены большие и разнообразные материалы по океанографии и гидробиологии морей средиземноморского бассейна.

Обобщая результаты исследований Севастопольской биологической станции в Средиземном море в 1958—1960 гг., В. А. Водяницкий писал: «Предпринимая работы в Средиземном море, мы отлично сознавали, что это море изучено во многих отношениях весьма основательно, и мы не можем рассчитывать на какие-либо крупные открытия. Нас привлекали главным образом задачи сравнительного

исследования ряда биологических процессов в разных частях средиземноморского бассейна, начиная от Азовского моря и до Гибралтара, в связи с нашими работами по продуктивности Черного моря. Мы имели в виду также почти полную неизученность открытых вод и глубин Средиземного моря в микробиологическом отношении и недостаточность данных о количественном развитии планктона и биологической продуктивности срединных районов моря, особенно в его восточной части. Эти сведения имеют очень большое значение для сравнения с соответствующими данными по Черному морю, в отношении продуктивности которого, как известно, существуют различные точки зрения, несмотря на наличие уже довольно обширного фактического материала (Океанология, 5, 1961, стр. 791—792).

В 1958—1960, 1960—1961 гг. экспедиции проходили под руководством и при непосредственном участии В. А. Водяницкого.

В 1961 г. по инициативе В. А. Водяницкого Институт биологии южных морей начал исследования в Красном море, которое представляло большой интерес, с точки зрения биологической продуктивности, как тропическое море средиземного типа, лишенное речного стока.

В 1961, 1963 и 1966 гг. были проведены три экспедиции в Красное море и Аденский залив. Первую экспедицию в Красное море возглавил В. А. Водяницкий.

Работа в экспедициях выполнялась по следующим разделам: гидрология, гидрохимия, микробиология, фито-, зоо- и иктиопланктон, бентос, нектон, физиология рыб и беспозвоночных, экология рыб и паразитология. Было изучено вертикальное распределение температуры и солености в осенний и зимний сезоны в Красном море, Баб-эль-Мандебском проливе и Аденском заливе. Специальное внимание было уделено изучению водообмена через проливы. Определено содержание кислорода, фосфатов, растворенного органического вещества и его отдельных компонентов, а также биохимическое потребление кислорода в различных районах Красного моря и в Аденском заливе. Получены данные по количественному развитию бактериальной жизни, видовому составу гетеротрофных бактерий и биохимической активности микроорганизмов. Проведены исследования видового состава и количественного распределения фито-, зоо-, иктиопланктона и донных организмов. Выполнены экспериментальные работы по функциональной морфологии моллюсков, энергетическому обмену некоторых массовых форм зоопланктона и бентоса. Получены данные по паразитофауне рыб.

Третья экспедиция в Красное море и Аденский залив была тематической. В ней проводилось детальное изучение размножения и развития массовых рыб Красного моря, видового состава и количественного распределения иктиопланктона и бентоса.

Широкое развитие биоокеанологических работ в бассейне Средиземного моря является громадной заслугой В. А. Водяницкого. Сформулировав задачи этих исследований еще в 30-е годы, В. А. Во-

дяницкий последовательно добивался их осуществления, возглавил первые рейсы, направлял и развивал экспедиционные работы.

В. А. Водяницким создана школа морских гидробиологов. Под его руководством более 30 человек защитили кандидатские диссертации, несколько человек стали докторами наук.

Советское правительство высоко оценило научную и научно-организационную деятельность Владимира Алексеевича Водяницкого, наградив его орденами Ленина, Трудового Красного Знамени, несколькими медалями. Ему было присвоено звание Заслуженного деятеля науки УССР.

*Т. В. Дехник, М. И. Киселева*

VLADIMIR ALEXEYEVICH VODYANITSKY —  
A HYDROBIOLOGIST AND ORGANIZER OF SCIENCE

*T. V. Dekhnik, M. I. Kisseleva*

Summary

A review is presented of trends in researches performed by V. A. Vodyanitsky, Corresponding Member of the Ukrainian Academy of Sciences: studies of the Black Sea ichthyoplankton and development of the hypothesis on formation of the Black Sea ichthyofauna; studies of biological productivity in the Black Sea and a theoretical development of biological productivity in water bodies; development of a diagram for the Black Sea water exchange.

Organization activity of V. A. Vodyanitsky as director of the Sevastopol Biological Station and Institute of Biology of Southern Seas of the Ukrainian Academy of Sciences is also dealt with in short.

## СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ МОРЕЙ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО БАССЕЙНА<sup>1</sup>

В. А. Водяницкий, В. Е. Заика, В. Д. Чугчин

Севастопольская биологическая станция в 1956 г. на сессии Международной комиссии для изучения Средиземного моря, выступая с обзором работы, выполненных на Черном море, объявила о начале своих планомерных исследований в морях Средиземноморского бассейна с целью получения сравнительных данных по всем морям этого бассейна.

К этому моменту Станция готовилась достаточно долго и основательно.

Нельзя не вспомнить, что стоящие у истоков создания Станции Н. Н. Миклухо-Маклай, А. О. Ковалевский и И. И. Мечников в середине прошлого века работали на Средиземном море, что несколько позже А. О. Ковалевский осмотрел все морские биологические Станции в Европе, а А. А. Остроумов выполнил очень важные зоологические и биогеографические исследования в Мраморном море и Босфоре. С. А. Зернов и В. Н. Никитин в период заведования Станцией имели длительные командировки на Средиземное море, а в 30-х годах Академия наук приняла решение о командировке в Неаполь акад. Л. С. Берга и гидробиологов Е. Ф. Гурьянову и В. А. Водяницкого. Поездка была отменена буквально накануне отъезда в связи с начавшейся агрессией Италии против Эфиопии.

Однако еще и через 25 лет, когда пришло время сотрудникам Станции на корабле «Академик А. Ковалевский» отправиться в первую средиземноморскую экспедицию, многие спрашивали с недоумением: «Что ищет он в стране далекой, что кинул он в краю родном?». Жизнь показала, что выход Севастопольской биологической станции в зарубежные моря вполне назрел как в научном, так и во многих других отношениях.

Несомненно, что коллектив Станции прошел к тому времени большую школу морских исследований, но правильнее сказать, что коллектив Станции не столько прошел, сколько создал самостоятельную школу морской биологии. Она сложилась в традиционной коллективной работе на началах истинного научного демократизма сотрудничества поколений и с широкой поддержкой инициативного поиска и специализации.

На первый план выдвигалось изучение жизнедеятельности организмов, массовых биологических процессов в море, структуры биоценозов, закономерностей количественного развития и распре-

<sup>1</sup> Доклад, подготовленный к 100-летию Института биологии южных морей АН УССР.

деления жизни, биологической продуктивности, т. е. в целом — совокупной жизни водоемов в ее динамике, энергетическом и материальном проявлении. Мы называли это «биологизацией» гидробиологии, поскольку задачей работ стал не столько сбор фиксированных материалов, сколько проникновение в подвижную биологическую структуру водоема.

К этому естественно присоединилось широкое применение экспериментальных методов, которые оказались необходимыми не только в лаборатории, но и в экспедициях, что также явилось в свое время новшеством. Наряду с классическими «разрезами» полные права приобрели длительные стоянки в открытом море, позволяющие проникнуть в биологическую динамику водной толщи и частично вскрыть взаимодействие ее отдельных биологических частей.

Все сказанное непосредственно вытекало из сложившегося в нашем коллективе представления об основных задачах и теоретическом содержании гидробиологии, которые нам в течение многих лет приходилось отстаивать как в общей форме, так и в конкретных программах исследований.

Мы считали гидробиологию в своей основе состоящей из фундаментальных проблем широкого биологического значения, на основе которых решаются многочисленные практические задачи. Так, теоретическая проблема количественного развития жизни и биологической продуктивности в равной степени касается ряда практических вопросов: кормовой базы рыб, оптики и акустики водных слоев, санитарии и обрастаний, так как во всех этих случаях речь в основном идет о массовом развитии тех или иных организмов в определенных условиях.

Необходимо отметить также одну важную черту наших работ последних десятилетий. Основное внимание было сосредоточено на изучении широких пространств открытых вод, т. е. совокупности жизненных процессов в водной массе данного моря в целом. Это было новым, в особенности для Средиземного моря, где ранее многочисленные биологические станции изучали каждая свой небольшой район. Такое направление отвечало и намечавшемуся развитию рыбной промышленности в сторону освоения ресурсов открытых вод и сближало работы биологов и океанографов в единый комплекс. Все это было связано в свое время не только с крупными дискуссиями в печати, но и с некоторыми драматическими коллизиями, которые мы теперь можем вспоминать как историю, в ходе которой наш коллектив твердо проводил свою научную линию.

Начав работы в Средиземном море на основе отмеченных теоретических установок, мы не смотрели на них как на застывшую схему. Напротив, по мере развития исследований непрерывно возникали новые проблемы и некоторые из них завоевывали значительное место в планах Института.

Коснемся кратко некоторых результатов, полученных на основе экспедиций в Средиземное море. Мы имели в виду прежде всего прояснить некоторые давние спорные вопросы относительно

продуктивности и биологической структуры Черного моря, а для этого необходимо было получить основательные сравнительные материалы по ряду морей средиземноморского бассейна. Многолетний опыт показал, что эти вопросы нельзя решать под девизом Юлия Цезаря — *veni, vidi, vici*. Необходимо накопить многочисленные данные из многих пунктов моря, за все сезоны и за ряд лет, по возможности. Поэтому, принявшись за Средиземное море, мы отнюдь не имели в виду изумить научную общественность потоком спешной информации. Вместе с тем мы должны были с удовлетворением отметить, что зарубежные гидробиологи с полным пониманием отнеслись к нашей системе и задачам работ, что значительно укрепило полезные связи с рядом средиземноморских институтов и станций.

Известно издавна, что в общем фауна Средиземного моря по числу видов в разных группах примерно в 5—10 раз богаче черноморской. Наши работы показали, что средиземноморские биоценозы, в отличие от черноморских, не имеют главенствующих форм, представляя собрание очень многих видов, малочисленных по количеству экземпляров.

В Черном море имеются не только руководящие виды, определяющие тип каждого биоценоза, но и само море в целом отчетливо характеризуется необычайным развитием немногих видов, занимающих в Средиземном море скромное положение, а в Черном море достигших расцвета. Это, например, всем известная хамса, мидия, а на глубинах — другой двустворчатый моллюск — фазеolina, планктонный рачок калянус.

Иную картину мы наблюдаем в отношении растительности этих двух морей: фитопланктон в Черном море состоит, как и в Средиземном, из многих сотен видов (около 700), а донная растительность (макрофиты) из 300 видов, т. е. немногим отличается от средиземноморской. Однако в то время как в Средиземном море отсутствуют резко главенствующие растительные формы, среди черноморских макрофитов таковыми являются цистозира на каменистых грунтах и знаменитая филлофора, образующая в Черном море единственное в мире массовое скопление, давно получившее промышленное значение.

При сопоставлении состава зообентоса Черного и Средиземного морей обращает на себя внимание тот факт, что в Черном море основной группой по численности во всех биоценозах и биотопах являются двустворчатые моллюски. При этом моллюски-фильтраторы занимают в Черном море не только прибрежную зону, но образуют большие скопления и на значительных глубинах. Массовое развитие двустворчатых моллюсков в Черном море является косвенным показателем обилия органической взвеси в придонном слое воды.

В Средиземном море двустворчатые моллюски и другие животные-фильтраторы отмечены в значительном количестве лишь в северной части Адриатического моря и в проливах. Именно в этих районах наблюдается наибольшее количество сестона. В остальных частях Средиземного моря в бентосе преобладают грунтоеды (игло-

кожие и черви), которые никогда здесь не образуют массовых скоплений.

Таким образом, основные черты состава фауны и флоры Средиземного моря и структуры биоценозов весьма существенно отличаются от черноморских. Что же касается количественного развития бентоса, то работы М. И. Киселевой, Е. Б. Маккавеевой и В. Д. Чухчина показали, что средиземноморские биотопы по биомассе уступают соответствующим черноморским в сотни раз, а на глубинах свыше 1000 м донная жизнь в Средиземном море, несмотря на ежегодное полное перемешивание водной толщи и наличия на глубинах достаточного количества кислорода, фактически сводится почти к нулю, по-видимому, вследствие очень малого количества органических осадков. Более обильный бентос имеется лишь в немногих местах, находящихся под воздействием высокопитательных речных вод Нила, По, Роны, приносящих большие количества детрита и растворенных биогенных веществ.

Помимо полевых исследований, проведена серия экспериментальных работ в Средиземном море по морфологии и биологии отдельных видов беспозвоночных общих или близких с черноморскими видами. Такие наблюдения позволили выявить сходство и различия в морфологии и биологии одноименных видов в зависимости от условий обитания (работы И. И. Грезе, И. В. Ивлевой, Е. Б. Маккавеевой и др.).

Переходя к планктонным исследованиям, отметим, что ИнБЮМ стремился проводить комплексные планомерные экспедиции с параллельным изучением различных звеньев планктона. Несмотря на ограниченные возможности нашего судна, в некоторых рейсах удалось получить материалы одновременно по фито-, бактерио-, зоо- и ихтиопланктону, а также взвешенному и растворенному органическому веществу.

Проводились исследования, посвященные оценке видового состава, количественного развития и распределения растительных и животных организмов, дополненные в значительной мере оценкой скоростей метаболизма, роста, размножения, питания, продукции организмов, что дало разносторонние материалы для анализа основных взаимосвязей между различными звеньями планктона, т. е. обеспечивало возможность решения ряда биоценологических вопросов.

Выполнение комплекса подобных исследований в разных морях дает основу для классификации морей не только в биогеографическом отношении и по уровню развития жизни, но и по особенностям структуры и продуктивности населяющих их планктонных сообществ.

Общий методический уровень наших работ отвечает современным требованиям, но в некоторых направлениях наметились трудности, что объясняется отсутствием в Институте и в стране базы для разработки и конструирования специальной аппаратуры для морских планктонных работ.

В то же время в ИнБЮМ созданы некоторые новые перспективные методы планктонных работ, среди которых следует особо выделить разработанный Т. М. Кондратьевой метод изучения продукции планктонных водорослей в опытах *in situ*, основанный на оценке темпа деления разных видов водорослей. Он позволяет оценить долю отдельных видов в общей продукции фитопланктона.

Разработаны также простые методы изучения численности микророзопланктона, позволившие начать исследование по этой группе животных.

Как уже упоминалось, по числу видов фитопланктона Черное море несколько беднее Средиземного. Однако общая численность растительных клеток и их биомасса в расчете на единицу объема воды в Черном море в среднем в 4—8 раз выше, чем в Средиземном (Г. К. Пицк, Е. В. Белогорская, Т. М. Кондратьева, З. З. Финенко и др.).

Продукция фитопланктона под квадратным метром поверхности моря в Средиземном море почти вдвое меньше, чем в Черном.

В отличие от фитопланктона, зоопланктон в Черном море представлен во много раз меньшим количеством видов, чем в Средиземном. Так, в Черном море насчитывается всего лишь 11 видов веслоногих рачков, в то время как в Средиземном их более 300.

Следует, кстати, сказать, что около 50 видов планктонных животных были впервые зарегистрированы в Средиземном море сотрудниками Института (В. Н. Грезе, А. А. Шмелева, Е. П. Делало и др.). Более того, А. А. Шмелева обнаружила и описала свыше 20 новых для науки видов веслоногих рачков. А. В. Ковалевым изучена изменчивость веслоногих рачков в морях Средиземноморского бассейна. Выявлен ряд закономерностей их изменчивости. М. И. Рухияйнен описала несколько новых видов мелких жгутиковых.

Что же касается уровня количественного развития зоопланктона, то, как показано в работах В. Н. Грезе, Т. С. Петипа, Е. В. Павловой, Л. И. Сажиной и других, Черное море по численности и биомассе организмов в 5—10 раз богаче Средиземного.

В последние годы в Институте все больше внимания уделяется углубленному сравнительному изучению планктонных сообществ в морях Средиземноморского бассейна, что позволяет в общих чертах представить схему, а также некоторые особенности трофической структуры и продуктивности планктонных сообществ в этих морях. Установлено, в частности, что живые организмы фито-, зоо- и бактериопланктона составляют в Средиземном море около 10% общего количества всей взвеси в водной толще. Фитопланктон составил в среднем 0,5%, зоопланктон — 0,5—1,0, бактерии — 6—10%. В Черном море относительные величины содержания фито- и зоопланктона в 1,5—2 раза выше, чем в Средиземном.

Имея в виду, что основным продуцентом органического вещества в пелагиали является фитопланктон и то, что им непосредственно питается значительная часть планктонных животных, сопоставлены биомассы фитопланктона и суммарного зоопланктона. Показа-



тель соотношения этих величин в Средиземном море составил 0,3—3,5, что значительно ниже, чем в Черном море, а также в высокопродуктивных шельфовых районах бореальной Атлантики, но выше, чем в тропической Атлантике. Следовательно, более продуктивные водоемы характеризуются не повышением содержания планктона в целом, а относительно более высоким развитием зоопланктона.

Сопоставление структуры планктонных сообществ южных морей, если их изобразить в виде пирамид биомассы различных трофических уровней, показало, что в ряду водоемов (Черное — Средиземное — Красное моря) по мере продвижения в более теплые воды основание пирамиды, представленное биомассой фитопланктона, сужается, а последующие уровни расширяются. Анализ трофической структуры планктонных сообществ южных морей дает основание считать, что по мере приближения к экватору сообщества становятся все более сбалансированными, т. е. продукция каждого предыдущего уровня потребляется организмами следующего уровня более интенсивно.

Для анализа трофической структуры планктонных сообществ зоопланктон разделен на три трофических уровня: фитофаги, эврифаги и зоофаги. В Средиземном море в слое 0—100 м, где интенсивно идет процесс фотосинтеза, преобладали фитофаги, составлявшие 50—70% зоопланктона, в то время как количество эврифагов варьировало в пределах 15—30%. В слое 100—200 м доля фитофагов снижалась до 25—45%. В слое 200—500 м преобладали эврифаги и хищники. В Черном море доля фитофагов более велика, чем в Средиземном. Установлено, что трофическая структура планктонных сообществ во всех морях бассейна изменяется по сезонам.

Примерные подсчеты показывают, что значительная часть продукции каждого уровня должна потребляться организмами следующего трофического уровня. Зачастую же потребности животных даже не удовлетворяются продукцией предыдущего звена. Дефицит пищи в этих случаях восполняется, очевидно, за счет детрита, бактерий, бесцветных жгутиковых, а также растворенного органического вещества, которое, подвергаясь бактериальной утилизации, становится доступным для потребления мелкими животными: уже в виде оформленных частиц.

Кроме изложенных в общих чертах биоценологических и продукционных исследований бентоса и планктона, Институт проводил разнообразные работы и по многим другим разделам. Так, микробиологи под руководством М. Н. Лебедевой вполне основательно изучили в Средиземном море систематический состав, а также распределение бактерий в зависимости от гидрологических условий. Бактерии были использованы как биоиндикаторы гидрологической структуры водоемов.

Собственно гидрологические (А. К. Богданова) и гидрохимические исследования (М. А. Добржанская) помимо того, что давали общий фон для биологических данных, были специально направлены на вопросы водообмена как в самом Средиземном море, так и

с соседними морями, а также на вопросы режима биогенных веществ. В связи с этим проведены большие работы по изучению гидробиологии ряда проливов.

Большая серия исследований проведена по изучению ихтиопланктона (Т. В. Дехник и др.), т. е. той составной части планктона, которая в равной степени важна и для решения многих вопросов ихтиологии. Здесь должны быть отмечены некоторые результаты этих работ.

Были впервые получены сравнительные данные о количестве ихтиопланктона в разных районах Средиземноморского бассейна. Выявлено сравнительное постоянство плотности распределения ихтиопланктона в пределах каждого моря. В Азовском и Черном морях количество личинок рыб в планктоне измеряется десятками экземпляров в  $10 \text{ м}^3$  воды; во всех открытых районах Средиземного моря количество личинок измеряется единицами экземпляров в том же объеме воды. В пределах каждого моря численность личинок может изменяться по годам в среднем в 2 и более раза, однако порядков величин остается неизменным.

Концентрация личинок рыб в летнем планктоне в открытых районах Средиземного моря в среднем в 10 раз меньше, чем в Черном море и почти в 30 раз меньше, чем в Азовском. В мелководных прибрежных районах Средиземного моря концентрация личинок рыб лишь немного ниже, чем в Черном море, и примерно в 10 раз ниже, чем в Азовском море.

Имеется определенное различие в распределении икринок и личинок. Максимальные концентрации икринок приурочены к приповерхностному слою; на горизонтах 10 и 25 м численность икринок заметно уменьшается, в нижележащих слоях икринки практически отсутствуют.

Личинки рыб в приповерхностном слое не образуют больших концентраций. Наибольшая суммарная численность личинок повсеместно наблюдается в слое 25—50 м. Общая численность личинок остается высокой и на горизонтах 75 и 100 м, ниже их количество в планктоне резко уменьшается. Таким образом, закономерности вертикального распределения личинок рыб в целом соответствуют вертикальному распределению тотального зоопланктона.

Изучены рост и питание личинок некоторых массовых видов рыб в разных районах Средиземноморского бассейна, что дало возможность сопоставить количество личинок рыб с развитием планктона.

С интересами ихтиологии тесно связаны работы Института по паразитам рыб Средиземноморского бассейна (В. М. Николаева и др.). Получены существенные данные для сравнительной характеристики зараженности рыб паразитами в ряде морей, начиная от Азовского и вплоть до Атлантического и Индийского океанов. Наряду с этим удалось выяснить циклы развития и смены хозяев ряда мало изученных видов и привести в порядок систематику некоторых групп паразитов. Все эти данные представляют интерес

не только для зоологов и зоогеографов, но непосредственно связаны также с запросами промышленных организаций.

К циклу работ Института по изучению морей средиземного типа относится также большая серия исследований в Красном море и в Центральноамериканских морях, где впервые для этих тропических морей были получены данные о количественном развитии жизни, структуре биоценозов и биологической продуктивности. Излагать эти интересные сведения сейчас нет возможности. Многие уже опубликовано в изданиях, специально посвященных названным морям. Приятно отметить, что в развитии этого направления приняли большое участие и другие советские морские институты, и в целом работы данного направления приобрели общегосударственное и международное значение.

#### COMPARATIVE STUDY OF THE MEDITERRANIAN BASIN SEAS

V. A. Vodyanitsky, V. E. Zaika, V. D. Chukhchin

#### Summary

The article presents a short review of researches performed by workers of the Institute of Biology of Southern Seas of the Ukrainian Academy of Sciences in the Mediterranean basin seas. A complex approach to a study of sea life, wide application of intravital observations and field experiments, scope of open aquatories are typical of the researches.

The fauna, flora and bioproductivity of the seas were estimated; metabolism, growth, nutrition and reproduction of many organisms were studied. A considerable body of data are obtained on vertical distribution and diurnal course of number and biomass of organisms on a tropical structure and productivity of plankton and benthos associations.

#### БИОЛОГИЯ И ПРОДУКТИВНОСТЬ МАССОВЫХ ВИДОВ ФИТОБЕНТОСА ЧЕРНОГО МОРЯ

*А. А. Калугина-Гутник*

Черное море в отношении видового состава и количественного развития фитобентоса является довольно богатым водоемом. Из 288 видов, известных для этого бассейна, около 10 произрастает в массовом количестве и имеет промысловое значение. В 1960—1965 гг. автором проводилось обследование количественного распределения растительности прибрежной зоны Советских берегов Черного моря, а в 1966—1970 гг. изучалась биология и продукция доминирующих видов фитобентоса. Проведенные исследования дали возможность получить некоторое представление об участии донных водорослей в продукционном процессе водоема.

Основу растительного покрова прибрежной зоны Черного моря составляют водоросли цистозира (2 вида), филлофора (2 вида) и морская трава zostера (2 вида).

Для изучения темпа роста цистозиры и филлофоры проведен анализ линейного и весового прироста водорослей. Определение линейного прироста молодых частей слоевища производилось путем измерения их линейкой с точностью до 1 мм, весовой прирост определялся взвешиванием. На основании полученных цифровых данных устанавливали процент прироста за определенный промежуток времени по отношению к весу старого слоевища. Для определения весового и линейного прироста ежемесячно из каждой пробы отбиралось по 25 экз. каждого вида и формы водорослей, которые биометрически обрабатывались с учетом следующих показателей: длина слоевища, количество и вес ветвей и репродуктивных органов, общий вес растений. Всего было обработано более 1 тыс. проб и проанализировано 2,5 тыс. экз. филлофоры и более 5 тыс. экз. цистозиры.

В нашей работе большое внимание уделялось циклам развития водорослей, особенно срокам сброса органов размножения (рецептакулов) у цистозиры и разрушению пластин у филлофоры. Некоторые вопросы биологии и продукции этих видов содержатся в работах Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936), Д. А. Сабинина и Т. Ф. Щаповой (1954). Однако эти сведения нуждались в дальнейшей доработке: необходимо было выяснить ряд дополнительных моментов, касающихся биологии размножения и сезонного развития исследованных форм, данные о которых отсутствуют. В нашей работе мы оперируем только данными, полученными на основании собственных опытов и наблюдений в природе и в условиях аквариума. Определение продукции макрофитов проводилось расчетным методом с учетом следующих параметров: скорость роста и размножения растений, возрастная и размерная структура популяций, динамика численности и биомассы, скорость элиминации.

### Цистозира

В Черном море произрастает 2 вида и 4 формы цистозиры: *Cystoseira barbata* (G o o d. et W o o d.) J. A g. f. *barbata*, *C. barbata* f. *hoppii* (A g.) J. A g., *C. crinita* (D e s f.) B o r y f. *crinita* и *C. crinita* f. *bosphorica* (S a u v.) A. Z i n. et K a l u g. (Калугина-Гутник, 1973; Зинова и Калугина, в печати). Оба вида распространены вдоль всего побережья Черного моря. У советских берегов промысловые запасы цистозиры сосредоточены в основном у побережья Крыма и Северного Кавказа (Калугина, 1968).

Цистозира самая крупная водоросль в Черном море. Длина взрослых особей достигает 170 см (*C. crinita*), но преобладают размеры 60—70 см. Средний возраст растений равен 8—10 годам, максимальный — 21.

Темпы продукции цистозиры связаны с циклами развития ее

особей. Согласно нашим наблюдениям, рост цистозеры протекает круглый год, но неравномерно. Рост и развитие растений в декабре — январе замедляется, но не прекращается. Это хорошо видно по наличию у вершины ствола молодых ветвей, отличающихся светлой и нежной окраской и молодыми криптостомами. В феврале и, особенно, в марте, в связи с усилением солнечной радиации, резко возрастает темп роста и развития боковых ветвей и рецептакулов, которые достигают максимума в мае.

Размеры боковых ветвей и рецептакулов зависят от места произрастания водорослей. Как правило, у открытых берегов и на глубине более 12 м боковые ветви и рецептакулы значительно мельче, чем у растений, произрастающих в защищенных участках берега. За весенний период на одном слоевище цистозеры вырастает 5—7 боковых ветвей длиной от 60—80 (*C. crinita* f. *crinita*, *C. barbata* f. *barbata*) до 450 мм (*C. barbata* f. *hoppii*). Длина зрелых рецептакулов изменяется в пределах: у *C. crinita* — 3—8 и у *C. barbata* — 2—20 мм. Отношение веса зрелых рецептакулов к весу боковой ветви составляет: у *C. crinita* f. *crinita* 9,0%, у *C. crinita* f. *bosphorica* — 35,2, у *C. barbata* f. *barbata* — 37,3 и у *C. barbata* f. *hoppii* — 44,1%.

Массовое созревание оогониев и антеридиев и выход половых продуктов происходит в довольно сжатые сроки: у *C. barbata* с 10—15 апреля по 1—5 мая и у *C. crinita* с 25—28 апреля по 15—20 мая. В зависимости от характера весны сроки размножения могут смещаться в ту или другую сторону на 1—2 недели, причем в теплую весну размножение наступает раньше и проходит в более сжатые сроки, чем в холодную весну. Наиболее высокой плодovitостью обладает *C. barbata* f. *hoppii*, на одном слоевище которой образуется весной до 2200 рецептакулов, в у них развивается до 550 тыс. оогониев. Плодovitость *C. barbata* f. *barbata* и *C. crinita* несколько ниже, на одном слоевище у них продуцируется соответственно 1400 и 500 рецептакулов и 400 тыс. и 102 тыс. оогониев.

В отличие от фукусов (Кузнецов, 1960; Возжинская, 1971), у которых зрелые рецептакулы сбрасываются, у цистозеры после выхода половых продуктов пустые рецептакулы в течение 1—2 месяцев сохраняются и опадают вместе с боковой ветвью. В июле и особенно в августе наблюдается массовое опадение старых генеративных ветвей и замедляется рост слоевища.

В сентябре — октябре отмечается повышение темпа роста слоевища, но он никогда не достигает весеннего уровня. За осень у вершины ствола цистозеры возникает 4—5 боковых ветвей, из них 2—3 ветви к началу зимы заканчивают свой рост и в декабре опадают. В осенний максимум рецептакулы образуются в гораздо меньшем количестве и в основном у *C. barbata* f. *hoppii*.

На месте опавших первичных боковых ветвей на стволе остаются пеньки, на которых через 3—4 месяца вырастают новые, так называемые адвентивные ветви. В сроках их развития наблюдается та же закономерность, что и у первичных ветвей, образующихся на

вершине ствола. По своим размерам адвентивные ветви в 1,5—2 раза короче первичных, но в весовом отношении они почти не уступают последним, так как от одного пенька отходит от 2 до 6 ветвей. Установлено, что с возрастом число адвентивных ветвей у слоевища постепенно повышается. Количество адвентивных ветвей на слоевищах *C. barbata* в 2—4 раза больше, чем у *C. crinita*. Адвентивные ветви играют огромную роль в продуцировании органического вещества вообще и в образовании органов размножения у особей, произрастающих на больших глубинах, и у растений старших возрастов в частности.

Если возраст боковых ветвей у цистозеры исчисляется 5—7 месяцами, то ствол у нее многолетний. За год на вершине ствола последовательно образуется две зоны — укороченная и удлинённая. На укороченной зоне ветви располагаются очень близко друг к другу на расстоянии 1—3 мм, а на удлинённой — разреженно, с интервалами 2—5 мм. Более интенсивный рост ствола отмечен весной; в это время формируется удлинённая зона. Осенью наблюдается несколько замедленный рост с образованием укороченной зоны. Смена укороченной зоны на удлинённую происходит в январе, а удлинённой на укороченную — в августе. Сумма длины укороченной и удлинённой зон составляет линейный прирост ствола за 1 год. Средний годовой прирост ствола *C. crinita* равен 28, у *C. barbata* — 24 мм, максимальный — 42 и 34 мм соответственно.

От степени роста и развития ствола и боковых ветвей зависит биомасса и продукция водорослей. Цистозера образует обширные подводные заросли с проективным покрытием дна 80—100%. Наиболее густые заросли сосредоточены на глубине от 1 до 10 м. Глубже биомасса постепенно понижается. Нижняя граница зарослей, в зависимости от наличия твердых грунтов, в Черном море проходит на глубине 6—32 м. Средняя биомасса цистозеры для всей площади ее зарослей в Черном море нами определена в 3,4 кг/м<sup>2</sup>, максимальная — 21 кг/м<sup>2</sup>.

В сезонной динамике биомассы цистозеры наблюдается два максимума: весенний (апрель — июнь), когда биомасса достигает 7,1 кг/м<sup>2</sup>, и осенний (октябрь — ноябрь) — 4,0 кг/м<sup>2</sup>, что связано с ее интенсивным ростом в эти периоды года и массовым развитием репродуктивных органов<sup>1</sup>. Наименьшая биомасса приходится на август (1,8 кг/м<sup>2</sup>) и январь (2,8 кг/м<sup>2</sup>), когда рост слоевища замедляется и большое число ветвей, выросших за весну и осень, опадает. Весенний максимум биомассы значительно превосходит осенний. Наиболее высокой биомассой обладает цистозера, растущая в защищенных участках моря (6—21 кг/м<sup>2</sup>), и несколько меньшей — у открытых берегов (3—5 кг/м<sup>2</sup>).

Данные по темпу роста и колебаниям биомассы совпадают с ходом фотосинтеза и дыхания цистозеры. По данным Г. К. Яценко

<sup>1</sup> Вес, биомасса и продукция водорослей даны в сыром весе.

(1963), черноморская цистозира способна продуцировать органические вещества и вегетировать в течение круглого года. Интенсивность фотосинтеза значительно (до 15 раз) превосходит интенсивность дыхания цистозир во все месяцы года; даже в декабре — январе балансый коэффициент фотосинтеза положителен. Однако фотосинтез цистозир в море носит сезонный характер. Оптимальными условиями для фотосинтетической деятельности цистозир является температура воды 17—18° С, что соответствует весеннему и осеннему периодам года. Под действием высоких температур летом (24—26° С), низких — зимой (6—8° С) и крайних величин солнечной радиации, наблюдаемых в июле и декабре, интенсивность дыхания возрастает, а фотосинтез подавляется. Как показали наши наблюдения, у цистозир в эти месяцы замедляется темп роста и происходит активная «отдача» органической массы бассейну, причем летом поступление органической массы в воду в 2—4 раза выше, чем зимой.

При определении годовой продукции цистозир большую роль играют данные о сроках развития боковых ветвей, так как последние являются основными продуцентами органического вещества. Г. К. Яценко (1963) установила, что наиболее интенсивной фотосинтетической деятельностью обладают молодые ветви. У зрелых ветвей фотосинтез замедляется, у перезрелых — прекращается. Согласно нашим наблюдениям, основанным на данных анализа анатомо-морфологической структуры, различные стадии развития боковых ветвей строго соответствуют их физиологическому состоянию. Образование, созревание и разрушение ветвей протекают непрерывно, поэтому в любое время года на одном растении содержатся ветви на разных стадиях развития. Первые две ветви, расположенные у самой вершины ствола и содержащие веточки I и II порядков, всегда самые молодые. Ниже их следуют две более развитые ветви, находящиеся на стадии наиболее интенсивного роста, с боковыми ветвями II—IV порядков. 5-е и 6-е боковые ветви находятся на стадии полной зрелости. В таком состоянии ветви достигают наибольшей величины и содержат боковые веточки I—V порядков. Последующие 7-е и 8-е ветви находятся в стадии разрушения, под ними располагаются пеньки — следы от опавших ветвей.

Подсчитано, что за год на одном растении в среднем образуется у *C. barbata f. barbata* 11 первичных и 30 адвентивных ветвей, у *C. barbata f. hoppii* — 13 и 14 и у *C. crinita* — 11 и 18 ветвей соответственно. Из них за год с одного слоевища опадает соответственно зрелых первичных и адвентивных ветвей: у *C. barbata f. barbata* — 7 и 10, у *C. barbata f. hoppii* — 2 и 3 и у *C. crinita* — 7 и 6. После прекращения роста ветвей происходит их разрушение и опадание. поэтому для подсчета веса элиминируемой продукции необходимо знать средний вес зрелой ветви как первичной, так и адвентивной. Выяснено, что средний вес зрелых первичных и адвентивных ветвей равен: у *C. barbata f. barbata* 2,22 и 1,2 г, у *C. barbata f. hoppii* — 4,55 и 7,27 г и у *C. crinita* — 1,26 и 0,41 г. Зная средний прирост

слоевища за один год и вес элиминирующихся ветвей можно определить годовую продукцию одного растения.

Годовая продукция особи зависит от ее возраста. С возрастом продукция повышается в силу увеличения числа, размера и веса ветвей, причем у молодых растений за счет первичных, а у старых — за счет адвентивных. В возрасте 12 лет и выше темп роста ствола и первичных ветвей резко замедляется и основная физиологическая деятельность слоевища переходит на адвентивные ветви. Нами проведено определение продукции особей для каждого возраста отдельно, основанное на разности среднегодового прироста слоевища между соседними возрастами. Расчеты показывают, что с возрастом годовая продукция одного растения изменяется: у *C. barbata f. barbata* от 5,5 до 47,7 г, у *C. barbata f. hoppii* от 4,1 до 175,6 г и у *C. crinita* от 0,6 до 24,0 г. Средняя годовая продукция одного растения, с учетом его среднего годового прироста и веса элиминируемых ветвей, составляет: у *C. barbata f. barbata* — 40,7, у *C. barbata f. hoppii* — 74,8 и у *C. crinita* — 16,8 г.

На основании данных о среднегодовой численности популяций в районе Севастополя определена продукция цистозиры на 1 м<sup>2</sup>, которая у *C. barbata f. barbata* составляет 2724, у *C. barbata f. hoppii* — 17 138 и у *C. crinita* — 5887 г. Удельная продукция (коэффициент Р:В) равна соответственно 1,6; 6,1 и 2,5.

Изложенные выше данные позволяют сделать вывод о том, что наибольшей годовой продукцией, из расчета на одно растение, обладает *C. barbata f. hoppii* в связи с мощным развитием у нее первичных боковых ветвей, наименьшей *C. crinita*, так как у нее боковые ветви не достигают больших размеров и слабо развиваются адвентивные ветви. Последнее связано с особенностями анатомической структуры ствола (Калугина-Гутник, 1973). Однако по продукции популяций *C. crinita* занимает второе место, поскольку по численности она превосходит *C. barbata f. barbata* в 6 раз. По величине продукции одного растения *C. barbata f. barbata* занимает промежуточное положение, но из-за низкой численности популяций ее годовая продукция из расчета на 1 м<sup>2</sup> значительно меньше, чем у *C. crinita* и особенно у *C. barbata f. hoppii*.

Заросли цистозиры у берегов Крыма и Кавказа в основном состоят из *C. barbata f. barbata* и *C. crinita f. crinita*. *C. barbata f. hoppii* и особенно *C. crinita f. bosphorica* мы в расчет не берем, поскольку в целом по бассейну их удельный вес в зарослях очень незначителен. Популяции двух последних форм носят локальный характер и распространены в полузакрытых, слабо закрытых участках бухт и у опресненного Одесского побережья (*C. barbata f. hoppii*). В своем распространении *C. crinita f. bosphorica* более ограничена, чем *C. barbata f. hoppii*, так как она совершенно не выдерживает опресненные и загрязненные участки прибрежных вод. Именно поэтому у Одесского берега заросли цистозиры состоят только из *C. barbata f. hoppii*. Общая годовая продукция зарослей цистозиры складывается из суммы продукции популяций *C. barbata f. barbata*



и *S. crinita* и равна  $8615 \text{ г/м}^2$ . Удельная продукция зарослей составляет 2,2.

Согласно нашим данным (Калугина, 1968; Возжинская и др., 1971), общие запасы цистозиры у советских берегов (кроме Одесского берега), составляют 2 млн. т. Удельная продукция зарослей равна 2,2, а годовая продукция — 4,4 млн. т.

### Филлофора

В Черном море произрастает четыре вида филлофоры: *Phyllophora nervosa* (DC.) Gr ev., *P. brodiaei* (Tur n.) J. A d., *P. pseudoceranoides* (G mel.) New. et R. T a y l o r (= *P. membranifolia* (G o o d. et W o o d.) J. A g.) и *P. traillii* H o l m. et B a t t. Из них в промысловых количествах встречаются два вида: *P. nervosa* и *P. brodiaei*. Первая относится к эндемикам Средиземноморского бассейна, в то время как вторая является типичной для флоры Северной Атлантики и в Средиземном море не произрастает. Различие в характере происхождения нашло свое отражение в циклах их развития, поэтому данные о биологии и продукции излагаются для каждого вида отдельно.

*Phyllophora nervosa*. Широко распространена в Черном море и произрастает в двух формах — прикрепленной и неприкрепленной. Прикрепленная филлофора растет на скалах, валунах и крупном ракушечнике в прибрежной зоне на глубине 5—25 (30) м. По величине биомассы и занимаемой площади макрофитов Черного моря ведущее место принадлежит неприкрепленной форме (Щапова, 1954; Калугина и Лачко, 1966; Калугина, Куликова и Лачко, 1967). Она произрастает на глубине 3—55 м, образуя большие скопления в виде пласта на Филлофорном поле Зернова, на «малых полях» в Каркинитском заливе и у Евпатории. Неприкрепленная филлофора образует рыхлый пласт, состоящий из спутанных между собой слоевищ. Растения крупные, не обросшие эпифитами и окрашены в ярко-пурпуровый цвет.

Глубина и характер грунта заметно влияют на анатомо-морфологическую структуру слоевища, а также на численность, биомассу, толщину пласта и продукцию филлофоры. Оптимальной глубиной для ее произрастания следует считать 20—35 (38) м, где проективное покрытие достигает 80—100%, толщина пласта 20—50 см и биомасса  $2,5—10,8 \text{ кг/м}^2$ . С изменением глубины в ту или другую сторону биомасса и проективное покрытие филлофоры постоянно снижаются.

*P. nervosa* размножается половым (цистокарпами), бесполом (тетраспорангиями) и вегетативным способами. Половой и бесполой типы размножения характерны для прикрепленной формы, а вегетативный — для неприкрепленной и пластообразующей форм. Для развития органов размножения слоевище должно постоянно и равномерно освещаться со всех сторон, что возможно только при вертикальном положении растений. При переходе к неприкрепленному образу жизни положение слоевища меняется с вертикального на

горизонтальное. От неравномерного освещения побегов и периодического перевертывания пласта придонным течением нарушается ритм развития органов размножения, что, естественно, со временем приводит к их редуцированию. С другой стороны, перемещение отдельных участков пласта по дну и трение побегов о створки раковин моллюсков способствуют частому разрыву слоевищ, что благоприятно сказывается на развитии вегетативного способа размножения.

Характерная особенность пластообразующей *P. nervosa* состоит в том, что она, размножаясь вегетативно, утратила способность воспроизводства половым и бесполом способами. Тем не менее, в силу своих биологических особенностей, более жизнеспособной она оказалась именно в неприкрепленном состоянии. Наблюдая за ростом филлофоры, помещенной в различные по характеру условий аквариумы, мы пришли к выводу, что она способна очень длительное время (до 1,5 года) переносить неблагоприятные условия, при этом не растет и не погибает. Анализ за изменением анатомической структуры слоевища показал, что при этом образуется толстая и плотная студенистая оболочка, покрывающая слой коровых клеток. При неблагоприятных условиях (слабое освещение без смены воды) наружная оболочка утолщается, грубеет и тем самым препятствует росту нижележащих коровых клеток. При переносе растений в аквариум с благоприятными для них условиями (нормальное освещение отраженного света, частая смена воды) оболочка разбухает, становится эластичной и не препятствует продолжению роста коровых клеток и образованию молодых сегментов. Это очень важно для сохранения жизнеспособности пласта. Замечено, что слоевища, расположенные в средней и нижней частях пласта, молодые сегменты не образуют. Рост происходит только у наружных побегов. При перевертывании пласта находившиеся ранее в нижней его части побеги начинают активно расти и образовывать молодые сегменты и пролификации.

Рост и развитие филлофоры начинается в феврале, достигая максимума в мае — июне. Молодые сегменты хорошо отличаются от старых по ярко-малиновому цвету. В августе рост сегментов приостанавливается; в это время происходит утолщение пластины за счет разрастания коры и клеток центрального слоя, при этом она грубеет и приобретает более темную окраску. В конце сентября на слоевищах снова появляются молодые сегменты и в декабре заканчивают свой рост. Осенние сегменты обычно на 2—4 мм короче и на 1—1,5 мм уже весенних. Годовой ритм развития сегментов у филлофоры соответствует весеннему и осеннему максимумам фотосинтеза растений, выявленным И. А. Ярцевой (1964) для пластообразующей формы.

Таким образом, у *P. nervosa* годовой линейный прирост слоевища складывается из двух сегментов — весеннего и осеннего. Замедление роста летом и зимой оставляет свои следы в структуре таллома в виде перехватов, от чего слоевище приобретает членистое строение. Средний годовой прирост слоевища в длину равен у прикрепленной формы — 30,8, у пластообразующей — 35,0 мм.

Весовой прирост филлофоры складывается из суммы выросших

на слоевище сегментов. На талломе содержится два типа сегментов: основные, берущие начало от центральной жилки, и пролификации, возникающие по краям пластин. Первый тип сегментов составляет основу прироста слоевища, большинство из них сохраняется на растении много лет и, как правило, располагается ярусами. Пролификации же носят временный характер и по сравнению с основными сегментами в 2—4 раза меньше по размерам и в столько же раз больше по количеству. Пролификации служат местом образования органов размножения, поэтому у пластообразующей формы они развиты значительно слабее, чем у прикрепленной.

Количество образующихся молодых сегментов зависит от возраста слоевища. Поскольку у неприкрепленной формы преобладает дихотомическое ветвление, то с возрастом число молодых сегментов быстро увеличивается. Отношение веса молодых сегментов к весу старой части слоевища, наоборот, с возрастом уменьшается от 70 (в возрасте 2 года) до 15% (в возрасте 7 лет). Эти величины приближаются к данным И. И. Погребняка и П. П. Островчука (1972), полученным в опытах в аквариуме.

Подсчитано, что в весенний период роста на одном растении в среднем образуется 80 сегментов (включая и пролификации) с общим весом 1,4 г. По отношению к общему весу слоевища этот прирост составляет 15,6%. Осенью на одном слоевище в среднем вырастает 60 сегментов с общим весом 0,6 г, что соответствует 15%. За год на одном растении пластообразующей филофоры в среднем образуется 2,0 г органической массы или 30,6% к общему весу слоевища.

В природе довольно трудно наблюдать за количеством опадающих сегментов у филофоры, к тому же у нее не остается от отломанных веточек следов, как это было отмечено у цистозиры. В связи с этим процент элиминации биомассы мы высчитали ориентировочно, исходя из следующих данных. Пролификации дважды за год появляются и опадают, их годовая продукция вычислена и составляет 5% веса всего слоевища. Основные сегменты обычно появляются на вершине боковых веточек группами по 3—5, из которых на следующий год остается 2—3, а остальные отламываются. Кроме того, опадает большинство сегментов, возникающих от нерва, но расположенных с плоской поверхности пластины. Из них остаются и образуют боковую ветвь немногие. Ориентировочно число опадающих за год основных сегментов равно 25% веса слоевища. Следовательно, на слоевище филофоры за год элиминируется в среднем 30% органической массы. Необходимо отметить, что степень разрушения и опадения сегментов прямо пропорциональна силе придонных течений, наблюдаемых в районе расположения пласта. В аквариуме, например, почти все выросшие за год сегменты, кроме пролификаций, в течение ряда лет сохраняются на слоевище, поэтому они гораздо плотнее и кустистее особей, растущих в море.

Подсчет продукции зарослей производился на основе данных по биомассе и запасам, поскольку численность пластообразующей филофоры подсчитать практически невозможно. Средняя биомасса

*P. nervosa* в районе расположения основного пласта составляет 2560 г/м<sup>2</sup>. Исходя из среднего годового прироста слоевища, равного 30%, годовая продукция исчисляется 768 г/м<sup>2</sup>. Удельная продукция составляет 0,3. Общие запасы *P. nervosa* на Филлофорном поле достигают 4 136 250 т. Годовая продукция пласта равна 1 240 875 т. Однако основной промысловый район на Филлофорном поле содержит запасы *P. nervosa* в размере 3600 тыс. т (Калугина и Лачко, 1968). Годовая продукция филлофоры на этом участке составляет 1080 тыс. т. Средний возраст растений, слагающих пласт, равен 5 годам, поэтому восстановление запасов происходит в среднем за 5 лет.

Значительные залежи пластобразующей филлофоры содержатся на «малых полях» Каркинитского залива с общими запасами 797 900 т. Годовая продукция ее здесь достигает 239 370 т.

*Phyllophora brodiaei*. По количественному развитию среди видов филлофоры стоит на втором месте и произрастает на Филлофорном поле Зернова, занимая 58,8% его площади. По географическому распространению *P. brodiaei* относится к арктическо-бореальным видам. В северных морях она обитает на малых глубинах (0,5—8 м), в то время как в Черном море приспособилась к большим глубинам (25—50 м), где ее нормальное существование, как формы холодноводного происхождения, обеспечивается постоянной круглогодичной температурой воды 6—8° С. Благодаря этому у черноморских особей сроки развития сохранились такими же, как и у северных сородичей (Rosenvinge, 1929; Lund, 1959).

В Черном море *P. brodiaei* прикрепляется к створкам мидий и наиболее пышные заросли образует на глубине 38—45 м. Средняя длина слоевища здесь составляет 35, максимальная — 61 см. В целом для всех зарослей средняя длина растений равна 18 см. Кусты филлофоры очень пышные, ярко окрашенные, почти лишены эпифитов.

По *P. brodiaei* мы располагаем материалом, собранным в апреле и сентябре, поэтому наши данные о ее росте и продукции носят предварительный характер. Тем не менее мы можем вполне определенно сказать, что годовой цикл развития у *P. brodiaei* очень отличается от такового у *P. nervosa*. Рост слоевища *P. brodiaei* начинается весной. Это отчетливо видно по нежным молодым пластиночкам длиной 6—17 мм, которые в апреле составляли 4,2% общего веса слоевища. Молодые побеги возникают в основном от вершины верхнего яруса и значительно реже — от более старых частей слоевища. Наиболее интенсивный рост наблюдается летом и к сентябрю все молодые побеги заканчивают свой рост. По верхнему краю пластин в виде бахромы образуются многочисленные нематэции. Побеги, выросшие за лето, отличаются от более старых светлой окраской, пластичностью и цельностью края пластин. Более старые побеги всегда грубые, темные, узкие, так как у них разрушаются края пластин и остается только уплощенная стеблевидная часть с небольшим расширением к вершине. Обычно от побегов предыдущего года в последующем году возникает 2—5 крупных побегов длиной

60—100 мм, на вершине которых развиваются 15—20 укороченных пластин длиной 30—40 мм, с вытянутым клиновидным основанием и расширенной вершиной. Все одногодичные побеги располагаются веерообразно, одним ярусом. Ярусная структура однолетних побегов хорошо прослеживается и в более старых частях слоевища, благодаря чему легко определить возраст растения. С возрастом большинство побегов отламывается и остается только 1—2 главных, которые составляют ось слоевища. Средний годовой линейный прирост растений равен 70 мм.

Вес слоевища *P. brodiaei* зависит от возраста растений и изменяется в среднем от 0,05 (1 год) до 1,64 г (7 лет). Годовой прирост одной особи соответственно варьирует от 0,05 до 0,40 г. Средняя годовая продукция одного растения, вычисленная по разности прироста массы между соседними возрастными, равна 0,31 г, что составляет 25% общего веса слоевища.

*P. brodiaei* обычно поселяется на раковинах мидий группами по 10—20 и более побегов разной величины, поэтому средняя численность данного вида довольно высокая и достигает 1128 экз/м<sup>2</sup>. Средняя продукция популяций составляет 345 г/м<sup>2</sup>. Средняя биомасса зарослей равна 1400 г/м<sup>2</sup>, а годовая удельная продукция — 0,25. Запасы *P. nervosa* составляют 1 449 500 т (Калугина и Лачко, 1968). Исходя из величины удельной продукции, годовая продукция зарослей исчисляется 362 375 т.

Наблюдения показывают, что чем дальше от вершины слоевища расположены старые ярусы, тем ниже величина их остаточной продукции. С возрастом вес элиминирующихся побегов повышается, составляя от 20 до 51% исходного прироста. Средний годовой процент элиминации побегов *P. brodiaei* равен 30%. Средний возраст популяций 4 года, максимальный — 10 лет.

К числу массовых видов фитобентоса Черного моря относится морская трава зостера (*Zostera marina* и *Z. nana*), запасы которой составляют 1 млн. т (Водяницкий, 1941). Не вдаваясь в вопросы ее биологии, которые успешно изучаются Н. М. Куликовой (1970, 1972), следует только отметить, что годовой ритм развития вегетативных побегов зостеры аналогичен рассмотренному выше для видов цистозир и *P. nervosa*. Вся надземная часть (листья и побеги) зостеры однолетняя, подземная (корневища) — многолетняя. Годовая продукция вегетативной массы значительно превышает величину ее средней годовой биомассы. По данным Н. М. Куликовой (см. наст. сборник), средняя годовая удельная продукция зостеры морской в зависимости от глубины произрастания изменяется от 1,2 до 3,7. Биомасса морской травы в различных участках моря колеблется от 0,3 до 4,5 кг/м<sup>2</sup>. В местах массового произрастания (Каркинитский и Джарылгачский заливы) средняя биомасса зостеры равна 2,5 кг/м<sup>2</sup>. Большинство выросших за год листьев сбрасывается в этот же год, поэтому процент элиминации органической массы у зостеры очень велик и достигает 95—100% годовой продукции.

Кроме доминирующих видов фитобентоса, произрастающих в промысловом количестве, в Черном море содержится большое число сопутствующих и редких видов, запасы которых составляют примерно  $\frac{1}{10}$  часть общих запасов донной растительности. Из них некоторые виды в отдельных участках моря также занимают доминирующее положение, но из-за небольшого количества они не могут иметь промыслового значения. К ним относится прикрепленная *P. nervosa*, запасы которой у берегов Крыма и Кавказа составляют 50 тыс. *m*, и *P. pseudoceranooides*, произрастающая на Филлофорном поле Зернова в количестве 25 875 *m* (Калугина и Лачко, 1968). В Егорлыцком и Тендровском заливах большие заросли образуют зостера, шаровидная форма *P. nervosa*, виды *Chondria*, *Laurencia* и *Cladophora*. По данным И. И. Погребняка (1965), общие запасы донной растительности в этих заливах достигают 500 тыс. *m*. Кроме того, большинство видов, известных для флоры водорослей Черного моря, произрастает в зарослях цистозиры в качестве сопутствующих ее видов и эпифитов. Нами установлено, что средний годовой вес этих водорослей равен 15% общего веса цистозировых зарослей и достигает 300 тыс. *m*. Подавляющее большинство данных видов относится к сезонным и однолетним формам, удельная продукция которых довольно велика и колеблется в пределах 3—7. Почти вся годовая продукция сопутствующих цистозире видов к концу их срока вегетации элиминируется.

Подводя итоги изложенному выше, можно сказать, что общие запасы донной растительности у советских берегов Черного моря составляют 10 242 тыс. *m*, из них на долю доминирующих видов приходится 9 365 650 *m* (91,3%), а остальные 876 350 *m* (8,7%) составляют сопутствующие и редкие виды. Общая годовая продукция фитобентоса достигает 9 775 300 *m*. Средняя годовая удельная продукция донной растительности равна 0,95, т. е. почти 1. Ежегодно в водоем поступает около 8 млн. *m* органической массы, образованной макрофитами.

Надо полагать, что в целом для Черного моря величина запасов и годовая продукция макрофитов значительно выше, так как не учтены данные о растительности южного и юго-западного побережий моря. К сожалению, эти районы очень слабо изучены в флористическом отношении, а сведения о количественном развитии фитобентоса отсутствуют. Следует заметить, что у турецкого побережья имеются благоприятные условия для произрастания цистозиры. Однако общие запасы водорослей здесь составят не более 2—2,5 млн. *m*, так как отсутствуют залежи филлофоры, которая у северных берегов достигает 50% общих запасов донной растительности. У берегов Болгарии запасы макрофитов, состоящие в основном из цистозиры, равны 100 тыс. *m* (Иванов, 1972). Данные о количественном развитии фитобентоса у румынского побережья отсутствуют. Судя по сведениям флористического состава (Celan, 1958; Челан, 1959) и протяженности береговой линии, запасы донной растительности не превышают таковые, известные для болгарского побережья.

Сравнительный анализ с соседними морями показывает, что по величине запасов и продуктивности фитобентоса Черное море в 8—10 раз превосходит Каспийское и Азовское моря. О количественном развитии донной растительности Средиземного моря сведения очень малочисленны и отрывочны. Судя по данным для побережий Югославии и о. Корсика (Ercegović, 1952; Molinier, 1960), а также по количественным пробам, собранным сотрудниками ИнБЮМ в 1966 г. в 66-м рейсе НИС «Академик А. О. Ковалевский», можно сказать, что в среднем биомасса водорослей Черного моря не уступает таковой Средиземного. Если исходить из отношения общих запасов растительности к общей площади водоема, то по продуктивности фитобентоса Черное море, вероятно, окажется выше Средиземного. Биомасса макрофитов Красного моря несколько уступает таковой Черного (Калугина-Гутник, 1971).

Изложенное позволяет сделать вывод о том, что по количественному развитию фитобентоса нет основания относить Черное море к обедненным водоемам. Наши данные подтверждают вывод В. А. Водяницкого (1954), сделанный на основании анализа планктона и бентоса Черного моря.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Водяницкий В. А. К вопросу о биологической продуктивности Черного моря.— Тр. ЗИН, 1941, 6, 2.
- Водяницкий В. А. О проблеме биологической продуктивности водоемов и в частности Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1954, 8.
- Возжинская В. Б. Беломорские фукоиды, их распределение, биология развития, продукция.— В кн.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. «Наука», М., 1971.
- Возжинская В. Б., Цапко А. С., Блинова Е. И., Калугина А. А., Петров Ю. Е. Промысловые водоросли СССР. Справочник. «Пищевая промышленность», М., 1971.
- Зинова А. Д. и Калугина-Гутник А. А. К систематике видов рода *Cystoseira* Ag. в Черном море.— В кн.: Новости систематики низших растений. В печати.
- Иванов Л. Биологични ресурси на Черно море и възможности за по-пълното им използване.— В кн.: Рибно стопанство, 19, 1972, 1.
- Калугина А. А. О состоянии запасов цистозиры в Черном море и перспективах ее использования.— Растительные ресурсы, 1968, 4.
- Калугина-Гутник А. А. Темп роста и продукция *Phyllophora nervosa* Grev. в районе Севастопольской бухты Черного моря.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. «Наукова думка», К., 1970.
- Калугина-Гутник А. А. Видовой состав и географическое распределение макрофитов Красного моря.— В кн.: Бентос шельфа Красного моря. «Наукова думка», К., 1971.
- Калугина-Гутник А. А. Некоторые особенности развития черноморской цистозеры (*Cystoseira barbata* и *C. crinita*).— Бот. журн., 1973, 1.
- Калугина А. А. и Лачко О. А. Состав, распределение и запасы водорослей Черного моря в районе Филлофорного поля Зернова.— В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. «Наукова думка», К., 1966.
- Калугина А. А. и Лачко О. А. Состояние запасов и распределение биомассы филлофоры в районе Филлофорного поля Зернова Черного моря.— Тр. АзЧерНИРО, 1968, 27.

- Калугина А. А., Куликова Н. М. и Лачко О. А. Качественный состав и количественное распределение фитобентоса в Каркинитском заливе.— В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. «Наукова думка», К., 1967.
- Кузнецов В. В. Белое море и биологические особенности его фауны и флоры. Изд-во АН СССР, М.— Л., 1960.
- Куликова Н. М. Рост zostеры в районе Севастополя.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. «Наукова думка», К., 1970.
- Куликова Н. М. О годичном росте корневищ *Zostera marina* L.— В кн.: Биология моря, 26. «Наукова думка», К., 1972.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Опыт количественного учета донной растительности в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1936, 5.
- Погребняк И. И. Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря. Автореф. докт. дис. Одесса, 1965.
- Погребняк И. И. и Островчук П. П. Некоторые вопросы роста и размножения филлофоры ребристой Черного моря.— Биология, 1972, 6.
- Сабинин Д. А. и Шапова Т. Ф. Темп роста, возраст и продукция *Cystoseira barbata* в Черном море.— Тр. ИОАН, 1954, 8.
- Шапова Т. Ф. Филлофора Черного моря.— Тр. ИОАН, 1954, 11.
- Челан М. С. Очерк зимней водорослевой растительности у берегов Аджиджи (Черноморское побережье Румынской Народной республики).— Бот. журн., 1959, 44.
- Ярцева И. А. Физиологические и биологические особенности черноморской *Phyllophora nervosa* (D C) Grev. Автореф. дис. Одесса, 1964.
- Яценко Г. К. Физиологические особенности черноморской бурой водоросли цистоэиры *Cystoseira barbata* (G o o d. et W o o d.) J. A g. Автореф. дис. Одесса, 1963.
- Cel an M. Noi contributii la cunoasterea florei si vegetatiei marii negre.— Anale Univ. C. I. Paphon — Bucuresti. Seria St. Naturii, 1958, 17.
- Erc egovi c A. Yadranske cistosire.— Fauna et Flora Adriatica, 2. Split, 1952.
- Lun d S. The marine algae of east greenland. I. Taxonomical part.— Meddelelser om Grenland, 1959, 156, 1, KØbenhavn.
- Mol inier R. Etude des bioceneses marines du cap Corse (France).— «Vegetation», Acta geobot., IX, 3, 1960.
- Rosen vinge L. K. Phyllophora Brodiaei and Actinococcus subcutaneus.— D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Medd., 1929, 8, KØbenhavn.

## BIOLOGY AND PRODUCTION OF MASS SPECIES OF THE BLACK SEA PHYTOBENTHOS

A. A. Kalugina - Gutnik

### Summary

On the basis of observations of the algae growth and development in the aquarium and in nature during different seasons, the production is calculated for some macrophytobenthos principal forms (*Cystoseira* and *Phyllophora*) in the Black Sea. The greatest production is observed in the spring and autumn periods. In summer and winter there occurs a decrease in the growth rate of macrophytes. The productivity rate is connected with the development cycles of plants. On the average the total annual production of macrophytes at the Black Sea Soviet coast reaches 10 mill. t. of green mass approximately.



## СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ ЮЖНЫХ МОРЕЙ

*А. Д. Зинова и А. А. Калугина-Гутник*

Говоря о необходимости сравнительного изучения морей средиземноморского бассейна, В. А. Водяницкий одной из задач считал «углубленное сравнительно-экологическое изучение распределения организмов с точки зрения геологической истории фауны средиземных морей и взаимного проникновения фауны типично морской и солоноватоводной» (Водяницкий, 1937). Это в полной мере относится и к флоре.

За последние годы появился ряд интересных сводок о флористическом составе водорослей Каспийского и Черного морей (Калугина, 1964; Сипова, 1964; Калугина и др., 1966, 1967; Зинова, 1967; Еременко, 1967, 1969; Забержинская, 1968; Калугина-Гутник, 1970, 1973 а, 1973 б). Флоры Каспийского и Черного морей в своем формировании неразрывно связаны с флорой Средиземного моря, поэтому возникла возможность проанализировать флору системы южных морей от Каспийского до Средиземного. Эти моря, особенно Средиземное, расположены на границах бореальной и тропической зон. В связи с этим большой интерес представляет включение в сравнительный анализ также флоры Красного моря, которое имеет непосредственную связь со Средиземным морем.

Характер флоры отражает особенности бассейна, в условиях которого развиваются массовые виды водорослей. Поэтому данные о составе флоры и особенно о ее географической принадлежности представляют интерес при изучении биологии и продукции видов, а также разработки мероприятий по интродукции и акклиматизации ценных промысловых объектов.

В данной статье, помимо отечественных работ по флоре водорослей Каспийского, Азовского и Черного морей, были использованы многочисленные сводки зарубежных альгологов по флоре Средиземного и Красного морей и Кадисского залива Атлантического океана. Кроме того, изучена литература по распространению видов, обитающих в Средиземноморском бассейне и Красном море, в Мировом океане. Общее число использованной литературы включает более 400 названий. К наиболее важным относятся работы Хаука (Hauck, 1885), Соважо (Sauvageau, 1912), Фельдманна (Feldmann, 1937, 1939, 1942), Амеля (Hamel, 1924—1939), Папенфусса (Papenfuss, 1968), Эрцеговича (Ercegović, 1952, 1957, 1960), Ардре (Ardre, 1970), Тейлора (Taylor, 1960).

**Каспийское море.** По бедности видового состава водорослей стоит на втором месте в системе южных морей и содержит 66 видов (табл. 1). В Северном Каспии преобладают заросли морских трав и зеленых водорослей, в Среднем и Южном Каспии — зеленых и красных водорослей. Число видов изменяется соответственно от 12—25 до 38—45. Согласно данным Э. Б. Забержинской (1968), основное ядро

каспийской флоры составляют зеленые водоросли (виды *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Ulothrix*), что свидетельствует о сильном опреснении водоема. Однако в ведущей группе преобладают красные водоросли морского происхождения (виды *Ceramium* и *Poly-siphonia*), что позволяет флору моря отнести к типу морской-солонатоводной.

Флора водорослей Каспийского моря имеет атлантическое происхождение. Основная масса видов, обитающих в Каспийском

Таблица 1  
Количество видов водорослей в южных морях

Море	Тип водорослей			
	зеленые	бурые	красные	всего
Каспийское	29	13	24	66
Азовское	18	6	18	42
Черное	83	74	131	288
Средиземное	212	254	684	1150
Красное	118	107	191	416

море, распространена в Атлантическом океане (79,3%), почти такое же число видов является общим с флорой Черного моря (77,8%), несколько меньше — с флорой Средиземного моря (63,5%) и еще меньше — с флорой Азовского моря (26,9%).

По географическому составу флора Каспийского моря является широкобореальной (табл. 2). Высокий процент эндемиков (8 видов и 2 рода) свидетельствует о некотором своеобразии каспийской флоры, на основании чего Э. Б. Забержинская предлагает выделить ее в Каспийскую флористическую провинцию.

**Азовское море.** Отличается наиболее бедным флористическим составом и содержит 42 вида (табл. 1). Альгофлора представлена в основном зелеными и красными водорослями, что характерно для опресненных водоемов. Основной фон растительности составляют виды *Enteromorpha*, *Cladophora* и морская трава *Zostera*, заросли которых сосредоточены в южной, западной и северо-западной частях моря. У восточных и северо-восточных берегов донная растительность практически отсутствует из-за сильного опреснения реками Кубани и Дона.

Флора Азовского моря — наиболее обедненная часть черноморской флоры, поскольку все виды встречаются в Черном море. По географическому составу азовская флора приближается к таковой Черного моря и имеет бореальный характер (табл. 2).

**Черное море.** Характеризуется значительным разнообразием альгофлоры и содержит 288 видов (табл. 1). Водоросли населяют всю прибрежную часть моря с глубинами от 0 до 60 (100) м. Наиболее богат по числу видов Крым — 229 видов, на втором месте Се-

верный Кавказ — 176, в Каркинитском заливе — 130, у юго-восточного берега — 99, у Одесского берега — 71, у Румынии — 97, Болгарии — 96, Турции — 66 и в районе Филлофорного поля Зернова — 27 видов. Вдоль берегов СССР — 261 вид.

Наибольшее число видов, произрастающих в Черном море, распространено вдоль атлантического побережья Европы (232 вида), причем из них 50 видов отсутствует в Средиземном море. Почти

Таблица 2  
Фитогеографический состав флоры водорослей южных морей

Группа	Каспийское море		Азовское море		Черное море		Средиземное море		Красное море	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
Арктическо-бореальная	8	12,1	2	4,7	18	6,2	16	1,4	—	—
Верхнебореальная	3	4,6	—	—	15	5,2	9	0,8	—	—
Нижнебореальная	5	7,6	7	16,7	71	24,7	312	27,1	25	6,0
Широкобореальная	21	31,8	11	26,2	87	30,2	143	12,4	25	6,0
Бореально-тропическая	12	18,2	13	31,0	58	20,1	85	7,4	72	17,3
Субтропическая	1	1,5	—	—	12	4,2	87	7,6	34	8,2
Тропическая	—	—	—	—	2	0,7	60	5,2	180	43,3
Космополиты	8	12,1	7	16,7	17	5,9	11	1,0	9	2,2
Эндемики	8	12,1	2	4,7	8	2,8	427	37,1	71	17,0

такое же количество видов является общим с флорой Средиземного моря (212 видов), из них 15 относятся к средиземноморским эндемикам. Наименьшее число общих видов отмечено с флорой Азовского и Каспийского морей. Следовательно, альгофлора Черного моря имеет атлантическое происхождение и путь проникновения атлантической флоры проходит через Средиземное море. Не все иммигранты получили возможность развиваться в более тепловодном Средиземном море, отсюда и разорванность ареалов некоторых видов, пришедших с севера. В связи с этим во флоре Черного моря обнаруживается холодноводный комплекс, состоящий из 13 видов и сохранившийся здесь с ледникового периода. К ним относятся: *Monostroma fuscum*, *Rhizoclonium riparium*, *Urospora penicilliformis*, *Spongomorpha lanosa*, *Pseudolithoderma extensum*, *Elachista fucicola*, *Punctaria plantaguinea*, *Streblonema oligosporum*, *Kylinia hallandica*, *Rhodochorton penicilliformis*, *Phyllophora brodiaei*, *P. pseudoceranoides*, *P. traillii*.

В целом флора Черного моря представляет собой обедненную флору Средиземного моря. Такие типично средиземноморские виды, как *Cystoseira barbata*, *C. crinita*, *Phyllophora nervosa*,

*Corallina mediterranea* и др., доминируют среди растительности Черного моря. Массовое развитие здесь получили виды *Ulva*, *Cladophora*, *Bryopsis*, *Polysiphonia*, *Ceramium*, *Gelidium*, *Laurencia*, *Dilophus* и др. Однако с переходом в черноморский бассейн указанные выше роды в видовом отношении сильно обедняются. Так, из 62 видов *Polysiphonia*, известных для Средиземного моря, в Черное море проникло 12, из 42 видов *Cystoseira* — 2, из 34 видов *Ceramium* — 12, из 17 видов *Gelidium* — 2 и т. д. Некоторые группы водорослей вовсе не смогли проникнуть в Черное море; таковы представители тропической флоры — *Sargassum*, *Caulerpa*, *Halimeda*, *Calymenia* и др.

По фитогеографическому составу флора Черного моря очень отличается от таковой Средиземного моря и приближается к флоре северного побережья Франции и Англии (Zipova, 1964). В целом черноморская флора носит бореальный характер, средняя между нижнебореальной и верхнебореальной (табл. 2). Наиболее холодно-водная флора преобладает в северо-западной части моря, а наиболее тепловодная — вдоль берегов Румынии, Болгарии, Турции и у побережья от Батуми до Туапсе. Флора берегов Крыма и Северного Кавказа занимает промежуточное положение, причем Крым содержит больше тепловодных элементов, чем Северный Кавказ.

**Средиземное море.** Очень богата и разнообразна флора водорослей Средиземного моря. Она включает 1150 видов (табл. 1). В отличие от Черного моря водоросли здесь опускаются на большие глубины и нижняя граница фитали проходит на глубине 110—120 м. Наиболее богата по числу видов флора Адриатического моря — 666 видов, юго-западного побережья Италии — 588 и Франции — 556. Флора побережья Испании содержит 197 видов, Греции — 183, Мраморного моря, включая Турцию, — 104, Египта, Израиля и Ливана — 218, Туниса — 77 и Алжира — 222 вида.

Средиземноморская альгофлора имеет атлантическое происхождение. Наибольшее число видов, обитающих в Средиземном море, распространено вдоль атлантического побережья Европы и Северной Африки — 653 вида, а наименьшее — у берегов Северной Америки — 122 вида. Незначительное количество видов является общим с флорой Красного моря — 202, Индийского — 157 и Тихого океанов — 183.

Заметное влияние на флору Средиземного моря оказывает флора Красного моря, причем миграция видов из Красного моря в Средиземное идет более интенсивно, чем в обратном направлении. Так, из 202 видов, общих для флоры обоих морей, 42 имеют индо-пацифическое происхождение и в Средиземное море могли проникнуть только через Суэцкий канал. Совсем недавно у Средиземноморского побережья Египта появилось 8 черноморских видов: *Cladophoropsis solingerii*, *Acetabularia moebii*, *Gracilaria arcuata*, *Sarcometa furcellatum*, *Hypnea cornuta*, *Rhodymenia erythrea*, *Padina gymnospora*, *Solieria dura* (Aleem, 1948; Калугина-Гутник, 1971).

Из Средиземного моря в Красное через Суэцкий канал проникло 35 видов, характерных для Средиземного моря. Для флоры Суэцкого канала известно 32 вида (13 — зеленых, 3 — бурых и 16 — красных), из них 11 в настоящее время находятся на пути миграции из одного бассейна в другой. Из Средиземного моря продвигается 3 вида (*Derbesia lamourouxii*, *Striaria attenuata*, *Scytosiphon lomentaria*), а из Красного моря в Средиземное — 8 (*Avrainvillea amadelpha*, *Caulerpa clavifera*, *Chaetomorpha antennina*, *Jania microrarthrodia*, *Laurencia hypnoides*, *Leveillea jungermannioides*, *Poly-siphonia utricularis*, *Spyridia clavata*).

Характерной чертой флоры Средиземного моря является высокий процент эндемиков — 35,9 (табл. 3), что указывает на ее большое своеобразие. Центром видообразования служит район Адриатического моря (35,4%), юго-западное побережье Италии, включая о. Корсика, Сицилия и Сардиния (24,9%) и побережье Франции (24,1%). Средиземноморская флора оказывает существенное влияние на формирование флор соседних водоемов. Так, многие виды средиземноморского происхождения получили широкое распространение в Красном (7 видов) и Черном (15 видов) морях и особенно в Кадисском заливе (28 видов). По составу альгофлоры Кадисский залив скорее можно отнести к Средиземному морю, чем к открытой части Атлантического океана.

Второй характерной чертой альгофлоры Средиземного моря является господство среди донной растительности видов *Cystoseira* и очень слабое развитие представителей рода *Laminaria* и *Fucus*. Распространение последних приурочено к побережью Испании, Франции и Адриатического моря. Анализ ареалов показывает, что наибольшее число видов *Cystoseira* приходится на Средиземное море (42) и по мере продвижения от него на юг, восток и север количество видов этого рода постепенно уменьшается: в Черном и Красном морях произрастает по 2 вида и у северного побережья Франции — 17 видов.

В Средиземном море большим числом видов представлены *Poly-siphonia* (62), *Ceramium* (34), *Ectocarpus* (29), *Cladophora* (27), *Acrochaetium* (22), *Halymenia* (19), *Nitophyllum* (15), и др. Почти все они играют руководящую роль в растительном покрове и, кроме эндемиков, широко распространены в бореальной зоне. В Средиземном море произрастают также и тропические элементы (*Caulerpa*, *Cladophoropsis*, *Udotea*, *Valonia*, *Sargassum*, *Hypnea*, *Solieria*, *Galaxaura*, *Halimeda* и др.), но по числу видов и участию в строении донных фитоценозов занимают второстепенное значение.

По фитогеографическому составу средиземноморская флора очень своеобразна и носит нижнебореальный характер, поскольку в ней преобладают нижнебореальные виды и эндемики, в сумме составляющие 64,2% (табл. 2). Учитывая большую специфичность альгофлоры и ее значительное влияние на формирование флор соседних водоемов, флору Средиземного моря можно выделить в Средиземноморскую провинцию нижнебореальной подзоны бореальной зоны.

Фитогеографический состав флоры водорослей

Район (количество видов)	Фитогеографическая							
	арктическо-бореальная		вернеборе-альная		нижнеборе-альная		широкоборе-альная	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
Испания (197)	2	1,0	1	0,5	72	36,5	20	10,2
Франция (556)	8	1,5	3	0,6	192	34,5	76	13,7
Западное побережье Ита- лии (588)	8	1,3	3	0,5	193	32,8	73	12,4
Адриатическое море (666)	10	1,5	1	0,1	179	26,9	89	13,4
Греция (183)	4	2,2	1	0,5	46	25,1	19	10,4
Мраморное море, Турция (104)	3	2,9	—	—	17	16,3	20	19,2
Ливан, Израиль, Египет, Ливия (218)	3	1,3	—	—	54	24,8	20	9,2
Тунис (77)	2	2,6	—	—	17	22,1	9	11,6
Алжир (222)	6	2,7	—	—	79	35,5	26	11,7

В пределах Средиземного моря выделяется район концентрации тепловодных элементов, расположенный вдоль юго-восточного побережья от Туниса до Турции (табл. 3). Субтропические и тропические виды здесь составляют 28%, а вместе с бореально-тропическими — 53%. На данном участке побережья происходит смешивание тропических видов, мигрирующих из Красного моря через Суэцкий канал, с бореальными. Пользуясь принципом выделения географических зон Л. П. Перестенко (1972), юго-восточное побережье, видимо, можно отнести к бореально-тропической интерзоне или, по данным А. Д. Зиновой (1962), к субтропической группе тропической зоны. Об этом свидетельствует также совместное произрастание здесь видов *Cystoseira* и *Sargassum*, что характерно для переходной области (интерзоны) между бореальной и тропической зонами.

**Красное море.** Список красноморских макрофитов насчитывает 416 видов (Калугина - Гутник, 1971). Водоросли произрастают до глубины 100—120 м. Наиболее богата по числу видов северная часть моря — 321 вид, на втором месте — южная — 187 видов и меньше всего известно для средней части — 111 видов. Последнее связано со слабой изученностью этого участка моря. Красноморская флора имеет индо-пацифическое происхождение. Наибольшее число видов произрастающих в Красном море, отмечено в Индийском океане (58,9%), несколько меньше в Атлантическом (49,7%) и наименьшее в Тихом (37,5%). Многие ведущие виды, обитающие в Красном море, широко распространены вдоль Аравийского и Индийского берегов. Сюда относятся виды из семейства *Sargassaceae* и *Saufer-raceae*. Обмен флорами существует также со Средиземным морем, но он выражен значительно слабее, чем с Индийским океаном.

Таблица 3

## отдельных районов Средиземного моря

г р у п п а									
бореально-тропическая		субтропическая		тропическая		космополиты		эндемики	
Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
27	13,7	23	11,8	8	4,0	1	0,5	43	21,8
70	12,4	45	8,1	17	3,1	11	2,0	134	24,1
65	11,1	45	7,7	17	2,9	11	1,9	173	29,4
77	11,6	48	7,2	15	2,3	11	1,6	236	35,4
48	26,2	16	8,8	14	7,7	4	2,2	31	16,9
26	25,0	9	8,7	4	3,9	7	6,7	18	17,3
55	25,2	27	12,4	34	15,0	5	2,3	20	9,2
16	20,7	10	13,0	6	8,0	14	18,1	3	3,9
32	14,4	26	11,7	5	2,3	5	2,3	43	19,4

Число красноморских видов, общих со Средиземным морем, составляет 44,0%, но ни один из них с индо-пацифическим происхождением не получил там массового развития. По отношению к общему числу видов, известных для Средиземного моря, красноморские виды составляют всего 17,5%.

По фитогеографическому составу флора водорослей Красного моря носит тропический характер. Наиболее высокий процент тропических видов наблюдается в южной и средней частях моря (50,5 и 49,5%). В северной части значение тропических видов снижается до 44,2%. В распределении бореальных элементов наблюдается обратное явление, т. е. их удельный вес уменьшается по направлению к югу.

Для флоры водорослей Каспийского, Азовского, Черного и Средиземного морей известно в общем 1234 вида, из них зеленых — 242, бурых — 278 и красных — 714. Большая часть этих видов представлена в Средиземном море — 93,2%, в Черном море они составляют 23,3, в Каспийском — 5,2 и в Азовском — 3,3%. В целом флора бассейна носит тепловодный характер, так как отношение  $\frac{R}{P}$  ( $\frac{\text{Rhodophyceae}}{\text{Phaeophyceae}}$ ) = 2,5. Однако по мере продвижения с запада на восток индекс постепенно понижается, свидетельствуя о появлении во флоре холодноводных элементов. Если в целом для флоры Средиземного моря  $\frac{R}{P}$  = 2,7, в отдельных районах изменяясь от 2,4 до 3,8, то для флоры водорослей Черного и Каспийского морей  $\frac{R}{P}$  = 1,8, в отдельных районах колеблется от 1,1 до 2,2. Последние индексы свидетельствуют об умереннобореальном характере альгофлоры.

Исходя из изложенного выше, можно сказать, что южные моря отчетливо выделяются по составу альгофлоры. Красное море населено тропической флорой Индийского океана, флора Средиземного моря является производной флоры Атлантического океана, Черное и Азовское моря населены смешанной флорой — среднебореальной атлантической и средиземноморской. Флора Каспийского моря имеет очень мало сходства с флорой Средиземного моря, так как она в основном состоит из широкобореальных атлантических форм и эндемиков. Во флоре Черного и Каспийского морей выделяется также холодноводный комплекс, сохранившийся с ледникового периода, что связано с более континентальным их положением по сравнению со Средиземным морем.

Для каждой фитогеографической группы выделяются виды-индикаторы. Для тропической флоры характерно развитие видов *Sargassum* и *Caulerpa*, для нижнебореальной флоры виды *Cystoseira* и для бореальной флоры опресненных районов виды *Enteromorpha*, *Cladophora* и *Ulothrix*. По температурным условиям в северо-западной части Черного и в Азовском морях могли бы произрастать виды *Laminaria* и *Fucus*, характерные для средне- и верхнебореальной подзона бореальной зоны типично морских водоемов. Лимитирующим фактором для их развития в этих морях служит значительная опресненность прибрежных участков.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Водяницкий В. А. Об изучении Средиземноморского бассейна. — Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, сер. геогр., 1, 1937.
- Еременко Т. И. Макрофитобентос. — В кн.: Биология с.-в. части Черного моря. «Наукова думка», К., 1967.
- Еременко Т. И. Фитогеографические комплексы в бентали северо-западной части Черного моря и закономерности их сезонной цикличности. — В кн.: Биологические проблемы океанографии южных морей. «Наукова думка», К., 1969.
- Забержинская Э. Б. Флора водорослей-макрофитов Каспийского моря. Автореф. канд. дис. Баку, 1968.
- Зинова А. Д. К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана. — ЗИН АН СССР, 1962.
- Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. «Наука», Л., 1967.
- Калугина А. А. Донная растительность Черного моря у берегов Северного Кавказа. — В кн.: Запасы морских растений и их использование. «Наука», Л., 1964.
- Калугина-Гутник А. А. Состав и распределение донной растительности в юго-восточной части Черного моря. — В кн.: Эколого-морфол. исслед. донных организмов. «Наукова думка», К., 1970.
- Калугина-Гутник А. А. Видовой состав и географическое распределение макрофитов Красного моря. — В кн.: Бентос шельфа Красного моря. «Наукова думка», К., 1971.
- Калугина-Гутник А. А. Изменения в составе флоры водорослей Новороссийской бухты за последние 40 лет и ее фитогеографический состав. — В кн.: Гидробиол. исслед. с.-в. части Черного моря. Изд-во Ростовск. ун-та, 1973а.
- Калугина-Гутник А. А. Фитобентос южного побережья Крыма и его фитогеографический состав. — Там же, 1973б.



- Калугина А. А. и Лачко О. А. Состав, распределение и запасы водорослей Черного моря в районе Филлофорного поля Зернова.— В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. «Наукова думка», К., 1966.
- Калугина А. А., Куликова Н. М. и Лачко О. А. Качественный состав и количественное распределение фитобентоса в Каркинитском заливе.— В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. «Наукова думка», К., 1967.
- Перестенко Л. П. Эколого-географический обзор флоры водорослей залива Посьета (Японское море). Автореф. канд. дис. Л., 1972.
- Aleem A. A. The recent migration of certain Indo-Pacific Algae from the Red Sea in the Mediterranean.— *New Phytologist*, 1948, 47, 1.
- Ardré F. Contribution a l'étude des algues marines du Portugal. I — La Flore — Portugaliae *Acta Biologica (B)*, 1970, 10, 1—4.
- Ercegović A. Jadranske cistosire.— *Fauna et Flora Adriatica*, 2. Split, 1952.
- Ercegović A. La flore sous — marine de l'ilot de Jabuka.— *Acta Adriatica*, 1957, 8 (8), Split.
- Ercegović A. La végétation des algues sur les fonds pêcheux de l'Adriatique.— *Reports*, 1960, 6 (4), Split.
- Feldman J. Les algues marines de la côte des Albères. I — III.— *Rev. algol*, 1937, 9, 3—4; IV, *ibid*, 1939, 11, 3—4.
- Feldman J. Les algues marines de la côte des Albères. IV. Rhodophycées. Paris, 1942.
- Hamel G. Florideés de France. I, II.— *Rev. algol.*, 1924, 1, 3—4. III, *ibid.*, 1925, 2, 1; V *ibid*, 1928, 3, 1—2.
- Hamel G. Chlorophycées de côtes françaises.— *Rev. algol.*, 5, 1930—1931, 1—4; 1931, 6, 1.
- Hamel G. Phaeophycées de France. I—V, Paris, 1931—1939.
- Hauck F. Die Meeresalgen Deutschlands und Österreichs. Leipzig, 1885.
- Parenfuss G. F. A history, catalogue and bibliography of Red Sea bentic algae.— *Israel J. Bot.*, 1968, 17.
- Sauvageau C. A propos des Cystoseira de Banyuls et de Guétnary.— *Bull. stat. biol. d'Arcachon*, 1912, 14.
- Taylor W. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas.— *Univ. Michigan Stud., Sci. Ser.* 21. Ann. Arbor, 1960.
- Zinova A. D. Features of the marine algae flora of the Black Sea.— *Tenth Intern. Bot. Congr., Abstr. of pap.*, 1964.

COMPARATIVE CHARACTERISTIC  
OF ALGAE FLORA IN SOUTHERN SEAS

A. D. Zinova, A. A. Kalugina-Gutnik

Summary

A comparative characteristic is presented for the algae-macrophytes flora in the Caspian, Azov, Black, Mediterranean and Red Seas. On the basis of analysis of the algoflora phytogeographical composition and origin, the position of each water body in the system of southern seas is determined.

ПРОДУКЦИЯ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ  
МОРСКИХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Н. М. Куликова

Наряду с водорослями-макрофитами в прибрежных частях морей, лиманов, заливов, на отмелях развиваются цветковые растения, которые нередко занимают большие площади и образуют

обширные подводные луга. Такие луга служат пастбищем и убежищем для множества беспозвоночных и рыб.

На Черном море в числе «лугообразователей» следует назвать: зостеру морскую (*Zostera marina* L.) и взморник малый (*Z. nana* R o t h.), рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus* L.), руппию (*Ruppia spiralis* L., *R. maritima* L.), занникеллию (*Zannichellia pedunculata* Fr., *L. major* В о е п.). Эти виды, за исключением зостеры, в Черном море не изучались. Образуя заросли в прибрежных водах, они играют немалую роль в экономике моря и могут быть использованы в промысловых целях (Морозова-Водяницкая, 1939; Дудкин и др., 1964, 1968; Погребняк, 1965). А. С. Зернов (1913) выделил и подробно описал биоценоз зостеры в Черном море. Н. В. Морозова-Водяницкая (1959) причисляла зостеру к типичным представителям не только мелководных изолированных участков, но и всего прибрежного пояса Черного моря в районах песчаного грунта, защищенных от волн, размывающих подвижный грунт и вымывающих из грунта корневища зостеры. Она отметила также, что «В наиболее защищенных местах бухт к зостере присоединяются *Ruppia* и *Potamogeton*, которые могут образовывать значительные сплошные заросли, как например, в Джарылгачском заливе. Биология этих растений в Черном море не изучена».

Промысловые площади зостеры сосредоточены в мелководной северо-западной части Черного моря (Каркинитский, Джарылгачский, Тендровский, Егорлыцкий заливы). И. И. Погребняк (1965) исчисляет запасы зостеры в Егорлыцком заливе около 300 тыс. *t*. В Тендровском — 248 тыс. *t*, для Каркинитского залива они были определены в 200 тыс. *t*. Общие запасы зостеры в Черном море составляют 1 млн. *t* в сыром весе (Водяницкий, 1941). Запасы других видов трав не определены.

Цифровые показатели биомассы морских цветковых, приводимые разными исследователями по отдельным районам Черного моря, приведены нами в табл. 1. Данные таблицы указывают на хорошее развитие трав в ряде районов и свидетельствуют о возможности их использования.

Однако использование тех или иных видов не может быть правильно организовано без знания продукции, урожайности.

Н. В. Морозова-Водяницкая (1936) определила биомассу и продукцию 34 видов макрофитов и изменение этих показателей во времени и пространстве в зависимости от экологических условий в Новороссийской бухте. В число изучаемых макрофитов входили зостера морская и взморник малый.

Нами проводилось изучение биологии зостеры, руппии и рдеста в районе Севастополя. Методом квадратных рамок (0,25 м<sup>2</sup> по 2 или 4 повторности) определялась биомасса названных выше видов. В итоге определения биомассы были рассчитаны суточная, годовая и удельная продукция (коэффициент P/B).

Согласно методике, примененной Н. В. Морозовой-Водяницкой (1936), вычисляли продукцию вида за определенный период времени,

исходя из разницы двух смежных по времени определений: за прирост брали разность двух соседних цифр при условии, если последующий месяц дает большую цифру, чем предыдущий. При обратном соотношении, когда последующая цифра меньше предыдущей, принимали, что прироста биомассы в течение данного времени не происходило. Годовую продукцию определяли по сумме ежеме-

Таблица 1  
Биомасса морских трав в Черном море (сырой вес, в граммах на 1 м<sup>2</sup> дна)

Район учета	Зостера морская	Взморник малый	Рдест гребенчатая	Руппия спиральная	Источник (автор и год)
Новороссийская бухта	1238,0		Не определялась		Н. В. Морозова-Водяницкая, 1941
Каркинитский залив	981,0—4049,0		» »		Тот же
	64,0—1200,0		» »		А. А. Калугина и др., 1967
Джарылгачский залив	155,0—2460,0		» »		Н. В. Морозова-Водяницкая, 1941
Ярылгачская бухта	325,0		» »		Тот же
Лиманы северо-западной части Черного моря	690—1110		272,0—2720,0—3170		И. И. Погребняк, 1965
Северо-западная часть Черного моря					
с Егорлыцким заливом	181 734 т на 13 275 га	7692 т на 2000 га	19 907 т на 1554 га	Не определялась	Тот же
с Тендровским заливом	221 846 т на 79,22 км <sup>2</sup>	25 185 т на 4432 га			
Южное побережье Крыма	156,0—500,0				А. А. Калугина, 1973
Побережье Северного Кавказа	150,0—800,0				Тот же
Севастопольская бухта	146— 2702, 44—2720	80,0— 1010— 1200	160,0— 878,0	80,0— 637,0	Н. М. Куликова, 1972

сячных величин прироста биомассы. За суточный прирост или суточную продукцию принимали число, полученное от деления величины месячного прироста биомассы на 30. Прирост биомассы трав неравномерен на протяжении года, неодинаковы темпы прироста одного вида в разные годы и в один год, но в экологически различных участках моря. Среднесуточный прирост колеблется как в разные годы, так и на разных глубинах, что связано с общим изменением гидрометеорологических условий, освещения, прибойности, состава грунта. Так, у зостеры морской годовой среднесуточный прирост на глубине до 1 м составлял в 1966, 1967 и 1970—

1971 годах соответственно 1,26, 1,03 и 2,46 г/м<sup>2</sup>; у взморника малого за эти же отрезки времени среднесуточный прирост выражался цифрами — 2,76, 2,30 и 0,6 г/м<sup>2</sup>. Различия наблюдались и в темпах прироста zostеры, произрастающей на разных глубинах. Годовой среднесуточный прирост zostеры морской на глубинах 1, 3, 5 м составлял — 2,46, 6,5 и 1,4 г/м<sup>2</sup>; тот же прирост для взморника малого составлял 0,6, 0,9, 1,4 г/м<sup>2</sup>. Среднесуточный прирост рдеста гребенчатого составил 3,14, руппии спиральной — 2,82 г/м<sup>2</sup>. Наибольший темп прироста у изучаемых видов наблюдался весной (апрель — май) и в летне-осенний период (июль — октябрь), наимень-

Таблица 2  
Максимальная суточная продукция трав (сырой вес в граммах на 1 м<sup>2</sup> дна)

Вид	Максимальная суточная продукция	Год и месяц определения	Место взятия проб
Зостера морская	47,0	VIII 1967	Бухта Казачья, глубина 3 м; илистый грунт
Взморник малый	11,8	VII 1967	Бухта Казачья, глубина 0,7 м; песчано-ракушечный грунт
Рдест гребенчатый	12,0	VII 1972	Бухта Стрелецкая, глубина 0,7 м; илистый грунт
Руппия спиральная	15,5	VII 1972	Бухта Стрелецкая, глубина 0,7 м; илесто-песчаный грунт

ший — в зимние месяцы (декабрь — февраль). Величины максимальной суточной продукции трав представлены в табл. 2.

Годовая продукция трав, среднегодовая биомасса и удельная продукция (P/V) представлены в табл. 3 и 4. Средняя годовая биомасса и продукция изменяются в связи с условиями произрастания растений (в нашем примере на разных глубинах произрастания и в разные годы). Зостера морская образует наибольшую годовую продукцию (2504 г/м<sup>2</sup>) на илистом грунте, где она растет на глубине 3 м. В этих же условиях все морфологические показатели общего развития растений zostеры также лучше по сравнению с другими местообитаниями (Куликова, Иванова, 1972). Гораздо меньшую продукцию дает zostера морская на песчано-ракушечном грунте на глубине до 1 м. Взморник малый дает годовую продукцию более 1000 г/м<sup>2</sup> дна при произрастании на песчано-ракушечном грунте на глубинах меньше 1 м. Показатели годовой продукции рдеста гребенчатого и руппии спиральной варьируют от 181,7 до 1077 и 1132 г/м<sup>2</sup> дна. При этом наибольшие цифры годовой продукции зафиксированы для зарослей на илистом грунте и глубине до 1 м в кутовой части бухты Стрелецкой, где растения защищены от сильного воздействия прибой.

Таблица 3

Средняя годовая биомасса, годовая продукция и удельная продукция (Р/В) морских трав (сырой вес в г/м<sup>2</sup> дна)

Вид	Место взятия проб	Год взятия проб	Средняя годовая биомасса	Годовая продукция	Р/В
Зостера морская	Бухта Казачья, глубина 0,7 м	1966	101,0	461,0	2,5
		1967	80,2	376,2	4,4
Взморник малый	Бухта Казачья, глубина 0,5—0,7 м; песчано-ракушечный грунт	1966	432,7	1068,8	4,5
		1967	364,7	1611,9	4,6
Руппия спиральная + рдест гребенчатый	Бухта Казачья, глубина 0,7—1,0 м; илисто-песчаный грунт	1966	126,1	464,7	3,7
Рдест гребенчатый	Бухта Стрелецкая, глубина 0,7—0,8 м; илистый грунт	1967	70,0	181,7	2,6
Руппия спиральная	Бухта Стрелецкая, глубина 0,5—0,7 м; илисто-песчаный грунт	1972	697,9	1132,8	1,6
		1972	247,6	1077,1	4,3

Приведенные в табл. 3 и 4 данные удельной продукции, или коэффициента Р/В, показывают, что в большинстве случаев удельная продукция, т. е. годовой прирост биомассы на единицу площади

Таблица 4

Средняя биомасса, годовая и удельная продукция трав, произрастающих на разных глубинах (Бухта Казачья, 1970—1971 гг.)

Вид	Средняя годовая биомасса, г/м <sup>2</sup>			Годовая продукция, г/м <sup>2</sup>			Р/В		
	1 м	3 м	5 м	1 м	3 м	5 м	1 м	3 м	5 м
Зостера морская	295,1	667,8	453,6	1075,8	2504,3	579,4	3,7	3,7	1,2
Взморник малый	108,5	232,4	165,5	277,8	343,2	557,4	2,5	1,5	3,3
Руппия + рдест	74,6	374,1	547,9	268,4	1432,2	1808,2	3,6	3,8	3,8

(1 м<sup>2</sup>), превышает среднюю годовую биомассу в 2,5, 3,7, 4,5 раза. Следует заметить, что определение продукции цветковых было проведено только в Новороссийской и Севастопольской бухтах и пока, к сожалению, не проводилось в мелководной северо-западной части Черного моря, где сосредоточены наибольшие запасы этих растений.

## ЛИТЕРАТУРА

- Водяницкий В. А. К вопросу о биологической продуктивности Черного моря.— Тр. ЗИН АН СССР, 1941, 7, 2.  
 Дудкин М. С., Шкантова Н. Г., Скорнякова Н. С., Лемле Н. А. Анализ химического состава и кинетика гидролиза полисахари-

- дов филлофоры и цветковых растений Черного моря и его лиманов.— Журн. прикл. химии, 1964, 37.
- Дудкин М. С., Скорякова Н. С., Шкантова Н. Г., Лемле Н. А., Рузер В. В. Характеристика химического состава и свойства полисахаридов некоторых водорослей и цветковых растений Черного моря.— В кн.: Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. «Наука», М., 1964.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. — Зап. Акад. наук, 1913, 32, 1.
- Калугина А. А. Донная растительность Черного моря у берегов Северного Кавказа.— В кн.: Запасы морских растений и их использование. «Наука», М., 1964.
- Калугина-Гутник А. А.— Фитобентос южного побережья Крыма и его фитогеографический состав.— В кн.: Гидробиологические исследования северо-восточной части Черного моря. Изд-во Ростовск. ун-та, 1973.
- Калугина А. А., Куликова Н. М., Лачко О. А. Качественный состав и количественное распределение фитобентоса в Каркинитском заливе. — В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. Сер. «Биология моря», 23. «Наукова думка», К., 1967.
- Куликова Н. М., Иванова И. К. Анатомо-морфологическая характеристика *Zostera marina* L. из Севастопольской бухты.— В кн.: Экологические исследования донных организмов. Сер. Биология моря, 26, «Наукова думка», К., 1972.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Опыт количественного учета донной растительности в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. ст., 5. Изд-во АН СССР, М.— Л., 1936.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Зостера как объект промысла на Черном море.— Природа, 1939, 8.
- Морозова-Водяницкая Н. В. К вопросу о растительной продуктивности Черного моря.— Тр. ЗИН АН СССР, 7, 1941.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Растительные ассоциации в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. ст., 11, Изд-во АН СССР, М., 1959.
- Погребняк И. Н. Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря. Автореф. докт. дис. Одесса, 1965.

## PRODUCTION OF THE ABOVEGROUND PHYTOMASS OF MARINE FLOWERING PLANTS IN THE BLACK SEA

N. M. Kutikova

### Summary

The biomass increase in *Zostera marina*, *Z. nana*, *Ruppia spiralis*, *Potamogeton pectinatus* is non-uniform during a year, the increase rates of the same species are not the same in different years and under various habitat conditions.

The annual mean diurnal increase in *Zostera marina* in 1966—1967 and 1970—1971 was 1.26, 1.03, 2.46 g/m<sup>2</sup>, in *Z. nana* — 2.76, 2.3 and 0.6 g/m<sup>2</sup>. The mean increase in *P. pectinatus* was equal to 3.14, and in *R. spiralis* — to 2.82 g/m<sup>2</sup>.

The highest increase rate in the species under study was observed in April — May and in July — October, the least — in December — February. Specific production (P/B) is 2.5 — 3.7 — 4.5 times as high as the mean annual biomass.

## ПРОДУКЦИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ БИОЦЕНОЗА ЦИСТОЗИРЫ

*Е. Б. Маккавеева*

В 1967 г. в докладе на юбилейной сессии Института биологии южных морей АН УССР в честь пятидесятилетия Советской власти В. А. Водяницкий осветил основные научные направления, по которым развивались исследования Черного моря. В области гидробиологии они привели к углубленному изучению количественного развития жизни, продуктивности и биологической структуры Черного и других морей.

Первые количественные исследования животного населения зарослей цистозеры были проведены В. А. Водяницким 45 лет назад (Водяницкий, 1928) в Новороссийской бухте. В последующие 20 с лишним лет это сообщество специально не изучалось, хотя в прибрежных районах проводилось количественное изучение фауны скалистых грунтов (Арнольди, 1949; Шаронов, 1952). В 1957 г. О. Г. Резниченко провел количественный учет фауны в районе Голубой бухты.

С 1954 г. на Севастопольской биологической станции под руководством В. А. Водяницкого начали проводить регулярные сезонные количественные исследования биоценоза цистозеры, которые дали возможность выяснить основные экологические взаимоотношения между компонентами этого сообщества, сезонную динамику численности и биомассы в прибрежных зарослях (Маккавеева, 1959), перейти к определению продукции этого биоценоза.

Биоценоз цистозеры играет существенную роль в продуктивности Черного моря. Об этом свидетельствует то, что цистозера является доминирующей зарослеобразующей водорослью, покрывающей скалистые грунты на глубинах от 0 до 10—15 м. В пределах Советского Союза вдоль побережья Черного моря цистозера занимает площадь более 357 км<sup>2</sup> (Возжинская и др., 1971).

Многолетние исследования ихтиологов Института биологии южных морей показали, что в зарослях цистозеры обитает и питается 29 видов молоди рыб (Дука, Гордина, 1971). В настоящее время в пище 26 видов рыб, в том числе молоди кефали, султанки, смариды, морского карася, бычков и других обнаружено до 100 видов беспозвоночных, являющихся типичными компонентами биоценоза цистозеры.

Из 145 видов организмов, обнаруженных нами на цистозере (Маккавеева, 1959, 1960б), наибольшее значение в общей продуктивности этого биоценоза имеют брюхоногие моллюски, среди которых первое место занимает *Rissoa splendida*. Значительную часть биоценоза составляют животные-планктофаги, которые используют заросли только как субстрат.

Для расчета продукции массовых видов биоценоза цистозеры были использованы данные о численности, биомассе и размерном

составе животных, полученные при изучении ежемесячных сборов в районе Севастополя на глубине 1 м. Биомасса приведена в сыром весе. Моллюсков взвешивали вместе с раковиной. Все расчеты сделаны на 1 м<sup>2</sup> площади дна.

При вычислении продукции мы пользовались формулой Бой-сена — Иенсена (1919). Продукцию вычисляли для каждой размерной

Таблица 1  
Продукция массовых видов планктофагов в биоценозе цистозир

Вид	Размерная группа, мм	Годовая продукция, г/м <sup>2</sup>	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м <sup>2</sup>	Суточная удельная продукция
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmel.)	1—4	33	7,1	0,09	0,020
	5—8	332	7,4	0,91	0,020
	9—12	429	5,1	1,17	0,014
	> 13	957	—	2,62	—
	Суммарная	1751	8,3	4,79	0,023
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lam.	1—4	60	20,5	0,16	0,056
	5—8	612	20,0	1,68	0,055
	9—12	23	4,7	0,06	0,013
	13—16	21	3,4	0,06	0,009
	17—20	99	—	0,27	—
	> 20	145	—	0,40	—
Суммарная	960	13,1	2,63	0,035	

группы массовых видов отдельно за период времени, равный примерно 1 месяцу (промежутки между взятием сезонных проб). Среднегодовая биомасса определена как среднеарифметическая. Суточную продукцию определяли по годовой (делили на 365). Удельная продукция получена делением годовой и суточной продукций на среднегодовую биомассу. Потерю органического вещества при линьках ракообразных и прижизненные выделения животных не учитывали.

Планктоноядные животные в биоценозе цистозир представлены пластинчатожаберными моллюсками сравнительно небольших размеров (обычно длиной менее 15 мм), губками, сидячими полихетами — спирорбисами, усонюгими раками — баянусами и сидячими сцифоидными медузами — люцернариями.

Рассматривая продукцию массовых видов планктофагов (табл. 1), можно прийти к заключению, что реальные величины суточной удельной продукции пластинчатожаберных моллюсков на цистозире лежат в пределах 0,009—0,056. Следует особо подчеркнуть, что на макрофитах обитает в основном молодь, имеющая более высокие темпы прироста, чем взрослые моллюски, обитающие на дон-



ных грунтах. Обращает на себя внимание снижение удельной продукции с ростом моллюсков у митилястеров в 1,4, а у мидий в 6 раз.

Удельная продукция у митилястеров крупнее 13 мм и мидий крупнее 16 мм не вычислялась. Митилястеры крупнее 13 мм на цистозире почти не встречаются. Если с июля по сентябрь крупные моллюски этого вида постоянно присутствуют в пробах, то осенью, зимой и весной встречаются единично и не регулярно. Удельная продукция митилястеров в Азовском море, по подсчетам В. Е. Заики (1972), составляет 0,010. Эта величина близка к полученной нами для размеров 9—12 мм — 0,014.

Раковина митилястеров может достигать длины 25 мм, однако на цистозире моллюсков, превышающих 18—20 мм, практически не встречается. Судя по данным В. П. Воробьева (1949), эти моллюски достигают возраста не более одного года. Материалы В. П. Воробьева, послужившие В. Е. Заике основой для определения удельной продукции, включают, помимо годовиков, двух- и трехлеток. Этим объясняется несколько более низкий уровень суточной продукции.

Молодь митилястеров (1—8 мм) имеет более высокую продукцию. Оседание молоди в значительном количестве наблюдается с февраля по июнь. Особенно много молоди в мае. Интересно отметить, что удельная продукция молоди митилястеров примерно в 2 раза ниже, чем молоди мидий. Это можно объяснить тем, что дефинитивные размеры митилястеров значительно меньше мидий.

Молодь мидий встречается на цистозире с конца мая по август. Особенно много мелких моллюсков в июне. Зимой, с января по апрель, молодь не встречается. Среднегодовая биомасса первой размерной группы (1—4 мм) примерно в 10 раз ниже, чем следующей (5—8 мм), однако темпы продукции почти одинаковы.

Молодь мидий длиной 1—8 мм имеет почти одинаковую высокую удельную продукцию. Удельная продукция следующих размерных групп (9—16 мм) в 4—6 раз ниже. Самую низкую удельную продукцию на цистозире имеет молодь длиной 13—16 мм ( $C = 0,009$ ), но и она значительно превышает удельную продукцию взрослых черноморских мидий, вычисленную В. Е. Заикой (1972) по данным А. И. Иванова ( $C = 0,0025$ ). Молодь при определении продукции ими не учитывалась. Взрослые мидии достигают 140 мм длины, но на цистозире обычно встречаются моллюски размером до 17 мм. Мидии размерами 17—20 мм встречаются единично примерно в половине ежемесячных проб, поэтому удельная продукция у них не вычислялась.

В феврале — апреле обычно все мидии отрываются от цистозир и сносятся на донные грунты. Нитчатые талломы водорослей удобны только как временный субстрат для молоди моллюсков. С увеличением индивидуального веса мидии не могут противостоять ударам волн в прибойной зоне и во время зимних штормов отрываются.

Продукция других планктофагов значительно ниже, чем пластинчатожаберных моллюсков (табл. 2). У губок продукция около 100 г в год; они имеют довольно низкую среднегодовую биомассу (около 27 г/м<sup>2</sup>). В весенне-летний период наблюдается уменьшение биомассы. Минимальная биомасса в мае — июне, максимальная — в декабре.

Л. П. Салехова (1971) приводит данные о питании губками взрослых особей зубарика, которых ловят в значительном количестве в прибрежной полосе в мае — июне.

Спирорбисы в большом количестве встречаются не только на цистозире, но и на других субстратах в прибрежной зоне. При изу-

Таблица 2

Продукция планктофагов в биоценозе цистозир

Планктофаги	Годовая продукция, г/м <sup>2</sup>	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м <sup>2</sup>	Суточная удельная продукция
Двустворчатые моллюски	2711,0	9,5	7,420	0,026
Губки	124,5	4,6	0,341	0,013
Спирорбисы	16,4	10,6	0,045	0,030
Балюны	5,4	8,6	0,015	0,023
Люцернрии	0,6	16,0	0,002	0,042
Суммарная и средняя	2857,9	9,1	7,823	0,025

чении биоценоза филлофоры мы пришли к заключению, что в этом сообществе численность и биомасса их значительно выше, чем в биоценозе цистозир. На цистозире наблюдается резкое увеличение биомассы спирорбисов (до 4 г/м<sup>2</sup>) в январе и июле, и уменьшение — в сентябре и июне (до 0,1 г/м<sup>2</sup>). Удельная продукция спирорбисов 0,03 (табл. 2).

Балюны встречаются на цистозире не регулярно. Обычно это мелкие формы диаметром 3—8 мм. Среднегодовая биомасса менее 0,7 г. Величина годовой продукции этого вида в биоценозе цистозир низкая, как у всех редко встречающихся форм с низкой среднегодовой биомассой.

Люцернрии встречаются на водорослях единично (6—7 экз/м<sup>2</sup>). Максимальная численность не превышает 15 экз/м<sup>2</sup>, индивидуальные веса самых крупных люцернрий равны 30—40 мг. Годовая продукция этого вида ниже 1 г/м<sup>2</sup>, так как среднегодовая биомасса очень низкая — 0,04 г.

Все планктофаги в биоценозе цистозир имеют значительную среднегодовую биомассу — более 300 г/м<sup>2</sup>, а продукция за год составляет около 3 кг/м<sup>2</sup> (табл. 2). Для создания этой продукции они должны потратить (по грубым подсчетам) около 30 кг планктона на каждый квадратный метр дна, покрытого зарослями цистозир. Суточная удельная продукция планктофагов около 0,025. По данным

В. Н. Грезе (1966, 1967), продукция зоопланктона на порядок (до 0,2), а фитопланктона на 2 порядка выше (до 2).

Бентосоядные организмы, населяющие заросли цистозир, представлены главным образом фитофагами, из которых наибольшую среднегодовую биомассу имеют брюхоногие моллюски ( $238 \text{ г/м}^2$ ). Общая среднегодовая биомасса бентсфагов —  $271 \text{ г/м}^2$ , а руководящий вид биоценоза цистозир — *Rissoa splendida* — имеет среднегодовую биомассу  $213 \text{ г/м}^2$ . Таким образом, на все другие группы животных-фитофагов приходится всего  $58 \text{ г/м}^2$ , т. е. примерно 21% среднегодовой биомассы.

Продукция риссои за 1 год достигает  $1680 \text{ г/м}^2$  (табл. 3). Массовое оседание молодежи наблюдается в июне, однако недавно осевшие моллюски встречаются с апреля по сентябрь. К августу молодежь достигает 5—6 мм длины. Более крупные моллюски (до 8 мм) встречаются редко. Удельная продукция молодежи в 2 раза превышает таковую взрослых. Суточная удельная продукция риссой размером 3—4 мм приближается к величине суточной удельной продукции, вычисленной для этого вида В. Н. Грезе (1967). Величина, полученная В. Н. Грезе (0,0106), несколько ниже той, которая получена нами (0,016). Интересно отметить, что В. Е. Заика (1972), воспользовавшись нашими данными (Маккавеева, 1959а), рассчитал среднюю удельную скорость весового роста этих моллюсков за сутки, исходя из продолжительности жизни. Полученная им величина (0,032) занимает среднее положение между удельной продукцией молодежи (0,050) и удельной продукцией взрослых моллюсков (0,02).

Продукция *Bittium reticulatum* почти в 17 раз ниже продукции риссой (табл. 3). Среднегодовая биомасса ниже таковой риссой более чем в 10 раз (19,8 г). Биттиум встречается на цистозире в значительном количестве только в теплое время года, с мая по октябрь. В январе единично встречаются моллюски размером 1—4 мм. Биттиумы этого размера отмечены на цистозире также в сентябрьских и октябрьских пробах. Минимальное количество молодежи биттиумов на цистозире в периоды оседания моллюсков из планктона свидетельствуют о том, что личинки оседают на другие субстраты, а на водоросли мигрируют в основном выросшие в соседних биотопах моллюски длиной 5—10 мм. Удельная продукция этих моллюсков уменьшается с увеличением животных от 5 до 10 мм и составляет последовательно 0,029; 0,015 и 0,010. В. Е. Заика (1972) считает, что реальная удельная продукция моллюсков разных видов находится в пределах 0,0003—0,03, т. е. продукция молодежи биттиума достаточно высокая. Возможно, высоким темпом продукции можно объяснить массовость этого вида в ряде биотопов.

Годовая продукция молодежи биттиумов длиной менее 5 мм очень низкая, что связано с оседанием и ростом моллюсков в других биотопах. Удельная продукция моллюсков длиной 11—12 мм не определялась, так как такие крупные экземпляры встречаются довольно редко — в мае и с августа по октябрь.

Таблица 3

## Продукция массовых видов бентофагов в биоценозе цистозирмы

Вид	Размерная группа, мм	Годовая продукция, г/м <sup>2</sup>	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м <sup>2</sup>	Суточная удельная продукция
<i>Rissoa splendida</i> Eichw.	1—2	41	19,5	0,112	0,050
	3—4	33	5,7	0,090	0,016
	5—6	1509	7,8	4,134	0,021
	7—8	97	7,7	0,266	0,021
	Суммарная и средняя	1680	7,8	4,602	0,020
<i>Bitium reticulatum</i> (Costa)	< 5—	0,07	—	0,0002	—
	5—6	11,00	10,6	0,0300	0,029
	7—8	40,00	5,4	0,1090	0,015
	9—10	35,60	3,8	0,0970	0,010
	11—12	14,20	—	0,0390	—
Суммарная и средняя	101	5,1	0,276	0,014	
<i>Tricolia pulla</i> (Lin.)	1—3	41	11,5	0,112	0,032
	4—9	20	9,7	0,055	0,026
Суммарная и средняя	61	10,9	0,167	0,030	
<i>Leptochelia savignyi</i> (Kr.)	1—2	45,5	19,9	0,124	0,054
	3—5	27,4	7,2	0,075	0,019
Суммарная и средняя	72,9	11,9	0,199	0,033	
<i>Idotea baltica basteri</i> A u d.	3—5	0,6	—	0,0016	—
	6—7	1,0	—	0,0027	—
	8—9	4,0	12,1	0,0109	0,033
	10—12	5,2	10,3	0,0142	0,028
	13—14	2,8	7,6	0,0077	0,021
	15—16	1,2	6,7	0,0032	0,019
	17—19	0,6	2,5	0,0016	0,006
> 20	2,4	—	0,0066	—	
Суммарная и средняя	17,8	7,9	0,0485	0,022	

Мелкие моллюски *Tricolia pulla* встречаются на цистозире в меньшем количестве, чем биттиумы. С января по май их почти нет. Сравнительно низкая годовая продукция связана с низкой среднегодовой биомассой ( $5,6 \text{ г/м}^2$ ). Годовая продукция триколий составляет около  $\frac{3}{5}$  продукции биттиумов и только  $\frac{1}{23}$  продукции рисгон.

Почти такую же годовую продукцию имеют мелкие, но очень многочисленные танаидовые рачки *Leptochelia savignyi*. Их продукция ( $72,9 \text{ г}$ ) почти в 12 раз превышает среднегодовую биомассу ( $6,1 \text{ г/м}^2$ ). Численность танаид превышает таковую прочих компонентов биоценоза цистозир (представителей макрофауны). Размножение у них происходит в июне, а к сентябрю животные вырастают и начинают размножаться. В конце октября вновь появляется на цистозире огромное количество молоди. Крупные рачки отмечены с мая по август.

*Idotea baltica basteri* имеют сравнительно невысокую продукцию в зарослях цистозир (около  $18 \text{ г/м}^2$ ) — в 4 раза ниже, чем танаидовые раки. Среднегодовая биомасса их довольно низкая ( $2,25 \text{ г/м}^2$ ), рачки разных размерных групп встречаются неравномерно. Преобладают рачки длиной 8—19 мм, удельная продукция снижается с увеличением длины: 0,033; 0,028; 0,021; 0,019 и 0,006. Удельная продукция рачков 3—7 мм не определялась. Молодь встречается с июня по октябрь в большом количестве на зеленых и красных водорослях у уреза воды, а не на цистозире. Морские тараканы очень подвижны и мигрируют не только на разные глубины в прибрежных зарослях, но могут уходить в планктон и некоторое время там активно плавать. Осенью и зимой рачки мигрируют на цистозир с других водорослей, находящихся ближе к урезу воды. Крупные экземпляры (более 20 мм) на цистозире отмечены только в январе и феврале. Как видно из данных табл. 3, удельная продукция этого вида колеблется от 0,03 до 0,006 в зависимости от возраста рачков.

Среди полихет, обитающих на цистозире, основную роль играет массовый вид *Platynereis dumerilii* (A u d. et M.-E d w.). Биология и продукция этого вида изучена М. И. Киселевой (1970, 1971). Мы разделили всех полихет на две размерные группы — молодь и взрослых — и определили продукцию для каждой группы и общую. Годовая продукция молоди полихет составляет  $23,9 \text{ г/м}^2$ , в то время как взрослых —  $56,6 \text{ г/м}^2$ , т. е. в 2,3 раза больше. Среднегодовая биомасса молоди 2,7, а взрослых —  $9,6 \text{ г/м}^2$ . Удельная продукция соответственно равна 8,7 и 5,9 (средняя 6,54).

Суточная продукция молоди 0,0655, а взрослых —  $0,1550 \text{ г/м}^2$  (средняя  $0,2205 \text{ г/м}^2$ ). Суточная удельная продукция молоди равна 0,024, а взрослых — 0,016.

Молодь полихет на цистозире встречается с мая по январь. Самая низкая численность молоди наблюдается с февраля по апрель.

М. И. Киселева (1971) приводит данные по удельной годовой продукции *P. dumerilii* на разных глубинах в бухте Омега (до 10 м). На глубине 3 м в этом районе удельная продукция взрослых форм составляет 5,8. Эта величина очень близка к удельной продукции

взрослых полихет (5,9), определенной нами для бухты Казачья (глубина 1 м).

На цистозире встречается 15 видов бокоплавов, из которых 6 видов — почти постоянно. Круглогодично встречаются 2 мас-совых вида: *Erichthonius difformis* M.-E d w. и *Amphithoe vai-llanti* L u c a s. (Маккавеева, 1960б).

Так как биология бокоплавов является предметом специального изучения И. И. Грезе и продукция многих видов уже определена экспериментальным путем, мы посчитали возможным определить общую продукцию всех видов бокоплавов, разбив их на размерные группы.

У бокоплавов длиной 1—2 мм годовая продукция составляет 57,2 г/м<sup>2</sup>, 3—7 мм — 22,5 г/м<sup>2</sup>. Бокоплавов крупнее 10 мм встреча-ются редко; их продукция 1,5 г/м<sup>2</sup> в год. Среднегодовая биомасса примерно одинакова: соответственно 2,7; 3,2 и 2,9 г/м<sup>2</sup>. Удельная продукция самая высокая у мелких форм — 21,3, при длине 3—7 мм она в 3 раза ниже (6,9), а у крупных — в 42 раза ниже (0,5).

Суточная продукция у трех размерных групп равна соответствен-но 0,156; 0,062 и 0,004 г/м<sup>2</sup>. Суточная удельная продукция у рачков длиной 1—2 мм равна 0,058, 3—7 мм — 0,019 и более 10 мм — 0,0013.

Продукция всех бокоплавов на цистозире за год составляет 81,1 г/м<sup>2</sup> при среднегодовой биомассе 8,8 г/м<sup>2</sup>. Удельная продукция — 9,2, суточная — 0,222 и удельная суточная — 0,0243 (в табл. 5 приве-дена продукция бокоплавов вместе с капреллидами). Данные о продукции отдельных видов приведены в работе В. Н. Грезе (1967) и И. И. Грезе и В. Н. Грезе (1969). В первой приведена удельная суточная продукция *Dexamine spinosa* (M o p t.) — 0,013. Она не-сколько ниже общей для рачков длиной 3—7 мм (0,019), вычисленной нами, но порядок величин один. Во второй работе приведены суточ-ные привесы трех видов бокоплавов, обитающих на цистозире, определенные экспериментальным путем. У *Amphithoe vaillantii* L u c a s. годовая удельная продукция 10—15; так как этот вид за-нимает второе место по численности, т. е. играет существенную роль в общей продукции бокоплавов, не удивительно, что приведенная авторами величина близка к вычисленной нами средней удельной продукции всех видов (9,2). *Dexamine spinosa* более мелкий и реже встречающийся вид. Удельная продукция этого вида, определенная экспериментальным путем, не выше 7—8. Эта величина близка к удельной продукции, определенной нами для бокоплавов размерами 3—7 мм (6,9).

Годовая продукция, вычисленная авторами по численности, приведенной нами для биоценоза цистозире (Маккавеева, 1960б), составляет 86,2 г/м<sup>2</sup>, а вычисленная нами другим методом — 81,1 г. Годовой Р/В-коэффициент, определенный авторами, — 11 и 6,4. Средняя из этих величин приближается к 9, т. е. к средней, опреде-ленной нами для всех бокоплавов биоценоза цистозире. Следует отметить, что и амфибионтные бокоплавов, питающиеся выбросами

цистоциры, имеют близкий коэффициент P/B — 8,3 (Сушеня, 1967).

Остальные виды бентофагов, обитающие на цистозире, имеют очень низкую среднегодовую биомассу (менее  $2 \text{ г/м}^3$ ) и невысокую продукцию (менее  $20 \text{ г/м}^3$ ), однако суточная удельная продукция иногда достигает сравнительно больших величин (до 0,04), которые следует, по возможности, проверить экспериментальным методом (табл. 4).

Мелкие креветки *Hippolyte longirostris* встречаются на цистозире в небольшом количестве; максимальная численность их  $53 \text{ экз/м}^3$  наблюдалась в октябре. Поэтому нет смысла делить этот

Таблица 4

Продукция второстепенных видов бентофагов в биоценозе цистозир

Вид	Годовая продукция, $\text{г/м}^3$	Удельная продукция	Суточная продукция, $\text{г/м}^3$	Суточная удельная продукция
<i>Hippolyte longirostris</i> Czern.	19,10	10,3	0,0523	0,028
<i>Caprella acanthifera</i> Leach.	9,30	6,7	0,0255	0,018
<i>Macropodia longirostris</i> (Fabr.)	1,20	12,1	0,0032	0,032
<i>Gibbula divaricata</i> (L.)	1,20	12,0	0,0032	0,032
<i>Naesa bidentata</i> (Adams.)	0,14	10,8	0,0004	0,033
<i>Endeis spinosa</i> (Mont.)	0,03	15,7	0,0001	0,044

малочисленный вид на размерные группы. В мае — июне они почти не встречаются. Это очень подвижные и легко мигрирующие креветки, среднегодовая биомасса которых  $1,86 \text{ г/м}^3$ .

*Caprella acanthifera* — мелкие рачки, численность и биомасса которых достигает значительной величины только в июле (в период размножения). С августа по май численность их снижается; среднегодовая биомасса  $1,4 \text{ г/м}^3$ . Удельная продукция (6,7) близка к таковой бокоплавов размером 3—7 мм (6,9), к которым капреллиды очень близки по систематическому положению.

Малоподвижный краб-паук *Macropodia longirostris* встречается в зарослях цистозир единично и не постоянно. Однако, по сравнению с прочими ракообразными на цистозире достигает значительного индивидуального веса — свыше 300 мг.

Брюхоногий моллюск *Gibbula divaricata* — обитатель соседних фаун. На цистозире встречается с мая по июль и с ноября по декабрь. Достигает на цистозире размеров не более 8 мм, взрослые моллюски гораздо крупнее — 23 мм. Два последних вида имеют близкую среднегодовую биомассу (около  $0,1 \text{ г/м}^3$ ) и годовую продукцию ( $1,2 \text{ г/м}^3$ ).

Равноногий рак *Naesa bidentata* встречается на цистозире единично. Численность его повышается осенью (сентябрь — октябрь) до  $10 \text{ экз/м}^3$ .

Морских пауков *Endeis spinosa* находили на цистозире с февраля по июль. Обычно встречается менее 4 экз/м<sup>2</sup>; в феврале — 6 экз/м<sup>2</sup>. Удельная продукция явно завышена.

Если суммировать продукцию бентофагов по крупным систематическим группам, то можно прийти к заключению, что у ракооб-

Таблица 5

Продукция ракообразных бентофагов в биоценозе цистозир

Группа	Годовая продукция, г/м <sup>2</sup>	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м <sup>2</sup>	Суточная удельная продукция
Боклопавы	89,40	8,76	0,2470	0,024
Танаидовые	72,90	11,90	0,1990	0,033
Десятиногие	20,30	10,36	0,5504	0,028
Равноногие	17,94	7,94	0,0489	0,022

разных основную роль в продуцировании биомассы играют мелкие, но многочисленные ракообразные — боклопавы и танаидовые раки (табл. 5). По сравнению с ними равноногие и десятиногие раки производят в год продукции в 4 раза меньше. Удельная продукция наиболее высокая у танаидовых раков, имеющих самые малые индивидуальные размеры, но самую высокую численность среди ракообразных на цистозире.

Таблица 6

Продукция бентофагов в биоценозе цистозир

Бентофаги	Годовая продукция, г/м <sup>2</sup>	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м <sup>2</sup>	Суточная удельная продукция
Брюхоногие моллюски	1843,20	7,74	5,0490	0,021
Ракообразные	200,54	9,78	0,5504	0,027
Полихеты	80,50	6,54	0,2205	0,018
Морские пауки	0,03	15,70	0,0001	0,044
Суммарная и средняя	2124,27	7,8	5,82	0,021

Если сравнить годовую продукцию брюхоногих моллюсков, ракообразных и полихет (табл. 6); то видно, что каждая последующая группа производит продукцию более низкую, чем предыдущая, на целый порядок.

Основная масса бентофагов является фитофагами, питающимися за счет растительной части биоценоза. Растительная часть биоценоза представлена диатомовыми водорослями (Маккавеева, 1960а), макрофитами, эпифитирующими на цистозире (Маккавеева, 1960), и самой цистозирой. Как видно из данных, приведенных ниже, сум-



марная годовая продукция растений примерно в 10 раз выше продукции фитофагов.

Продукенты	Годовая продукция, г/м <sup>2</sup>
Диатомовые обрастания	4 944
Макрофиты-эпифиты	2 646
Цистозира	13 011
Суммарная	20 601

В бухтах и заливах прибрежная донная растительность развивается обычно более пышно, чем на открытом побережье. Годовая продукция цистозиры, определенная нами для Казачьей бухты ( $13 \text{ кг/м}^2$ ), выше, чем средняя для всего побережья моря, включающего открытые места, подверженные прибою. По данным А. А. Гутник (см. статью в наст. сб.), эта величина равна  $8363 \text{ г/м}^2$ .

Для того чтобы определить ту часть продукции водорослей, которая потребляется беспозвоночными животными биоценоза цистозиры, необходимо изучить питание популяций массовых видов экспериментальным путем. Впервые рационы фитофагов, питающихся в зарослях цистозиры, начала определять Н. С. Гаевская. В течение ряда лет ею было изучено питание брюхоногих моллюсков и морского таракана (Гаевская, 1954, 1956, 1958, 1958а, 1959). Питание бокоплавов в биоценозе цистозиры всесторонне изучалось И. И. Грезе (1963, 1965, 1966, 1968, 1970, 1973). Питание полихеты *Platynereis dumerilii* в зарослях цистозиры изучено М. И. Киселевой (1970).

Несмотря на неполный перечень видов, рационы которых уже известны, появилась возможность определить примерный рацион массовых видов растительноядных животных в этом биоценозе. По расчетам И. И. Грезе (1973), популяции фитофагов ежегодно потребляют  $4 \text{ кг}$  растительной биомассы с каждого квадратного метра дна, покрытого зарослями цистозиры. Продукция водорослей, по нашим данным, более  $20 \text{ кг/м}^2$  за год. Таким образом, годовое потребление продукции водорослей фитофагами составляет 20%.

В. В. Кузнецов (1946), изучая потребление животными прибрежных водорослей в Баренцевом море, определил, что годовое потребление составляет 5—46%.

Многие беспозвоночные, обитающие в зарослях цистозиры, могут потреблять одновременно с растительной пищей и некоторое количество животной (например, морские тараканы и бокоплав). Почти все растительноядные животные потребляют в той или иной степени детрит. О питании их микроорганизмами, простейшими животными и растворенным органическим веществом практически еще ничего не известно.

Изучая пищевые спектры бокоплавов, И. И. Грезе установила, что у четырех видов этих рачков, обитающих в зарослях цистозиры и питающихся водорослями, 50% пищи — детрит, а у шести видов — даже 80—95%.

Для определения той части продукции водорослей, которая может быть использована растительноядными рыбами, обитающими в

зарослях цистозиры, например, морским карасем (Миловидова, 1964), следует вычесть из первичной продукции рацион беспозвоночных животных, питающихся водорослями. Часть из оставшейся продукции водорослей (из 16 кг 600 г/м<sup>2</sup>) может быть использована рыбами, однако в действительности они потребляют только небольшую часть этой продукции.

Большинство прибрежных бентосоядных рыб питаются в зарослях цистозиры беспозвоночными животными как планктофагами, так и бентофагами. Суммарная годовая продукция беспозвоночных животных в биоценозе цистозиры — около 5 кг/м<sup>2</sup> дна. Продукция беспозвоночных животных также не полностью используется рыбами.

Учесть ту часть продукции, которая используется рыбами, сравнительно легче в небольших замкнутых водоемах, например, в озерах (Шушкина, 1966), чем в морях, хотя и в малых водоемах трудно учесть всех потребителей продукции первого трофического уровня. Из 17 кг/м<sup>2</sup> растительной и 5 кг/м<sup>2</sup> животной продукции, образующейся за год в биоценозе цистозиры Черного моря, одна часть используется бентосоядными рыбами, а другая, довольно значительная, в виде выбросов потребляется амфибионтными ракообразными.

Во время штормов вместе с водорослями отрываются от субстрата и уносятся волнами многие животные, особенно неподвижные и малоподвижные. Часть водорослей разлагается и поступает в донные осадки в виде детрита и в воду в виде растворенного органического вещества.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1949, 7.
- Водяницкий В. А. Отчет о работе Новороссийской биологической станции им. проф. Арнольди за 1927 г. — Гидробиол. журн., 1928, 7, 3—4.
- Возжинская В. Б., Цапко А. С., Блинова Е. И., Калугина А. А., Петров Ю. Е. Промысловые водоросли СССР. Справочник. «Пищпром», М., 1971.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. — Тр. АзЧерНИРО, 1949, 13.
- Гаевская Н. С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. 1. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1954, 8; Сообщ. 2. — Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, 1956, 61, 5; Сообщ. 3. — Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром. и х-ва, 1958, 9; Сообщ. 4. — Зоол. журн., 1958а, 37, 11; Сообщ. 5. — Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, 1959, 10.
- Грезе В. Н. Темп продукции в популяциях гетеротрофных морских организмов. — В кн.: Тезисы докладов II Междунар. океаногр. конгресса. М., 1966.
- Грезе В. Н. Темп продукции в популяциях гетеротрофных морских организмов. — Вопр. биоокеаногр. «Наукова думка», К., 1967.
- Грезе И. И. Питание бокоплава *Dexamine spinosa* (M o n t.) в Черном море. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1963, 16.
- Грезе И. И. Питание бокоплава *Gammarellus carinatus* (R a t h k e) в Черном море. — Зоол. журн., 1965, 44, 6.
- Грезе И. И. Биология бокоплава *Amphithoe vailanti* Lucas в Черном море. — В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. «Наукова думка», К., 1966.

- Г р е з е И. И. Пищевые спектры амфипод Черного моря.— *Rev. Roumaine de biologie. Serie de zoologie*, 1968, 13, 6.
- Г р е з е И. И. Биология бокоплава *Erichthonius difformis* M.— *E d w.* в Черном море.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. «Наукова думка», К., 1970.
- Г р е з е И. И. Питание амфипод Черного моря.— В кн.: Памяти Н. С. Гаевской, М., 1973.
- Г р е з е И. И., Г р е з е В. Н. Относительная продукция популяций некоторых амфипод Черного моря.— *Зоол. журн.*, 1969, 48, 3.
- Г у т н и к А. А. Биология и продукция массовых видов водорослей Черного моря.— См. наст. сборник.
- Д у к а Л. А., Г о р д и н а А. Д. Видовой состав и питание молодого рыб Черного моря в зарослях цистозиры.— В кн.: Биология моря, 23. Вопросы экологии рыб южных морей. «Наукова думка», К., 1971.
- З а и к а В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. «Наукова думка», К., 1972.
- К и с е л е в а М. И. Питание полихеты *Platynereis dumerilii* (A u d. et M.— *E d w.*) в Черном море.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. «Наукова думка», К., 1970.
- К у з н е ц о в В. В. Питание и рост растительных беспозвоночных Восточного Мурмана.— *Изв. АН СССР, сер. биол.*, 1970, 1.
- М а к к а в е в а Е. Б. Биоценоз *Cystoseira barbata* A g. (W o r.) прибрежного участка Черного моря.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1959, 12.
- М а к к а в е в а Е. Б. Динамика численности и биомассы *Rissoa splendide* прибрежного участка Крыма.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1959а, 11.
- М а к к а в е в а Е. Б. Сезонная смена водорослей, эпифитирующих на цистозире в районе Севастополя.— *Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва*, 1960, 10.
- М а к к а в е в а Е. Б. К экологии и сезонным изменениям диатомовых обрастаний на цистозире.— *Тр. Севастоп. биол., ст.*, 1960а, 13.
- М а к к а в е в а Е. Б. К биологии и сезонным колебаниям численности некоторых бокоплавов Черного моря.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1960б, 13.
- М и л о в и д о в а Н. Ю. Материалы по питанию морского карася *Sargus annularis* L.— В кн.: Питание морских промысловых рыб. «Наука», М., 1964.
- Р е з н и ч е н к о О. Г. Фауна зарослей цистозиры Черного моря.— *Тр. Ин-та океанол. АН СССР*, 1957, 27.
- С а л е х о в а Л. П. Морфологическая изменчивость зубарика *Puntazzo puntazzo* (C e t t i).— В кн.: Биология моря, 25. Исследования морфологии и экологии рыб южных морей. «Наукова думка», К., 1971.
- С у щ е н я Л. М. Продукция и годовой поток энергии в популяциях *Orchestia boltae* M.— *E d w.*— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. «Наукова думка», К., 1967.
- Ш а р о н о в И. В. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Кара-Дага.— *Тр. Карадаг. биол. ст.*, 1952, 12.
- Ш у ш к и н а Э. А. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер.— *Гидробиол. журн.*, 1966, 2, 1.
- В о у s e n - J e n s e n P. Valiation of the Limfjord., 1.— *Rep. Dan. biol. sta.*, 1919, 26.
- К и с с е л е в а М. I. Dynamique et production de la population des Polychetes *Platynereis dumerilii* dans la biocenose des cystoséires en Mer Noire. *Trav. Muséum d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*, 11, Bucuresti, 1971.

## PRODUCTION OF MASS SPECIES OF *CYSTOSEIRA* BIOCENOSIS

*E. B. Makkaveeva*

S u m m a r y

Production of the *Cystoseira* biocenosis consists of the primary production and production of animals. The total annual production of the biocenosis plant part accounts for more than 20 kg/m<sup>2</sup>. The mean annual biomass of herbivorous animals

in the *Cystoseira* biocenosis is about 270 g/m<sup>2</sup>; their production for a year accounts for about 2 kg/m<sup>2</sup>. The mean annual biomass of plankton-feeding animals in the *Cystoseira* biocenosis is above 300 g/m<sup>2</sup>; their production for a year is about 3 kg/m<sup>2</sup>. The total annual production of animals in the *Cystoseira* biocenosis is about 5 kg/m<sup>2</sup>. The specific diurnal production for all the invertebrates of the *Cystoseira* biocenosis is approximately 0.02 on the average. Annual consumption of the algae production by herbivores is 20%.

## СТРУКТУРА ДОННОГО БИОЦЕНОЗА *Modiolus Phaseolinus* У ПОБЕРЕЖЬЯ КАВКАЗА

М. И. Киселева

При изучении одноименных биоценозов бентоса в разных районах Черного моря было обращено внимание на различие в их составе и количественном развитии отдельных видов (Якубова, 1948; Киселева, 1967). Дальнейшие исследования показали, что даже в пределах одного района и одного биоценоза отдельные виды, входящие в данный биоценоз, в разных точках его имеют различную характеристику. Так, в пределах биоценоза цистозиры в районе Севастополя продукция полихеты *Platynereis dumerilii* составляла за восемь месяцев от 0,39 г/кг цистозиры у нижней границы биоценоза до 1,15 г/кг цистозиры в его центральной части. Неодинаковой оказалась и размерная структура популяции *P. dumerilii* в разных точках биоценоза (Киселева, 1971). Эти данные натолкнули на мысль провести более детальный анализ структуры донных биоценозов.

С. А. Зернов (1913), описывая биоценоз фазеолинового ила, отмечал, что у верхней и нижней границ биоценоза происходит «ослабление его типичности». Однако до сих пор нет критерия «типичности» биоценоза и в чем выражается «ослабление типичности» остается не выясненным.

Располагая данными о качественном составе биоценозов и количественном развитии всех видов, входящих в них, мы проследили изменения в структуре биоценозов по мере перехода от их верхней границы к нижней. Сделана попытка проанализировать не только качественную сторону этих изменений, но и количественную.

Первая работа в таком плане была выполнена на полигоне в районе Ялты, где сбор проб проводили в течение трех сезонов (весной, летом и осенью) на трех постоянных разрезах. Станции на полигоне располагались через каждые 10 м глубины, что позволило более точно наметить границы биоценозов.

На примере биоценоза фазеолины мы проследили как изменяется видовой состав, размерная структура популяции руководящего вида и количественная характеристика биоценоза при переходе от его верхней границы к нижней (Киселева, в печати).

В настоящей работе мы приводим данные о структуре биоценоза фазеолины на полигоне в районе Туапсе. Цель нашего исследования — установить общие закономерности в изменении структуры биоценоза при переходе от его верхней границы к нижней и выявить особенности в структуре одних и тех же биоценозов, обусловленные районом их расположения.

**Материал и методика.** Пробы собраны на полигоне в районе Туапсе в феврале — марте 1968 г. на семи разрезах, находящихся один от другого на расстоянии одной мили. Станции располагались через каждые 10 м глубины. Всего в биоценозе фазеолины выполнено 28 станций. Сбор проб проводили дночерпателем «Океан», площадью захвата 0,25 м<sup>2</sup>. Промывку и обработку проб выполняли по общепринятой методике.

Для всех видов, отмеченных на станциях, высчитаны индексы плотности —  $\sqrt{ab}$ , где  $a$  — численность на 1 м<sup>2</sup>,  $b$  — биомасса. Для отдельных зон биоценоза определены коэффициенты общности —  $\frac{n-100}{N}$ , где  $N$  — общее число видов в зонах,  $n$  — число общих видов. Станции, на которых у одного и того же вида отмечен наибольший индекс плотности, отнесены к одному биоценозу. За центр биоценоза или зону его «типичного» развития принята глубина, на которой руководящий вид биоценоза имеет максимальный средний индекс плотности. Верхней и нижней границами биоценоза считаются крайние глубины, на которых у руководящего вида еще наибольший, по сравнению с другими видами, индекс плотности. К ядру биоценоза отнесены виды, имеющие 100% встречаемости на всех глубинах биоценоза.

В обработке проб принимала участие старший лаборант О. Я. Славина.

### Характеристика биоценоза *Modiolus phaseolinus*

Биоценоз фазеолины в исследованном районе отмечен на глубине 50—90 м. В период наблюдений в биоценозе было зарегистрировано 59 видов беспозвоночных: 3 вида губок, 4 вида кишечнополостных, 17 видов полихет, 15 видов ракообразных, 12 видов моллюсков, 2 вида иглокожих, 4 вида оболочников, 2 вида — прочие группы.

Рассмотрим более детально структуру биоценоза фазеолины по мере перехода от верхней границы к нижней.

**Г л у б и н а 50 м.** У верхней границы биоценоза отмечен 41 вид донных животных. При этом черви, моллюски и ракообразные представлены примерно одинаковым числом видов (табл. 1). На этой глубине еще присутствуют формы, обитающие обычно в более мелководных биоценозах: *Mytilus galloprovincialis*, *Calyptraea chinensis*, *Amphitrite gracilis*, *Pholoe synophthalmica*.

На глубине 50 м 100%-ную встречаемость имели три вида: *Modiolus phaseolinus*, *Cardium simile* и *Terebellides stroemi*. Средний

индекс плотности руководящего вида — фазеолины — на этой глубине достигал 584, *C. simile* — 18, *T. stroemi* — 6 (табл. 2).

В биоценозе фазеолины выделено шесть пищевых группировок: трупоеды, хищники, фильтраторы, глотающие, собирающие и собирающе-фильтрующие формы. В последнюю группу мы включаем моллюсков с длинными, подвижными сифонами (например, абр) и асцидий. Обычно асцидий относят к группе фильтраторов (Турпаева, 1953). Однако проведенный нами анализ содержимого кишечника *Ciona intestinalis*, *Eugira adriatica*, *Ctenicella appendiculata* и мелких экземпляров *Asciadiella aspersa* показал, что эти ас-

Таблица 1  
Число видов бентосных животных в биоценозе фазеолины на глубине 50—90 м

Группа	Глубина, м				
	50	60	70	80	90
Губки	1	3	—	—	—
Кишечнополостные	2	2	1	—	1
Черви	12	11	8	8	8
Моллюски	11	7	3	4	4
Ракообразные	10	7	6	5	5
Иглокожие	2	2	1	1	1
Оболочники	2	2	—	3	2
Прочие	1	1	—	1	—
Общее число видов	41	35	19	22	21

цидии питаются хлопьевидными частицами с поверхности грунта (захватывая при этом и мелкие песчинки). Вероятно, сифоны этих асцидий незначительно выступают над поверхностью субстрата и животные наряду с фильтрацией придонного слоя воды втягивают и массу грунтовых частиц.

Так как в большинстве случаев трудно отделить трупоеда от хищника, то эти группы мы рассматриваем в совокупности.

На глубине 50 м преобладающей пищевой группировкой были собирающие формы, в значительном количестве представлены и фильтраторы (табл. 3). Средняя биомасса бентоса в период наблюдений у верхней границы биоценоза составляла 290 г/м<sup>2</sup>.

Г л у б и н а 60 м. Зарегистрировано 35 видов донных беспозвоночных (см. табл. 1). Из видов, встречающихся в более мелководной зоне, здесь отмечена лишь *Spisula subtruncata*. 100% встречаемости на этой глубине имели четыре вида: *M. phaseolinus*, *Amphiura stepanovi*, *Terebellides stroemi* и *Nephtys cirrosa*. *C. simile* на глубине 60 м отмечен лишь в 57% проб.

Индекс плотности руководящего вида *M. phaseolinus* составлял 1077. Индексы плотности офиуры, теребеллиды и нефтиса соответ-

Таблица 2

Индекс плотности ( $\sqrt{ab}$ ) и встречаемость (р) видов\*  
в биоценозе фазеолины

Глубина, м	Виды	$\sqrt{ab}$	р. %
50	<i>Modiolus phaseolinus</i>	584	100
	<i>Cardium simile</i>	18	100
	<i>Terebellides stroemi</i>	6	100
	<i>Amphiura stepanovi</i>	6	100
	<i>Nephtys cirrosa</i>	2	66
	<i>Heteromastus filiformis</i>	< 1	66
60	<i>Modiolus phaseolinus</i>	1077	100
	<i>Amphiura stepanovi</i>	15	100
	<i>Terebellides stroemi</i>	14	100
	<i>Cardium simile</i>	4	100
	<i>Nephtys cirrosa</i>	12	57
70	<i>Modiolus phaseolinus</i>	63	100
	<i>Terebellides stroemi</i>	20	100
	<i>Amphiura stepanovi</i>	6	100
	<i>Nephtys cirrosa</i>	2	100
	<i>Melinna palmata</i>	8	80
	<i>Phyllodoce tuberculata</i>	4	60
80	<i>Modiolus phaseolinus</i>	326	100
	<i>Terebellides stroemi</i>	28	100
	<i>Amphiura stepanovi</i>	13	100
	<i>Melinna palmata</i>	7	83
90	<i>Modiolus phaseolinus</i>	23	100
	<i>Terebellides stroemi</i>	15	100
	<i>Melinna palmata</i>	7	100
	<i>Amphiura stepanovi</i>	6	100
	<i>Notomastus profundus</i>	5	100
	<i>Pachycerianthus solitarius</i>	4	100
	<i>Nephtys cirrosa</i>	1	75

\* В таблицу включены только те виды, которые имеют встречаемость больше 50%.

Таблица 3

Пищевые группировки (число видов, %) в биоценозе фазеолины на глубине 50—90 м

Пищевые группировки	Глубина, м				
	50	60	70	80	90
Трупоеды и хищники	13	11	15	13	13
Собирающие	46	43	65	40	54
Собирающе-фильтрующие	10	11	5	25	18
Фильтраторы	23	20	10	14	9
Грунтоеды-глутальщики	8	15	5	8	6

ственно равны 15, 14 и 4 (табл. 2). Соотношение пищевых группировок на этой глубине было таким же, как у верхней границы биоценоза (табл. 3).

Средняя биомасса бентоса на глубине 60 м была несколько меньше, чем на глубине 50 м, и составляла 277 г/м<sup>2</sup>.

Г л у б и н а 70 м. На этой глубине отмечено лишь 19 видов донных животных. Особенно резко сократилось число видов моллюсков по сравнению с предыдущими глубинами (см. табл. 1). 100% встречаемости на глубине 70 м имели те же виды, что и на глубине 60 м. Индекс плотности руководящего вида на глубине 70 м равен всего 73. Такого же порядка и индекс плотности *T. stroemi* — 20.

На глубине 70 м доминирующая роль сохранилась по-прежнему за собирающими формами. Но соотношение пищевых группировок несколько изменилось: заметно уменьшился процент фильтраторов и собирающе-фильтрующих форм.

Средняя биомасса бентоса на рассматриваемой глубине в 10 раз меньше, чем на предыдущей, и составляет лишь 23 г/м<sup>2</sup>.

Г л у б и н а 80 м. Отмечено 22 вида бентосных животных, т. е. несколько больше, чем на глубине 70 м (табл. 1).

Из видов, обитающих обычно в мелководной зоне, здесь обнаружена *Divaricella divaricata* (1 экз. в пробе). На этой глубине 100% встречаемости имели три вида: *M. phaseolinus*, *T. stroemi* и *A. stepanovi*. Индекс плотности руководящего вида равен 326, что значительно выше, чем на глубине 70 м. Индекс плотности остальных двух видов равен соответственно 28 и 15.

На глубине 80 м преобладают собирающие и собирающе-фильтрующие формы. Средняя биомасса бентоса здесь равна 92 г/м<sup>2</sup>.

Г л у б и н а 90 м. У нижней границы биоценоза зарегистрирован 21 вид бентосных животных (табл. 1). Интересно отметить нахождение на этой глубине полихеты *Myriochelle heeri* (до 12 экз. в пробе), которую лишь сравнительно недавно стали указывать для Черного моря (Dumitrescu, 1962; Киселева, 1964).

Видовой состав бентоса на глубине 90 м характеризуется значительным однообразием. Здесь отмечено шесть видов, имеющих 100%-ную встречаемость: *M. phaseolinus*, *T. stroemi*, *Melinna palmata*, *A. stepanovi*, *Notomastus profundus* и *Pachycerianthus solitarius*. Индекс плотности руководящего вида очень низкий — всего 23 (табл. 2).

У нижней границы биоценоза ведущей группировкой по-прежнему остаются собирающие формы. Процент фильтраторов здесь наименьший. Средняя биомасса бентоса на глубине 90 м очень низкая — 12 г/м<sup>2</sup>.

Чтобы полнее охарактеризовать биоценоз, мы проанализировали размерный состав популяции руководящего вида двустворчатого моллюска *M. phaseolinus* по мере продвижения от верхней границы биоценоза к нижней. Было измерено 8416 экз. моллюсков. Размерные группировки определяли с интервалом в 1 мм. Максимальная длина фазеолины в наших пробах 14, минимальная — около 2 мм.



Моллюски длиной 14 мм встречаются редко и единичными экземплярами. Фазеолины длиной 13 мм в наибольшем количестве отмечены у верхней границы и в центре биоценоза. У нижней границы биоценоза эта размерная группа фазеолины совершенно отсутствовала. Очень малочисленны здесь, по сравнению с другими глубинами, и фазеолины длиной 12 и 11 мм.

В период наблюдений (февраль, март) молодь фазеолины (моллюски длиной 1—3 мм) встречается в незначительном количестве:

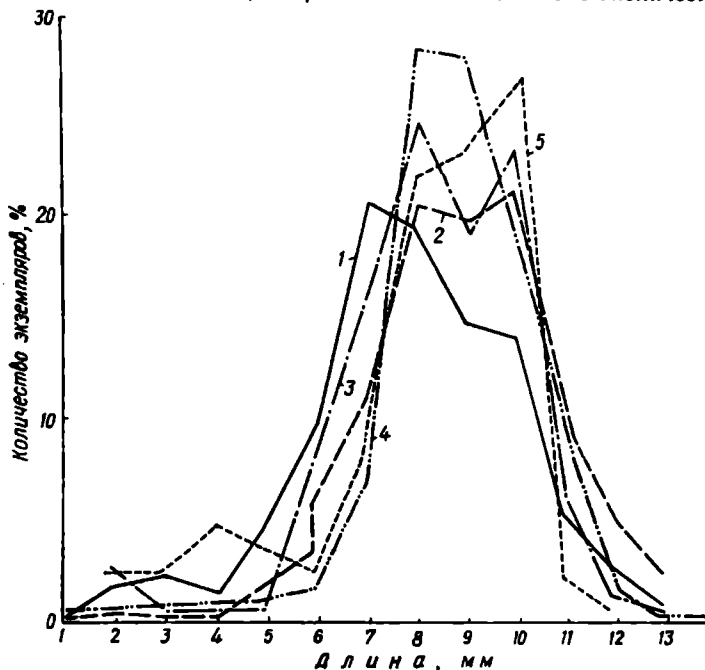


Рис. 1. Размерный состав фазеолины на глубинах (в м):  
1 — 50, 2 — 60, 3 — 70, 4 — 80, 5 — 90.

от 0,8% (на глубине 60 м) до 5% (на глубине 90 м) численности популяции.

У верхней границы биоценоза наиболее многочисленной была размерная группировка фазеолин длиной 7 мм. Они составляли 21% всей популяции (рис. 1). На глубинах 60 и 90 м преобладали моллюски длиной 10 мм (соответственно 22 и 27% популяции). На глубинах 70 и 80 м наиболее многочисленными были фазеолины длиной 8 мм — на их долю приходилось соответственно 25 и 28% популяции. Интересно отметить, что весной (в апреле) у южного побережья Крыма фазеолины указанных размеров группировались по глубинам примерно таким же образом (Киселева, в печати).

Известно, что размерный состав популяции обуславливается несколькими причинами: сроком наступления и продолжительностью периода размножения, темпом роста, миграцией и отмиранием особей, продолжительностью жизни животных. Отсутствие значительного количества молоди фазеолыны в период наблюдений свидетельствует о том, что в зимний сезон не происходит оседания личинок этих моллюсков. Во время интенсивного размножения фазеолыны

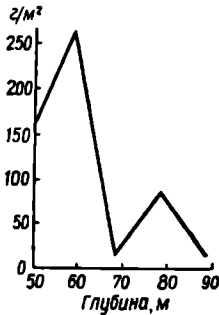


Рис. 2. Средняя биомасса фазеолыны на разных глубинах в феврале — марте.



Рис. 3. Средняя биомасса *Terebellides stroemii* (1) и *Amphiura stapanovi* (2) на разных глубинах в феврале — марте.

(в летний период) молодь составляет до 40% популяции (Киселева, в печати).

Можно предположить, что отсутствие у нижней границы биоценоза крупных фазеолыны длиной 13 и 14 мм связано с тем, что в результате ряда неблагоприятных факторов, существующих на этой глубине, моллюски не дорастают до своих предельных размеров.

По нашим данным, в районе южного побережья Крыма у верхней границы биоценоза молодь фазеолыны начинает оседать позже, чем в других точках биоценоза. Так, в апреле у верхней границы биоценоза молодь составляла лишь 6% популяции, тогда как на глубинах 70 и 90 м соответственно 26 и 29%.

Вполне допустимо, что аналогичное явление происходит и у побережья Кавказа. Следовательно, преобладание в период наблюдения у верхней границы биоценоза размерной группы 7 мм, в то время как на других глубинах большинство популяции составляли особи длиной 8 и даже 10 мм, объясняется более поздним оседанием молоди в этой зоне.

Не исключено, что фазеолыны способны совершать миграции. Наблюдения в аквариуме показали, что фазеолыны довольно активно передвигаются, группируясь на грунте в компактные «гнезда». На значительные перемещения *Mytilidae* в Черном море, в частности, илстой мидии *Mytilus galloprovincialis* указывал

В. А. Водяницкий (1932). Возможно, что приведенное распределение фазеолины по глубинам связано, в какой-то степени, и с активным отыскиванием моллюсками оптимальных условий существования для каждой размерной группы.

Большие различия наблюдаются в количественном распределении фазеолины по глубинам (рис. 2). У верхней границы биоценоза средние численность и биомасса фазеолины составляли соответственно 2340 экз/м<sup>2</sup> и 146 г/м<sup>2</sup>. На глубине 60 м показатели были максимальными — 4340 экз/м<sup>2</sup> и 268 г/м<sup>2</sup>. На глубине 70 м наблюдалось резкое снижение средней численности и биомассы фазеолины до 209 экз/м<sup>2</sup> и 19 г/м<sup>2</sup>. На глубине 80 м средние численность и биомасса фазеолины в несколько раз выше, чем на предыдущей глубине — 1290 экз/м<sup>2</sup> и 83 г/м<sup>2</sup>. У нижней границы биоценоза эти показатели были наименьшими — 78 экз/м<sup>2</sup> и 7 г/м<sup>2</sup>. Таким образом, зоной наибольшего количественного развития фазеолины в исследованном районе можно считать глубину 60 м. У побережья Крыма во все сезоны наблюдений зоной наибольшего развития фазеолины была глубина 80 м.

В. А. Водяницкий (1954), рассматривая вопрос о структуре водоемов, отмечал, что, несмотря на значительные колебания, в них сохраняется «генеральная линия» количественного развития жизни. Это замечание в полной мере можно отнести и к отдельному биоценозу.

### Заключение

На полигоне в районе Туапсе верхняя граница биоценоза фазеолины проходит на глубине 50, нижняя — 90 м. По нашим данным, полученным на полигоне в районе Ялты, верхняя и нижняя границы биоценоза фазеолины у южного побережья Крыма проходят несколько глубже, соответственно на глубинах 60 и 100 м.

За центр биоценоза фазеолины на полигоне в районе Туапсе мы считаем глубину 60 м, где руководящий вид имеет максимальный индекс плотности. На полигоне в районе Ялты центр биоценоза фазеолины находится на глубине 80 м.

По мере продвижения от верхней границы биоценоза к нижней происходит обеднение видового состава бентоса. Так, если у верхней границы биоценоза фазеолины в районе Туапсе в период наблюдений был зарегистрирован 41 вид бентосных животных, то у нижней — только 21 вид. При этом число видов полихет сокращается лишь на 34%, тогда как число видов моллюсков и ракообразных уменьшается соответственно на 64 и 50%. Аналогичное явление отмечено нами и у южного побережья Крыма. Резкое уменьшение числа видов моллюсков и ракообразных у нижней границы биоценоза фазеолины, вероятно, связано с ухудшением кислородных условий на этих глубинах. По видимому, полихеты менее чувствительны к изменению газового режима, чем моллюски и ракообразные.

Сравнение видового состава бентоса центра биоценоза с пограничными зонами показывает, что коэффициенты общности между центром и верхней границей и центром и нижней границей одинаковы и равны 39, тогда как коэффициент общности между пограничными зонами составляет лишь 26. Иными словами, различие видового состава в зонах верхней и нижней границ значительно больше, чем между центром и пограничными зонами.

На полигоне у Ялты коэффициенты общности между центром и верхней границей и центром и нижней границей составляли соответственно 52 и 44; коэффициент общности между пограничными зонами был равен 36.

Хотя приведенные коэффициенты общности в двух исследованных районах значительно отличаются друг от друга, но в пределах каждого полигона прослеживается одна и та же тенденция в распределении общих видов.

Ядро биоценоза фазеолины включает три вида: *M. phaseolinus*, *T. stroemi* и *A. stepanovi*. Следует отметить, что хотя *A. stepanovi* и не имеет 100%-ной встречаемости на глубине 50 м, мы относим этот вид к ядру биоценоза, так как на всех последующих глубинах офиуры постоянно отмечались во всех пробах.

Помимо видов, входящих в ядро биоценоза, в пробах отмечен еще целый ряд форм, имеющих 100%-ную встречаемость на одной или нескольких глубинах. Так, у верхней границы биоценоза во всех пробах зарегистрирован *C. simile*. Глубже 50 м этот вид встречается значительно реже. На глубине 60 и 70 м 100% встречаемости имел *Nephtys cirrosa*. У нижней границы биоценоза во всех пробах отмечены *Melinna palmata*, *Notomastus profundus* и *Pachyceranthus solitaris*.

При сравнении данных по биоценозу фазеолины, полученных на полигонах у Туапсе и у Ялты, видно, что состав ядра биоценоза в исследованных районах полностью совпадает. Все виды (за исключением *M. palmata*), имеющие 100% встречаемости на отдельных глубинах в районе Туапсе, были отмечены также и в районе Ялты, но глубины эти не всегда совпадают. Так, у побережья Кавказа *C. simile* во всех пробах отмечен только на глубине 50 м, *N. cirrosa* — на 60 и 70 м, *P. solitaris* — на глубине 90 м. У побережья Крыма *C. simile* и *N. cirrosa* имели 100% встречаемости на глубинах 60—80 м, *P. solitaris* — на глубинах 80—100 м. Такое расхождение может быть связано с тем, что у побережий Кавказа и Крыма границы вертикального распределения у многих видов не совпадают. Это обусловлено особенностями гидрологического режима и распределения грунтов в этих районах (Киселева и Славина, 1965).

Из видов, входящих в ядро биоценоза, фазеолина имеет наибольшее количественное развитие (рис. 2). Хорошо прослеживается увеличение биомассы фазеолины на глубинах 60 и 80 м. У двух других видов, относящихся к ядру биоценоза, *T. stroemi* и *A. stepanovi* средняя биомасса значительно ниже, но кривые распределения био-

массы имеют такой же двувершинный вид, как и у фазеолины (рис. 3). Однако следует отметить, что если у фазеолины и офиуры наибольшая биомасса наблюдается на глубине 60 м, т. е. в центре биоценоза, то у *T. stroemi* — на глубине 80 м. Кроме того, у фазеолины происходит резкое понижение биомассы у нижней границы биоценоза. Средняя биомасса ее на глубине 90 м в 20 раз ниже, чем у верхней границы биоценоза. У *A. stepanovi* и *T. stroemi* наблюдается обратное явление: наименьшая средняя биомасса у этих видов зарегистрирована у верхней границы биоценоза, тогда как на глубине 90 м средняя биомасса офиуры была в полтора, а теребеллиды в два раза выше, чем на глубине 50 м. Из этого можно заключить, что хотя все эти три вида и составляют ядро биоценоза, оптимальные условия их существования не идентичны. Особенно хорошо это заметно при определении продукции фазеолины, теребеллиды и офиуры. Расчет проведен нами по данным, полученным на полигоне у Ялты. Наибольшая летне-осенняя (май — ноябрь) продукция фазеолины в этом районе ( $17,32 \text{ г/м}^2$ ) наблюдалась на глубине 70 м; наибольшая летне-осенняя продукция офиуры ( $0,47 \text{ г/м}^2$ ) — на глубине 80 м; наибольшая летне-осенняя продукция теребеллиды ( $0,48 \text{ г/м}^2$ ) — на глубине 90 м.

Анализ размерного состава фазеолины по глубинам показал, что у верхней границы биоценоза преобладают по численности моллюски длиной 7 мм, тогда как у нижней границы биоценоза преобладающей группой были фазеолины длиной 10 мм. Такое различие в размерном составе *M. phaseolinus* может быть связано с несовпадением сроков размножения и оседания моллюсков, обитающих у верхней и нижней границ биоценоза, а также с различным темпом их роста, неодинаковой продолжительностью жизни и миграциями.

Характер распределения пищевых группировок в биоценозе фазеолины на всем его протяжении почти не изменяется. Можно лишь отметить, что у нижней границы биоценоза по сравнению с верхней значительно уменьшается процент фильтраторов. Однако преобладающей группировкой на всех глубинах остаются собирающие формы.

Анализ структуры биоценоза фазеолины, проведенный на двух полигонах в Черном море у побережья Крыма и Кавказа, показал, что хотя глубины расположения вертикальных границ и центра биоценоза в различных районах моря могут не совпадать, общие закономерности структуры биоценоза при переходе от верхней границы к нижней сохраняются. Эти закономерности выражаются в изменении видового состава биоценоза при переходе от верхней границы к нижней; в различии показателей численности и биомассы как всего бентоса, так и отдельных его компонентов, у границ и в центре биоценоза; в специфике размерной структуры популяции руководящего вида в разных зонах его обитания. Очевидно, чем большую площадь занимает биоценоз, тем значительнее будут различия в структуре в его крайних точках. Не одинаковы и функ-

циональные характеристики отдельных видов, обитающих в разных зонах биоценоза.

Из приведенных данных следует, что для более полного представления о биоценозе, необходимо располагать станции так, чтобы охватить исследованиями как центральную, так и его пограничные зоны.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Водяницкий В. А. О проблеме биологической продуктивности водоемов в частности Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1954, 8.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря.— Зап. Импер. Акад. наук, 1913, 32.
- Киселева М. И. Дополнение к фауне полихет Черного моря.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 15.
- Киселева М. И. Сравнительная характеристика одноименных донных биоценозов из различных районов Черного моря.— В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. «Наукова думка», К., 1967.
- Киселева М. И., Славина О. Я. Качественный состав и количественное распределение макро- и мейобентоса у северного побережья Кавказа.— В кн.: Бентос. «Наукова думка», К. 1965.
- Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных.— Тр. Ин-та океанол., 1953, 7.
- Якубова Л. И. К вопросу о распределении *Modiola phaseolina* в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1948, 6.
- Dumitrescu E. Nouvelle contribution à l'étude des polychètes de la Mer Noire.— Trav. Mus. d'hist. natur. «Gr. Antipa», 1962, 3.
- Kisseleva M. I. Dynamique et production de la population des Polychètes *Platynereis dumerilii* dans la biocoenose des cystoseires en Mer Noire.— Trav. Mus. d'hist. natur., «Gr. Antipa», 1971, 11.

#### STRUCTURE OF BENTHIC BIOCECENOSIS OF *MODIOLUS PHASEOLINUS* AT THE CAUCASUS COAST

M. I. Kisseleva

#### Summary

Analysis of the *Modiolus phaseolinus* biocenosis structure made in two Black Sea test areas at the coast of the Crimea and Caucasus shows that though the depth of the biocenosis vertical boundaries and centre location in different sea regions may not coincide, common regularities in the biocenosis structure in transition from the upper boundary to the lower one are preserved. These regularities are expressed in a change of the biocenosis species composition; in a difference of the number and biomass indices for both the whole benthos and its components taken separately, at the boundaries and in the centre of the biocenosis; in the size structure specificity of the leading species population in its different habitat zones.

## 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 керитической 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 олигомиктного 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 обростателей, приводит к обреченности большую часть личинок, нуждающихся в субстрате, о чем свидетельствует массовое заселение личинками обростателей 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* (S p e n d l.) 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 ботриллюсов, 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/м<sup>2</sup>.

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 ботриллюсов, 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 ботриллюсы 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 пластинках 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/м<sup>3</sup>, 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/м<sup>3</sup>.

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/м<sup>3</sup>. 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/л<sup>3</sup>) и численность 1970—

Месяц	Баллаусы		Мидии		Трубчатые черви	
	Личинки	Оседшие особи	Личинки	Оседшие особи	Личинки	Оседшие 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	1
VI	5750	487 200	1	99	163	12
VII	—	—	—	—	—	962 190
VIII	1951	79 365	413	31 746	863	—
IX	612	120 634	131	52 380	93	28 400
X	900	614 920	100	10 150	300	41 269
XI	—	0	—	6	—	61 491
						25

снижается. В отдельные годы они в массе появляются в обростании 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 баллаусов 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/м<sup>3</sup>) на экспериментальных образцах (Севастопольская бухта; 1972 гг.)

Ботриллюсы		Мшанки		Гидроиды	
Личинки	Осевшие особи	Личинки	Осевшие особи	Личинки	Осевшие особи
1	—	1	—	—	—
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 баянусов, 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 баянусов, попадают в планктоне личинки мидий. Численность их в отдельные декады составляла до 1000 экз/м<sup>3</sup>. Однако в большинстве случаев их насчитывалось

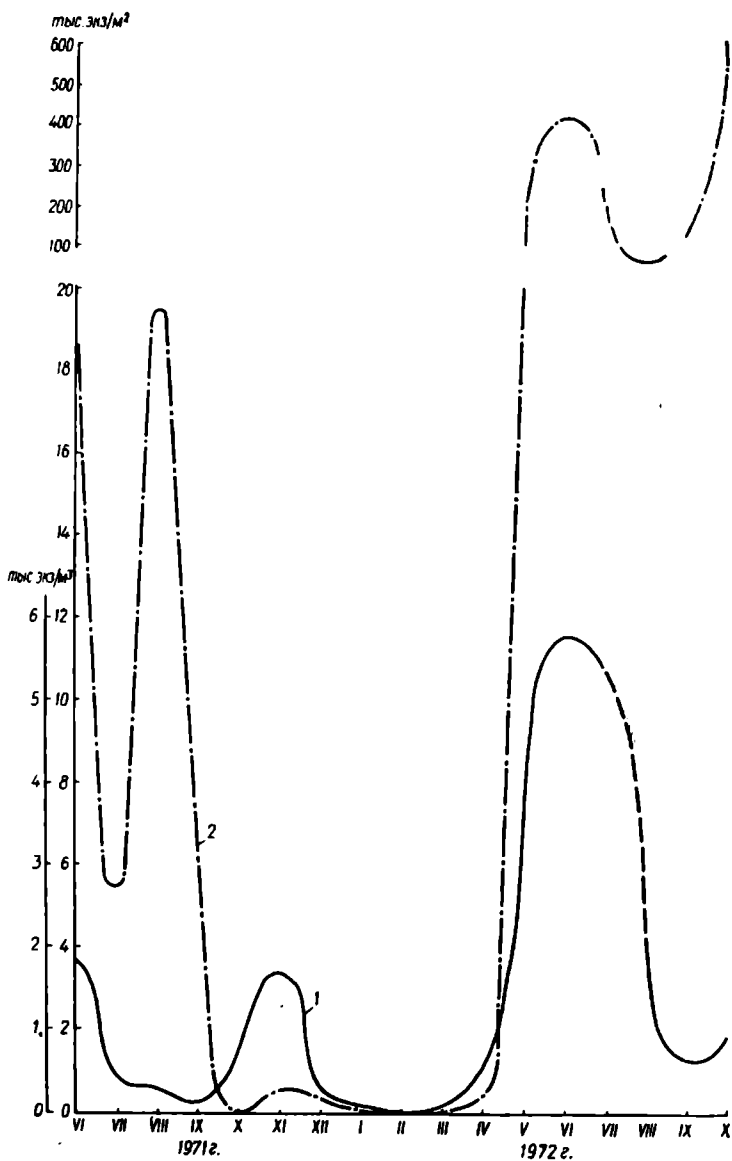


Рис. 1. Изменение численности личинок баянусов (1) в планктоне и количество особей, осевших (2) на экспериментальные образцы.

немногим более 500 экз/м<sup>3</sup>. 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 установки 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/м<sup>3</sup>). 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.

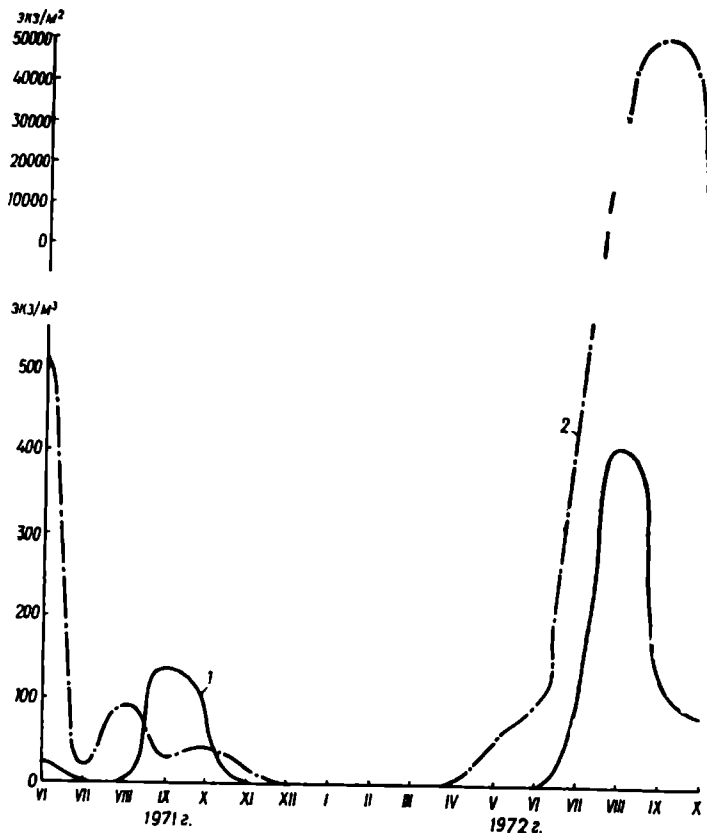


Рис. 2. Изменение численности личинок мидий (1) в планктоне и количество особей, осевших (2) на экспериментальные образцы.

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.
- Ржепишевский И. К., Артемчук Н. Я. Грибковое поражение двух видов черноморских баянусов.— В кн.: Биология моря, 18. «Наука и 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 milliaris* 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 галистатической области Черного моря.

Процесс изменения общего количества ночесветки в море, представленной в виде живых и отмерших особей, является суммарным результатом нескольких процессов, каждый из которых отображает вполне определенное биологическое явление. В естественных условиях одновременно осуществляются процессы роста и отмирания живых особей ноктилюки, процессы разрушения отмерших организмов и выедания как живых, так и мертвых клеток планктонными животными.

Охарактеризуем перечисленные выше процессы соответствующими параметрами:  $s$  — удельная скорость роста;  $k$  — удельная скорость отмирания;  $r$  — удельная скорость разрушения;  $v$  — скорость изъятия живых и отмерших особей за счет выедания их животными.

Выразим удельную скорость прироста биомассы живых особей ноктилюки через известный уже для одноклеточных организмов параметр  $\tau$  (Тен, 1964), который определяет среднее время между делениями клетки. Закон изменения биомассы живых особей только за счет процесса роста имеет вид:

$$B(t) = B_0 2^{\frac{t}{\tau}}, \quad (1)$$

где  $B_0$  — начальная биомасса,  $t$  — длительность процесса. Отсюда

$$\frac{dB(t)}{dt} = s \cdot B(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{B(t + \Delta t) - B(t)}{\Delta t} = B(t) \frac{\ln 2}{\tau}$$

$$\text{и } s = \frac{\ln 2}{\tau}. \quad (2)$$

Допустим, что количество живых и отмерших особей убывает только за счет процесса выедания пропорционально их соотношению в общей массе ноктилюки. Оседания ночесветки в более глубокие слои практически не наблюдается, так как обычно она обладает нейтральной плавучестью вследствие большого содержания жира. Тогда процесс изменения всей массы ноктилюки в общем случае будет описываться системой дифференциальных уравнений вида

$$\begin{cases} \frac{dB(t)}{dt} = \frac{\ln 2}{\tau} B(t) - kB(t) - v(t, X) \frac{B(t)}{X(t)} \\ \frac{dM(t)}{dt} = kB(t) - rM(t) - v(t, X) \frac{M(t)}{X(t)}, \end{cases} \quad (3)$$

где  $M(t)$  — вес отмерших особей в момент времени  $t$ ,  $B(t)$  — биомасса живых особей в этот же период,  $X(t) = B(t) + M(t)$  — общий вес живых и мертвых ночесветок. В случае, когда выедание отсутствует либо оно настолько мало, что им можно пренебречь, система (3) обращается в систему вида

$$\begin{cases} \frac{dB(t)}{dt} = \frac{\ln 2}{\tau} B(t) - kB(t) \\ \frac{dM(t)}{dt} = kB(t) - rM(t). \end{cases} \quad (4)$$

В этом случае биомасса живых и вес отмерших особей будут описываться уравнениями:

$$B(t) = B(t_0)e^{\left(\frac{\ln 2}{\tau} - k\right)t},$$

$$M(t) = M(t_0)e^{-rt} + \frac{kB(t_0)e^{-rt}}{\frac{\ln 2}{\tau} - k} \left( e^{\left(\frac{\ln 2}{\tau} - k\right)t} - 1 \right). \quad (5)$$

Пусть известны величины  $B(t)$  и  $M(t)$  соответственно в моменты времени  $t_0$  и  $t_1$ :  $B(t_0) = B_0$ ;  $M(t_0) = M_0$ ;  $B(t_1) = B_1$ ;  $M(t_1) = M_1$ . Подставив значения этих величин в систему уравнений (5), можно определить параметры  $k$  и  $\tau$  как функции от параметра  $r$ .

Для однозначного определения трех параметров необходимо еще знать значение  $M$  в момент времени  $t_2$ ,  $M(t_0) \neq M(t_1) \neq M(t_2)$ . Пусть известно  $M(t_2) = M_2$ . Тогда параметры  $\tau$ ,  $k$  и  $r$  определяются следующими уравнениями:

$$\tau = \frac{T_1 \ln 2}{\left(1 + \frac{M_1 e^{rT_1} - M_0}{B_1 - B_0}\right) \ln \frac{B_1}{B_0}}, \quad (6')$$

$$k = \frac{M_1 e^{rT_1} - M_0}{T_1 (B_1 - B_0)} \cdot \ln \frac{B_1}{B_0}, \quad (6'')$$

$$M_2 = e^{-rT_2} \left[ M_0 + \frac{kB_0}{\frac{\ln 2}{\tau} - k} \left( e^{\left(\frac{\ln 2}{\tau} - k\right)T_2} - 1 \right) \right], \quad (6''')$$

где  $T_1 = t_1 - t_0$ ,  $T_2 = t_2 - t_0$ .

Подставив значения  $\tau$  и  $k$  в выражение (6'''), получим уравнение для определения величины  $r$ :

$$r = \frac{1}{T_2} \ln (\alpha + \beta e^{rT_1}),$$

где 
$$\alpha = \frac{M_0}{M_2} \left( 1 - \frac{B_0 \left[ \left( \frac{B_1}{B_0} \right)^{T_1/T_1} - 1 \right]}{B_1 - B_0} \right), \quad (7)$$

$$\beta = \frac{B_0 M_1 \left[ \left( \frac{B_1}{B_0} \right)^{T_1/T_1} - 1 \right]}{M_2 (B_1 - B_0)}.$$

Определив, таким образом, параметры процессов роста, отмирания и разрушения клеток ночесветки по изменению ее биомассы в период времени, когда выедание ее потребителями практически отсутствует, можно использовать эти параметры для определения объема выедания ночесветки потребителями по изменению ее биомассы в период интенсивного ее истребления. В общем случае величина  $v[t, X(t)]$  зависит как от времени, так и от концентрации кормовых объектов. Эта зависимость в свою очередь определяется характером (ритмом) питания животных.

Решим систему (3) для общего случая. Разделим первое уравнение системы на  $B(t)$ , а второе на  $M(t)$  и затем из первого уравнения вычтем второе. Тогда получим уравнение относительно функции

$$\frac{B(t)}{M(t)} = y(t):$$

$$\frac{dy}{dt} = y(t) [b - ky(t)], \quad (8)$$

где  $b = \frac{\ln 2}{\tau} - k + r$ .

Решив его, получим:

$$y^{-1}(t) = \frac{M(t)}{B(t)} = \frac{1}{b} k(1 - e^{-bt}) + \frac{M_0}{B_0} e^{-bt}. \quad (9)$$

Подставим выражение  $M(t)$  из (9) в первое уравнение системы (3) и решим последнее:

$$\frac{dB(t)}{dt} = aB(t) - v[t, X(t)] \frac{y(t)}{1 + y(t)}, \quad (10)$$

где  $a = \frac{\ln 2}{\tau} - k$ .

Пусть  $v[t, X(t)] = v(t)$ , тогда

$$B(t) = B_0 e^{at} - e^{at} \int_0^t \frac{v(\xi) y(\xi)}{1 + y(\xi)} e^{-a\xi} d\xi \quad (11)$$

$$M(t) = \frac{B(t)}{y(t)}. \quad (12)$$

Рассмотрим некоторые частные случаи, позволяющие определить достаточно просто величину объема выедания за заданный промежуток времени.

Первый случай: скорость выедания не зависит от концентрации пищевых частиц и в заданном интервале времени остается практически постоянной. Итак, пусть  $v = \text{const}$ . Тогда сложив уравнения в системе (3) получим:

$$\frac{dX(t)}{dt} = \frac{\ln 2}{\tau} B(t) - rM(t) - v. \quad (13)$$

Подставим в полученное уравнение  $B(t)$  и  $M(t)$ , как функции от  $t$ , из (11) и (12). Получим новое выражение:

$$\begin{aligned} \frac{dX(t)}{dt} = & B(t) \left( \frac{\ln 2}{\tau} - \frac{r}{y(t)} - v \right) - B_0 e^{at} \left( \frac{\ln 2}{\tau} - \frac{r}{y(t)} \right) - v \left[ 1 + e^{at} \left( \frac{\ln 2}{\tau} - \frac{r}{y(t)} \right) \times \right. \\ & \left. \times \int_0^t \frac{e^{-a\xi} \cdot y(\xi)}{1 + y(\xi)} d\xi \right]. \end{aligned} \quad (14)$$

Проинтегрируем последнее уравнение и найдем  $v$ .

$$v = \frac{\int_0^t e^{at} B_0 \left( \frac{\ln 2}{\tau} - \frac{r}{y(t)} \right) dt - X(t) + X(0)}{\int_0^t \left[ 1 + e^{at'} \left( \frac{\ln 2}{\tau} - \frac{r}{y(t')} \right) \cdot \int_0^{t'} \frac{e^{-a\xi} y(\xi)}{1 + y(\xi)} d\xi \right] dt'} \quad (15)$$

Другой частный случай может быть представлен следующим образом. Выедание можно охарактеризовать параметром  $q$ , который отражает удельную скорость убыли биомассы за счет выедания, когда общая скорость выедания будет выражаться произведением  $q \cdot X(t)$ . Этот случай отражает такой характер взаимодействия «потребитель — кормовой объект», когда величина потребления линейно зависит от концентрации кормовых объектов (Петипа, Тен, 1971).

Определив  $v$  для того или иного случая, можно найти величину продукции кормового объекта. Изменение биомассы за время  $t$  определяется по уравнению:  $\frac{dB(t)}{dt} = \frac{dP(t)}{dt} - \frac{dB_e}{dt}$ , где  $B_e$  — биомасса элиминированных особей. Отсюда и из (3) получаем выражение для определения скорости продуцирования:  $\frac{dP(t)}{dt} = \frac{\ln 2}{\tau} B(t)$ .

Следовательно, величина продукции будет равна:

$$P(t) = \frac{\ln 2}{\tau} \int_0^t B(t) dt = \frac{\ln 2}{a\tau} \left[ B_0 (e^{at} - 1) - v \int_0^t e^{at'} \int_0^{t'} \frac{y(\xi)}{1 + y(\xi)} e^{-a\xi} d\xi dt' \right] \quad (16)$$

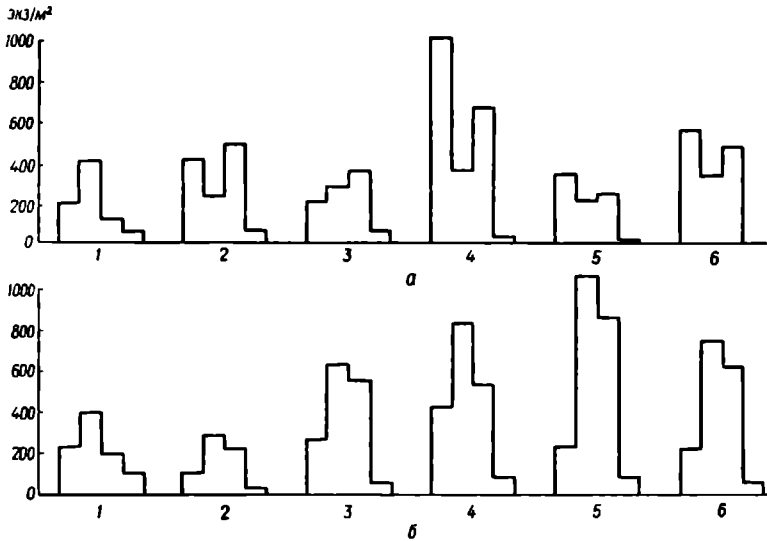
Предлагаемая модель может быть использована также для определения количества вещества, передаваемого в виде пищи в системе кормовой объект — потребитель. Кроме того, зная какое место занимает данный кормовой объект в рационе у различных видов потребителей и удельный вес каждого вида потребителя в общем числе всех потребителей, можно определить численность последних.

Ниже приводится метод определения численности старших возрастных стадий (начиная с IV) *Calanus helgolandicus*, основанный на пищевых взаимоотношениях этих групп в море.

Известно (Кусморская, 1950), что старшие копеподиты *Calanus* (IV—VI стадии) совершают в Черном море вертикальные миграции. Скорость миграционных движений рачков (до 12—15 см/сек) (Петипа, 1966) сопоставима со скоростью подъема планктонных сетей (25—30 см/сек). Очевидно, при ловле планктона с помощью сетей,

активно плавающие рачки способны избегать их. Учитывая этот факт, можно полагать, что полевые данные о численности указанных возрастных стадий *Calanus* в море, полученные на основе сетяных ловов, занижены.

Предложенный метод определения численности *Calanus* в море дает возможность оценить также ошибку, обусловленную недоловом рачков.



Соотношение численности старших возрастных стадий (IV, V, ♀, ♂) *Calanus helgolandicus* в Черном море в течение суток.

а — по данным 5—6 июня 1959 г.: 1 — 5 ч 25 мин, 2 — 10 ч 50 мин, 3 — 14 ч 25 мин, 4 — 20 ч 20 мин, 5 — 1 ч 20 мин, 6 — 5 ч 15 мин; б — по данным 14—15 июня 1959 г.: 1 — 5 ч 25 мин, 2 — 10 ч 30 мин, 3 — 13 ч 30 мин, 4 — 20 ч 30 мин, 5 — 0 ч 10 мин, 6 — 5 ч 25 мин.

Полученные модели проверены на материалах двух суточных станций в Черном море, проведенных 5—6 и 14—15 июня 1959 г. Каждая суточная станция представлена шестью сериями ловов. Определение численности IV—VI стадий популяции *Calanus helgolandicus* производилось по величине выедания ими водорослей *Noctiluca*. Возможность применения данного метода обоснована следующими факторами.

Ночесветка в море не совершает миграций, двигается очень медленно (0,0042 см/сек) (Павлова, 1970) и улавливается сетью практически полностью. Ночесветкой летом питается в основном только *Calanus helgolandicus*, начиная с IV копеподитной стадии. В рационе этих стадий она составляет 70—90% (Петипа, 1965).

Если предположить, что ночесветка распределена в каждом слое равномерно, то данные о ее численности, полученные по сетяным сборам, достаточно верно отражают истинную картину ее ко-

личества в море. Устойчивый характер количественной структуры старших возрастных стадий популяции *Calanus*, а также схема изменения биомассы ночесветки в течение суток (см. рисунок) говорят о том, что полевые данные характеризуют одну и ту же среду с точки зрения состава и количества планктона.

Охарактеризуем структуру распределения четырех стадий популяции *Calanus helgolandicus* вектором  $A (a_1, a_2, a_3, a_4)$ , где  $a_i$  — величина относительной численности  $i$ -ой стадии от общей численности этих стадий ( $i = 1, 2, 3, 4$ ), и соответствующим вектору  $A$  вектором  $X (x_1, x_2, x_3, x_4)$ , где  $x_i$  — абсолютная численность  $i$ -ой стадии. Очевидно, неизвестные  $x_i$  можно выразить через одно какое-

Таблица 1  
Динамика биомассы *Noctiluca millaris* (в мг/м<sup>3</sup>) в Черном море, 5—6 июня 1959 г.

Объект изучения	Время взятия проб, ч					
	5	10	14	20	1	5
	5 июня			6 июня		
Живые особи	44 543	41 307	30 256	40 648	24 477	27 760
Отмершие особи	12 389	13 101	9398,5	15 233	8967	8909

нибудь неизвестное, например через  $x_4$ , с помощью коэффициентов  $a_i$ .

$$x_1 = \frac{a_1}{a_4} x_4; \quad x_2 = \frac{a_2}{a_4} x_4; \quad x_3 = \frac{a_3}{a_4} x_4. \quad (17)$$

Зная величину биомассы ночесветки ( $b_i$ ) в рационе одной особи каждой возрастной стадии, распределение выеденной биомассы ночесветки ( $B_n$ ) между всеми особями рассматриваемых стадий, можно выразить как

$$b_1 x_1 + b_2 x_2 + b_3 x_3 + b_4 x_4 = B_n \quad (18)$$

или, с учетом соотношений (17),

$$x_4 \left( \frac{a_1}{a_4} b_1 + \frac{a_2}{a_4} b_2 + \frac{a_3}{a_4} b_3 + b_4 \right) = B_n. \quad (19)$$

Отсюда, и из (17) определяются величины  $x_i$ . Компоненты  $a$  вектора  $A$  определяют как средние из соответствующих компонентов вектора  $A$ , характеризующих структуру популяции в течение наблюдаемого периода. Таким образом, получаем абсолютную численность каждой стадии *Calanus*.

Для расчета величины продукции ночесветки в море использованы материалы упомянутых выше полевых сборов, сделанных в Черном море в июне 1959 г. Исходные данные о величинах биомасс живых и отмерших особей ноктилюки для двух суточных

станций, проведенных 5—6 и 14—15 июня 1959 г., представлены соответственно в табл. 1 и 2.

Произведен расчет параметров  $\tau$ ,  $k$  и  $r$  согласно формулам ( $6'$ — $6''$ ). При этом значения величин  $B_0$ ,  $B_1$ ,  $M_0$ ,  $M_1$  и  $M_2$  выбирались для тех промежутков времени, в течение которых выедание

Таблица 2  
Динамика биомассы *Noctiluca millaris* (в  $мг/м^3$ ) в Черном море  
14—15 июня 1959 г.

Объект изучения	Время взятия проб, ч					
	5	10	13	20	24	5
	14 июня			15 июня		
Живые особи	137 124	182 397	167 570	191 930	183 999	126 286
Отмершие особи	20 713	33 635	17 468	38 980	35 092	10 134

было минимальным. Эти промежутки были определены по кривым  $B(t)$  и  $M(t)$ , которые построены по данным табл. 1 и 2. Они соответствуют тем участкам кривых, которые имеют наибольшую положительную крутизну.

Расчетные величины параметров  $\tau$ ,  $k$  и  $r$  для двух вышеуказанных станций, а также величины суточного объема выедания  $V$  и продукции  $P$ , рассчитанные с помощью этих параметров, приводятся в табл. 3.

Таблица 3  
Суточное выедание и продукция *Noctiluca millaris* в Черном море  
в июне 1959 г.

Условия расчетов	Расчетные параметры				
	$\tau$ , сутки	$k$		$V$ , $мг/сутки$	$P$ , $мг/сутки$
По данным табл. 1	0,32	0,99	0,7	80 910	75 409
По данным табл. 2	0,34	0,73	1,44	287 973	363 590

Величина продукции, приведенная в табл. 3, рассчитывалась по формуле:  $P = \int_0^T sB(t) dt$ .

Продукцию можно рассчитать и другим путем. Известно, что продукция за период  $T$  численно равна сумме разности биомасс в моменты времени  $(t_0 + T)$  и  $(t_0)$  и биомассы особей, элиминированных за этот промежуток времени. Элиминированная биомасса состоит из биомассы выеденных живых особей и веса особей, отмерших за промежуток  $T$ . Зная общий объем выеденной биомассы за



период выедания и соотношение биомасс живых и отмерших особей в планктоне можно определить величину биомассы живых особей ( $V_{ж}$ ), выеденных за время  $T$ .

В нашем случае, по данным табл. 1, отношение  $\frac{B(t)}{M(t)}$  в среднем равно 3,082. Следовательно  $V_{ж} = 54655 \text{ мг/сутки} \cdot \text{м}^3$ . Величина биомассы элиминированной за счет отмирания, определяется по уравнению

$$B_M = \int_0^T k B(t) dt.$$

В численном выражении вес отмерших клеток равен  $B_M = 34467,4 \text{ мг/сутки} \cdot \text{м}^3$ .  $B(t_0 + T) - B(t_0) = 27760 \text{ мг} - 44543 \text{ мг} = -16783 \text{ мг/сутки} \cdot \text{м}^3$ .

Следовательно, величина продукции ночесветки равна:  $P = B(t_0 + T) - B(t_0) + B_e = -16783 + 34467,4 + 54655 = 72339,4 \text{ мг/сутки} \cdot \text{м}^3$ .

Эта величина продукции определена с ошибкой 4% относительно величины продукции, приведенной в табл. 3. Ошибка обусловлена непостоянством отношения биомасс живых и мертвых особей в течение суток и, следовательно, неточностью определения  $V_{ж}$ . По данным суточной станции 14—15 июня, величина продукции ночесветки равна  $358194,7 \text{ мг/сутки} \cdot \text{м}^3$ . Здесь ошибка определения равна 1,5%.

В работе Петипа и Макаровой (Petipa, Makarova, 1969) была представлена первая математическая модель для определения продукции фитопланктона, в котором преобладала ночесветка, по материалам суточной станции, проведенной в Черном море 5—6 июня 1959 г. Эта модель была построена с учетом ритма и скорости отмирания и выедания фитопланктона, главным образом ночесветки, веслоногим рачком *Calanus helgolandicus*, количество которого определялось по сетяным ловам.

Сопоставление результатов расчета продукции фитопланктона, в частности ночесветки, по вышеуказанной и данной модели показало, что при учете недолова рачков планктонными сетями (это возможно сделать при использовании предложенного нового метода) величина продукции кормовых объектов (ночесветки) в 3 раза выше ранее найденной. Темп деления ночесветки по этим данным непосредственно в море (7,6 ч) оказался в 4,7 раза выше, чем в полевом эксперименте (36 ч).

Таким образом, применение нового математического метода для определения продукции фитопланктона или отдельных его популяций с использованием данных по динамике биомассы живых и мертвых организмов фитопланктона дает возможность наиболее точно оценить фактическую продукцию одноклеточных водорослей в море.

Новый метод позволяет определить не только продукцию популяций фитопланктона как кормовых объектов, но и дает возможность рассчитать абсолютную численность их потребителей, а также общий объем выедания фитопланктона.

## ЛИТЕРАТУРА

- Киселев И. А. Панцирные жгутиконосцы.— Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР, 33. Изд-во АН СССР, М.— Л., 1950.
- Кусморская А. П. О зоопланктоне Черного моря.— Тр. АзЧерНИРО и океаногр. 1950, 14.
- Павлова Е. В. Энергетический обмен и потребность в пище черноморской ночесветки *Noctiluca miliaris* Sur.— В кн.: Биология моря. «Наукова думка», К., 1970.
- Петипа Т. С. Суточное выедание фитопланктона в Черном море веслоногим рачком *Calanus helgolandicus* (Claus).— Зоол. журн., 1965, 4, 6.
- Петипа Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.— В кн.: Физиология морских животных. «Наука», М., 1966.
- Петипа Т. С., Тен В. С. Использование культур водорослей для изучения питания животных и выяснения взаимосвязи между процессами элиминации и продуцирования.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). «Наукова думка», К., 1971.
- Миронов Г. Н. Питание планктонных хищников. I. Питание ноктилюки.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1954, 8.
- Тен В. С. Метод расчета продукции фитопланктона.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 15.
- Petipa T. S., Makarova N. P. Dependence of phytoplankton production on rhythm and rate of elimination. — Marine Biology, 1969, 3, 3.

### MATHEMATICAL ANALOGUE FOR DETERMINING PRODUCTION OF *NOCTILUCA MILIARIS* SUR IN THE SEA

N. A. Ostrovskaya, T. S. Petipa

#### Summary

A mathematical analogue is presented for determining production of *Noctiluca miliaris* directly in the sea taking into account the processes of growth, dying off, destruction of died individuals and grazing of *Noctiluca* by *Calanus helgolandicus*. Data on diurnal dynamics of number and biomass of live and dead *Noctiluca* in the sea are the initial data. The production value calculated by the new model is thrice as high as the data obtained by other methods. The higher values for production of *Noctiluca* are due to consideration in the model of copepods which are not caught with the nets.

### СООТНОШЕНИЕ ПРОДУКЦИИ И МЕТАБОЛИЗМА ПОПУЛЯЦИИ

В. Е. Заика

#### Коэффициент $K'_2$ как показатель соотношения продукции и метаболизма

В связи с появлением ряда обстоятельных исследований по энергетике популяций животных возникла возможность сопоставления продукции ( $P$ ) и трат на обмен ( $T$ ) у разных популяций. Энгельман (Engelman, 1966) сопоставил годовые величины  $P$  и  $T$  для ряда

видов наземных животных и нашел, что они связаны соотношением  $\log T = 0,62 + 0,86 \log P$ , где  $T$  и  $P$  выражены в килокалориях на  $1 \text{ м}^2$  в год. В 1970 г. опубликованы две работы, в которых продолжено сопоставление продукции и трат популяций с привлечением дополнительных материалов, в частности по водным животным (Hughes, 1970; McNeill, Lawton, 1970).

Чем больше материалов используется для поиска связи между  $P$  и  $T$ , тем очевиднее становится, что точки на соответствующем графике располагаются широкой полосой. Поэтому описание связи двух величин с помощью линии оказывается грубым. Макнейл и Лоутон (1970) сделали попытку разделить исследованных животных на группы, в пределах которых связь  $P$  и  $T$  была бы более четкой. Они описали точки уравнениями отдельно для теплокровных и холоднокровных, а среди последних выделили также группу животных с продолжительностью жизни до двух лет. Связь  $P$  и  $T$  аппроксимирована во всех этих случаях прямой в логарифмических координатах, и авторы подробно обсуждают особенности наклона линий. Обнаружено, что наклон прямых для теплокровных и всех холоднокровных достоверно не отличается от единицы; если же взять только виды холоднокровных с продолжительностью жизни менее двух лет, то наклон соответствующей прямой отличается от единицы. При анализе результатов использован показатель, который Макнейл и Лоутон называют «эффективной средней чистой продукцией» — это отношение продукции к ассимилированной пище ( $A$ ). Заметим, что  $A = P + T$ .

Согласно заключению Макнейла и Лоутона, эффективная средняя чистая продукция для теплокровных составляет 1,4—1,8%; для холоднокровных в целом положение менее ясное из-за большого разброса точек. Для короткоживущих пойкилотермных установлено возрастание эффективной средней чистой продукции параллельно с уменьшением  $P$ .

Нам представляется, что анализ связи  $T$  и  $P$ , проведенный Макнейлом и Лоутоном, целесообразно продолжить с учетом следующих обстоятельств:

1. Поскольку фактические данные охватывают пока относительно небольшое число видов, но будут, по-видимому, неуклонно дополняться, детальный анализ наклона прямых пока не имеет большого значения. Действительно, появление новых материалов будет приводить к изменению наклона эмпирических линий связи  $T$  и  $P$  для отдельных групп животных.

2. «Эффективная средняя чистая продукция» есть аналог коэффициента роста второго порядка  $K_2 = \frac{dw/dt}{A}$ ; этот показатель можно назвать также коэффициентом продукции второго порядка и обозначить  $K_2'$  (Макарова, Заика, 1971). Таким образом,  $K_2' = \frac{P}{A} \cdot P \gg \frac{dw}{dt}$ . Имеется в виду, что продукция ( $P$ ) включает не только прирост веса ( $\frac{dw}{dt}$ ), но также и половые продукты,

вещество, теряемое при ливнях и т. п. Соответственно и  $K_2' > K_2$ . Показатель  $K_2$  приложим равно к популяции и особи. Полезно исследовать факторы, влияющие на величину  $K_2$ , а тем самым и на положение точек на графике, связывающем  $T$  и  $P$  для тех или иных животных.

Макнейл и Лоутон совершенно справедливо отметили, что не имеет значения, какая из сопоставляемых величин ( $P$  или  $T$ ) откла-

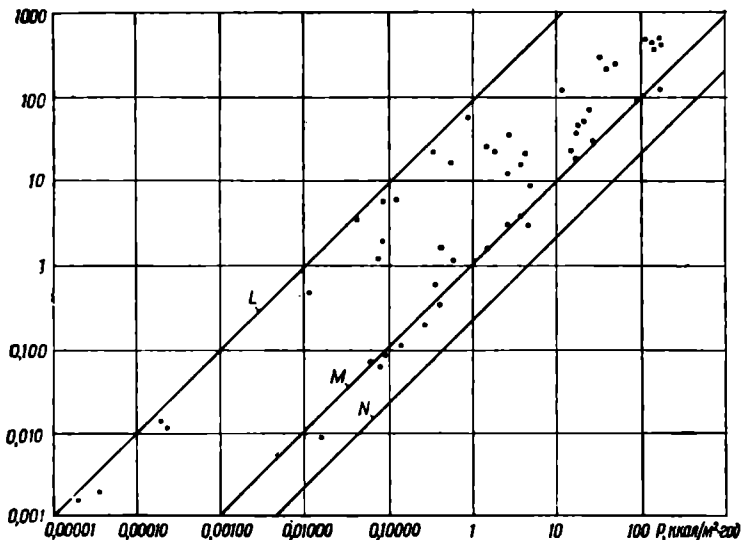


Рис. 1. Соотношение трат на обмен ( $T$ ) и продукции ( $P$ ) в популяциях разных животных.

Координаты логарифмические; фактические данные из работы Макнейла и Лоутона (McNeill, Lawton, 1970). Линии соответствуют определенным значениям коэффициента  $K_2$ :

$L$  — 1%.  $M$  — 50%.  $N$  — 80%.

дывается на оси абсцисс. Поэтому мы сохраним их график неизменным (рис. 1). Очевидно, на этом графике любая из прямых с наклоном, равным единице, есть геометрическое место точек, характеризующихся одинаковым значением  $K_2$ . Действительно, поскольку все точки на такой прямой отражают одинаковое отношение  $T$  к  $P$ , имеем  $\frac{P}{P+T} = K_2 = \text{const}$ .

На рис. 1 мы провели три прямые ( $L$ ,  $M$ ,  $N$ ), каждая из которых соответствует определенному значению коэффициента  $K_2$ . Линия  $L$  проведена так, чтобы все фактические точки оказались вправо от нее, она соответствует  $K_2 = 1\%$ . Таким образом, ни для одного

из 53 видов, данные по которым использованы на рис. 1, не установлены величины  $K_2$  меньше 1%. Линия  $M$  соответствует  $K_2 = 50\%$ . Можно видеть, что большинство исследованных видов имеет  $K_2$  менее 50%, но для нескольких популяций установлены более высокие значения коэффициента  $K_2$ . В данном случае, говоря об исследованных видах, мы имеем в виду материалы, суммированные в работе Макнейла и Лоутона. Следует учесть, что существует еще целый ряд определений величины  $K_2$  для водных животных, часть из них обсуждается ниже. На рис. 1 проведена также линия  $N$ , соответствующая  $K_2 = 80\%$ ; судя по расположению точек, столь высокое  $K_2$  не было зарегистрировано.

На рис. 1 приведены данные по червям, ракообразным, насекомым, моллюскам, рыбам, грызунам; одна из точек характеризует популяцию представителя воробьиных птиц, еще одна — популяцию слона. Относительно общего расположения точек на графике следует отметить, что здесь нашли отражение различия как в величине  $K_2$ , так и в биомассе популяций. Действительно, при фиксированном значении  $K_2$  увеличение биомассы (в расчете на  $1 \text{ м}^2$ ) сопровождается пропорциональным ростом абсолютных величин  $P$  и  $T$ ; можно видеть, что эти абсолютные величины отличаются у разных видов на несколько порядков. Колебания величины  $K_2$ , в свою очередь, приводят к расширению полосы, в пределах которой располагаются точки. Судя по графику, нет определенной связи между абсолютной величиной продукции популяции и значением  $K_2$ , если сравнивать виды из различных групп, представленные на рис. 1. В то же время очевидно, что такая связь может быть выявлена, если провести сравнение разных состояний одной популяции. В частности, изменение возрастной структуры должно отражаться как на величине  $K_2$ , так и на величине продукции популяции.

При исследовании связи между  $P$  и  $T$  для популяции наиболее важными представляются следующие вопросы.

1. Характер зависимости  $K_2$  популяции от  $K_2$  слагающих ее особей с учетом возрастной структуры популяции.
2. Оценка теоретического верхнего предела  $K_2$  для особи и для популяции.
3. Зависимость величины  $K_2$  популяции от таких показателей, как дефинитивные размеры особей, продолжительность жизни, филогенетическое положение группы и т. д.

Часть из этих вопросов была поставлена при анализе связи между  $P$  и  $T$  Макнейлом и Лоутоном (1970) и в некоторых других работах, цитируемых ниже.

### Коэффициент $K'_2$ особи и популяции

Скорость продукции особи может быть выражена как разность между скоростью ассимиляции и скоростью трат на обмен:

$$\frac{dP}{dt} = A - T \quad (1)$$

или, с учетом изменений веса в ходе роста

$$\frac{dP}{dt} = a_1 w^{b_1} - a_2 w^{b_2}, \quad (2)$$

где  $\frac{dP}{dt}$  — скорость продукции,  $A = a_1 w^{b_1}$ ,  $T = a_2 w^{b_2}$ ;  $w$  — вес животного (Заика, Макарова, 1971а; Заика, 1972а). Отсюда получаем (Макарова, Заика, 1971):

$$K'_2 = \frac{dP/dt}{A} = \frac{a_1 w^{b_1} - a_2 w^{b_2}}{a_1 w^{b_1}} = 1 - \frac{a_2}{a_1} w^{b_2 - b_1}. \quad (3)$$

Согласно (3),  $K'_2 = \text{const}$  при  $b_2 = b_1$ , независимо от абсолютных величин  $b_2$  и  $b_1$ . При  $b_2 \neq b_1$  теоретически возможны случаи уменьшения и увеличения  $K'_2$  в ходе роста животного; последний случай пока не подтвержден фактическими данными.

В большинстве случаев происходит снижение  $K'_2$  в ходе онтогенеза, так как даже в тех ситуациях, когда  $b_2 = b_1$ , это прослеживается обычно только на этапе раннего развития, вплоть до достижения половой зрелости (Заика, 1972б), после чего рост замедляется и  $K'_2$  уменьшается. Поскольку  $K'_2$  популяции складывается из  $K'_2$  особей, то большое влияние на  $K'_2$  популяции оказывает ее возрастной состав. Чем больше в популяции старых особей, тем меньше  $K'_2$  популяции. При одинаковом характере уменьшения индивидуального  $K'_2$  в ходе жизни среднее  $K'_2$  популяции будет тем ниже, чем больше продолжительность жизни особей, потому что увеличение долголетия обычно связано с изменением возрастной структуры популяции в сторону увеличения доли особей старших возрастов.

Влияние разного рода изменений возрастной структуры на  $K'_2$  популяции может быть исследовано с помощью моделей подобно тому, как это сделано для удельной продукции популяций (Заика, 1972а), но здесь мы ограничимся лишь общими замечаниями. Поскольку на рис. 1 приведены годовые величины  $T$  и  $P$ , кратковременные изменения возрастной структуры в определенной мере нивелированы тем, что процесс оценивался на протяжении года.

### О вероятных верхних пределах $K'_2$ популяций

Этот вопрос неоднократно поднимал Г. Г. Винберг (1956, 1968, и др.). Заметим, что ниже будут приведены данные по  $K_2$  (коэффициенту роста) и по  $K'_2$ , так как авторы часто не находили разли-

чий между ними; следует иметь в виду, что  $K'_2 > K_2$ , но соотношение этих коэффициентов у разных видов не исследовано. По-видимому, обычно  $K'_2$  и  $K_2$  весьма близки между собой.

Опираясь на классические исследования по энергетике эмбрионального развития животных, Г. Г. Винберг пришел к выводу, что максимальные индивидуальные  $K_2$  равны 0,7—0,8 (70—80%). Поскольку в ходе онтогенеза скорость роста обычно существенно снижается, популяция со сложной возрастной структурой не может иметь столь же высокие  $K_2$ , как эмбрионы. Кроме того, часто животные в природе не имеют оптимальных условий питания и развития; в результате для популяций  $K_2$  редко бывает выше 0,5. Э. А. Шушкина (1968, 1971), сопоставив литературные данные, пришла к заключению, что  $K_2$  обычно находится в пределах 0,2—0,6, а среднее значение для природных популяций близко к 0,25—0,3.

Данные последних лет подтверждают заключение Г. Г. Винберга о том, что максимальные индивидуальные  $K_2$  у животных составляют около 0,7—0,8. Для развивающихся яиц сельди найдено  $K_2 = 67,8\%$  (по сухому весу), 70,4% (по органическому веществу) и 63,7% (по энергии) (Paffenhofer, Rosental, 1968); для эмбрионов сардины — 78,7% (Lasker, 1962); для эмбрионов *Solea solea* — 47,— 68% (Fluchter, Pandian, 1968); близкие к этим величины установлены для эмбрионов *Clupea harengus* (Blaxter, Hempel, 1966). В этих случаях исследовалась чистая эффективность утилизации желтка.

Высокие  $K_2$  установлены также для некоторых взрослых животных и для популяций, обитающих в благоприятных условиях. Так, для взрослых особей гребневика *Pleurobrachia bachei*  $K_2 = 0,75$  (по углероду) (Hirota, 1971). Для популяции коловраток *Brachionus caliciflorus* указаны  $K_2 = 0,47—0,69$  (Галковская, 1963). Наш пересчет по тем же исходным данным дал близкие величины: 0,41—0,67. Т. В. Павловская (1971) для пяти видов инфузорий Черного моря оценивает  $K_2$  величинами 0,7—0,88, но при этом траты на обмен не получены автором, а вычислены по уравнению Хеммингсена (Hemmingsen, 1960).

Для ракообразных указываются следующие предельные величины  $K_2$  популяций: у *Calanus hyperboreus* — до 0,64—0,89 (Conover, 1964, 1968); у *Orchestia bottae* — до 0,64 (Сушеня, 1967, 1968); у *Menippe mercenaria* — 0,45—0,80 (Сушеня, Кларо, 1966). Сопоставив данные по питанию и дыханию всех ракообразных, Л. М. Сушеня установил, что в среднем в этой группе на 1 г потребленной пищи расходуется на обмен 200 кал энергии; отсюда  $K_2$  ракообразных, в среднем, не должны превышать 0,8.

Наконец, Морониц (Morowitz, 1968) ссылается на данные, по которым «затраты тепла» на рост бактерии *Escherichia coli* составляют 2400 кал/г. Приняв, что 1 г бактериальной массы содержит 5 ккал, получаем для *E. coli*  $K_2 = 0,67$ .

Измерение величин, необходимых для расчета  $K_2$ , трудно произвести с высокой точностью. Поэтому не все перечисленные данные одинаково надежны. Тем не менее, эмпирические материалы свидетельствуют, что не только у особей на ранних стадиях развития, но и в популяциях, особенно для короткоживущих видов раз-

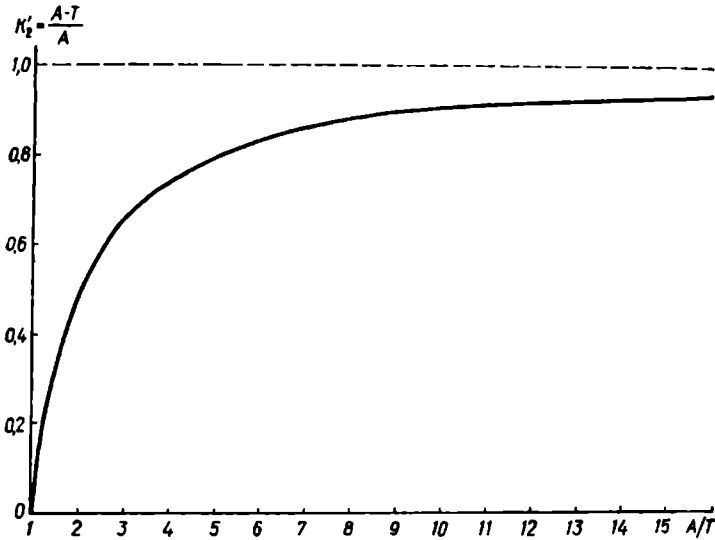


Рис. 2. Характер изменения коэффициента  $K_2$  при увеличении отношения ассимиляции ( $A$ ) к тратам на обмен ( $T$ ).

ных таксонов, могут быть зарегистрированы  $K_2$  порядка 0,7 и даже несколько выше.

Оценить теоретически верхний предел индивидуальных  $K_2$  пока не представляется возможным.  $K_2 = 1$  означал бы рост без трат на обмен, поэтому ясно, что предельные величины — меньше единицы. Рис. 2 иллюстрирует, как изменяется  $K_2$  (этот показатель можно выразить в виде  $K_2 = \frac{A-T}{A}$ ) в зависимости от величины отношения  $A/T$ . Очевидно, с уменьшением доли трат на обмен в ассимилированной энергии эффективность продукции (и роста) сначала быстро возрастает. Когда ассимиляция превышает траты в 5 раз (т. е. при  $T = 20\% A$ ) коэффициент  $K_2$  достигает величины 0,8. Для того, чтобы  $K_2$  повысился еще на 10% и достиг 0,9, нужно, чтобы ассимиляция превышала траты в 10 раз. Возможно, что столь высокая эффективность продукции для животных недостижима.

Учитывая приведенные выше эмпирические данные, можно заключить, что если индивидуальные  $K_2$  не превышают 0,7—0,8,



то это еще не означает, что  $K'_2$  для популяций должны быть обязательно намного ниже. В ряде случаев популяционные  $K'_2$  приближаются к тому же верхнему пределу; важно выяснить, в какой мере популяционные  $K'_2$  зависят от продолжительности жизни, условий питания и других факторов.

### Некоторые из факторов, влияющих на величину $K'_2$

Выше кратко рассматривалось влияние возрастной структуры популяции на величину  $K'_2$ . Если  $K'_2$  особи снижается в ходе роста, то самым простым показателем состава популяции может служить отношение числа молодых особей с высоким средним  $K'_2$  к числу старых особей с низким  $K'_2$ . Отсюда, при прочих равных условиях, более высокие  $K'_2$  должны иметь популяции с низкой продолжительностью жизни особей. Показано (Заика, 1972а), что удельная продукция  $C$  (отношение продукции  $P$  к биомассе  $B$ ) популяции обратно пропорционально продолжительности жизни ( $\tau_m$ ):

$$C = \frac{n}{\tau_m}, \quad (4)$$

где  $n$  — некоторая постоянная, разная для разных групп животных.

С учетом соотношения  $K'_2 = \frac{P}{A}$ ,  $P = C \cdot B$  и (4) получаем

$$K'_2 = \frac{n \cdot B}{A \cdot \tau_m}. \quad (5)$$

Эта грубая модель, связывающая  $K'_2$  и  $\tau_m$ , показывает, что величина  $K'_2$  обратно пропорциональна продолжительности жизни, если  $A$  не зависит от  $\tau_m$  и в пределах, близких  $n$ . Возможно, удастся построить более точные модели зависимости  $K'_2$  популяции от  $\tau_m$ ; при их создании полезно учесть, что максимальная удельная скорость роста снижается с увеличением веса новорожденных животных по определенному закону (Заика, Макарова, 1971б).

Применительно к микроорганизмам, размножающимся делением надвое, можно предложить следующую модель, связывающую  $K'_2$  с продолжительностью жизни, показателем которой в данном случае служит время генерации  $g$  (время между делениями клетки). Имеются экспериментальные данные о том, что микроорганизмы мельчают при длительном недостатке пищевых ресурсов. Но в обычных условиях можно принять, что вес клетки увеличивается вдвое за время индивидуального роста. Следовательно, и биомасса популяции (если нет элиминации) за время  $g$  растет по экспоненциальному закону от некоторой величины  $B_0$  до  $2B_0$ .

$$2B_0 = B_0 e^{C \cdot g}, \quad (6)$$

где  $C$  — удельная продукция.

По (6) имеем  $2 = e^{C \cdot t}$ , и, после логарифмирования:

$$\ln 2 = C \cdot g. \quad (7)$$

Для каждой клетки удельная продукция есть продукция в расчете на единицу веса:

$$C = \frac{P}{\bar{w}}, \quad (8)$$

где  $\bar{w}$  — средний вес клетки.

По (7) и (8) получаем

$$P = \frac{\bar{w} \cdot \ln 2}{g}. \quad (9)$$

Здесь, как и в (8),  $P$  — продукция в единицу времени (не за время  $g$ ). Поскольку  $K'_2 = \frac{P}{A}$ , с учетом (9) имеем:

$$K'_2 = \frac{\bar{w} \cdot \ln 2}{A \cdot g}, \quad (10)$$

где  $A$  — ассимиляция за единицу времени (не за все время жизни клетки). Мы получили выражение, связывающее  $K'_2$  с временем генерации микроорганизмов. Попробуемся проделать тот же путь с несколько иных исходных позиций.

Если вес клетки за время  $g$  удваивается, то продукция клетки за это время равна исходному весу клетки ( $w_0$ ), так что  $P = w_0$ . Если  $A$  — средняя скорость ассимиляции пищи, как было принято выше, то за время  $g$  клетка ассимилирует количество вещества или энергии, равное  $A \cdot g$ . Тогда для периода  $g$  имеем:

$$K'_2 = \frac{P}{A \cdot g},$$

$$K'_2 = \frac{w_0}{A \cdot g}. \quad (11)$$

Мы получили, в сущности, тот же результат: уравнения (10) и (11) по-разному выражают одинаковую величину. Это можно показать, например, приняв, что средний вес клетки есть среднее геометрическое между начальным ( $w_0$ ) и конечным весом ( $2w_0$ ). Можно также использовать следующий путь.

Если клетка растет по экспоненциальному закону, имеем

$$w = w_0 e^{Ct}, \quad C = \frac{\ln 2}{g}. \quad (12)$$

Для того, чтобы получить выражение для  $\bar{w}$ , нужно взять интеграл от (12) с пределами 0 и  $g$ , затем разделить результат на  $g$ . В результате получим

$$\bar{w} = \frac{w_0}{\ln 2}, \quad \text{или} \quad w_0 = \bar{w} \cdot \ln 2. \quad (13)$$

Теперь сравним (10) и (5). Можно видеть, что уравнение (10) для микроорганизмов оказывается частным случаем уравнения (5),

в котором  $B$  можно рассматривать как средний вес организма, а  $n$  — как логарифм числа, показывающего, во сколько раз увеличивается вес животного за время его жизни.

Мы показали соответствие разных вариантов моделей друг другу, но теперь должны подчеркнуть, что именно в случае микроорганизмов  $A$  и  $g$  нельзя считать независимыми. Установлено, что время генерации инфузорий находится в тесной связи с величиной рациона, а следовательно, и с величиной  $A$ . Таким образом, необходимо продолжить анализ связи между  $K_2$  и  $\tau_m$  с помощью математических моделей, путем уточнения и детализации обсужденных выше вариантов.

Согласно уравнению (3) при  $b_2 = b_1$ , возрастная структура и продолжительность жизни не оказывают влияния на величину  $K_2$ . Такая ситуация возникает, в частности, при экспоненциальном росте. Возможно, именно поэтому у взрослых гребневиков *Pleurogorgia* зарегистрированы высокие  $K_2$  (Higota, 1971); действительно, гребневики и медузы в начальный период развития имеют рост, близкий к экспоненциальному (Заика, 1972б).

Снижение  $K_2$  с увеличением  $\tau_m$  в какой-то мере иллюстрируется данными рис. 1. Но  $\tau_m$  — не единственный фактор, влияющий на величину  $K_2$ . Показано, например, что  $K_2$  зависит от уровня общего обмена, подвижности животных (Сушеня, 1969). Еще один фактор упоминают Макнейл и Лоутон (1970). Это — различие в жизненных циклах пойкилотермных животных. Если в зимний период, когда рост прекращен, популяция представлена яйцами, то на дыхание тратится мало энергии. Если же зимуют взрослые особи, то траты на обмен относительно велики и  $K_2$  будет ниже, чем в первом случае.

В будущем, вероятно, появится возможность провести анализ зависимости  $K_2$  от филогенетического положения животных. Сейчас уместно сделать по этому вопросу следующее замечание: по В. Р. Дольнику (1968), в ходе эволюции растет уровень обмена животных, причем естественный отбор идет по продуктивной энергии, а стандартный находится под косвенным контролем отбора. Тезис об увеличении продуктивной энергии (куда включаются рост, развитие, метаморфоз, линьки, миграции, размножение и накопление резервов) в эволюции не иллюстрирован фактическими материалами. Если отношение продуктивной энергии к энергии существования действительно растет, то отсюда следует увеличение  $K_2$  в ходе эволюции, хотя принятое нами деление ассимилированной энергии по ее судьбе на  $P$  и  $T$  далеко не совпадает с делением ее на продуктивную энергию и энергию существования. Имеющиеся данные по величинам  $K_2$  и  $K_2'$ , насколько можно судить, не свидетельствуют в пользу тезиса В. Р. Дольника. Дальнейшие исследования должны более полно осветить этот вопрос.

## ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во БГУ, Минск, 1956.
- Винберг Г. Г. Основные направления в изучении биотического баланса озер.— В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. «Наука», М., 1968.
- Галковская Г. А. Об использовании пищи на рост и об условиях максимального выхода продукции коловратки *Brachionus calyciflorus* Pallas.— Зоол. журн., 1963, 42, 4.
- Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных.— Усп. соврем. биол., 1968, 68, 2 (5).
- Занка В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. «Наукова думка», К., 1972а.
- Занка В. Е. Рост гребневиков и медуз.— Зоол. журн., 1972б, 61, 2.
- Занка В. Е., Макарова Н. П. Биологический смысл параметров, входящих в уравнение роста Бергаланфи.— ДАН СССР, 1971, 199, 1.
- Занка В. Е., Макарова Н. П. О возможном единстве ростоных потенциальных организмов.— Зоол. журн., 1971б, 60, 3.
- Макарова Н. П., Занка В. Е., Связь между ростом животных и количеством усвоенной пищи.— Гидробиол. журн., 1971, 7, 3.
- Павловская Т. В. Питание и размножение массовых видов инфузорий Черного моря. Автореф. канд. дис. Севастополь, 1971.
- Сушеня Л. М. Превращение вещества и энергии в популяции амфибонтного бокоплава.— ДАН СССР, 1967, 176, 3.
- Сушеня Л. М. Элементы энергетического баланса амфибонтного бокоплава *Orchestia bottae* M.-Edw.— В кн.: Биология моря, 15. «Наукова думка», К., 1968.
- Сушеня Л. М. Количественные закономерности метаболизма и трансформации вещества и энергии ракообразными. Автореф. докт. дис. М., 1969.
- Сушеня Л. М., Кларо Р. Количественные закономерности питания и баланс энергии у промыслового краба *Menippe mercenaria* Say.— В кн.: Исследования центрально-американских морей, 1. «Наукова думка», К., 1966.
- Шушкина Э. А. Физиологический способ расчета продукции видовых популяций.— В кн.: Методы определения продукции водных животных. «Высшая школа», Минск, 1968.
- Шушкина Э. А. Оценка интенсивности продуцирования тропического зоопланктона.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Blaxter J. H. S., Hempel G. Utilization of yolk by herring larvae — J. mar. biol. Ass. U. K., 1966, 46.
- Copover R. J. Food relations and nutrition of zooplankton.— Proc. Symp. exp. mar. ecol. Occasional publ. Univ. Rhode Island, 1964.
- Copover R. J. Zooplankton — life in nutritionally dilute environment.— Amer. Zoologist, 1968, 8.
- Engelmann M. D. Energetics, terrestrial field studies, and annual productivity.— Advances in ecol. res., 1966, 3.
- Flüchter J., Pandian T. J. Rate and efficiency of yolk utilization in developing eggs of the sole *Solea solea*. Helgoländ wiss. Meeresunters. 1968, 18, 1—2.
- Hemmingsen A. M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution.— Rep. Steno Mem. Hosp. and Nord. Insul. lab., Copenhagen, 1960, 9, 2.
- Hirota J. Laboratory culture and metabolism of the planctonic ctenophore, *Pleurobrachia bachei* A. Agassiz.— Biol. Oceanogr. Northern North Pacific Ocean. Motoda Commemorat., 1971.
- Hughes R. N. An energy budget for a tidal — flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa).— J. Anim. ecol., 1970, 39, 2.
- Lasker R. Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and lar-

- vae of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Gtard.).— J. Fish. res. bd. Can., 1962, 19.
- McNeill S., Lawton J. H. Annual production and respiration in animal populations.— Nature, 1970, 225, 5231.
- Morowitz H. J. Energy flow in biology. Acad. Press, N. Y., 1968.
- Paffenhöfer G.— A., Rosenthal H. Trochengewicht and Kaloriengehalt sich entwickelnder Heringseier.— Helgoland. wiss. Meeresunters., 1968, 18, 1—2.

## CORRELATION BETWEEN PRODUCTION AND METABOLISM OF A POPULATION

V. E. Zaitka

### Summary

When analyzing the correlation between production and expenditure for metabolism in populations of different animals, the coefficient  $K_2$  reflecting the relation of production to assimilated energy is expedient to be used.

Empiric data evidence for the fact that the maximum individual  $K_2$  of some animals at early stages of their development may reach 70—80%. The  $K_2$  value is likely to increase with a decrease in the lifetime of individuals, in animals with a short lifetime  $K_2$  being approximate 70—80%. The assumption is illustrated by means of simple mathematical analogues. Empiric data support this supposition

## РОЛЬ ВНЕШНИХ ОРГАНИЧЕСКИХ МЕТАБОЛИТОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ЭНЕРГЕТИЧЕСКОМ БЮДЖЕТЕ НЕКОТОРЫХ МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

В. Е. Ерохин

Мысль о взаимосвязи потребленных из воды растворенных органических веществ (РОВ) с энергетическим бюджетом организма была впервые высказана А. Пюттером (Pütter, 1909). В последующие годы предпринимались неоднократные попытки сравнения величин потребления кислорода с потреблением РОВ (Krogh, 1930, 1931; Collier et al., 1953). Однако отсутствие точных методов определения величин утилизации РОВ и использование данных по обмену, зачастую полученных в несопоставимых условиях, позволяло сделать лишь весьма приблизительную оценку участия РОВ в материально-энергетическом балансе организмов.

Наиболее удачное сравнение этих величин было сделано Стифенсом (Stephens, 1960, 1962 a, b; 1963, 1964) для *Clymenella torquata*, *Nereis succinea* и *Fungia scutaria*. Полученные Стифенсом данные показывают довольно высокую обеспеченность обмена за счет потребления исследованными животными растворенных в воде глюкозы и аминокислот. Так, например, *C. torquata* за счет использования РОВ (при концентрации аминокислот в морской воде около  $20 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ ) могут компенсировать до 150% энергетических за-

трат на дыхание, а у *F. scutaria* потребление глюкозы (при концентрации в несколько  $mg \cdot l^{-1}$ ) количественно соответствует потреблению кислорода этим животным.

Основным недостатком проведенных Стифенсом сравнений величин накопления РОВ с обменом является то, что полученные им результаты трудно использовать в трофодинамических расчетах. Это объясняется в первую очередь тем, что автор не учитывает влияния экологических факторов на удельную скорость накопления внешних метаболитов и интенсивность потребления кислорода.

Одной из наших задач явилось сопоставление величин потребления внешних метаболитов у некоторых беспозвоночных с затратами на энергетический обмен.

Сделаем небольшое отступление для пояснения употребляемых нами терминов. Очевидно, прирост биомассы организмов происходит как за счет использования взвешенной (твердой) пищи, так и за счет внешних метаболитов. Однако в экспериментах по потреблению РОВ наличие роста в его обычном, весовом понимании не регистрируется. Между тем известно, что накопленные в теле животных  $C^{14}$ -органические вещества участвуют в процессах биосинтеза белков, липидов, углеводов, а определенная часть РОВ используется в энергетическом обмене и выводится из организма в виде конечных продуктов метаболизма (Stephens, 1960, 1962a, b, 1963, 1964, 1967, 1968; Ferguson, 1964a, b, 1967a, b, 1968, 1969; Ерохин, 1969, 1970a, б; Хайлов, 1969, 1970, 1971a, б; Хайлов, Ерохин, 1971, и др.).

Имея в виду сказанное выше, представляется возможным дифференцировать общий прирост организмов ( $P$ ) на прирост за счет потребления взвешенной (твердой) пищи ( $P_p$ , индекс  $p$  — particulate) и прирост за счет трофически ценных компонентов РОВ ( $P_d$ ,  $d$  — dissolved). Остальные параметры балансового равенства при потреблении организмами внешних метаболитов будут представлены суммой энергетических эквивалентов из затрат на дыхание ( $T_d$ ), жидких экскретов ( $E_d$ ) и неусвоенной пищи ( $F_d$ ). В связи с тем, что усвояемость РОВ предположительно равна 100%,  $F_d = 0$ . Следовательно, рацион при потреблении РОВ ( $R_d$ ) выражается следующим равенством баланса энергии для данного организма популяции или трофического уровня:

$$R_d = P_d + T_d + E_d.$$

В экспериментах по потреблению внешних метаболитов  $R_d$  является расчетной величиной. Прирост ( $P_d$ ) определяется по величине накопления меченых соединений в теле животных, а метаболические траты ( $T_d + E_d$ ) — по выведению метки из организма.

Рассмотрим соотношение величины накопления внешних метаболитов (прироста  $P_d$ ) с затратами на дыхание ( $Q$ ) у офиур *Ophiopholis aculeata*. Опыты по определению уровня энергетического обмена (метод Винклера) проводили одновременно и в условиях, сопоставимых с экспериментами К. М. Хайлова (1971б) по утилизации РОВ офиурами.

Интенсивность потребления кислорода в общей форме выражается известным для энергетического обмена водных животных уравнением:

$$Q/W = aW^{k-1},$$

где  $Q$  — потребление кислорода в расчете на целый организм за единицу времени,  $мл O_2 \cdot экз^{-1} \cdot ч^{-1}$ ;  $W$  — сырой вес, г;  $a$  и  $k$  — коэффициенты. В численной форме для *O. aculeata* это уравнение имеет, по нашим данным, следующий вид:

$$Q/W = 0,037W^{-0,29}.$$

Зависимость удельной скорости накопления (использования на рост) офиурами растворенного в морской воде гидролизата  $C^{14}$  из талломов *Fucus vesiculosus* от веса тела животных выражается, по определению К. М. Хайлова (1971б), уравнением:

$$G/W = 0,135W^{-0,29},$$

где  $G$  — прирост за счет трофически ценных компонентов РОВ,  $мкг \cdot экз^{-1} \cdot ч^{-1}$ ;  $W$  — сухой вес тела, мг. Уравнение рассчитано для концентрации гидролизата  $C^{14}$  в воде  $2,67 мг \cdot л^{-1}$  и температуры  $10^\circ C$ . Соотношение сухого и сырого веса у офиур составляет 50% (по нашим определениям).

Как видно, степенные показатели в обоих уравнениях очень близки. Это позволяет предположить, что оба физиологических процесса — дыхание и потребление РОВ — прямо или косвенно связаны друг с другом. Отсюда, представляется возможным определить количество кислорода, поглощаемое в среднем на единицу потребленного РОВ. Для этого необходимо знать калорийность РОВ, а также величину его усвояемости. Калорийность гидролизата  $C^{14}$  из талломов *F. vesiculosus* была принята в наших расчетах равной 5 ккал на 1 г сухого веса. В основном РОВ может полностью использоваться организмами вследствие его включения в окислительные и синтетические пути метаболизма. Поэтому во всех последующих расчетах усвояемость РОВ была принята нами равной 100%.

Полученное на основе таких расчетов соотношение  $P_d/Q$  показывает, что за счет внешних метаболитов, при их концентрации в воде  $2,67 мг \cdot л^{-1}$ , может покрываться 33% общих затрат органического вещества на дыхание.

Естественно, эта величина не показывает всех возможных затрат кислорода на окисление утилизированного РОВ. Значительная часть потерь происходит за счет вступления РОВ в окислительные пути метаболизма (дыхание, экскреция). К. М. Хайлов (1971б) показал на *Asterias rubens*, что метаболические траты ( $T_d + E_d$ ) составляют около 30% от накопления в теле. Предположив, что метаболические

<sup>1</sup>Символ  $G$  эквивалентен применяемому нами символу  $P_d$ , но он представляется менее удобным, чем  $P_d$ , так как  $P$  является общепринятым для обозначения прироста при питании животных твердой пищей.

траты *O. aculeata* также равны этой величине, можно рассчитать рацион при потреблении внешних метаболитов ( $R_d$ ) и соотношение  $R_d/Q$ . Последнее составляет, по нашим расчетам, 44% для всей исследованной весовой группы. Следовательно, за счет трофически ценных компонентов РОВ офиуры *O. aculeata* могут обеспечить (в энергетическом эквиваленте) 44% энергетических затрат на дыхание (при концентрации трофически ценной части РОВ в воде  $2,67 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ ). В реальных условиях биотопа *O. aculeata*, где концентрация РОВ составляет  $11,8\text{--}14,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ , а концентрация суммы углеводов —  $2,9\text{--}5,3 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  (Ерохин, 1972), следует ожидать более высоких величин  $R_d/Q$ .

Рассчитанное подобным образом соотношение  $R_d/Q$  для *O. aculeata* (средний сухой вес  $0,65 \text{ г}$ ), содержащихся на глюкозе- $\text{C}^{14}$ , показывает, что при средней концентрации суммы углеводов в биотопе, равной  $4,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ , величина  $R_d/Q = 11,2\%$ , а при максимальной концентрации суммы углеводов равной  $5,3 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  —  $14,8\%$ .

Более низкие величины  $R_d/Q$  для глюкозы -  $\text{C}^{14}$  по сравнению с гидролизатом -  $\text{C}^{14}$  из талломов *F. vesiculosus* объясняются различными скоростями накопления беспозвоночными моносубстратов и их смесей из морской воды.

Полученные для *O. aculeata* соотношения  $R_d/Q$  и  $P_d/Q$ , показывают, что роль внешних метаболитов для этих животных достаточно велика, чтобы учитывать в трофодинамических расчетах, претендующих на точность, этот дополнительный источник питания. Поэтому для более полного представления о роли трофически ценных РОВ в питании беспозвоночных нами ориентировочно рассчитано соотношение  $P_d/Q$  для двух видов *Acmaea* (*A. digitalis* и *A. scabra*), а для представителей *Crustacea* (*Calanus finmarchicus* и *Tigriopus brevicornis*) были рассчитаны  $P_d/Q$  и  $R_d/Q$ .

Соотношение  $P_d/Q$ , найденное нами для *Acmaea*, как и у офиур, показывает значительную роль растворенного органического вещества для этих животных.

Для расчетов были использованы данные К. М. Хайлова (1971б) о зависимости удельной скорости утилизации РОВ от веса тела (без раковины) у *Acmaea testudinalis*. В качестве субстрата автором был использован гидролизат- $\text{C}^{14}$  из одноклеточных водорослей *Platymonas viridis*, температура морской воды в опытах составляла  $10^\circ \text{C}$ . Рассчитанное нами на основании этих данных уравнение (при концентрации субстрата  $1,0 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ ) имеет следующий вид:

$$P_d/W = 0,704W^{-0,24},$$

где  $P_d/W$  — удельная скорость накопления  $\text{C}^{14}$ -органических веществ в теле животных,  $\text{мкг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ ;  $W$  — сухой вес,  $\text{мг}$ . Следовательно,

$$P_d = 0,704W^{0,76}.$$



Для дальнейших расчетов были использованы величины энергетического обмена, приведенные в работе Белдуина (Baldwin, 1968) для двух видов *Actaea* (*A. digitalis* и *A. scabra*). Потребление кислорода измерялось при 10°С и среднем сухом весе животных 23 мг (*A. scabra*) и 59 мг (*A. digitalis*). Выраженные нами в энергетических единицах, затраты на дыхание у *A. scabra* и *A. digitalis* составляют 1,06 и 2,83 кал · экз · сутки<sup>-1</sup> соответственно.

Приведенные данные позволили ориентировочно рассчитать, что при концентрации трофически ценной части РОВ 1,0 мг · л<sup>-1</sup>, соотношение  $P_d/Q$  (для названных весовых групп животных) у *A. digitalis* равно 2,8, а у *A. scabra* — 3,6%. Однако средняя концентрация РОВ в биотопе акмей, по нашим данным, равна 13,1 мг · л<sup>-1</sup> (Ерохин, 1972). Отсюда, при условии линейной зависимости накопления от концентрации субстрата, соотношение  $P_d/Q$  для *A. digitalis* составит 33—41, а для *A. scabra* — 42—52%. В связи с тем, что акмеи постоянно находятся вблизи границы раздела двух фаз: вода — твердое тело (камни), концентрации внешних метаболитов могут быть значительно выше, чем определенные нами для биотопа в целом. Следовательно, рассчитанные соотношения  $P_d/Q$  не являются завышенными.

Расчет  $P_d/Q$  и  $R_d/Q$  для *Calanus finmarchicus* проводили следующим образом. Известно, что удельная скорость накопления С<sup>14</sup> органических веществ калянусами (тотальный гидролизат-С<sup>14</sup> из одноклеточных водорослей *P. viridis*) при концентрации субстрата 1,4 мг · л<sup>-1</sup> равна 0,02 мкг · мг<sup>-1</sup> · ч<sup>-1</sup> (Хайлов, Ерохин, 1971). В открытой части побережья Баренцева моря, где отлавливались рачки для экспериментов, концентрация РОВ равна 10 мг · л<sup>-1</sup> (Хайлов, 1971а). При условии, что трофическую ценность имеют только 50% всего количества РОВ, удельная скорость накопления внешних метаболитов составит 0,07 мкг · мг<sup>-1</sup> · ч<sup>-1</sup>. Следовательно, прирост за счет трофически ценных РОВ будет равен 0,07 мкг · мг<sup>-1</sup> · ч<sup>-1</sup> или 0,009 мкг · экз · ч<sup>-1</sup>. Исходя из того, что у ракообразных на рост используется примерно одна треть ассимилированной пищи, а две трети тратятся на энергетический обмен (Сушеня, 1969), предположим, в качестве первого приближения, что такое же соотношение сохраняется и при ассимиляции внешних метаболитов. Тогда  $R_d$  будет равен 0,21 мкг · мг<sup>-1</sup> · ч<sup>-1</sup> или 0,027 мкг · экз<sup>-1</sup> · ч<sup>-1</sup>. Средний сухой вес использованных в наших экспериментах калянусов равен 0,128 мг, что является близким к таковому у *Calanus V* копепоидитной стадии (Петипа, 1966). Для расчета величин энергетических затрат на дыхание нами были использованы данные Маршалл и Орра (Marshall and Orr, 1958) по потреблению кислорода копепоидитами *C. finmarchicus* (V стадия) при температуре 10—12°С.

Выразив в энергетических единицах прирост и рацион при потреблении трофически ценных РОВ, а также затраты кислорода на дыхание, получаем, что  $P_d = 0,000045$ ,  $R_d = 0,000135$  и  $Q =$

$= 0,00133 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ . При этом учитывали, что энергетический эквивалент кислорода равен  $4,86 \text{ кал} \cdot \text{мл}^{-1}$ , а тотального гидролизата водорослей —  $5,0 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$ . Отсюда, при концентрации трофически ценных РОВ  $5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$   $P_d/Q = 3,4\%$ , а  $R_d/Q = 10,2\%$ .

Эксперименты, проведенные нами с равноногим рачком *Sphaeroma serratum* показывают, что соотношение  $P_d/W$  имеет постоянную величину на I и II стадиях развития. В то же время соотношение  $P_d/W$  увеличивается от I ко II стадии более чем в 3 раза. Здесь необходимо отметить, что обе величины —  $P_d$  и  $P_p$  получены нами в одном и том же эксперименте, на одних и тех же животных (опыты с двойной меткой предлагаемой пищи). Полученные величины, при условиях близких к природным, очень малы, например на I стадии соотношение  $P_d/P_p = 2,6\%$ . Последнее вполне согласуется с выводом Стифенса о незначительной трофической роли РОВ для Arthropoda и, в частности, для морских ракообразных (Stephens a. Schinske, 1961; Stephens, 1968; Anderson a. Stephens, 1969). Вполне возможно, что потребляемые ракообразными внешние метаболиты имеют и некоторые другие функции — регуляторную, сигнальную и т. д. Экспериментально этот вопрос еще не решен.

Исследованный нами *Tigriopus brevicornis* является, по-видимому, лишь одним из немногих видов ракообразных, способных утилизировать внешние метаболиты водорослей. Ориентировочные расчеты (Хайлов, Ерохин, 1971) показывают, что если концентрация усвояемой части РОВ равна  $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ , то за ее счет может покрываться 11—13% пищевых потребностей *T. brevicornis*. С целью получения более точных величин соотношения между потреблением растворенных в воде органических веществ и твердой пищи, использовали еще один способ расчета. При этом исходили из того, что на основании величины затрат энергии на дыхание можно рассчитать, в первом приближении, рацион тигриопусов при потреблении твердой пищи и провести необходимые сравнения.

Энергетические затраты на дыхание у *T. brevicornis* находили на основании уравнения общего обмена для Copepoda (Сушения, 1969):

$$Q = 0,200 W^{0,777},$$

где  $Q$  — общий обмен,  $\text{мл} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  при  $20^\circ \text{C}$ ;  $W$  — сырой вес животного, г. Вследствие того, что в экспериментах с *T. brevicornis* определяли только сухой вес, а уравнение общего обмена рассчитано для сырого веса, нами было принято соотношение  $W_{\text{сух.}}/W_{\text{сыр.}} = 20\%$ . Последнее является близким к величинам, известным для целого ряда ракообразных (Петипа, 1966; Сушения, 1969). Отсюда, при среднем сухом весе тигриопусов  $0,014 \text{ мг}$ , затраты на дыхание составят  $0,000118 \text{ мл } \text{O}_2 \cdot \text{экз}^{-1}$  или  $0,00057 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ . При пересчете на сутки эти величины будут равны  $0,0028 \text{ мл } \text{O}_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$  и  $0,0136 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ . Приведенные, согласно общей температурной кривой Крога, к  $7^\circ \text{C}$  (температура воды в на-

ших опытах с тигриопусами) энергетические затраты на дыхание составят  $0,0034 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ .

Известно, что у ракообразных  $2/3$  ассимилированной энергии расходуется на энергетический обмен и  $1/3$  — на процессы роста (Сущеня, 1969). Если подобное соотношение верно и для *T. brevicornis*, то эти животные должны ассимилировать  $0,0051 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ . В связи с тем, что усвояемость пищи в среднем для всего класса ракообразных составляет 60% (Сущеня, 1969), количество энергии, поступающей в организм с твердой пищей, т. е. рацион  $R_p$  равен  $0,0085 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ .

Потребление тигриопусами растворенного в морской воде гидролизата- $C^{14}$  из одноклеточных водорослей *P. viridis* при концентрации  $2 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  выражается следующими величинами: прирост  $P_d = 3 \text{ мкг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ ; рацион  $R_d = 9 \text{ мкг} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$  (Хайлов, Ерохин, 1971). Калорийность смешанного фитопланктона составляет  $5 \text{ ккал} \cdot \text{г}^{-1}$ , следовательно, калорийность гидролизата- $C^{14}$  из *P. viridis* также можно принять равной этой величине. Отсюда энергетический эквивалент  $P_d$  равен  $0,015 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$  или  $0,00021 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ , а  $R_d = 0,045 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$  или  $0,00063 \text{ кал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$ .

Сопоставив рассчитанные выше элементы балансового равенства при потреблении растворенной в воде и твердой пищи, получаем следующие соотношения:

$$\begin{aligned} P_d/Q &= 6\%, & R_d/Q &= 18\%, \\ P_d/R_p &= 2,4\%, & R_d/R_p &= 7,2\%. \end{aligned}$$

Учитывая тот факт, что тигриопусы постоянно находятся на поверхности талломов макрофитов, непосредственно в зоне интенсивной экскреции внешних метаболитов, можно считать, что способность утилизировать растворенные органические вещества будет ограничиваться только пропускной способностью системы утилизации РОВ. Последнее подтверждается нашими результатами по накоплению внешних метаболитов (при различной их концентрации в воде) беспозвоночными (Ерохин, 1971б). Напомним, что насыщение транспортного канала РОВ достигается в большинстве случаев при концентрациях внешних метаболитов, превышающих  $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ . С другой стороны, концентрация трофически ценной части РОВ в воде также может превышать  $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ . Например, одна только сумма углеводов в биотипе *T. brevicornis* составляет, по нашим данным,  $9-15 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ , при общей концентрации РОВ до  $90 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ .

При условии, что трофически ценная часть РОВ равна только  $10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ , рассчитанные выше соотношения увеличатся в 5 раз, т. е. --  $P_d/Q = 30\%$ ;  $R_d/Q = 90\%$ ;  $P_d/R_p = 12\%$  и  $R_d/R_p = 36\%$ .

Таким образом, приведенные выше расчеты показывают, что за счет растворенного в морской воде органического вещества и, в частности внешних органических метаболитов водорослей, может быть компенсировано 30—50% материально-энергетических затрат исследованных животных на дыхание. Последнее показывает, что роль внешних метаболитов в питании беспозвоночных может быть достаточно велика, чтобы учитывать этот источник дополнительного питания в трофодинамических расчетах. Следует подчеркнуть, что этот вопрос не решается однозначно для всех видов беспозвоночных, так как величины потребления ими внешних метаболитов могут различаться на 2—3 порядка.

В связи с изложенным хочется вновь вернуться к работам Крога (Krogh, 1930, 1931), в которых было показано, что за счет питания растворенным в воде органическим веществом может быть покрыто не более одной четверти энергии, расходуемой на обмен. Учитывая, что основанием для такого вывода Крогу послужили опыты с моллюском *Dreissensia*, дафниями, рыбами и головастиками (Krogh, 1930), можно считать, что вывод Крога распространяется только на пресноводных беспозвоночных. Межорганизменные метаболические связи морских беспозвоночных являются, по-видимому, более выраженными. Это предположение основывается на данных Стифенса (Stephens, 1967), который показал, что скорость потребления глюкозы и аминокислот пресноводными беспозвоночными значительно ниже, чем у морских. Однако в любом случае трофическая роль внешних метаболитов для беспозвоночных далеко не столь велика, как это можно было бы предполагать на основании гипотезы Пюттера.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ерохин В. Е. О накоплении растворенного в морской воде полисахарида-С<sup>14</sup> некоторыми беспозвоночными.— В кн.: Вопросы морской биологии Тез. докл. II Всесоюз. симпоз. молодых ученых. «Наукова думка», К., 1969.
- Ерохин В. Е. Некоторые особенности утилизации растворенного органического вещества морской воды рачками *Tigriopus brevicornis*.— В кн.: Вопросы рыбохозяйственного освоения и санитарно-биологического режима водоемов Украины. Часть I. Материалы докл. II Респ. конф. Укр. филиала ВГБО. «Наукова думка», К., 1970а.
- Ерохин В. Е. О возможности сорбционного накопления рачками *Tigriopus brevicornis* О. Ф. Мулленг и личинками *Balanus improvisus* Даг в. растворенных в морской воде макромолекул.— Гидробиол. журн., 1970б, 6, 6.
- Ерохин В. Е. Потребление внешних органических метаболитов водорослей морскими беспозвоночными. Автореф. канд. дис. Севастополь, 1971.
- Ерохин В. Е. Растворенные углеводы некоторых биотопов прибрежной зоны моря.— Океанология, 12, 1972, 2.
- Петипа Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.— В кн.: Физиология морских животных. «Наука», М., 1966.
- Сущеня Л. М. Количественные закономерности метаболизма и трансформации вещества и энергии ракообразными. Автореф. докт. дис. М., 1969.
- Хайлов К. М. Элементы экологического метаболизма в прибрежной зоне моря. Автореф. докт. дис. М., 1969.
- Хайлов К. М. Экологический метаболизм.— Экология, 1970, 2.
- Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. «Наукова думка», К., 1971а.

- Хайлов К. М. Утилизация растворенного органического вещества морской воды иглокожими и моллюсками.— ДАН СССР, 1971, 198, 2.
- Хайлов К. М., Ерохин В. Е. Вопросы утилизации растворенных органических веществ рачками *Tigriopus brevicornis* и *Calanus finmarchicus*.— Океанология, 1971, II (1).
- Anderson J. W. a. Stephens G. C. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. VI. Role of epiflora in apparent uptake of glycine by marine crustaceans.— Marine Biology, 1969, 4, 3.
- Baldwin S. Manometric measurements of respiratory activity in *Acmaea digitalis* and *Acmaea scabra*.— The Veliger, 1968, 11.
- ✓ Collier A., Ray S. M., Magnitsky W. A., Bell J. O. Effect of dissolved organic substances on oyster — U. S. Fishery Bull., 1953, 54, 84.
- Ferguson J. C. Nutrient transport in starfish. I. Properties of the coelomic fluid.— Biol. Bull., Woods Hole, 1964a, 126.
- Ferguson J. C. Nutrient transport in starfish II. Uptake of nutrients by isolated organs.— Biol. Bull., Woods Hole, 1964b, 126.
- Ferguson J. C. Utilization of dissolved exogenous nutrients by the starfishes, *Asterias forbesi* and *Henricia sanguinolenta*.— Biol. Bull., Woods Hole, 1967a, 132.
- Ferguson J. C. An autoradiographic study of the utilization of free exogenous amino acids by starfishes.— Biol. Bull. Woods Hole, 1967b, 133.
- Ferguson J. C. Uptake of amino acids by starfish digestive glands.— Comp. Biochem. Physiol., 1968, 24.
- Ferguson J. C. Feeding, digestion and nutrition in Echinodermata.— In: Chem. zoll, 1969, III.
- Krogh A. Über die Bedeutung von gelösten organischen Substanzen bei der Ernährung von Wassertieren.— L. Verh. Physiol., 1930, 12.
- Krogh A. Dissolved substances as food of aquatic organisms.— Biol. Rev., 1931, 6.
- Pütter A. Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffhaushalt der Gewässer., Fischer, Jena, 1909.
- Stephens G. C. Uptake of glucose from solution by the solitary coral, *Fungia*.— Science, 1960, 131.
  - Stephens G. C. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. I. Uptake of glucose by the solitary coral *Fungia scutaria*.— Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 1962a, 123.
  - Stephens G. C. Uptake of amino acids by the bamboo worm, *Clymenella torquata*.— Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, 1962b, 123.
  - Stephens G. C. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. II Accumulation of Amino acids by the bamboo worm, *Clymenella torquata*.— Comp. Biochem. Physiol., 1963, 10.
  - Stephens G. C. Uptake of organic material by aquatic invertebrates. III. Uptake of glycine by brackish water annelids.— Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole, 1964, 126.
  - Stephens G. C. Dissolved organic material as a nutritional source for marine and estuarine invertebrates.— In: Estuaries. Ed. by G. H. Lauff. Washington. D. C.: Publ. Am. Ass. Advmt Sci, 1967.
  - Stephens G. C. Dissolved organic matter as a potential source of nutrition of marine organisms.— Am. Zool., 1968, 8.

#### ROLE OF EXTERNAL ORGANIC METABOLITES OF ALGAE IN ENERGY BUDGET OF SOME MARINE INVERTEBRATES

V. E. Erokhin

Summary

It is established that at concentration of trophic-valuable components of dissolved organic matter (external metabolites of algae) which are close to natural ones, some invertebrates may compensate to 30—50% of energy expenditures for respi-

ration. The latter shows that the role of external organic metabolites in nutrition of invertebrates may be rather significant and should be taken into account in trophodynamical calculations as a source of extranutrition. However it should be emphasized that the problem is not single-valued when solved for all the species of invertebrates as the values of consuming external metabolites may differ in some invertebrates by 2—3 orders.

## ВЛИЯНИЕ НЕОРГАНИЧЕСКОГО ФОСФОРА НА СКОРОСТЬ РОСТА ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

*З. З. Финенко, Д. К. Крупаткина-Акинина*

Влияние неорганического фосфора на развитие фитопланктона в море привлекает внимание многих экологов, так как этот элемент может оказывать лимитирующее действие на рост водорослей в природных условиях. Однако продемонстрировать ограничивающее действие фосфора на скорость размножения фитопланктона в море весьма трудно. Параллельные наблюдения за изменением фосфатного режима и развитием фитопланктона, как правило, не отвечают на этот вопрос однозначно. Опыты по обогащению морской воды различными питательными солями, в том числе и фосфатами, дают скорее качественную, чем количественную характеристику, указывая, какой из биогенных элементов может ограничивать развитие фитопланктона в первую очередь (Ryther a. Guillard, 1958; Menzel et al., 1963).

Более определенные результаты относительно действия фосфора на скорость роста получены на культурах отдельных видов водорослей (Ketchum, 1939; Goldberg et al., 1951; Fuhs et al., 1971). К сожалению, таких работ недостаточно, чтобы определить границы концентраций, лимитирующих рост разных видов водорослей. В связи с этим нами проведены исследования, целью которых было проследить влияние различных концентраций неорганического фосфора на скорость деления массовых видов диатомовых водорослей, изолированных из планктона Черного моря.

### Материалы и методика

Для опыта были использованы семь видов диатомовых водорослей, развивающихся в планктоне в весенний и осенний периоды. Колониальные виды изолированы из планктона Севастопольской бухты, а виды с одиночными клетками — из планктона в 10 милях от берега. Содержание фосфатов в Севастопольской бухте в эти периоды находилось в пределах 5—8  $\mu\text{кгP/l}$ , а в 10 милях от берега — в пределах аналитического нуля.

Опыты с культурами проводили спустя 3—4 недели после того, как они были выделены из планктона. В течение этого времени их

выращивали на среде Гольдберга в модификации Кабановой (1958) в лаборатории при естественном освещении и температуре 18—22° С. Водоросли отвивали через 1—2 дня, сливая из колбы верхний слой культуры и разбавляя равным объемом питательной среды. Для опытов культуру отвивали на бесфосфатную среду, которая представляла из себя питательную среду Гольдберга без добавления соединений, содержащих фосфор. Эту среду готовили на воде, отобранной в 10 милях от берега, когда содержание фосфатов в ней было равно аналитическому нулю. При постановке первых экспериментов мы использовали культуру в момент исчезновения фосфатов, вносимых с инокулятом в среду. Однако в этом варианте в течение нескольких суток скорость деления водорослей при различных концентрациях фосфора часто была одинаковой. Поэтому в дальнейшем водоросли выдерживали еще несколько суток после исчезновения фосфатов в среде. Культуру при этом ежедневно отвивали на бесфосфатную среду, чтобы устранить лимитирующее влияние какого-либо другого элемента. Виды с одиночными клетками отделяли от питательной среды путем фильтрования через мельничный газ № 68. Затем водоросли смывали с газа в бесфосфатную среду, где они находились до опыта. После предварительного содержания на бесфосфатной среде, в течение которого клетки успевали поделиться 1—2 раза, культуру переводили на среды, которые содержали различные количества неорганического фосфора, тогда как другие элементы были в избытке.

В опытах водоросли освещали люминесцентными лампами (ДС-40) 7 ч в сутки при интенсивности света 5000 лк и температуре 18—22° С. Длительность опыта, как правило, не превышала 5 суток. За это время водоросли при максимальных концентрациях фосфора успевали увеличить численность клеток в 100 и более раз. Исходную концентрацию клеток подбирали таким образом, чтобы в течение опыта не наблюдалось торможения роста водорослей вследствие их высокой плотности. Скорость деления рассчитывали по формуле

$$\lg N_t = \lg N_0 + vt,$$

где  $N_0$  — начальное количество клеток,  $N_t$  — количество клеток через время  $t$ ,  $v$  — скорость деления,  $t$  — время.

В течение опыта несколько раз проводили измерения неорганического фосфора и в конце — пигментов по методике, описанной в методическом руководстве по анализу морских вод (Strickland a. Parsons, 1968).

### Результаты

Опыты с колониальными формами диатомовых водорослей (*Chaetoceros socialis* f. *radialis*, *Ch. curvisetus*, *Skeletonema costatum*) проведены в весенний период, когда эти виды в Севастопольской бухте развиваются в максимальных количествах, составляя до 90% общей биомассы фитопланктона (табл. 1). Данные свидетельствуют о том, что у всех видов скорость деления увеличивалась с повышени-

Скорость деления диатомовых водорослей (за сутки) в зависимости

Номер опыта	Дата	Вид	Продол- житель- ность опы- та, сутки	Содержание				
				0,0	0,3	0,6	1,2	2,5
1	10. III	<i>Chaetoceros socialis</i>	5	0,36	1,03	1,32	1,60	—
2	30. III	»	3	0,80	1,84	1,98	1,98	—
3	26. IV	»	2	0,10	—	0,50	0,70	—
4	2. VI	»	2	0,00	—	0,35	0,84	—
5	27. IV	<i>Ch. curvisetus</i>	3	0,90	—	—	—	—
6	4. V	»	3	1,21	—	—	1,46	1,65
7	24. V	»	4	0,44	—	—	—	—
8	10. III	<i>Skeletonema costa- tum</i>	4	1,14	1,21	1,23	1,31	—
9	22. III	Тот же	3	1,33	—	1,38	1,65	—
10	17. V	»	1	2,80	3,90	—	4,50	—
11	18. V	»	3	1,03	1,41	—	1,46	—
12	22. II	<i>Cerataulina bergonii</i>	3	—	—	—	—	0,87
13	22. XI	»	4	0,95	1,00	—	1,18	1,14
14	28. IX	<i>Coscinodiscus granii</i>	3	0,21	0,31	0,37	0,49	0,51
15	3. XI	»	4	0,49	0,70	0,76	0,85	0,90
16	15. III *	»	5	0,01	0,25	0,37	—	0,33
17	9. XI	<i>C. gigas</i>	2	0,00	0,44	0,62	0,61	—
18	10. XI	»	5	0,02	0,10	0,13	0,17	0,16
19	22. XI	<i>Ditylum brightwellii</i>	4	0,50	0,78	—	0,82	0,70

\* Данные 1972 г.

ем концентрации фосфатов в среде до 20—30  $\text{мкгР/л}$ , причем более интенсивное увеличение наблюдалось до 10  $\text{мкгР/л}$ . Опыты с крупными формами водорослей (*Ditylum brightwellii*, *Coscinodiscus granii*, *Cerataulina bergonii*) показали, что скорость деления у этих видов повышалась по мере увеличения содержания фосфора до 40—100  $\text{мкгР/л}$ .

Однако, как видно из данных, приведенных в табл. 1, степень возрастания ее значительно различалась у отдельных видов и зависела от интенсивности деления водорослей при нулевом содержании фосфора в среде. Наиболее быстрый рост при увеличении фосфатов наблюдался в тех опытах, где клетки при отсутствии фосфора в среде показывали минимальный рост. Деление водорослей на бесфосфорной среде указывает на то, что клетки поступали в опыт с определенным запасом внутриклеточного фосфора. Скорость и количество делений, которое совершали водоросли на бесфосфорной среде, в некоторых случаях зависело от того, сколько времени они находились перед опытом на этой среде. Например, в опыте № 11 инокулит переведен на бесфосфорную среду за пять, а в опыте № 10 — за трие суток до начала эксперимента. В результате скорость деления клеток при отсутствии фосфора в среде в первом случае оказалась примерно в 3 раза ниже, чем во втором (табл. 1). Однако между временем на-



Таблица 1

от содержания фосфатов в среде в различные месяцы 1971 г.

фосфатов в среде, мкгР/л										
5,0	10	20	30	40	50	60	75	100	150	200
1,70	—	1,90	1,90	—	—	—	—	—	—	—
2,10	—	2,13	2,13	—	—	—	—	—	—	—
0,76	1,51	1,61	—	—	—	—	—	—	—	—
1,32	1,42	1,53	—	—	—	—	—	—	—	—
1,38	1,63	1,68	1,70	—	1,70	1,70	—	—	—	—
1,97	2,07	2,14	2,20	—	—	—	—	—	—	—
1,13	1,20	1,40	1,43	1,45	—	—	—	—	—	—
1,40	—	1,45	1,51	—	—	—	—	—	—	—
2,15	—	2,67	2,88	—	—	—	—	—	—	—
4,70	4,90	4,80	5,0	—	—	—	—	—	—	—
1,70	2,03	—	1,95	—	—	—	—	—	—	—
0,92	0,92	0,96	—	1,05	1,14	—	1,15	1,15	1,13	—
1,23	1,24	—	—	1,28	1,37	—	1,37	1,40	1,46	1,47
0,52	0,56	0,58	—	0,63	—	—	0,58	—	—	—
0,85	0,91	0,88	—	0,92	—	—	—	—	—	—
0,28	0,42	0,50	—	—	0,50	—	—	—	—	—
0,69	0,73	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,35	0,45	0,40	—	0,51	—	—	—	—	—	—
—	0,94	0,96	—	1,08	1,10	—	1,10	1,20	1,18	1,18

хождения водорослей на бесфосфорной среде и скоростью их деления в этих условиях не всегда наблюдается четкая зависимость. Это объясняется тем, что водоросли, находясь на бесфосфорной среде, за одно и то же время способны произвести разное количество делений, которое определяется не только количеством фосфора в клетке. Во всех опытах водоросли за счет внутриклеточных запасов фосфора при отсутствии этого элемента в среде не совершали более 3—4 делений.

Период замедленного роста на бесфосфорной среде наблюдался, как правило, в тех случаях, когда начальная концентрация клеток не превышала 1000 кл/мл. В тех случаях, когда количество клеток было больше, замедленного роста не наблюдалось. На средах, содержащих разное количество фосфора, замедление скорости прироста в течение первых суток отмечено только у *Cerataulina bergonii*, остальные виды в течение всего опыта находились в экспоненциальной фазе роста (рис. 1).

Как видно из данных, представленных на рис. 1, численность водорослей возрастает с увеличением концентрации фосфатов в среде и при графическом изображении этих данных мы получаем гиперболическую кривую. Такой вид зависимости является следствием того, что из-за малой продолжительности опытов не была достигнута мак-

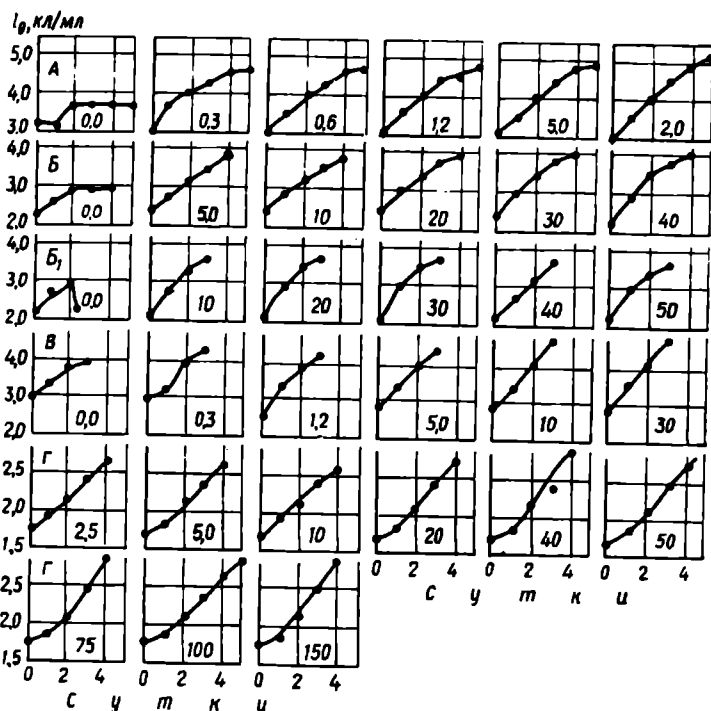


Рис. 1. Рост диатомовых водорослей при различных концентрациях неорганического фосфора в среде (цифры внизу каждого квадрата обозначают содержание фосфора в микрограммах на 1 л).

А — *Chaetoceros socialis* (N1); Б, в Б — *Ch. curvisetus* (N5, 7); В — *Skeletonema costatum* (N 11); Г<sub>1</sub> и Г — *Cerataulina bergonii* (N 12). В скобках приводятся номера опытов (табл. 1)

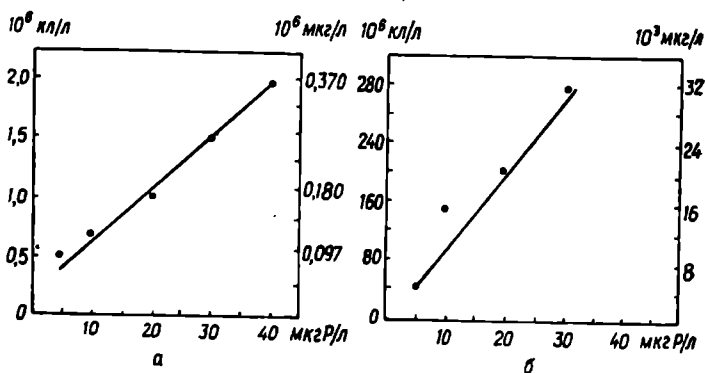


Рис. 2. Конечное количество клеток и биомасса как функция начальной концентрации неорганического фосфора в среде.

а — *Ditylum brightwellii*; б — *Chaetoceros socialis*.

симальная численность водорослей. В тех опытах, где она достигалась, между конечным количеством клеток и начальным запасом фосфатов наблюдается линейная зависимость (рис. 2), т. е. в пределах исследованных концентраций на синтез 1 мг биомассы водорослей требуется одинаковое количество неорганического фосфора.

В экспериментах с колониальными формами, когда начальное количество клеток в инокуляте было относительно высоким, а количество фосфатов в начальный момент не превышало 20—30 мкгР/л, водоросли за 2—3 суток снижали количество фосфатов в среде до аналитического нуля и в течение последующего времени делились за счет поглощенного фосфора. В связи с этим было интересно рассчи-

Таблица 2  
Прирост водорослей (в мг биомассы) в расчете на 1 мкг поглощенного фосфора при разных концентрациях фосфатов в среде

Номер опыта	Вид	Содержание фосфатов, мкгР/л						
		0,3	0,6	1,2	5,0	10	20	30
1	<i>Ch. socialis</i>	11,39	7,3	3,6	1,2	—	0,6	—
2	»	15,2	11,9	5,6	1,2	—	0,52	0,4
6	<i>Ch. curvisetus</i>	—	—	8,6	4,2	2,2	1,3	1,2
8	<i>Sc. costatum</i>	2,9	1,7	1,8	—	—	0,2	0,2
10	»	8,5	—	4,4	1,2	0,7	0,3	0,3
11	»	4,2	—	1,3	0,6	0,7	—	0,2
5	<i>Ch. curvisetus</i>	—	—	—	—	0,7	0,4	0,3
7	»	—	—	—	—	1,3	1,2	0,9

тать прирост биомассы водорослей на единицу потребленного фосфора. Прирост биомассы водорослей в данном случае рассчитывался как разность между конечной биомассой водорослей при разных уровнях концентрации фосфора в среде и при нулевом его содержании. Из данных, представленных в табл. 2, можно видеть, что прирост биомассы на единицу потребленного фосфора с увеличением фосфатов в среде снижается. Это указывает на то, что между потреблением фосфора и увеличением численности водорослей в начальный период не наблюдается прямой пропорциональной зависимости. Если учесть, что водоросли в опыт поступали с одинаковым содержанием фосфора в клетках, то из этих данных также следует, что количество внутриклеточного фосфора в начальный момент может у разных видов различаться до 30 раз.

Определение хлорофилла *a* и *c* показало, что содержание этих пигментов в расчете на клетку имеет тенденцию к увеличению с возрастанием скорости деления водорослей (рис. 3). Однако это отмечено только в тех случаях, когда разница между максимальной и минимальной скоростями деления в опыте была относительно высока. Когда этой разницы не наблюдалось, содержание хлорофилла в клетках при всех уровнях фосфора в среде было примерно одинако-

вым. Очевидно, это связано с тем, что уменьшение хлорофилла в клетках происходит только после того, когда содержание внутриклеточного фосфора уменьшится ниже какого-то критического минимума. Отношение хлорофилла *a* к *c* было минимальным при делении клеток в бесфосфорной среде и возрастало (примерно в два раза) при

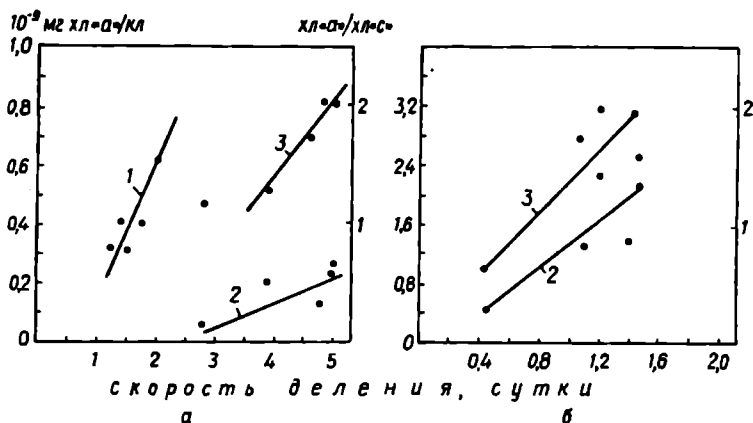


Рис. 3. Содержание хлорофилла *a* в клетке (1, 2) и отношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *c* (3) в зависимости от скорости их роста.

*a* — *Sceletonema costatum*; *б* — *Chaetoceros curvisetum*.

достижении максимальной скорости роста (рис. 3). Эти данные показывают, что при фосфорном голодании содержание хлорофилла в клетках может уменьшиться только в 3—4 раза, тогда как при разных интенсивностях света количество хлорофилла у тех же видов изменяется в 10 и более раз (Финенко и др., 1971).

### Обсуждение

Моно (Mopod, 1942) первым показал, что между концентрацией питательного вещества, находящегося в минимуме, и удельной скоростью роста микроорганизмов существует зависимость, аналогичная той, которая получена Михаэлисом — Ментеном для характеристики связи между концентрацией субстрата и скоростью ферментативной реакции. С тех пор применимость этого уравнения для роста бактерий, а в последнее время и для одноклеточных морских водорослей, подтверждена значительным числом исследований (Dugdale, 1967; Eppley a. Strickland, 1968; Eppley a. Thomas, 1969; Eppley et al., 1969).

На основании сходства этих зависимостей некоторые авторы (Чернавский, Иерусалимский, 1966; Сарегоп, 1967) считают возможным применить положения, вытекающие из уравнения Михаэлиса —

Ментена для роста микроорганизмов в целом. При этом поглощение пищи популяцией микроорганизмов рассматривается как двухступенчатый процесс: 1) образование комплекса на участке адсорбции и 2) ассимиляция пищи и освобождение такого участка для дальнейшего образования комплекса. Тогда процесс может быть выражен следующим равенством:



где  $S$  — субстрат, т. е. концентрация питательных веществ в среде,  $E$  — ферменты,  $P$  — продукт реакции.

Для того, чтобы вывести из этого уравнения рост популяции водорослей в зависимости от концентрации питательных веществ в среде, необходимо ввести некоторые предположения: скорость роста лимитируется только концентрацией пищи, все потребленное вещество идет на процессы роста, в логарифмической фазе не наблюдается изменения скорости роста при изменении концентрации питательных веществ в среде, вся адсорбированная пища ассимилируется и не возвращается в среду, пища и организмы движутся беспорядочно (Сарегол, 1967). В настоящее время ни одно из этих предположений не может быть принято без существенных оговорок. В данном случае не учитывается также, что уравнение Михаэлиса — Ментена справедливо для энзиматических реакций, когда они протекают при постоянном количестве фермента, тогда как в процессе роста клетки количество и активность фермента изменяются. Кроме того, необходимо учитывать, что какая-то часть питательных веществ может проникать через клеточные стенки пассивно. В связи с этим нам представляется, что пока не раскрыты полностью механизмы поглощения веществ клеткой и ее рост, применение этого уравнения для описания зависимости между скоростью роста и концентрацией питательных веществ можно считать формальным. При описании зависимости скорости роста от концентрации неорганического фосфора в среде применительно к результатам, полученным в опытах, нами было использовано следующее уравнение:

$$v = v_0 + \frac{(V_m - V_0)S}{K_s + S},$$

где  $V_0$  — скорость деления водорослей при нулевом содержании фосфатов в среде;  $V_m$  — максимальная скорость деления;  $S$  — содержание фосфатов в среде,  $\text{мкгP/л}$ ;  $K_s$  — концентрация субстрата, при которой  $\frac{V_m - V_0}{V - V_0} = 2$ .

В этом уравнении при  $S = 0$ ,  $V = V_0$ , т. е. рассчитанная кривая пересекает ось ординат при  $V = V_0$ . В тех случаях, когда скорость деления на бесфосфорной среде была равна нулю, применялось уравнение, аналогичное уравнению Михаэлиса — Ментена. По этим уравнениям были рассчитаны теоретические кривые, часть из которых представлена на рис. 4. На основании рассчитанных кривых были определены концентрации фосфора, выше которых скорость

деления не лимитируется его содержанием в среде. За такую величину нами выбрана концентрация, при которой  $\frac{V}{V_m} = 0,90$ . Анализ полученных зависимостей показал, что у исследованных видов эти

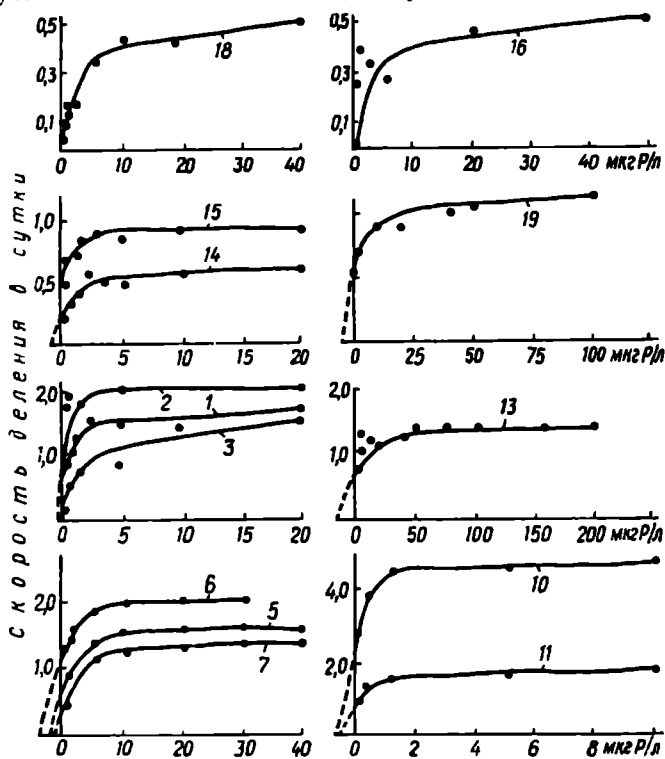


Рис. 4. Зависимость скорости деления водорослей от начального содержания неорганического фосфора в среде.

*Coscinodiscus gigas* (N 18); *C. granii* (N 14, 15, 16); *Chaetoceros socialis* (N 1, 2, 3); *Ch. curvisetus* (N 5, 6, 7); *Dicium brighwellii* (N 19); *Ceratolina bergonii* (N 13); *Skeletonema costatum* (N 10, 11).

концентрации находились в пределах от 1 до 30  $\mu\text{кг P/l}$  (табл. 3). Самые высокие значения получены для относительно крупных видов. Между отношением поверхности клетки к ее объему ( $S/V$ ) и концентрацией фосфора, лимитирующего рост ( $K_s$ ), наблюдается тенденция к обратной зависимости (рис. 5). Очевидно, что зависимость может иметь более строгий вид, если предварительно водоросли «выравнять» по содержанию внутриклеточного фосфора и хлорофилла в расчете на единицу объема клетки, а затем определять на них действие различных концентраций фосфатов на скорость деления.

Представляет интерес сопоставить полученные нами величины с результатами измерений в подобных опытах для других видов водорослей. Работая с *Asterionella japonica*, изолированной из прибрежных вод Калифорнии, Гольдберг и др. (Goldberg et al., 1951) показали, что у этого вида концентрации, лимитирующие скорость роста

Таблица 3  
Верхний предел концентраций неорганического фосфора ( $K_n$ ), лимитирующий скорость роста диатомовых водорослей и содержание внутриклеточного фосфора в различные месяцы 1971 г.

Вид	Дата	$K_n$ , $\mu\text{кгP/l}$	Содержание P		Скорость деления в сутки		Объем (V) $\mu\text{к}^3$	Площадь $\mu\text{к}^2$ (S)	S/V
			в клетке, $10^{-16}$ г-ат	в 1 $\mu\text{к}^3$ , $10^{-17}$ г-ат	мин.	макс.			
<i>Chaetoceros soci-</i>									
<i>alis</i>	10.III	3,5	3,2	3,2	0,36	1,90	100	82,2	0,8
То же	30.III	1,5	7,0	7,0	0,80	2,13			
»	26.IV	10,0	4,0	4,0	0,10	1,61			
»	2.VI	8,0	—	—	0,0	0,53			
<i>Ch. curvisetus</i>	27.IV	10,0	100	5,0	0,90	1,70	2170	648	0,3
»	24.V	10,0	140	6,3	0,44	1,45			
»	4.V	7,0	310	14,1	1,21	2,20			
<i>Skeletonema cos-</i>									
<i>tatum</i>	10.III	3,0	8,0	5,5	1,14	1,51	144	111	0,7
То же	22.III	10,8	8,3	5,7	1,38	2,88			
»	17.V	2,2	28,0	20,0	2,80	5,00			
»	18.V	3,6	12,5	8,3	1,03	1,95			
<i>Cerataulina ber-</i>									
<i>goni</i>	22.II	30	1700	60,0	0,95	1,47	2712	1107	0,4
<i>Coscinodiscus</i>									
<i>granil</i>	28.IX	10	1000	0,6	0,21	0,63	172 292	9233	0,05
То же	3.XI	1,3	4000	2,3	0,49	0,92			
»	15.III	30	—	—	0,01	0,50			
<i>Coscinodiscus</i>									
<i>gigas</i>	9.II	3,5	—	—	0,00	0,73	5 150 805	67 773	0,01
То же	10.II	16,0	—	—	0,02	0,51			
<i>Ditylum bright-</i>									
<i>wellii</i>	22.XI	30	10 000	6,0	0,50	1,20	175 472	12 308	0,07

ста, не превышали 7,5  $\mu\text{кгP/l}$ . Для *Chaetoceros gracilis*, который был изолирован из планктона северо-западной части тропической зоны Тихого океана, эта величина достигалась при 10  $\mu\text{кгP/l}$ , когда

$$\frac{V}{V_m} = 0,90 \text{ (Thomas a. Dodson, 1968).}$$

Необходимо отметить, что в более ранних исследованиях эти величины для диатомовых водорослей приводились в несколько раз выше (Ketchum, 1939; Chu, 1943). В экспериментах с применением хемостатов, в которых культуральная среда подается в камеру для роста с фиксированной скоростью, концентрации, лимитирующие рост, оказываются, как правило, меньше. Например, для *Cyclotella nana* (средний объем клетки 90  $\mu\text{к}^3$ ) она составила около 1  $\mu\text{кгP/l}$ , а для *Thalassiosira fluviatilis* (средний

ний объем 1600  $\mu\text{к}^3$ ) — 1,5  $\mu\text{к}^2\text{P}/\text{л}$  (Fush et al., 1971). Такие же величины получены в опытах с пресноводными видами водорослей (Azad a. Voghardt, 1971). Причина этих расхождений, очевидно, заключается в том, что когда культуральная среда с определенным уровнем фосфатов подается постоянно, то клетки оказываются в более выгодных условиях питания, чем когда они имеют фиксированный запас фосфора и вынуждены его поглощать до полного исчезновения.

В связи с этим величины, полученные в условиях, когда клетки остаются неподвижными относительно среды, следует, по-видимому, рассматривать как максимальные, а измеренные в хемостатах — как минимальные.

Обращает на себя внимание (табл. 3), что в пределах вида лимитирующие концентрации различаются в несколько раз, причем наименьшие величины наблюдались в тех случаях, когда скорость деления водорослей на бесфосфорной среде была относительно высокой. Последнее, несомненно, связано с разным количеством внутриклеточного фосфора, которое содержали водоросли в момент поступления в опыт. В связи с этим было интересно хотя бы пример-

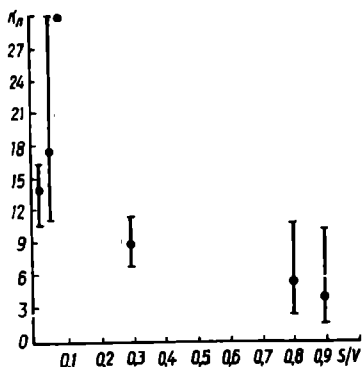


Рис. 5. Зависимость между отношением поверхности клетки к ее объему ( $S/V$ ) и концентрацией, до которой лимитируется скорость роста водорослей ( $K_d$ ).

но оценить содержание фосфора в клетках в начальный момент опыта. Эти величины мы рассчитали на основании описанных выше зависимостей (рис. 4). Для этого кривая изменения скорости деления экстраполировалась до пересечения с осью абсцисс. Точка пересечения указывала на содержание фосфора во всем инокуляте. Зная количество клеток в инокуляте, нетрудно рассчитать содержание фосфора в одной клетке. Соответствующие расчеты представлены в табл. 3. Из этих данных видно, что у колониальных и некоторых одноклеточных форм с повышением содержания фосфора в клетках увеличивается скорость деления и изменяются концентрации фосфора, лимитирующие скорость роста. На основании наших опытов трудно говорить об общей связи между содержанием внутриклеточного фосфора и скоростью деления водорослей; можно лишь сказать, что в пределах наблюдавшихся различий (3—4 раза) в концентрации внутриклеточного фосфора имеется тенденция к прямо пропорциональной зависимости. Однако специальные исследования, проведенные в хемостате с двумя морскими диатомовыми водорослями, у которых количество фосфора в клетках различалось в 7—8 раз, показали, что между скоростью деления и внутриклеточным содержанием фосфора, при прочих равных



условиях наблюдается гиперболическая зависимость (Fuhs, 1969a, b). Скорость деления увеличивалась прямо пропорционально увеличению концентрации фосфора в клетках до значений, превышающих минимальное содержание в 4—5 раз. Выше этих значений скорость деления составляла 90% максимальной. Следовательно, клетки с высоким содержанием внутриклеточного фосфора при разной концентрации фосфора в среде будут делиться с одинаковой скоростью. Этим, очевидно, и объясняется тот факт, что водоросли, не выдержанные на бесфосфатной среде, не изменяют скорости деления при разных концентрациях фосфатов в среде. Чем меньше содержание фосфора в клетках, тем отчетливее они реагируют на изменение фосфатов в среде. При этом максимальная скорость деления у них значительно ниже, чем у клеток с высоким содержанием фосфора (табл. 3), так как голодание водорослей по фосфору вызывает деградацию органических соединений, играющих важную роль в метаболизме клетки. Например, в несколько раз уменьшается количество фосфорных эфиров, фосфолипидов, нуклеиновых кислот. Из последних в первую очередь разрушается растворимая РНК, затем рибосомная РНК и ДНК (Spiess a. Richter, 1971). Содержание хлорофиллов, по нашим данным, уменьшается в 2—3 раза.

Из данных, представленных в табл. 3, видно, что количество внутриклеточного фосфора у исследованных видов в расчете на клетку различается в пределах трех порядков, что связано с большими различиями в размерах клеток, тогда как содержание фосфора в расчете на единицу объема в большинстве случаев различалось в пределах порядка. Рассчитанные величины оказались сопоставимыми с данными, полученными экспериментально для диатомовых водорослей. Минимальное содержание фосфора в клетках *Asterionella japonica* составляет  $5 \cdot 10^{-14}$  г-атмР/кл (Goldberg et al., 1951), а у *Ph. tricorutum* —  $2 \cdot 10^{-16}$  г-атмР/кл (Kuenzler a Ketchum, 1962). Близкие величины (1,76—1,93  $10^{-15}$  г-атмР/кл) получены в опытах с *Asterionella japonica* (Rodhe, 1948; Mackereth, 1953). Определяя содержание фосфора в водорослях в момент прекращения их деления, Фухс (Fush, 1969a) нашел, что его количество у *S. nana* и *Th. fluviatilis* составило  $0,95 \cdot 10^{-15}$  и  $12,5 \cdot 10^{-15}$  г-атмР/кл, что в пересчете на единицу объема соответствует  $1,3 \cdot 10^{-17}$  и  $0,8 \times 10^{-17}$  г-атмР/мк<sup>3</sup>. Согласно нашим расчетам, концентрация фосфора в клетках, показавших минимальный рост на бесфосфорной среде, составила  $0,6—4,0 \cdot 10^{-17}$  г-атмР/мк<sup>3</sup> (табл. 3). Эти величины соответствуют тому минимальному количеству фосфора, которое требуется клетке для одной регенерации. Из данных, представленных на рис. 2, их можно рассчитать более точно. В опыте с *Ch. socialis* при поглощении 1 мкгР образуется  $10 \cdot 10^6$  клеток, что соответствует  $3 \cdot 10^{-17}$  г-атмР/кл, или  $3 \cdot 10^{-17}$  г-атмР/мк<sup>3</sup>. В опытах с *Ditylum* последняя величина составила  $0,4 \cdot 10^{-17}$  г-атмР/мк<sup>3</sup>. Рассчитанное таким же путем количество фосфора, необходимое для одной регенерации у *Ch. gracilis*, составило  $1 \cdot 10^{-17}$ , а для *A. japonica*  $5 \cdot 10^{-17}$  г-атмР/мк<sup>3</sup> (Goldberg et al., 1951; Thomas

а. Dodson, 1968). При прямом определении этих величин у *S. paxa* и *Cylindrotheca closterium* с использованием хемостата Карпентер (Carpenter, 1970) нашел, что минимальное количество фосфора, необходимое для одной регенерации, у этих видов водорослей составляет 1,29 и 1,35 · 10<sup>-17</sup> г-атР/мк<sup>3</sup> соответственно.

Из приведенных выше данных можно видеть, что минимальное содержание внутриклеточного фосфора, измеренного прямым путем и расчетным, различается у разных видов в очень узких пределах. Нам представляется, что эта величина может служить важным экологическим показателем для отдельных видов и фитопланктона в целом, указывая, в каких условиях фосфатного питания находятся в данный момент водоросли.

Поглощение фосфатов из среды водорослями, обедненными и необедненными этим элементом, существенно различается. Водоросли, обедненные по фосфору, будучи помещенными в среду, содержащую фосфат, поглощают его в значительно больших количествах, чем требуется для роста. Кинзлер и Кетчум (Kuenzler a. Ketchum 1962), измеряя скорость поглощения фосфора *Ph. tricornutum* при низких концентрациях фосфатов в среде, показали, что клетки могут удваивать внутриклеточную концентрацию фосфора примерно за 3 ч, тогда как скорость удвоения числа клеток была в шесть раз меньше. В наших экспериментах, как указывалось выше, весь фосфор из среды поглощался в первые 2—3 суток, а в течение последующего времени водоросли делились за счет внутриклеточных запасов. Эти наблюдения указывают также на то, что большая часть поглощенных фосфатов не вовлекается сразу в метаболизм клетки. Интересно отметить, что скорость роста в присутствии фосфатов в среде и после их исчезновения первое время оставалась постоянной, что указывает на сходный механизм включения фосфора из среды и из вакуолей клеток. После расходования определенной части запасенного фосфора, рост клеток начинает постепенно затухать, т. е. лимитирующим фактором становится скорость переноса фосфора через тонопласт в цитоплазму. Однако, независимо от механизма лимитирования, полученные в опытах величины фосфора, лимитирующие скорость роста массовых видов диатомовых водорослей, будут являться важной экологической характеристикой вида. Сопоставляя эти виды с содержанием фосфатов в море, по-видимому, можно ориентировочно судить о влиянии этого элемента на скорость роста фитопланктона.

Количество фосфатов в Черном море в слое 0—100 м, согласно многолетним наблюдениям М. А. Добрянской (1958), находится в пределах 0—50 мкгР/л. В отдельных районах, как например, районах, подверженных материковому стоку, в районе Керченского пролива, в западной части моря содержание фосфатов в поверхностном слое 0—50 м в течение года, как правило, выше 10 мкгР/л. Отметим, что в этих районах наблюдаются самые высокие для открытых вод Черного моря величины первичной продукции (Сорокин, 1964; Финенко, 1966). Сопоставляя эти величины с дан-

ными, полученными в опытах, можно допустить, что в продуктивных районах моря фосфаты не лимитируют скорость роста фитопланктона. В других районах Черного моря отмечается большое непостоянство содержания фосфатов в разные годы. Так, отмечены периоды (1953—1954 гг.), когда в течение всех сезонов, в том числе и в периоды цветений, содержание фосфатов в поверхностном слое удерживается на уровне 7—10  $\text{мкгP/л}$ . При таких концентрациях фосфаты, очевидно, будут лимитировать рост только крупных видов. Однако в данном случае, как и в периоды, когда содержание фосфатов в воде уменьшается до аналитического нуля, интерпретация затруднена тем, что почти во всей акватории Черного моря, начиная с 40—50 м, количество неорганического фосфора не падает ниже 10—30  $\text{мкгP/л}$  (Добержанская, 1958), тогда как слой фотосинтеза распространяется до глубины 60—75 м (Финенко, 1966). Если учесть, что планктонные водоросли способны мигрировать в пределах нескольких десятков метров (Киселев, 1969; Spayda, 1970), то не исключено, что опускаясь на глубины с повышенным содержанием фосфатов, они будут поглощать его и увеличивать внутриклеточное содержание фосфора. Поднимаясь затем в верхние слои, где, как правило, находятся оптимальные световые условия для развития фитопланктона, водоросли могут какое-то время относительно быстро размножаться, несмотря на то, что концентрация фосфатов будет находиться на уровне аналитического нуля. Кроме того, очень вероятно, что в природных условиях концентрации фосфатов, лимитирующие скорость роста фитопланктона, ниже, чем получаемые в опытах. В этом отношении весьма интересные данные получены для *Microcystis aeruginosa* (Gerloff a. Skoog., 1954). Пробы микроцистис, собранные во время цветения в озерах разного типа, показали, что содержание внутриклеточного фосфора в них составляет 0,52—0,98% в то время как концентрация фосфатов в исследованных озерах была значительно ниже, чем в лабораторных средах, при которых достигается такой уровень фосфора в клетках. Эти данные указывают на то, что планктонные водоросли способны накапливать фосфор при очень низком содержании его в воде. Аналогичные результаты получены при цветении *Ch. curvisetus* в Севастопольской бухте (Финенко и др., 1971). Маккерет (Mackereth, 1953), работая с *Asterionella formosa* показал, что этот вид может накапливать фосфор при содержании фосфатов в среде до 0,1  $\text{мкгP/л}$ . Одной из возможных причин накопления фосфора в водорослях при низких его концентрациях в воде может быть то, что при движении водорослей относительно воды резко улучшаются условия для поступления биогенных элементов в клетку. Мунк и Райли (Munk a. Riley, 1952) путем расчетов, используя классические представления о потреблении элементов клеткой, показали, что скорость поглощения биогенных элементов диатомовыми водорослями увеличивается с увеличением скорости их погружения.

Эти примеры лишней раз свидетельствуют о том, что необходимо осторожно использовать данные, полученные в эксперименте для

природных условий. Тем не менее надо думать, что у нас нет оснований сомневаться в лимитирующем влиянии того или иного элемента, когда его содержание в воде превышает величины, лимитирующие скорость роста водорослей, полученные в опыте. Поэтому на основании сопоставления содержания фосфатов в Черном море с концентрациями, которые лимитируют скорость роста водорослей в экспериментальных условиях, можно утверждать, что этот элемент в наиболее продуктивных районах Черного моря, а также в нижних слоях эвфотной зоны, не лимитирует скорость размножения фитопланктона.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Добржанская М. А. Основные черты режима и динамики фосфатов в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1958, т. 10.
- Кабанова М. Г. Органический фосфор как источник питания фитопланктона. Канд. дис. М., 1958.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов, 1. «Наука», М.— Л., 1969.
- Сорокин Ю. И. Продукция фитопланктона в Черном море.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1964, 5.
- Финенко Э. З. Первичная продукция южных морей.— В кн.: Вопросы биоокеанографии. «Наукова думка», К., 1966.
- Финенко Э. З., Тен В. С., Акинина Д. К., Сергеева Л. М., Берсенева Г. П. Пигменты в морских одноклеточных водорослях и интенсивность фотосинтеза.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. «Наукова думка», К., 1971.
- Чернавский Д. С., Иерусалимский Н. Д. О принципе минимума в кинетике ферментативных реакций.— В кн.: Управляемый биосинтез. «Наука», 1966.
- Azad H. S., Borchardt J. A. Variations in phosphorus uptake by algae.— Environ. Sci. and Technol., 1971, 4, 9.
- Carleton J. Population growth in microorganisms limited by food supply.— Ecology, 1957, 48, 5.
- Carpenter E. J. Phosphorus requirements of two planktonic diatoms in steady state culture.— J. Phycol., 1970, 6.
- Chu S. P. The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae. Part II. The influence of the concentration of inorganic nitrogen and phosphate.— J. of Ecology, 1943, 31, 2.
- Dugdale R. C. Nutrient limitation in the sea: Dynamics, identification and significance.— Limnol. and Oceanogr., 1967, 12, 4.
- Eppley R. W., Thomas W. H. Comparison of half — saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton.— J. Phycol., 1969, 5, 4.
- Eppley R. W., Strickland J. D. H. Kinetics of marine phytoplankton growth. Advan. in Microbiolog. of the sea. Ed. M. R. Dropp, E. J. F. Wood, 1968, 1.
- Eppley R. W., Rogers L. N., McCarthy J. J. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton.— Limnol. and Oceanogr., 1969, 14, 6.
- Fuhs G. W. Phosphorus-limited growth of plankton diatoms. Verh. Internat. Limnol., 1969a, 17.
- ✓ Fuhs G. W. Phosphorus content and rate of growth in the diatoms *Cyclotella nana* and *Thalassiosira fluviatilis*.— J. Phycol., 1969b, 5.
- Fuhs G. W., Demmerle S. D., Canelli E., Cain M. Characterization of phosphorus-limited plankton algae. Technical paper N 6. New-York State Depart. of environ. Conserv. Res. and Develop., 1971.

- Gerloff I. G., Skoog F. Cell contents of nitrogen and phosphorus as a measure of their availability for growth of *Microcystis aeruginosa*.— Ecology, 1954, 35
- Goldberg E. D., Walker T. J., Whisenand A. Phosphate utilization by diatoms.— Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole, 1951, 101.
- Ketchum B. H. The absorption of phosphate and nitrate by illuminated cultures of *Nitzschia closterium*.— Amer. J. Bot., 1939, 26.
- Kuenzler E. J. a. Ketchum B. H. Rate of phosphorus uptake by *Phaeodactylum tricorutum*.— Biol. Bull., 1962, 123.
- Mackereth F. J. Phosphate utilization by *Asterionella jormosa*.— J. Exp. Bot., 1953, 4.
- Menzel D. W., Hulbert E. M., Ryther J. H. The effects of enriching Sargasso Sea water on the production and species composition of phytoplankton.— Deep-Sea Res., 1963, 10.
- Monod J. Recherches sur la Croissance des Cultures Bacterienne. Hermann et Cie. Paris, 1942.
- Munk W., Riley G. A. Absorption of nutrients by aquatic plants.— J. Mar. Res., 1952, 11.
- Rodhe W. Environmental requirements of freshwater algae.— Symb. Bot. Upsal., 1948, 10.
- Ryther J. H. a. Guillard R. R. Enrichment experiments as a means of studying nutrients limiting to phytoplankton production.— Deep-Sea Res., 1959, 6.
- Smyda T. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea.— Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1970, 8.
- Spieß E., Richter G., P<sup>33</sup> Markierung der Nucleinsäuren und Bedeutung des Phosphats für Nucleinsäure — Stoffwechsel bei *Euglena gracilis*.— Arch. Microbiol., 1971, 78, 2.
- Strickland L. D. H., Parsons T. R. A Practical Handbook of seawater Analysis. Ottawa, Fisheries Res. Board of Canada, 1968.
- Thomas W. H., Dodson A. N. Effect of phosphate on cell division rates and yield of a tropical oceanic diatom.— Biol. Bull. 1968, 134.

## EFFECT OF INORGANIC PHOSPHORUS ON THE GROWTH RATE IN *DIATOMAEAE*

Z. Z. Finenko, D. K. Krupatkina-Akinina

### Summary

The effect of different inorganic phosphorus concentrations on the growth rate change was studied in seven species of *Diatomeae* isolated from the Black Sea plankton. In all the studied species the cell division rate is shown to increase with a rise of the phosphorus concentration in the environment. On the basis of the obtained data analysis, the phosphorus concentrations are determined for the case when their increase in the environment does not limit the cell division rate. The concentration when  $V/V_m = 0.9$  was chosen for such a value. In the studied species these concentrations varied within 1—30  $\mu\text{g P/l}$ . The highest values were obtained for relatively large species. A tendency to inverse dependence is observed between the ratio of the surface of a cell to its volume and the concentration limiting the growth. The minimum values are calculated for the phosphorus content in cells which accounted for  $0.6 - 4.0 \times 10^{-17} \text{ g-atP}/\mu^3$ .

## ПИТАНИЕ И БАЛАНС ЭНЕРГИИ У ТРОПИЧЕСКИХ КОПЕПОД

*Т. С. Петипа, А. В. Момаков, А. П. Павлютин,  
Ю. И. Сорокин*

Количественная оценка конкретных продукционных возможностей какого-либо сообщества организмов и его отдельных звеньев зависит от скорости поступления в сообщество энергии и ее дальнейшего использования в его пищевых сетях. Для выяснения характера распределения и использования энергии внутри сообщества необходимо изучение баланса вещества и энергии у представителей его главных экологических групп. Последнее было предпринято в 1971 г. во время экспедиции в тропическую зону Тихого океана на борту судна «Витязь». Экспедиция была организована Институтом океанологии АН СССР и посвящена изучению продуктивности тропических пелагических сообществ (50-й рейс).

Главной задачей настоящей работы было определение всех элементов пищевого баланса у тропических копепод из типичного океанического сообщества с устойчивой структурой при максимальном приближении к естественным условиям. Для исследования выбраны рачки, относящиеся к различным экологическим группировкам.

### Методика

Для изучения энергетического баланса тропических веслоногих был использован радиоуглеродный метод, разработанный Ю. И. Сорокиным (1966), который в применении к морским организмам был наиболее подробно описан в работе Петипа, Павловой, Сорокина (1971).

В устойчивых океанических водах наблюдается четкая стратификация в распределении всех форм взвешенного органического вещества. В этом случае на границах резкого изменения факторов среды (термо-и галоклины, резкое падение количества света, уменьшение поступления биогенов и т. п.) обычно наблюдаются большие скопления мертвой и живой органики. В исследованных относительно устойчивых водах тропической зоны Тихого океана максимальные скопления органического вещества были зарегистрированы в тонких слоях водной массы (Виноградов, Гительзон, Сорокин, 1971) (рис. 1). В этих слоях концентрируются многие мелкие и крупные подвижные животные, которые, очевидно, могут потреблять здесь легко доступную и разнообразную пищу.

Учитывая обнаруженные особенности в распределении организмов, опыты по пищевому балансу копепод проводили в смеси бактерий, водорослей и животных. Соотношение кормовых групп и их концентрация соответствовали тем, которые были обнаружены в слое максимального скопления органики. При этом обща

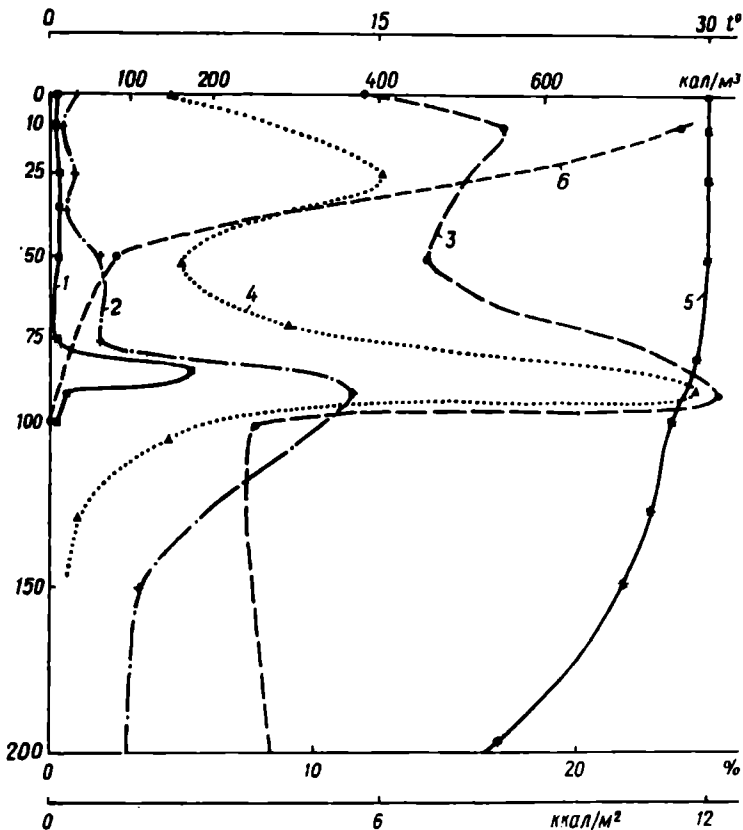


Рис. 1. Примерное вертикальное распределение (в  $\text{ккал}/\text{м}^3$ ) бактерий (1), фитопланктона (2), органической взвеси (3), а также интенсивности биолюминесценции (4, %), температуры (5,  $^{\circ}\text{C}$ ) и интенсивности света (в  $\text{ккал}/\text{м}^2$ ) в устойчивых тропических водах Тихого океана. График построен по материалам 44-го рейса НИС «Витязь».

концентрация пищевых организмов составляла  $1500\text{--}3000 \text{ ккал}/\text{л}$ , или  $1\text{--}3 \text{ г}/\text{л}$ .

Суточный пищевой баланс выражали в виде равенства:

$$R = C_d + R_c + R_s + R_d,$$

где  $R$  — рацион,  $C_d$  — количество накопленного в теле вещества или энергии,  $R_c$  — потери меченой пищи при дыхании,  $R_s$  — твердые выделения — фекалии,  $R_d$  — жидкие органические выделения;  $C_d + R_c = U$  — усвоенная пища,  $R_s + R_d = F$  — неусвоенная пища;  $\frac{U}{R}$  — усвояемость. Каждый опыт по определению

компонентов пищевого баланса у того или иного рачка состоял из трех экспериментов, соответственно числу видов пищи. Каждый вид пищи по очереди метился  $C^{14}$ . Полный суточный рацион определяли суммированием соответствующих меченых компонентов баланса, полученных на трех видах пищи. При оценке суточных рационов и прочих составных частей баланса учитывался суточный ритм питания исследованных видов — наблюдения проводили днем и ночью. Продолжительность кормления животных меченым кормом соответствовала времени его переваривания.

Одновременно с основными экспериментами были поставлены методические опыты, касающиеся точности учета выбрасываемых животными фекалий и выделяемой рачками при дыхании углекислоты. Полученные поправки внесены в результаты. Проверку истинности рационов животных производили по сопоставлению количества усвоенного ими корма с их пищевыми потребностями, вычисленными на основании энергетических трат. Последние были определены по потреблению рачками кислорода в замкнутых сосудах достаточного объема методом Винклера (Шушкина, Павлова, 1973).

В балансовых экспериментах использовались культуры водорослей, бактерий и животных, полученных Л. А. Ланской, главным образом, из Тихого океана в районе работ с разных глубин. Наиболее часто в качестве пищи были использованы следующие объекты: из мелких водорослей — *Amphidinium klebsi*, из крупных *Streptotheca thamensis*; затем естественный бактериопланктон; из животных — смесь мелких каланид, *Undinula darwini*, *Eucalanus attenuatus*, *Temora stylifera*, *Paracalanus parvus*, *Scolecithrix danae*. Все параметры балансовых экспериментов выражались в абсолютных и относительных величинах: в калориях и в процентах от веса организма, выраженного в энергетических единицах. Определение углерода в телах животных осуществлялось двумя способами: методом мокрого сжигания с титрованием бихромата, израсходованного на окисление органики, и прямым методом — путем сжигания в серно-хромовой смеси с последующим определением выделившейся  $CO_2$  в автоматическом самопишущем кулонометре (Люцарев, 1968). Сопоставление данных, полученных двумя способами, дало сходные результаты.

По исследованию элементов энергетического баланса было поставлено 154 опыта с 14 видами животных, из них 8 опытов связаны с обработкой методики.

### Результаты

Наиболее полное и подробное исследование компонентов балансового равенства проведено у шести видов тропических копепод, относящихся к нескольким экологическим группам. Были выбраны следующие представители экологических групп:

*Undinula darwini* — слабо мигрирующий вид (2—2,5 мм), оби-



тающий в верхнем 50—100-метровом слое, по мнению ряда авторов преимущественно растительная форма.

*Pleuromamma abdominalis* — крупный (4—4,5 мм), интенсивно мигрирующий в пределах 50—500-метрового слоя, рачок известен как потребитель смешанной, растительной и животной пищи;

*Candacia aethiopica* и *Euchaeta marina* — слабо мигрирующие обитатели верхнего 200—300-метрового слоя, средний размер 2,2—3 мм, большинство авторов относят этих веслоногих к типичным хищникам.

*Oncaea venusta* — немигрирующий представитель так называемых сосущих хищников; обитает, главным образом, в верхних слоях моря (до 250 м). Мелкая форма — до 1,2 мм;

*Rhincalanus nasutus* и *R. cornutus* — малоподвижные, парящие но мигрирующие обитатели более глубоких слоев (от 100—200 до 500 м). Размер 3—3,4 мм; известны как растительная формы.

Результаты непосредственных определений исходных компонентов балансового равенства в кратковременных опытах ( $R_1 = R_2 + r_c + r_s + r_d$ ) у отмеченных видов представлены в табл. 1, результаты расчета суточных показателей баланса ( $R = C_d + R_c + R_s + R_d$ ) — в табл. 2, состав суточного рациона — в табл. 3. Как видно из данных табл. 3, исследованные виды тропических копепод (размер от 1 до 4,5 мм) при содержании на смешанном корме потребляли все предлагаемые им группы кормовых объектов — бактерий, водорослей и животных. Однако степень потребления копеподами тех или иных пищевых организмов была различной. Потребление животной пищи у всех копепод оказалось максимальным (51—92% рациона). Бактериальный корм в наименьшей степени (1,3—4% рациона) потреблялся хищничающими животными — *Euchaeta*, *Candacia*, *Oncaea*. У других форм — *Undinula*, *Rhincalanus*, *Pleuromamma* — бактерии составляли 8—14% рациона. Относительно мелкие водоросли (*Amphidinium* и др.), которые были использованы в опытах, в наибольшей степени (до 35%) потреблялись теми видами (*Undinula*), которые способны в течение длительного времени подгонять пищевые объекты ко рту вращательными движениями ротных конечностей. У остальных видов, в том числе и у преимущественно хищников, мелкие водоросли составляли 6—22% рациона.

Специальные опыты были проведены по оценке потребления рачками крупных водорослей. Оказалось, что у многих видов потребление крупных водорослей (*Streptothecca thamensis*) из смеси кормовых организмов значительно выше, чем мелких (табл. 4). Особенно резко (в 10—15 раз) повышается роль крупных водорослей в рационе крупных потребителей смешанной пищи (*Pleuromamma*) и некоторых хищников (*Candacia*). В то же время у других хищных форм (*Euchaeta*, *Oncaea*) значение крупных и мелких водорослей в рационе почти одинаково (табл. 3, 4). Усвоение разных групп кормовых объектов при смешанном корме у исследованных

Исходные компоненты энергетического баланса (накопленное в теле вещество —  $R_2$ , рацион —  $R_1$ ) у тропических копепод в кратковременном

Вид	Время суток	Число опытов	Количество животных в опыте	$R$
-----	-------------	--------------	-----------------------------	-----

Кормление животной пищей (продолжитель

<i>Undinula darwini</i>	День	3	10	$30,91 \pm 18,97$
	Ночь	3	14	$23,48 \pm 5,63$
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	День	3	8	$12,02 \pm 3,96$
	Ночь	3	6	$11,25 \pm 6,43$
<i>Candacia aethiopica</i>	День	5	10	$9,34 \pm 4,41$
	Ночь	4	12	$6,50 \pm 2,91$
<i>Euchaeta marina</i>	День	6	10	$23,61 \pm 12,82$
	Ночь	5	10	$74,68 \pm 33,97$
<i>Oncaea</i> sp.	День	2	3	$0,72 \pm 0,42$
	Ночь	3	3	$4,93 \pm 3,04$
<i>Rhincalanus nasutus</i> and <i>R. cornutus</i>	День	3	11	$10,88 \pm 2,09$
	Ночь	2	9	$22,75 \pm 6,65$

Кормление растительной пищей (продолжитель

<i>Undinula darwini</i>	День	3	10	$18,76 \pm 8,78$
	Ночь	3	19	$7,72 \pm 3,25$
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	День	4	11	$5,40 \pm 2,02$
	Ночь	5	6	$5,33 \pm 1,18$
<i>Candacia aethiopica</i>	День	3	10	$0,36 \pm 0,06$
	Ночь	2	9	$0,61 \pm 0,37$
<i>Euchaeta marina</i>	День	6	9	$0,30 \pm 0,11$
	Ночь	1	15	0,13
<i>Oncaea</i> sp.	День	1	23	1,56
	Ночь	3	17	$0,56 \pm 0,19$
<i>Rhincalanus nasutus</i> and <i>R. cornutus</i>	День	3	10	$1,17 \pm 0,65$
	Ночь	3	11	$0,15 \pm 0,04$

Кормление бактериальной пищей (продолжитель

<i>Undinula darwini</i>	День	3	10	$2,10 \pm 0,91$
	Ночь	3	14	$6,27 \pm 0,64$
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	День	3	8	$0,98 \pm 0,36$
	Ночь	5	5	$2,05 \pm 0,72$
<i>Candacia aethiopica</i>	День	2	14	$0,14 \pm 0,06$
	Ночь	3	11	$0,14 \pm 0,02$
<i>Euchaeta marina</i>	День	3	10	$0,28 \pm 0,03$
	Ночь	2	14	$0,28 \pm 0,08$
<i>Oncaea</i> sp.	День	1	30	0,04
	Ночь	3	24	$0,17 \pm 0,05$
<i>Rhincalanus nasutus</i> and <i>R. cornutus</i>	День	4	11	$1,39 \pm 0,78$
	Ночь	3	8	$0,46 \pm 0,07$

Таблица 1  
выделенная углекислота —  $r_c$ , фекалия —  $r_f$ , выделенное органическое вещество —  $r_d$   
опыте при  $t = 27-27,5^\circ \text{C}$  (в  $\text{кал} \times 10^{-4}$ )

$r_c$	$r_f$	$r_d$	$R_1$
-------	-------	-------	-------

ночь опыта днем — 3, ночью 1,5 ч)

28,90 ± 14,72	27,27 ± 11,79	13,46 ± 2,14	100,44 ± 55,38
33,97 ± 19,32	22,37 ± 5,48	8,50 ± 2,75	88,32 ± 41,63
96,59 ± 30,55	5,04 ± 2,74	13,30 ± 6,68	126,95 ± 34,91
362,20 ± 176,10	156,13 ± 42,03	77,27 ± 42,03	606,85 ± 254,30
7,53 ± 4,90	10,74 ± 6,66	50,30 ± 22,61	77,91 ± 49,59
55,70 ± 30,41	13,89 ± 5,36	27,90 ± 18,24	104,00 ± 39,68
5,28 ± 0,53	8,30 ± 4,88	58,06 ± 45,65	95,26 ± 60,27
93,04 ± 20,25	50,80 ± 10,37	21,65 ± 7,62	240,12 ± 34,84
4,00 ± 0,69	3,51 ± 1,36	3,86 ± 1,14	12,09 ± 3,61
21,42 ± 9,45	23,04 ± 11,37	27,62 ± 18,07	77,01 ± 32,56
1,69 ± 0,51	1,06 ± 0,06	6,16 ± 3,68	19,79 ± 1,33
75,00 ± 12,00	50,02 ± 2,35	18,38 ± 10,39	166,15 ± 26,74

ночь опыта днем — 1,6, ночью — 0,7 ч)

9,59 ± 3,11	15,17 ± 5,26	6,22 ± 3,18	49,74 ± 20,89
5,82 ± 2,55	5,90 ± 2,53	1,41 ± 1,10	20,85 ± 9,16
0,78 ± 0,27	7,32 ± 2,32	0,43 ± 0,12	13,93 ± 3,20
13,60 ± 3,36	4,38 ± 0,84	8,04 ± 3,28	31,35 ± 10,19
0,29 ± 0,08	0,56 ± 0,16	0,18 ± 0,07	1,39 ± 0,49
0,40 ± 0,06	3,98 ± 2,17	0,52 ± 0,18	5,50 ± 2,05
1,53 ± 0,41	0,28 ± 0,08	0,34 ± 0,22	2,43 ± 0,44
0,80	6,67	0,10	7,70
0,40	15,21	0,44	17,61
0,30 ± 0,14	1,09 ± 0,56	0,18 ± 0,18	2,14 ± 1,00
0,48 ± 0,28	1,13 ± 0,32	0,82 ± 0,22	3,60 ± 0,58
3,30 ± 0,95	5,72 ± 3,61	0,92 ± 0,18	10,09 ± 4,28

ночь опыта днем — 1,6, ночью — 0,7 ч)

1,03 ± 0,21	3,34 ± 1,29	0,33 ± 0,07	6,81 ± 1,71
2,77 ± 0,14	5,31 ± 0,61	0,43 ± 0,28	14,78 ± 0,76
1,30 ± 0,91	1,37 ± 0,16	0,54 ± 0,04	4,19 ± 0,81
13,85 ± 3,83	10,46 ± 2,65	0,72 ± 0,19	27,08 ± 6,93
0,08 ± 0,04	0,23 ± 0,007	0,01 ± 0,007	0,45 ± 0,11
0,07 ± 0,06	0,57 ± 0,22	0,02 ± 0,004	0,74 ± 0,23
0,71 ± 0,45	0,98 ± 0,48	0,36 ± 0,15	2,34 ± 0,73
0,80 ± 0,36	1,03 ± 0,54	0,009 ± 0,007	2,20 ± 1,22
0,03	0,09	0,27	0,43
0,13 ± 0,09	0,12 ± 0,02	0,36 ± 0,15	0,78 ± 0,49
1,08 ± 0,15	3,48 ± 2,08	0,20 ± 0,06	6,16 ± 2,64
1,18 ± 0,50	8,48 ± 2,83	0,42 ± 0,16	10,54 ± 3,40

Суточные показатели пищевого баланса ( $C_d$  — накопление в теле;  $R_c$  — траты при дыхании, чеческое вещество,  $F$  — неусвоенное вещество,  $R$  — рацион) у массовых тропических колепод

Вид	Размер, мм	Вес, ккал	Время исследования	Число опытов	Количество животных в опыте	$C_d$		$R_c$	
						ккал $\times 10^{-3}$	%	ккал $\times 10^{-3}$	%
<i>Undinula darwini</i>	2,42	0,293	День	9	10	30,423	10,4	21,105	7,2
	2,2	0,22	Ночь	9	14	40,224	18,3	37,972	17,7
	2,3	0,251	Сутки	18	12	70,647	28,1	60,077	23,9
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	4,33	1,519	День	10	9	10,406	0,7	43,241	2,8
	4,11	1,29	Ночь	13	5	20,388	1,6	309,698	24,0
	4,2	1,417	Сутки	23	7	30,794	2,2	352,939	24,9
<i>Candacia aethiopica</i>	2,2	0,347	День	10	10	4,427	1,3	3,542	1,0
	2,4	0,451	Ночь	9	11	5,982	1,3	41,338	9,2
	2,33	0,413	Сутки	19	11	10,409	2,5	44,880	10,9
<i>Euchaeta marina</i>	3,0	0,544	День	15	9	10,612	1,9	4,109	0,7
	3,1	0,600	Ночь	8	10	55,192	9,2	70,559	11,7
	3,05	0,572	Сутки	23	10	65,804	11,5	74,668	13,1
<i>Oncaea</i> sp	1,17	0,071	День	4	30	1,623	2,3	2,073	2,9
	1,12	0,062	Ночь	9	21	4,804	7,7	16,347	26,3
	1,14	0,065	Сутки	13	25	6,427	9,9	18,420	28,3
<i>Rhincalanus nasutus</i> and <i>R. cornutus</i>	3,4	0,776	День	10	11	6,781	0,8	2,008	0,2
	3,0	0,533	Ночь	8	9	17,615	3,3	62,142	11,6
	3,2	0,646	Сутки	18	10	24,396	3,8	64 150	9,9

\* Животные были активны, но питались в некоторых опытах слабо.

Состав суточного рациона массовых форм колепод (в ккал и % общего рациона) водорослями и бактериями)

Вид	Размер, мм	Вес, ккал	Состав смешанного корма	Концентр. корма, ккал/г	Обратная удельная активность $C_f \times 10^{-3}$	$C_d$		$R_c$	
						ккал	%	ккал	%
<i>Undinula darwini</i>	2,3	0,251	Calanidae <i>Amphidinium</i> Бактерии	1,8	1460,0	0,0304	14	0,0372	18
				0,374	6,8	0,0281	13	0,0175	8
				0,164	5,3	0,0121	5	0,0054	2
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	4,2	1,417	Calanidae <i>Amphidinium</i> , <i>Glenodinium</i> Бактерии	2,5	400,0	0,0134	2	0,3059	50
				0,337	14,4	0,0132	2	0,0231	4
				0,460	5,4	0,0042	0,7	0,0239	4

Таблица 2

U — усвоенное вещество, R<sub>s</sub> — фекалии, R<sub>d</sub> — выделенное растворенное органи-  
при кормлении смешанной пищей (в кал и % веса тела) при t = 27—28° С

U		R <sub>s</sub>		R <sub>d</sub>		F		R		U/R <sup>100</sup> %	Пищевые потребности	
кал × 10 <sup>-3</sup>	%	кал × 10 <sup>-3</sup>	%	кал × 10 <sup>-3</sup>	%	кал × 10 <sup>-3</sup>	%	кал × 10 <sup>-3</sup>	%		кал	%
51,528 79,195 130,723	17,6 36,0 52,0	26,919 34,827 61,746	9,2 15,8 24,6	11,169 9,241 20,410	3,8 4,2 8,1	38,088 44,068 82,156	13,0 20,0 32,7	89,616 123,263 212,879	30,6 56,0 84,8	57 64 61		20
53,648 330,087 383,735	3,5 25,6 27,1	9,302 138,461 147,763	0,6 10,7 10,4	6,515 70,861 77,376	0,4 5,5 5,5	15,817 209,322 225,139	1,0 16,2 15,9	69,465 539,409 608,874	4,6 41,8 43,0	77 61 64	0,2077	15
7,969 47,320 55,289	2,3 10,5 13,4	5,267 17,655 22,212	1,5 3,9 5,5	21,785 21,258 43,043	6,3 4,7 10,4	27,052 38,913 65,955	7,8 8,6 16,0	35,021 86,204 121,225	10,1 19,1 29,4	23 55 46	0,1014	24
14,721 125,75 140,47	2,4 20,9 24,5	4,603 49,790 54,393	0,8 8,3 9,5	25,541 16,117 41,658	4,7 2,7 7,3	30,144 65,907 96,051	5,5 11,0 16,8	44,865 191,659 236,524	8,2 31,9 41,3	33 66 59	0,1604	28
3,696 21,150 24,846	5,2 34,1 38,2	14,070 19,228 33,298	19,8 31 51	2,243 22,242 24,485	3,1 35,8 37,6	16,314 41,471 57,785	22,9 66,8 88,9	20,010 62,621 82,631	28,1 101,0 127,1	18 34 30	0,0122	19
8,789 79,757 88,546	1,1 15,0 13,7	4,241 59,945 64,186	0,5 11,2 9,9	3,486 15,620 19,116	0,4 2,9 2,9	7,727 75,573 83,300	1,0 14,2 12,9	16,516 155,330 171,846	2,1 29,1 26,6	53 51 52	0,0388	6

Таблица 3

из тропической зоны Тихого океана (при кормлении смешанной пищей — животными.  
при t = 27—28° С

U		R <sub>s</sub>		R <sub>d</sub>		F		R			U/R <sup>100</sup> %
кал	%	кал	%	кал	%	кал	%	кал	%	Вес тела, %	
0,0676 0,0456 0,0175	32 21 8	0,0281 0,0222 0,0115	13 10 5	0,0120 0,0074 0,0010	6 4 0,5	0,0400 0,0296 0,0125	19 14 6	0,1077 0,0752 0,0300	51 35 14	43 30 12	63 61 58
0,3193 0,0363 0,0271	52 6 5	0,1161 0,0132 0,0184	19 2 3	0,0621 0,0136 0,0016	10 2 0,3	0,1783 0,0268 0,0200	29 4 3	0,4976 0,0632 0,0481	82 10 8	35 4,4 3,4	64 57 56

Вид	Размер, мм	Вес, мг	Состав смешанного корма	Концентрация корма, мг/л	Обратная удельная активность $C_1 \times 10^{-6}$	$C_d$		$R_c$	
						мг	%	мг	%
<i>Candacia aethiopica</i>	2,33	0,413	Calanidae <i>Amphidinium</i> Бактерии	2,7	1100,0	0,0088	7	0,0439	36
				0,257	24,2	0,0013	1	0,0009	0,7
				0,297	6,5	0,0003	0,3	0,0001	0,07
<i>Euchaeta marina</i>	3,05	0,572	Calanidae <i>Amphidinium</i> Бактерии	2,5	528,0	0,0647	27	0,0702	30
				0,157	11,3	0,0005	0,2	0,0026	1,2
				0,318	6,4	0,0007	0,3	0,0019	1
<i>Oncaea venusta</i>	1,14	0,065	Calanidae <i>Amphidinium</i> Бактерии	2,2	246,0	0,0039	5	0,0174	21
				0,339	10,9	0,0022	3	0,0008	1
				0,391	5,6	0,0003	0,4	0,0002	0,3
<i>Rhincalanus nasulus</i> and <i>R. cornutus</i>	3,2	0,646	Calanidae <i>Amphidinium</i> Бактерии	2,2	412,0	0,0213	12,4	0,0555	32
				0,314	13,2	0,0012	0,7	0,0058	3
				0,422	5,0	0,0019	1	0,0028	2

Суточный баланс энергии у самок тропических копепод при потреблении крупных при  $f^0 =$

Вид потребителя	Размер, мм	Вес, мг	Вид корма	Концентрация корма, мг/л	Количество животных в опыте	$C_d$	
						мг $\times 10^{-3}$	%
<i>Euchaeta marina</i>	3,0	0,517	<i>Streptothea</i> Бактерии Calanidae	0,243 0,0028 1,98	10	2,225	0,4
<i>Oncaea venusta</i>	1,0	0,044	<i>Streptothea</i> Бактерии Calanidae	0,243 0,0028 1,98	24	1,387	3,0
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	4,2	1,417	<i>Streptothea</i> Бактерии Calanidae	0,243 0,0028 1,98	8	303,768	21
<i>Candacia aethiopica</i>	1,6	0,134	<i>Streptothea</i> Бактерии Calanidae	0,243 0,0028 1,98	8	0,600	0,4

\* Число опытов для каждого вида потребителей равно 3.

Продолжение табл. 3

U		R <sub>s</sub>		R <sub>d</sub>		F		R			U/R × 100, %
кал	%	кал	%	кал	%	кал	%	кал	%	Вес тела, %	
0,0527 0,0022 0,0004	43 1,7 0,3	0,0147 0,0070 0,0011	12 6 0,9	0,0420 0,0010 0	35 1 0,03	0,0567 0,0080 0,0012	47 7 0,93	0,1094 0,0102 0,0016	90 8,7 1,3	26 2,5 0,4	48 21 26
0,1348 0,0030 0,0026	57 1,4 1,3	0,0406 0,0112 0,0025	17 4,8 1	0,0408 0,004 0,0004	17 0,2 0,2	0,0814 0,0117 0,0029	34 5 1,3	0,2163 0,0147 0,0055	91 6,4 2,6	38 2,6 0,9	62 21 47
0,0213 0,0030 0,0005	26 4 0,7	0,0183 0,0143 0,0007	22 17 0,8	0,0218 0,0006 0,002	26 1 2,5	0,0402 0,0149 0,0027	48 18 3,3	0,0614 0,0180 0,0032	74 22 4	94 28 5	35 17 17
0,0768 0,0070 0,0047	45 4 3	0,0370 0,0104 0,0168	22 6 10	0,0161 0,0022 0,0008	9 1 0,5	0,0530 0,0125 0,0177	31 7 10	0,1298 0,0196 0,0225	76 11 13	20 3 3,5	59 36 21

Таблица 4  
водорослей из смеси пищевых объектов (в кал × 10<sup>-3</sup> и % веса тела)  
27—28° С

R <sub>0</sub>		U		R <sub>s</sub>		R <sub>d</sub>		F		R		U/R × 100, %
кал × 10 <sup>-3</sup>	%	кал × 10 <sup>-3</sup>	%	кал × 10 <sup>-3</sup>	%	кал × 10 <sup>-3</sup>	%	кал × 10 <sup>-3</sup>	%	кал × 10 <sup>-3</sup>	%	
0,788	0,15	3,014	0,6	1,423	0,27	0,650	0,12	2,073	0,4	5,087	1,0	59
0,205	0,5	1,592	3,6	9,630	22	0,462	1,0	10,092	23	11,689	27	14
207,792	15	511,560	36	62,424	4,4	33,336	2,3	96,760	6,7	607,320	43	84
7,080	5,3	7,680	5,7	25,080	19	14,880	11	39,960	30	47,640	36	16

видов различно. Усвоение животной пищи у всех копепод максимально — 35—64%, в среднем 55% потребленного животного корма. Растительная и бактериальная пища усваивается у всех исследованных форм слабее, но примерно одинаково: в среднем 36—37,5% всего потребленного растительного и бактериального корма соответственно. Хуже всего водоросли и бактерии усваиваются хищничающими животными (*Oncaea*, *Candacia*) (табл. 3).

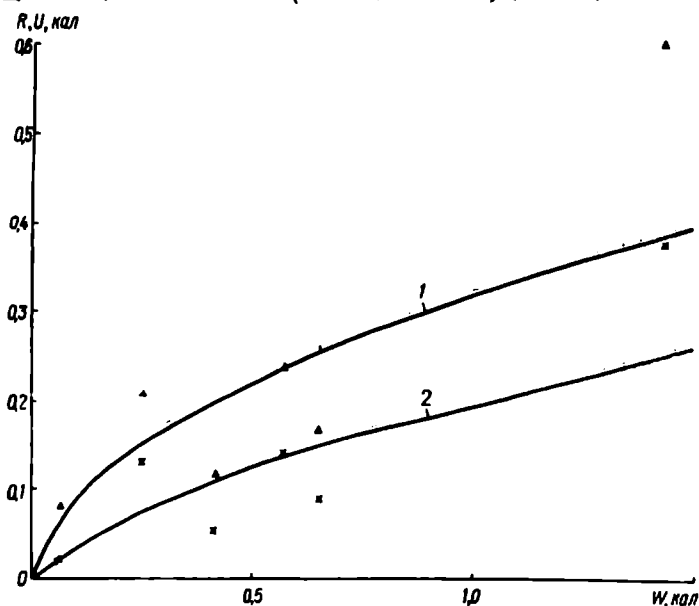


Рис. 2. Зависимость потребления ( $R$ , 1) и усвоения ( $U$ , 2) пищи от веса тела у тропических копепод при 27—29°.

$$R = 0,318W^{0,523}$$

Отклонение измерений относительно теоретической кривой равно  $\pm 0,186$ .

$$U = 0,196W^{0,738}$$

Отклонение измерений относительно теоретической кривой равно  $\pm 0,233$ .

Общая среднесуточная усвояемость ( $\frac{U}{R}$ ) у тропических копепод при смешанном корме колеблется от 30 до 64%, составляя в среднем 52%. Наиболее низкая усвояемость (30%) обнаружена у мелкой *Oncaea* (табл. 2). Сопоставление величин усвояемости в дневное и ночное время суток у всех копепод позволило обнаружить определенную тенденцию: у хищничающих рачков (*Euchaeta*, *Candacia*, *Oncaea*) усвояемость ночью вдвое выше, чем днем; у потребителей смешанной пищи (в данном случае *Undinula*, *Pleuromamma*, *Rhincalanus*) она днем и ночью одинакова (табл. 2).



Неусвоенное вещество ( $F$ ), состоящее из твердых и жидких выделений, при потреблении смешанного корма у исследованных видов составляло 36—70% рациона, или 13—89% веса тела. Твердые выделения — фекалии ( $R_s$ ) у всех копепод составляли 5—51% веса тела рачков. У *Pleuromamma*, *Undinula*, *Rhincalanus*, при небольшом различии в потреблении растительной и животной пищи, твердые фекалии вдвое-втрое обильнее жидких выделений. У этих видов они составляли 10—24% веса тела, жидкие — 3—8%. При преимущественно хищном питании наблюдается или обратная картина или количество твердых (5,5—51%) и жидких (7—37% веса тела) выделений одинаково (табл. 2).

Полный суточный рацион у рассмотренных видов (размер от 1 до 4,5 мм, содержание энергии — от 0,065 до 1,4 кал/экз) колеблется от 27 до 127% веса тела (табл. 2). По мере увеличения размера и веса рачков относительный рацион падает. Зависимость суточного рациона исследованных тропических копепод от веса их тела, выраженного в энергетических единицах (рис. 2) может быть описана следующей формулой:

$$R = 0,318W^{0,523}$$

Для зависимости количества усвоенной за сутки пищи от веса тела рачков, также выраженного в энергетических единицах, получено аналогичное выражение —  $U = 0,196W^{0,798}$ .

Суточный ритм в питании тропических копепод в кратковременных опытах вскоре после вылова рачков четко выражен. У форм, обитающих в верхних слоях до 150 м (*Undinula*, *Candacia*), ночное питание в 2 раза интенсивнее дневного; у копепод, опускающихся до 300 м (*Oncaea*, *Euchaeta*) — в 4 раза; у рачков, обитающих днем в слое 300—500 м (*Pleuromamma*, *Rhincalanus*), ночное питание в 10 раз превышает дневное (табл. 2).

Полученные материалы по пищевому балансу тропических копепод были использованы для определения избирательности в питании исследованных видов. Об избирательности судили по индексу элективности ( $E = \frac{A_n - A_c}{A_n + A_c}$ ), введенному В. С. Ивлевым (1955). Сопоставление индексов элективности у разных видов копепод позволило сделать следующее заключение.

*Undinula* и *Rhincalanus* способны активно выбирать животных, водоросли или бактерий в зависимости от соотношения размеров пищевых объектов и их концентраций в среде. *Pleuromamma* и *Candacia* активно выбирают животных и водорослей, особенно крупных. *Euchaeta* выбирает животных, иногда водорослей, бактерий обычно избегает. *Oncaea* может активно выбирать мелких и крупных животных и водорослей, бактерий активно избегает (табл. 5).

Таблица 5

## Элективность (Е) в питании массовых форм тропических копепод

Вид животного	Время суток	Вид корма	Концентрация корма в среде, ккал/л	Отношение каждого вида корма в среде, Ас, %	Суточное потребление корма, ккал/экз	Относительное значение каждого вида корма в рационе, Ап, %	$E = \frac{A_p - A_c}{A_p + A_c}$
<i>Undinula darwini</i>	День	Животные	0,78	44	0,043189	48	+0,043
		Водоросли	0,70	39	0,040836	46	+0,082
		Бактерии	0,31	17	0,005591	6	-0,48
	Ночь	Животные	1,41	66	0,064474	52	-0,12
<i>Oncaea sp.</i>	День	Животные	2,28	61	0,005199	26	-0,40
		Водоросли	0,63	17	0,014458	72	+0,62
		Бактерии	0,80	22	0,000353	2	-0,83
	Ночь	Животные	1,38	53	0,056218	90	+0,26
<i>Rhincalanus nasutus and R. cornutus</i>	День	Животные	1,53	63	0,008510	52	-0,096
		Водоросли	0,35	14	0,002956	18	+0,12
		Бактерии	0,56	23	0,005050	30	+0,13
	Ночь	Животные	2,62	65	0,121311	78	+0,091
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	День	Животные	0,41	10	0,016649	11	+0,05
		Водоросли	1,03	25	0,017391	11	-0,39
		Бактерии	1,80	57	0,054588	79	+0,16
	Ночь	Животные	0,45	14	0,011437	16	+0,07
<i>Candacia aethiopia</i>	День	Водоросли	0,90	29	0,003440	5	-0,71
		Бактерии	3,93	72	0,443000	82	+0,06
		Животные	0,41	7	0,051727	10	+6,18
	Ночь	Животные	1,13	21	0,044682	8	-0,45
<i>Euchaeta marina</i>	День	Животные	2,85	72	0,033501	96	+0,14
		Водоросли	0,39	10	0,001142	3	-0,54
		Бактерии	0,70	18	0,000378	1	-0,89
	Ночь	Животные	4,12	82	0,075920	88	+0,035
<i>Euchaeta marina</i>	День	Водоросли	0,012	1,0	0,001995	4,4	+0,29
		Бактерии	0,42	14	0,001913	4,3	-0,53
		Животные	2,62	85	0,040957	91	+0,034
	Ночь	Животные	3,56	81	0,175324	91	+0,058
Ночь	Водоросли	0,41	9	0,012705	7	-0,12	
	Бактерии	0,42	10	0,003630	2	-0,67	

### Обсуждение и выводы

Настоящая работа представляет собой продолжение исследований по питанию тропического зоопланктона, проведенных в 44-м рейсе н/и судна «Витязь» в тропическую зону Тихого океана в 1968—1969 гг.

В 44-м рейсе был изучен состав пищи у наиболее распространенных тропических копепод, относящихся к различным экологическим группировкам, и установлена зависимость потребления и использования отдельных видов корма от концентрации. Рачки содержались на монокультурах различных пищевых объектов. Было обнаружено, что копеподы в тропической зоне обладают высокой трофической пластичностью и способны потреблять самые различные пищевые организмы. Сопоставление полученного рациона копепод (главным образом усвоенной его части) с их теоретическими пищевыми потребностями показало, однако, что за счет какого-либо одного вида корма, например, одних только водорослей или бактерий, пищевые потребности рачков не удовлетворяются. Только потребление животной пищи обеспечивало копеподам полноценный рацион. Результаты этой работы позволили сделать предварительный вывод о том, что в устойчивых тропических водах при низкой биомассе планктона, как и прочей взвешенной органики, и его значительном видовом разнообразии большинство видов копепод должны быть всеядными и степень хищничества планктонных животных резко возрастает (Петипа, Павлова, Сорокин, 1971).

Чтобы окончательно разрешить этот вопрос, необходимо было исследовать пищевой баланс копепод при их питании смешанным кормом, что и наблюдается в реальных условиях, в море. В связи с этим, в настоящей работе был применен новый подход — был использован радиоуглеродный метод для оценки степени потребления и усвоения морскими копеподами различных организмов (животные, водоросли, бактерии) из смеси этих объектов.

Полученные результаты полностью подтвердили сделанные ранее предварительные выводы. Действительно, в устойчивых водах при отсутствии постоянного достаточно интенсивного поступления биогенов, а также развития высокой биомассы первичных продуцентов основная масса зоопланктона — веслоногие рачки — практически оказываются всеядными, а потребление и усвоение животной пищи у всех видов максимально. Только при потреблении смешанного корма тропические копеподы удовлетворяют свои дыхательные потребности (см. табл. 2).

Анализ полученных материалов показал, что в тропических устойчивых водах не следует делить зоопланктон на хищников, растительноядных и потребителей смешанной пищи. То или иное соотношение пищевых объектов в рационе копепод обусловлено, очевидно, особенностями функциональной морфологии их ротового аппарата, некоторыми физиологическими свойствами и конкретными условиями обитания рачков. Все эти признаки характеризуют

конкретный тип питания животного. Поэтому мы полагаем, что правильнее проводить деление организмов для оценки их роли в пищевых сетях сообществ по иному принципу, а именно, с учетом всех потенциальных возможностей организмов и конкретной обстановки данного водоема. Выделение и описание новых типов питания копепод будет сделано в отдельном исследовании.

Анализируя частные результаты данной работы, можно сказать следующее. Зависимости суточного рациона тропических копепод и его усвоенной части от веса тела при 27—29° С выражаются равенствами, аналогичными тем, которые получены для копепод и других ракообразных из умеренных вод при 17—25° С. При этом значения показателей степени при весе ( $W$ ) в формулах для тропических рачков не выходят за пределы наиболее распространенных известных величин этого коэффициента (Сущенко, Хмелева, 1967; Сущенко, 1969; Петипа, 1971).

Эксперименты показали, что при питании копепод смесью различных пищевых организмов, содержащихся в среде в избыточном количестве (это явление наблюдается в отмененных выше тонких слоях водной массы), рачки выбирают и потребляют в наибольшем количестве любые виды корма, которые оказываются наиболее доступными и более полно удовлетворяющими их пищевые потребности. Чаще всего такими пищевыми объектами оказываются животные и крупные водоросли для относительно крупных потребителей (свыше 1,5 мм) и более мелкие животные и водоросли для мелких потребителей (до 1,5 мм). Бактерии, в целом, в питании копепод играют несущественную роль (см. табл. 2 и 5).

Средняя усвояемость пищи (52%) при смешанном избыточном питании относительно невелика и мало отличается от усвояемости, наблюдаемой в опытах с одним сортом пищи, также находящимся в избытке (Петипа, Павлова, Сорокин, 1971). Однако, как правило, из смеси пищевых объектов хуже всего усваиваются те виды, которые в данных условиях для данных потребителей служат второстепенным кормом (табл. 3). Некоторую роль в уменьшении усвояемости отдельных видов корма (водорослей, например) может играть наличие в них большого количества плохо усваиваемой золы (Copper, 1966). С другой стороны, постоянно хищничающие формы (*Euchaeta* и др.), очевидно, менее приспособлены к перевариванию растительной пищи. Содержанием большого количества золы в растительных кормах можно объяснить, по-видимому, и тот факт, что у копепод при значительной роли в рационе водорослей, как и при одних водорослях (Петипа и др., 1971), твердые фекалии значительно обильнее неусвоенных жидких выделений; при потреблении в основном животной пищи, количество твердых и жидких выделений у рачков чаще всего одинаково (табл. 2, 3).

Почему происходит понижение усвояемости в дневное время у форм, наиболее постоянно потребляющих животную пищу, объяснить трудно. Ни состав пищи, ни двигательная активность, ни интенсивность питания не оказывают, вероятно, здесь определяющего

влияния. Поэтому возможно, что усвоение пищи как физиологический процесс, у хищников имеет свой определенный и независимый суточный ритм.

Относительно низкая усвояемость в целом, наблюдающаяся при избыточном питании, обусловлена, очевидно, быстрым пропуском пищи через кишечник с быстрым усвоением легко ассимилируемых частей корма (например, жидких жиров — масел). Такой способ потребления и усвоения пищи, по-видимому, оказывается более выгодным, так как позволяет животным скорее и полнее удовлетворять свои пищевые потребности. Возможность быстрого усвоения жидких жиров была проанализирована ранее (Петипа, 1964).

Отмеченное в разделе о результатах закономерное изменение суточного ритма питания у исследованных копепод, обитающих в различной по толщине водной массе, связано, очевидно, с разной амплитудой и интенсивностью их суточных вертикальных миграций или с разной степенью их двигательной активности в дневное и ночное время. Энергетические расходы на движение рачки покрывают интенсивным ночным питанием. По данным М. Е. Виноградова (1968), именно *Pleuromamma* относится в тропиках к интерзональным, интенсивно мигрирующим видам. Подобная зависимость обнаружена и в Черном море (Петипа, 1964).

Сопоставляя и критически анализируя имеющиеся материалы по питанию копепод (Mullin, 1966; Арашкевич, 1969; Самышев, 1970; Вышкварцева, 1972, и др.), можно сделать следующий основной вывод.

Веслоногие рачки, вследствие особенностей функциональной морфологии ротового аппарата и физиологии пищеварения имеют возможность в разных условиях среды применять различные способы захвата пищевых объектов и потреблять разнообразную пищу. В зависимости от конкретных условий водоема у копепод устанавливается тот или иной тип питания, который может меняться при смене окружающих условий. В то же время на формирование типа питания копепод оказывает влияние степень их приспособленности к потреблению определенных пищевых объектов. Итак, в устойчивых океанических водах тропической зоны Тихого океана вследствие специфических условий среды (см. выше) основная масса копепод является потребителями самой разнообразной пищи. При этом наибольшую роль в их рационе играет высоко калорийная пища животного происхождения. Значение же растительных и бактериальных кормов снижается. Потребление организмами тропических вод смешанной пищи подтверждается отсутствием резких различий и в уровне дыхания тропических животных из разных экологических групп (Шушкина, Виленкин, 1971).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Арашкевич Е. Г. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана. — Океанология, 1969, 9, 5.  
Виноградов М. Е. Вертикальное распределение океанического зооплankтона. «Наука», М., 1968.

- Виноградов М. Е., Гительзон И. И., Сорокин Ю. И. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука» М., 1971.
- Вышкварцева Н. В. Функциональная морфология ротовых конечностей и филогенетические отношения видов *Calanus* (Copepoda, Calanoida). Автореф. канд. дис. Л., 1972.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология рыб. Пищепромиздат, М., 1955.
- Люцарев С. В. Метод и прибор для определения органического углерода в морской воде.— В кн.: Методы рыбо-хозяйственных химико-океанографических исследований. Часть II, ОНГИ ВНИРО, М., 1968.
- Петипа Т. С. Суточный ритм в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 15.
- Петипа Т. С. Питание планктонных организмов и их пищевые взаимоотношения.— В кн.: Проблемы морской биологии. «Наукова думка», К., 1971.
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. Изучение питания массовых форм планктона тропической области Тихого океана радиоуглеродным методом.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Самышев Э. З. Трофологические и биохимические аспекты изучения компонентов сестопа тропической зоны восточной части Атлантики. Автореф. канд. дис. Севастополь, 1970.
- Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных внутренних водоемов.— В кн.: Тр. Ин-та биол. внутренних вод АН СССР, 1966, 12, (15).
- Сушеня Л. М., Хмелева Н. Н. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных.— ДАН СССР, 1967, 176, 6.
- Сушеня Л. М. Количественные закономерности метаболизма и трансформации вещества и энергии ракообразными. Автореф. докт. дис. М., 1969.
- Шушкина Э. А., Павлова Е. В. Скорость дыхания и продуцирование зоопланктона в экваториальной части Тихого океана.— Океанология, 1973.
- Шушкина Э. А., Виленкин Б. Я. Дыхание планктонных ракообразных тропической зоны Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ в тропических районах океана. «Наука», М., 1971.
- Sopner R. J. Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding.— *Limnol. and Oceanogr.*, 1966, 11.
- Mullin M. M. Selective feeding by Calanoid Copepods from the Indian ocean.— In: Some contemporary studies in marine science. H. Barnes (Ed.) London, Allen & Unwin, 1966.

#### NUTRITION AND ENERGY BALANCE IN TROPICAL COPEPODS

T. S. Petipa, A. V. Monakov, A. P. Pavlyutin, Yu. I. Sorokin

##### Summary

The energy balance was studied in six species of tropical copepods when they consume mixed food (algae, bacteria, animals). Dependence of the daily ration and its assimilated portion on the body weight (ration and body weight are expressed in calories) is described by the corresponding equalities:

$$R = 0,318W^{0.523}, \quad U = 0,196W^{0.738}$$

Animal food intake in all the species is maximum (51—91% of the ration), the value of plant food and natural bacterioplankton is approximately the same. Consumption of large algae from the mixture of food organisms in most species with a size from 1 to 4.5 mm is higher than in small ones. The daily nutrition rhythm in copepods under laboratory conditions (soon after their catch) is clearly pronounced and might depend on their vertical migration rate and amplitude in the sea. When feeding on mixed food copepods satisfy their food requirement completely.

## РОЛЬ ДЕТРИТА И ГУМУСА В ПИТАНИИ И БАЛАНСЕ ЭНЕРГИИ ВЕСЛОНОГО РАЧКА

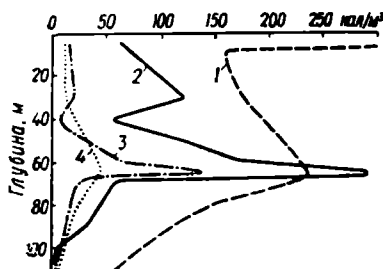
*Undinula darvini* Scott.

*Т. С. Петипа, А. В. Моцаков, А. П. Павлютин,  
Ю. И. Сорокин*

В настоящее время все большее внимание уделяют исследованию роли детрита и гумуса в круговороте органического вещества в море. Большинство авторов отмечает, что содержание мертвого взвешенного органического вещества в открытых водах морей и океанов значительно превышает общее количество живых организмов (Финенко, Остапеня, 1971). Установлено, что все планктонные водоросли, животные и бактерии составляют вместе 10—20% общей массы взвешенной органики. Эти выводы сделаны, главным образом, на основании сопоставления сборов взвеси, фито-, бактерио- и зоопланктона по стандартным горизонтам и слоям. Полученные таким путем материалы в большинстве случаев дают нивелированные результаты, которые могут значительно отличаться от истинных.

В последние годы исследователи обнаружили, что планктон и взвесь в морях и океанах распределяется очень неравномерно. Непрерывное вертикальное зондирование водной толщи при помощи прибора, измеряющего интенсивность биолюминесценции, и одновременный отбор проб планктона и взвеси позволили обнаружить в разных морях при достаточно устойчивой стратификации вод существование тонких, но очень богатых органическим веществом слоев (Виноградов, Гительзон, Сорокин, 1971). Чередование богатых и бедных слоев в море по вертикали представляет собой обычную картину. По материалам 44-го и 50-го рейсов нис «Витязь» в тропическую зону Тихого океана (данные Е. А. Романкевича, З. З. Финенко, О. И. Кобленц-Мишке, Ю. И. Сорокина, Л. А. Ланской и др.) мы провели сопоставление концентраций разных форм живого и мертвого органического вещества отдельно по исследованным тонким слоям и во всей водной толще до 100 м. Оказалось, что соотношение разных форм органического вещества в морях с учетом всех обогащенных слоев несколько отличается от того, какое было принято прежде. Роль живых организмов в общей массе органики в отмеченных слоях может значительно возрастать, а мертвого взвешенного органического вещества (детрита) — резко падать. Примером характерного вертикального распределения разных форм органики в устойчивых водах могут быть данные, полученные на полигоне № 3, станция 6490 (08°12'6" N, 120°24'2" E (50-й рейс нис «Витязь») (рисунок). Так, на глубине 5 м количество детрита равнялось 83% всего органического вещества, а на глубине 65 м — только 23%. В 100-метровом столбе воды в этом районе детрит составлял примерно 63% всей живой и мертвой органики. Аналогичная картина наблюдалась и в других районах тропической зоны океана.

Состав детрита тропических вод изучен еще слабо. По данным З. Э. Финенко и А. П. Остапени (1971), отношение органического углерода к белковому азоту и органическому фосфору во взвешенном веществе в среднем для слоя 0—1300 м оказалось равным 100 : 8 : 2. Однако в отмеченных тонких обогащенных слоях роль белкового азота значительно возрастает, в результате чего отношение С : N : P также меняется — 100 : 15,1 : 2,5 и 100 : 13,3 : 1,0. Полученные для таких отдельных слоев соотношения органического углерода, белкового азота и органического фосфора во взвешенном веществе приближаются к таковым в живом планктоне —



Вертикальное распределение органической взвеси (1), биомассы фитопланктона (2), бактерий (3) и зоопланктона (4) в тропической зоне Тихого океана (ст. 6490).

100 : 17,7 : 2,45 (Fleming, 1940). Следовательно, на этих глубинах основную роль во взвеси играет живой планктон.

Известно, что взвешенное органическое вещество состоит из нестойкой, способной окисляться, и стойкой, практически неподверженной окислению, фракций. Большое значение в круговороте органического вещества в море имеет именно нестойкая фракция органической взвеси, так как только эта ее часть, вследствие возможности окисляться, служит полезной пищей живым организмам.

Ориентировочные расчеты показали, что количество взвешенного органического вещества, способного окисляться, в тропических водах на всех глубинах составляет 60—70% общей массы взвеси и что все нестойкое органическое вещество последней при температуре 30°С окисляется за 1,5 суток (Финенко, Остапени, 1971). На долю же стойкой, неокисляющейся органической взвеси (или крайне медленно окисляющейся), главным образом взвешенного гумуса, приходится в открытых водах тропической зоны океана по предварительным данным 30—40% всей взвешенной органики.

Из всего сказанного видно, что по количественному содержанию и химическому составу роль детрита и гумуса в открытых водах морей и океанов и в частности в тропических морях велика.

При изучении функционирования морских экосистем очень важно знать, в какой степени детрит и взвешенный гумус участвуют в продукционных циклах отдельных популяций и трофических уровней сообществ, а также в круговороте органического вещества в морях в целом. В последнее время по этим вопросам начинают накапливаться материалы (Петипа, Павлова, Мионов, 1970). Особенно много внимания уделяется изучению пищевой роли детрита и гумуса в пресных водоемах (Павлютин, Остапени, 1970; Есипова, 1971; Печень-Финенко, Остапени, 1972). Для тропических



морей сведений о пищевом значении мертвого взвешенного органического вещества практически нет.

Целью настоящей работы было выяснить роль детрита и гумуса в питании и энергетическом балансе одного из наиболее распространенных тропических веслоногих ракообразных — *Undinula darwini*. Работа проводилась с помощью радиоуглеродного метода. Описание методики постановки экспериментов проведено в работах Петипа, Павловой, Сорокина (1971) и Петипа, Монакова, Павлютина, Сорокина (см. наст. сборник).

Детрит и гумус для экспериментов готовили следующим образом. Для приготовления детрита использовали культуры меченых одноклеточных водорослей. Водоросли освобождали от меченой среды. Для этого их осаждали на мембранные фильтры и тщательно промывали фильтрованной морской водой. Затем мягкой кисточкой смывали водоросли с фильтров и доводили их концентрацию до  $\sim 5-10$  мг сухого вещества на 1 л, после чего убивали кратковременным нагреванием до  $70-80^\circ\text{C}$ . Убитые водоросли на несколько дней помещали в темноту при  $2-3^\circ\text{C}$ . Периодически их энергично перемешивали для поддержания в воде, в которой они разлагались, аэробных условий. Приготовленный таким образом детрит сохраняли в холодной камере при  $2-3^\circ\text{C}$  в течение 10 дней и использовали в экспериментах.

Взвешенный гумус готовили из цистозиры, которую метили  $\text{NaHC}^{14}\text{O}_3$  в морской воде в течение 2—3 суток. Затем водоросли отмывали от меченой среды и убивали нагреванием до  $80^\circ\text{C}$ . В течение года меченая цистозира разлагалась в аэробных условиях. После этого разложившиеся талломы водоросли обрабатывали 1,0 н. раствором  $\text{NaOH}$  при нагревании до  $100^\circ\text{C}$ . Из экстракта центрифугированием отделяли фракцию сырых гуминовых кислот в виде коричневого раствора, который затем подкисляли  $\text{HCl}$  до  $\text{pH} \sim 2$  и вновь осаждали центрифугированием. Полученный осадок растворяли в щелочи (1,0 н.  $\text{NaOH}$ ) и снова дважды пересаждали. Выделенные сырые гуминовые кислоты в виде осадка («ГКС») многократно промывали подкисленной водой и высушивали. Далее сухой порошок растворяли в слабой щелочи. В щелочной раствор гуминовых кислот помещали сефадекс-анионообменник типа ДЭАЭ. Гуминовые кислоты сорбировались на ДЭАЭ, полученную взвесь отмывали морской и дистиллированной водой, после чего использовали в опытах. Препарату присвоен индекс «СГ-взвесь» или «сырой гумус взвешенный». Приготовленный гумус сохраняли в сухом виде (гумус получен К. М. Хайловым).

Концентрации детрита и гумуса, использованных в качестве пищи, были выбраны достаточно высокими: в 1000 раз выше природных. Таким путем удастся избежать отрицательного влияния концентрации пищи на интенсивность ее потребления. Эксперименты по определению роли детрита и гумуса в энергетическом балансе *Undinula* проводились в дневное время. Для получения суточных показателей элементов баланса найденные в кратковременных опытах исходные

величины потребления и расхода рачком энергии были умножены на определенные коэффициенты, зависящие от суточного ритма интенсивности и переваривания пищи. Первый коэффициент —

Таблица 1

Исходные компоненты энергетического баланса (накопленное в теле вещество —  $R_2$ ; выделенная  $CO_2$  —  $r_c$ ; фекалии —  $r_s$ ; выделенное органическое вещество —  $r_d$ ; рацион —  $R_1$ ) *Undinula darwini* в кратковременных опытах при кормлении детритом и гумусом при 27–28°С (в кал  $\times 10^{-4}$ )

Вид корма	Концентрация корма, частиц/л (размер)	Число животных в опыте	$R_2$	$r_c$	$r_s$	$r_d$	$R_1$
Детрит из <i>Amphidinium</i>	21 000 ( $\varnothing$ 0,5 мм)	10	3,63	1,98	10,67	0,23	16,51
То же		10	3,75	2,57	7,83	0,79	14,94
» »		11	2,36	1,55	5,89	0,23	10,03
В среднем		10	3,25 ± 0,44	2,03 ± 0,29	8,13 ± 1,41	0,42 ± 0,18	13,83 ± 2,3
Гумус «СГ-взвесь»	165 400 ( $\varnothing$ 0,125 мм)	9	0,07	0,048	0,05	0,14	0,74
То же		10	0,04	0,13	0,08	0,09	0,34
» »		10	0,03	0,32	0,08	0,06	0,49
В среднем		10	0,05 ± 0,01	0,31 ± 0,17	0,07 ± 0,01	0,10 ± 0,02	0,5 ± 0,21

множитель (1,4) был определен из материалов по питанию *Undinula* смешанной пищей (Петипа и др., табл. 2, см. наст. сборник). С его помощью исходные компоненты баланса, полученные в дневное время, были приведены к среднесуточным значениям. Второй коэффициент-множитель (32,6) связан со временем переваривания пищи и показывает, сколько раз в течение суток обновляется сред-

Суточные показатели элементов пищевого баланса *Undinula darwini*

$R_c$  — траты на дыхание;  $U$  — усвоенное вещество;  $R_s$  — фекалии;  $R_d$  — выделенная

Размер, мм и вес (в кал/экз) потребителя	Вид и концентрация корма, кал/л	Число опытов	$R_d$		$R_c$		$U$	
			кал	%	кал	%	кал	%
2,0	Растительный детрит	3 (10) *	0,0148	8,9	0,0093	5,6	0,0241	14,4
0,167	955,5							
1,9	Гумус.	3 (10)	0,00021	0,15	0,00141	1,0	0,00162	1,1
0,142	188,5							

\* Количество животных в опыте.

нее содержимое кишечника. Было принято, что среднесуточное время переваривания детрита и гумуса немного меньше, чем растительной пищи, и равно 45 мин.

Результаты определений исходных компонентов энергетического баланса при питании *Undinula* детритом и гумусом представлены в табл. 1, суточных показателей баланса — в табл. 2.

Оценивая роль детрита и гумуса в питании тропических копепод на примере *Undinula*, можно видеть (табл. 2), что свежеприготовленный детрит из мелких перидиниевых водорослей потребляется в 22 раза (38% веса тела) интенсивнее старого детрита — гумуса (1,7%). Суточный рацион рачков, питающихся смешанным живым кормом, примерно в 2,2 раза выше рациона рачков, содержащихся на детрите, и в 50 раз выше их рациона на гумусе (табл. 3).

По данным Паффенхофера и Стрикленда (Paffenhöfer, Strickland, 1970), бесструктурный детрит, собранный в Тихом океане глубже эвфотической зоны, или, иначе говоря, гумус, копеподами не потребляется.

Степень усвоения свежего детрита и гумуса различна. Количество усвоенного вещества при кормлении копепод детритом почти вдвое ниже всей неувоенной пищи, а при кормлении гумусом это соотношение обратно. Иначе говоря, эффективность усвоения гумуса оказалась более высокой (70%), чем свежего детрита (38%). Интересно, что количество твердых выделений (фекалий) по сравнению с жидкими выделениями при детритном корме очень высоко, а при потреблении гумуса — примерно одинаково (табл. 2), т. е. основная масса неувоенной пищи при детритном питании образована, главным образом, за счет твердых фекалий. Большой процент твердых остатков в непереваренной пище при потреблении детрита был, очевидно, вызван крайне быстрым пропусканием отдельных порций пищи через кишечник при большом избытке корма и высоким содержанием плохо усваиваемой золы в свежем детрите. Это и понятно. При разрушении клеток водорослей (в условиях низкой температуры и небольшого количества бактерий) их жидкое содержимое —

Таблица 2

при кормлении детритом и гумусом ( $C_d$  — накопленное в теле вещество; растворенная органика; F — неувоенное вещество; R — рацион (в кал и % веса тела)

$R_s$		$R_d$		F		R		$\frac{U}{R} \cdot 100$	Пищевые потребности	
кал	%	кал	%	кал	%	кал	%	%	%	кал
0,0371	22,2	0,0019	1,1	0,0390	23,3	0,0631	37,7	38	23	0,038
0,00032	0,22	0,00044	0,31	0,00076	0,53	0,00238	1,7	70	24	0,034

## Суточное потребление и использование разной пищи

Потребитель		Корм		
Размер, мм	Вес, мг/экз	Вид	$C_r$ кол/мгдл · 10 <sup>-4</sup>	Размер, мм
2,3	0,251	Смесь <i>Calanidae</i>	1460,0	1,14 0,015 0,00067
		<i>Amphidinium</i>	6,8	
		Бактерии	5,3	
2,0	0,167	Растительный детрит из <i>Amphidinium</i>	9,6	Ø0,5
1,9	0,142	Гумус «СГ-взвесь»	7,05	Ø0,125

\* Количество животных в опыте

плазма вымывается в среду и растворяется, а твердые остатки мягких тканей и особенно кремневых или хитиноидных оболочек сохраняются, что и повышает содержание в детрите зола. По данным Остапени и других (1968), содержание сухого вещества в 10—15-дневном детрите равно 40, а зола в сухом веществе 40—50%. В нашем гумусе твердых остатков зола значительно меньше (35,2%), и поэтому общее количество неусвоенной пищи при его потреблении невелико.

Некоторую роль в повышении усвоения гумуса может играть то обстоятельство, что рачкам при неинтенсивном питании и небольшом количестве потребленной пищи, очевидно, выгоднее для удовлетворения своих потребностей медленнее пропускать корм через кишечник и полнее его усваивать. Такое повышение усвояемости было отмечено у *Pleuromamma* при слабом потреблении растительного корма (Петипа и др., 1971).

Таким образом, анализ полученных материалов показал, что свежий детрит в питании *Undinula darwini* играет практически такую же роль, как и живые водоросли, значение же гумуса ничтожно (табл. 3). При сопоставлении теоретических пищевых потребностей *Undinula*, рассчитанных по потреблению кислорода в тех же условиях, с количеством усвоенной пищи, оказалось, что за счет свежего детрита и гумуса эти потребности не удовлетворяются. Удовлетворение потребностей копепод из тропических устойчивых вод обеспечивается потреблением смешанной пищи и, в первую очередь, животной.

Твердые выделения (фекалии) при потреблении свежего детрита значительно обильнее (в 22 раза) жидких выделений, что, очевидно, обусловлено резко избыточным питанием и большим содержанием в детрите зола. Такое же резкое преобладание твердых

Таблица 3

вселенный рацион *Urdinella darwini*

Вес, ккал/шт	Концентрация, ккал/л	Число опытов	Рацион		Усвоенное вещество	
			ккал/шт	% веса тела	ккал/шт	% веса тела
0,06	1,8	6(13) *	0,10766 ± 35%	43	0,06761	27
0,315 · 10 <sup>-4</sup>	0,374	6(14)	0,0752 ± 34%	30	0,04562	18
0,279 · 10 <sup>-4</sup>	0,164	6(11)	0,02988 ± 23%	12	0,01749	7
			Полный рацион		Всего усвоено	
			0,21288 ± 33%	85	0,13072	52
0,0455	955,5 (21 000 частиц/л)	3(10)	0,06304 ± 17%	38	0,02407	14
0,00114	188,5 (165 400 частиц/л)	3(10)	0,00239 ± 39%	1,7	0,00163	1,1

фекалий в неувоенной пище иногда наблюдается при растительных кормах. При потреблении животной пищи и гумуса количества твердых и жидких выделений чаще всего приравниваются.

## ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов М. Е., Гительзон И. И., Сорокин Ю. И. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана. — В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Есяпова М. А. Роль детрита в питании некоторых *Cladocera*. Автореф. канд. дис. М., 1971.
- Остапеня А. П. Калорийность водных беспозвоночных животных и энергетическая оценка взвешенного органического вещества в водоемах. Канд. дис. Минск, 1968.
- Павлютин А. П., Остапеня А. П. Деструкция органического вещества детрита. — В кн.: Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод. «Наука» М., 1972.
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Мионов Г. Н. Структура пищевых сетей, передача и использование вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря. — В кн.: Биология моря, вып. 19. «Наукова думка», К., 1970.
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. Изучение питания массовых форм планктона тропической области Тихого океана радиоуглеродным методом. — В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Петипа Т. С., Моныхов А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. Питание и баланс энергии у тропических копепод. — См. наст. сборник.
- Печени-Финенко Г. А., Остапеня А. П. Трансформация вещества и энергии популяцией *Eudiaptomus graciloides* при низких температурах. — В кн.: Материалы симп. «Энергетические аспекты роста и обмена водных животных». «Наукова думка», К., 1972.

- Финенко З. З., Остапеня А. П. Вертикальное распределение взвешенного органического вещества в тропических водах южного полушария Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Fleming R. H. The composition of plankton and units for reporting population and production.— Proc. 6th Pacific. Sci. Congr. Vancouver, 1940. 3.
- Paffenhöfer G. A., Strickland J. D. A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on Detritus.— Marine Biology, 1970, 5. 2.

ROLE OF DETRITUS AND HUMUS IN NUTRITION  
AND ENERGY BALANCE OF *UNDINULA DARWINI* SCOTT

T. S. Petipa, A. V. Monakov, A. P. Pavlyutin, Yu. I. Sorokin

Summary

The article deals with vertical distribution and ratio of detritus, humus and live organisms in the Pacific tropical waters. The role of fresh detritus and old humus in the *Undinula darwini* energy balance is studied. It is found that fresh detritus (14% of body weight) is of the same importance for copepod nutrition as live algae (18%), and at the expense of humus (1.7% of body weight) the copepods meet only 1/17 portion of their respirative requirements. But efficiency of humus assimilation is twice as high as that of detritus. With detritus intake the indigested food is represented mainly by hard excrements feces. The daily ration of copepods fed on mixed (plant and animal) food which meets completely their food requirements is 2.2 times as high as that of copepods consuming detritus only and 50 times as high as their humus ration.

ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА И ПОДВИЖНОСТЬ  
В ОПЫТНЫХ УСЛОВИЯХ У НЕКОТОРЫХ ЖИВОТНЫХ  
ТРОПИЧЕСКОГО ПЛАНКТОНА

Е. В. Павлова

Измерения величин дыхания у представителей планктона тропических вод до сих пор проводились главным образом для наиболее массовой группы — отряда Copepoda (Павлова, 1967; Шушкина, Виленкин, 1971). Первая из указанных работ выполнена с копеподами тропической части Атлантического океана, вторая — с копеподами тропической части Тихого океана, причем, как показали расчеты, практически результаты исследований скорости дыхания копепод тропической части Атлантического и Тихого океанов совпали. Что касается представителей систематических групп, обитающих в планктоне тропических районов Мирового океана, то сведений по величинам дыхания большинства из них в литературе крайне мало (Riley, Gorgy, 1948; Small, Hebard, 1967; Pearcy, Small, 1968; Шушкина, Кузьмичева, Остапенко, 1971; Грузов, 1972). Определение же энергетических расходов на дыхание у таких групп животных, как Amphipoda, Appendicularia, Siphonophora, Salpae, Sargitta и других, имеет важное значение для выявления их роли в круговороте энергии тропического планктонного сообщества в целом.

## Материал и методика

Измерения величин кислорода, поглощаемого в единицу времени разными представителями зоопланктона тропической части Тихого океана, проводились на борту нис «Витязь» во время юбилейного 50-го рейса. Основная часть работ проведена к северу от Новой Гвинеи.

Животные для опытов были собраны планктонными сетями океанической модели, оборудованными газом № 38 или № 23 и поднимающимися на малой скорости с разных глубин от 500 м до поверхности. С большой осторожностью отцеженные сетью животные переносились из стакана сети в стеклянные 5—8-литровые сосуды с морской водой и переносились в судовую лабораторию. Затем животных по видам рассаживали в сосуды объемом 1—2 л с водой, профильтрованной через двойной газ № 67. По прошествии 0,5—1,0 ч животных переносили в опытные склянки, объемом 30—40 мл, заполненные такой же профильтрованной морской водой. Количество животных в одной склянке определялось размерами этого животного: копеподы, аппендикулярии, мелкие птероподы, мелкие полихеты помещались в опытный сосуд по 5—20 экз.; крупные сальпы, сагитты, сифонофоры, медузы и амфиподы — по 1—3 экз. Контролем служили те же сосуды с профильтрованной водой без животных. С каждым видом измерения проводились по возможности как в дневные, так и ночные часы, чтобы получить более или менее средние величины поглощаемого кислорода данным видом в течение суток. Температура при разборе животных и экспозиции опытных сосудов колебалась в пределах 27—30° С. Время опыта, как правило, не превышало 4—5 ч. Концентрация кислорода в склянках определялась методом Винклера при фиксации вместе с животными. При титровании применялся гипосульфит 0,005N<sup>1</sup>.

После титрования животных из опытных сосудов просчитывали и измеряли их размеры под биноклем. Вес животных выражался в энергетических единицах, определен методом мокрого сжигания в модификации А. П. Остапени (Остапеня, Шушкина, 1971). В дальнейших расчетах использовались полученные Э. А. Шушкиной зависимости энергетического эквивалента тела (вес, выраженный в калориях) от его длины для тех же видов животных, которые были использованы в опытах по определению величин поглощаемого кислорода. В общей сложности выполнено 518 измерений величин потребления кислорода с животными, относящимися к 5 типам, 9 классам. Наибольшее число исследованных видов относится к классу ракообразных, как наиболее многочисленного в тропическом планктоне (343 измерения) (табл. 2).

Поскольку при измерениях мы не смогли избежать фиксации кислорода в опытных сосудах в присутствии животных, предвари-

<sup>1</sup> Титрование с достаточной тщательностью проведено во всех опытах Р. П. Солововой, за что автор выражает ей свою признательность.

Результаты опытов по адсорбции йода на теле при фиксации ккс

Вид	Число повторностей	Количество животных в опыте	Размер, мм		
			минимальный	максимальный	средний
<i>Euchaeta wolfendeni</i>	10	5—20	1,67	2,85	2,10
<i>Candacia pachyactila</i>	7	16—20	1,75	2,00	1,90
Pontellidae	9	4—5	2,85	4,85	3,65
<i>Sagitta</i> sp.	8	2—4	8,00	25,00	12,40
Pteropoda	7	8—13	1,80	2,75	2,46
<i>Salpa</i> sp.	7	1—3	8,00	10,00	8,50

тельно были проведены несколько серий измерений, выясняющих степень адсорбции осажденного йода на поверхность тела животных или в их кишечниках при заглатывании воды, на что в свое время, как на методическую погрешность, вносящую существенные ошибки, указывалось в работе Л. М. Сушени (1977).

Проверочные опыты проведены на трех видах копепоид разного размера, а также с животными, в большей или меньшей степени студнеобразными по консистенции и различными по форме тела (сагитты, птероподы, сальпы). В общей сложности проведено 96 измерений. Для каждого вида одновременно были поставлены два сосуда: один — фильтрованная вода с животными, другой — контроль (та же фильтрованная вода, но без животных). Фиксация кислорода в них проводилась одновременно, при полной аналогичности всех манипуляций. Последующий расчет содержания в сосудах кислорода проведен на единицу объема (1 мл воды в сосуде), поскольку объемы опытных сосудов не были одинаковыми. Все полученные данные обработаны статистически и сведены в табл. 1. Ошибки средних и коэффициенты вариации по всем видам, как видно из данных таблицы, невелики, что может быть подтверждением достоверности получения средних из представленных выборок и достаточной идентичности условий при проведении измерений.

Проверка на ЭВМ достоверности различий двух выборок (для каждого вида — серия измерений содержания кислорода в опытных сосудах с животными — одна выборка и параллельная серия измерений содержания кислорода в контрольных сосудах — другая выборка) с помощью критериев Фишера и Стьюдента показали следующее. Для всех пар выборок, кроме Pteropoda, достоверных различий в средних величинах не обнаружено. Отсюда следует, что представители отряда копепоид размером 1,67—4,85 мм, сагитты и сальпы адсорбируют на своем теле сравнительно малые количества йода, осажденного при фиксации кислорода. При проведении измерений величин дыхания с этими видами, или аналогичными им, такую величину адсорбции можно не принимать во внимание. Как



Таблица 1

кислорода в присутствии животных (температура опытов 27—30° С)

O <sub>2</sub> мл на 1 л в опыте			O <sub>2</sub> мл на 1 л в контроле			$\frac{\Delta x}{x_1}$ %
$\bar{x}_1$	S $_{x_1}^-$	V $_{x_1}^-$ %	$\bar{x}_2$	S $_{x_2}^-$	V $_{x_2}^-$ %	
0,00527	0,000344	20,6	0,00516	0,000328	20,1	0
0,00581	0,000358	16,3	0,00605	0,000240	10,5	-4,00
0,00573	0,000257	13,5	0,00597	0,000169	8,5	-4,00
0,00539	0,000493	25,8	0,00559	0,000507	25,6	-3,85
0,00345	0,000021	1,6	0,00358	0,000051	3,8	-3,63
0,00344	0,000399	30,6	0,00345	0,000403	30,9	0

показано в последней графе табл. 1, процент уменьшения количества кислорода на единицу объема в опыте при фиксации с животными по сравнению с контрольным во всех сериях опытов не превышает 4,0%. И только, видимо, при измерении дыхания у животных, подобных птероподам, эту четырехпроцентную разницу можно учитывать.

В связи с этим в наших последующих расчетах поправка на потерю йода в опытных сосудах, по сравнению с истинной, была внесена в данные, относящиеся к группе Pteropoda. Для всех же прочих тропических видов, в том числе и разных видов копепоид, можно считать, что потеря йода при фиксации кислорода за счет адсорбции на теле или внутренних органах большинства животных незначительна.

### Результаты измерений дыхания

Основные данные по скорости дыхания исследованных видов тропического зоопланктона представлены на табл. 2. Сырой вес животных рассчитан по формулам Л. Н. Грузова (Грузов, Алексеева, 1971). Рисунки 1—6 дают представление о зависимости энергии, расходуемой за сутки морскими планктонными животными разного систематического положения, от веса тела, выраженного в калориях. Почти для каждой из этих групп вычислены формулы, отражающие зависимость энергетического обмена от веса (Шушкина, Павлова, 1973). В данной работе показана общая тенденция этой зависимости по крупным систематическим группам: типам, классам, подклассам, которая в логарифмическом выражении должна представлять прямую линию. Как видим, более или менее четкая зависимость скорости обмена от веса, выраженного в калориях, характерна для представителей подкласса Malacostraca и Entomostraca, классов Chaetognatha, Polychaeta и Pteropoda. Наибольший разброс наблюдается на аналогичных графиках для Coelenterata и Tunicata. Это может быть обусловлено, видимо, меньшим числом

Таблица 2  
Скорость дыхания основных представителей зоопланктона  
тропической части Тихого океана (при  $t = 27 - 30^{\circ}C$ )

Класс, отряд, вид	Число измере- ний	Длина тела или диаметр, мм	Вес 1 экз.		Дыхание	
			мг сырого веса	кал	мл O <sub>2</sub> мл/час	кал/экз сутки
Ctenophora	18	8,6	—	20,71	0,00501	0,4245
Hydrozoa	14	10,7	19,70	2,00	0,00235	0,1979
Medusae	12	6,9	—	3,41	0,00497	0,4560
Siphonophora						
Chaetopoda						
Polychaeta	11	6,9	—	24,28	0,00283	0,2382
Crustacea						
Ostracoda	23	1,89	—	0,32	0,00113	0,0950
Copepoda	224					
Nauplii Copepoda	3	0,018	—	—	0,000002	0,0002
<i>Eucalanus attenuatus</i>	31	3,85	1,36	0,56	0,00091	0,0736
<i>Undinula vulgaris</i>	11	2,80	0,68	0,84	0,00108	0,0912
<i>U. darwini</i>	10	2,07	0,38	0,43	0,00056	0,0475
<i>Euchaeta marina</i>	24	3,50	1,15	1,13	0,00208	0,1759
<i>Candacia pachydactyla</i> *	20	2,48	0,62	0,55	0,00134	0,1131
<i>Rhincalanus nasutus</i>	10	4,03	1,23	0,88	0,00060	0,0507
<i>R. cornutus</i>	10	3,48	0,78	0,65	0,00043	0,0360
<i>Scolecithrix danae</i>	10	2,10	0,70	0,79	0,00109	0,0915
<i>Euchirella</i> sp.	21	3,30	1,64	2,71	0,00200	0,1710
<i>Temora spinifera</i>	12	1,66	0,20	0,16	0,00037	0,0311
<i>Undeuchaeta plumosa</i> *	9	3,60	2,23	1,36	0,00170	0,1320
<i>Pleuromamma abdomi- nalis</i>	13	4,60	2,80	2,36	0,00266	0,2240
Pontellidae	14	2,98	1,22	1,12	0,00250	0,2105
Corycaeiidae	10	1,63	0,13	0,16	0,00020	0,0214
<i>Oncaea venusta</i>	12	1,38	0,07	0,13	0,00015	0,0123
<i>Copilia quadrata</i> + <i>C. mirabilis</i> *	4	3,50	—	0,10	0,00017	0,0143
Mysidae	9	7,30	2,43	3,95	0,00990	0,8346
Euphausiidae	34	8,70	4,12	4,63	0,01108	0,9337
Hyperiididae	22	5,50	10,77	1,90	0,00574	0,4795
Decapoda	29					
<i>Lucifer</i> sp.	13	8,00	—	1,38	0,00162	0,1288
Larvae Decapoda	16	8,30	—	10,37	0,02350	1,9810
Gastropoda						
Pteropoda	49	3,24	—	8,99	0,00253	0,2130
Chaetognatha						
<i>Sagitta</i> sp.	27	10,70	1,85	0,67	0,00317	0,2670
Appendicularia	30	7,88	—	0,55	0,00290	0,2470
Salpae	13	11,70	9,36	5,72	0,01240	1,0442

\* Определенные до вида проведены Е. П. Дельло.

измерений именно для этих групп животных, по сравнению с прочими представителями тропического зоопланктона. С другой стороны, и среди прочих групп при выявлении той же зависимости можно отметить значительный разброс точек при, казалось бы, достаточном числе измерений. Например, на рис. 4 точки для семейства Hyperiididae или класса Pteropoda отстоят широко друг от друга, хотя и для той и для другой группы измерения относятся преимущественно к одному виду. Большой разброс точек у предста-

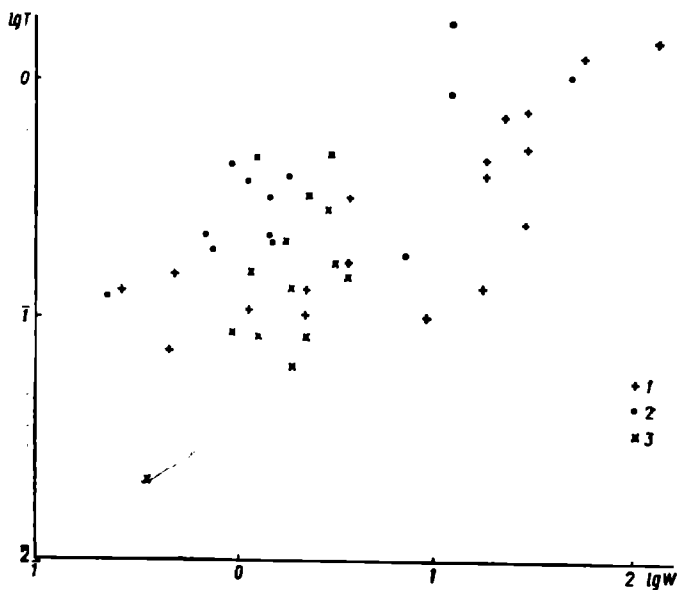


Рис. 1. Зависимость энергетического обмена ( $T$ , кал/сутки) от веса тела ( $W$ , кал):  
 1 — Ctenophora; 2 — Medusae; 3 — Siphonophora.

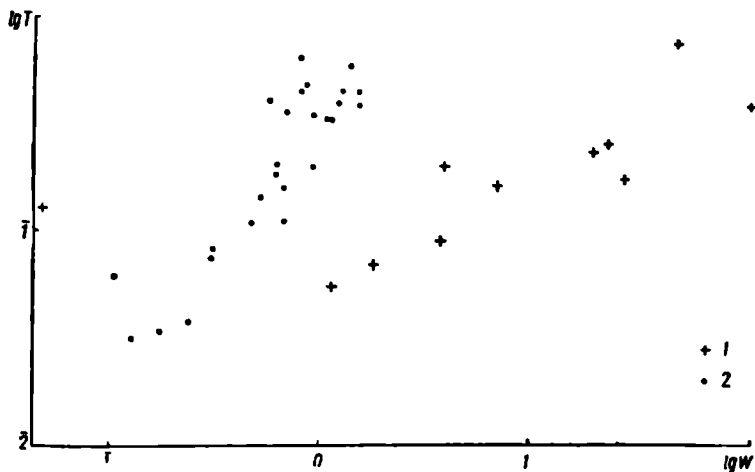


Рис. 2. Зависимость энергетического обмена ( $T$ , кал/сутки) от веса тела ( $W$ , кал):  
 1 — Polychaeta; 2 — Sagitta sp.

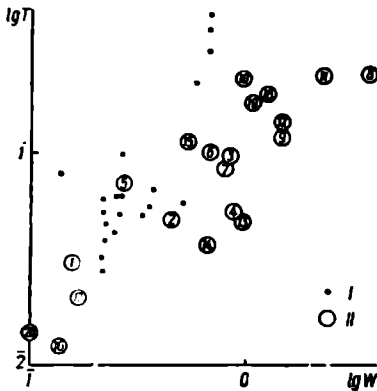


Рис. 3. Зависимость энергетического обмена ( $T$ , кал/сутки) от веса тела ( $W$ , кал): Ostracoda (I), Sorepoda (II) (цифры внутри кружка — вид животного): 1 — *Tamora spinifera*; 2 — *Undinula darwini*; 3 — *U. vulgaris*; 4 — *Eucalanus attenuatus*, глубоководный; 5 — *E. attenuatus*, разм. 2,62 мм; 6 — *E. attenuatus*, разм. 3,84 мм; 7 — *Scolecithrix danae*; 8 — *Euchirella* sp., разм. 3,8 мм; 9 — *E.* sp., разм. 2,9 мм; 10 — Pontellidae; 11 — *Pleuromamma abdominalis*; 12 — *Undinuchaeta plumosa*; 13 — *Rhinocalanus nasutus*; 14 — *Rh. cornutus*; 15 — *Candacia pachydactyla*; 16 — *Oncosa tenuis*; 17 — Corycaelidae; 18 — *Euchaeta marina*, самки с яйцами; 19 — *E. marina*; 20 — *Copilia* sp.

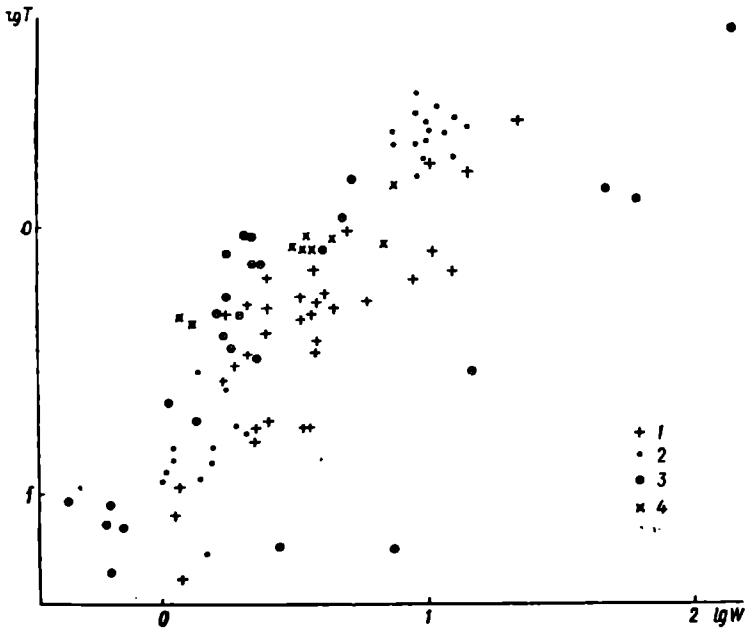
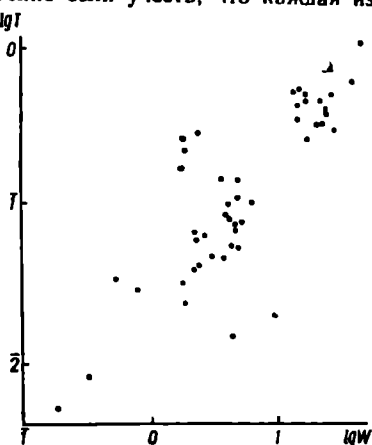


Рис. 4. Зависимость энергетического обмена ( $T$ , кал/сутки) от веса тела ( $W$ , кал): 1 — Euphausiidae, 2 — Decapoda, 3 — Hyperllidae, 4 — Mysidae.

вителей отряда Ostracoda и очень широко расположены они для разных видов отряда Copepoda, особенно если учесть, что каждая из них — среднее из 10—15 определений по данному виду (рис. 3). Если принять во внимание, что измерения по всем группам проводились одновременно и при абсолютно одинаковых условиях (температура, освещение, манипуляции при пересадках животных, титрование и измерение размеров тела животных, проведенные одним лицом), то причину различий в скорости потребления кислорода следует искать в по-

Рис. 5. Зависимость энергетического обмена ( $T$ , кал/сутки) от веса тела ( $W$ , кал) у тихоокеанских Pteropoda.



ведении самих животных. Связь интенсивности энергетического обмена планктонных животных из Средиземного моря с их подвижностью в опыте уже отмечалась ранее (Павлова, 1972). Поэтому

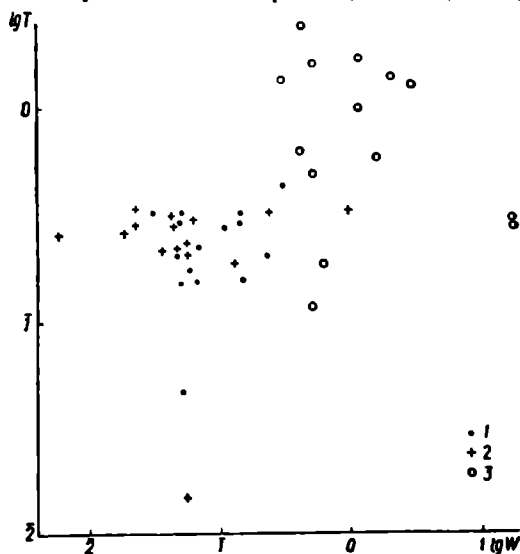


Рис. 6. Зависимость энергетического обмена ( $T$ , кал/сутки) от сухого веса тела ( $W$ ) у тихоокеанских Tunicata: 1 — *Oikopleura* sp. («розовая»); 2 — *Oikopleura* sp. («белая»); 3 — *Salpa* sp.

одновременно с проведением измерений величин дыхания для некоторых видов тропических животных были проведены визуальные наблюдения за степенью их подвижности в опытных сосудах.

#### Подвижность и интенсивность дыхания

Как было замечено при измерении интенсивности дыхания у средиземноморских планктонных животных, подвижность в опытных сосудах у представителей разных видов (но одного отряда) может быть весьма различной, что неизбежно влияет на величину интенсивности обмена.

Наблюдения за подвижностью животных тихоокеанского тропического планктона проводились 2—3 раза за время экспозиции опытных сосудов при определении величины потребляемого кислорода. Оценка подвижности проводилась визуально: животные данного вида все время наблюдения находились в движении — оценка 5 баллов; примерно  $\frac{2}{3}$  времени наблюдения в движении, а остальное время либо неподвижно «висели» в толще воды, либо в неподвижном состоянии находились у стенок или дна опытного сосуда — 4 балла. Если примерно половину времени животные находились в состоянии покоя, половину — в движении — оценка 3 балла. Преобладание состояния покоя (парение или неподвижность) над движением — 2 балла и почти полная неподвижность во время наблюдений — 1 балл. Следует заметить, что состояние полной неподвижности в опыте не было предсмертным, поскольку даже на слабое покачивание сосуда животное отвечало активной попыткой к движению. Как только покачивание прекращалось, животные снова впадали в неподвижное состояние.

Вполне естественно, что поведение, в частности форма и скорость движения животных, относящихся к разным видам, а тем более разным классам или типам, были весьма различны. Поэтому визуальные оценки подвижности не могут быть безоговорочно сопоставимы при сравнении животных, относящихся даже к близким в систематическом отношении группам. Относительно сравнима степень подвижности у разных видов одного отряда (например, Copepoda) или одного семейства (например, Hyperiidae или Mysidae), да и то в том случае, когда особи не сильно разнятся по размерам и, следовательно, весу тела.

Сопоставление интенсивности энергетического обмена исследованных животных и степени их подвижности во время эксперимента было проведено у животных примерно одинаковых размеров. На рисунках 7—10 для различных групп животных из тихоокеанского тропического планктона показана связь интенсивности их обмена с подвижностью в опыте. Общая тенденция — увеличение интенсивности обмена с повышением степени подвижности — несомненна для всех рассмотренных групп животных от медуз до салпа.

Представители кишечнополостных — медузы с диаметром купола 4,5—6,5 мм — в опытах обладали подвижностью, определенной в пределах 2—4 баллов; интенсивность обмена при повышении подвиж-

ности в этих пределах увеличивалась в среднем от 0,14 до 0,35 кал на единицу веса, т. е. в 2,5 раза. Мелкие сифонофоры с длиной тела 9,0—15,0 мм при усилении подвижности в опытных сосудах от 1 до 4 баллов увеличивали интенсивность обмена в 8,6 раза (0,03—0,26 кал) (рис. 7).

На рис. 8 показано изменение величины интенсивности обмена тихоокеанских копепод (13 видов) при разной подвижности их в опытных сосудах. Каждая точка — среднее из 10—15 измерений величины дыхания для одного вида. Несмотря на некоторые различия

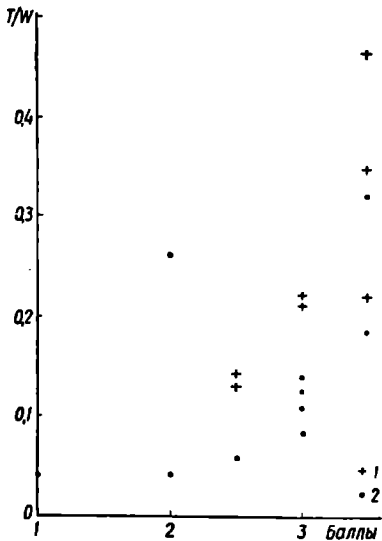


Рис. 7. Изменение интенсивности энергетического обмена ( $\frac{T}{W}$ , в кал/сутки), в связи с разной подвижностью животных в опыте (баллы):  
1 — *Medusae*, 2 — *Siphonophora*.

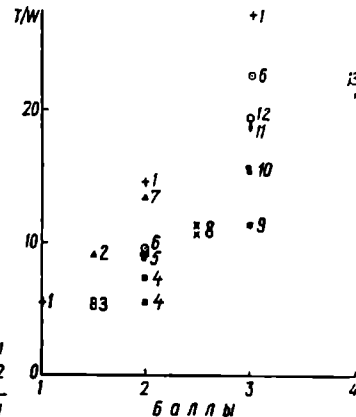


Рис. 8. Изменение интенсивности обмена ( $\frac{T}{W}$ ) в связи с разной подвижностью в опыте у тихоокеанских Copepoda:

1 — *Eucalanus*, 2 — *Oncaea*, 3 — *Rhinocalanus*, 4 — *Euchirella*, 5 — *Undeuchaeta*, 6 — *Pleuromamma*, 7 — *Corycaeiidae*, 8 — *Undinula*, 9 — *Scolecithrix*, 10 — *Euchaeta*, 11 — *Temora*, 12 — *Candacia*, 13 — *Pontellidae*.

в размерах тела, очевидно, что наименее подвижные в опытах роды (*Eucalanus*, *Oncaea*, *Corycaeiidae*) имеют в среднем самые низкие величины интенсивности обмена. Причем при небольшой разнице в размерах тела (5,0 и 3,84 мм), но существенном различии содержания калорий в теле, *Eucalanus attenuatus*, выловленный из разных слоев моря и относящийся, видимо, к разным популяциям, в опытах имел различную подвижность (2 и 3 балла), что почти в 2 раза увеличило интенсивность его энергетического обмена (рис. 8).

Представители отряда Ostracoda, как показали наблюдения за их поведением, часть времени лежали на дне опытного сосуда

неподвижно. Периодически рачки поднимались в толщу воды и совершали несколько вращательных движений по свободному пространству в сосуде и снова «падали» на дно. Число таких вращений за время наблюдения и послужило критерием оценки подвижности у этих животных. Остракоды, длина раковины которых составляла 1,52—1,75 мм, при изменении подвижности от 1 до 3 баллов увеличивали интенсивность обмена вдвое; более крупные экземпляры (2,0—3,25 мм) — от 1 до 4 баллов подвижности повышали интенсивность

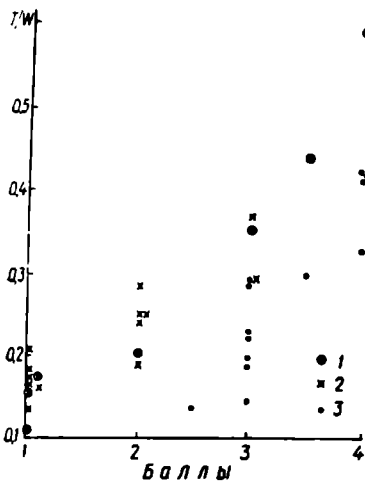


Рис. 9. Изменение интенсивности обмена ( $\frac{T}{W}$ ) в связи с разной подвижностью в опыте:

1 — *Ostracoda*, разм. 2—3,25 мм, 2 — *Ostracoda* разм. 1,52—1,75 мм, 3 — *Anchylomera blossowelyi*.

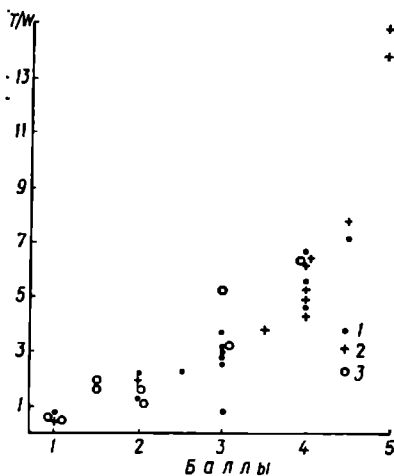


Рис. 10. Изменение интенсивности обмена ( $\frac{T}{W}$ ) в связи с разной подвижностью в опыте:

1 — *Oikopleura* sp. («розовая»), 2 — *Oikopleura* sp. («белая»), 3 — *Salpa* sp.

обмена более чем в 4 раза (рис. 9). Особи *Anchylomera blossowelyi* (Nurperiidae) среднего размера (3—5 мм) при повышении подвижности в два раза (от 2 до 4 баллов) втрое увеличивали интенсивность обмена (рис. 9).

Наконец, для представителей типа Tunicata — салпы и аппендикулярий — отмечена та же тенденция: повышение подвижности в сосудах одинакового объема приводит к увеличению интенсивности обмена. К сожалению, измерений величин энергетического эквивалента веса тела у этих двух групп животных проведено относительно мало, что не позволило вывести формулу зависимости этой величины от размеров тела. Поэтому для салпы и аппендикулярий пришлось воспользоваться имеющейся зависимостью сухого веса от длины тела, полученной нами для средиземноморских животных (для



сальп —  $W = 0,0052 l^{1,976}$ , для аппендикулярий  $W = 0,000297^{2,664}$ , где  $l$  — длина тела с хвостом (Павлова, в печати) и на основании размеров тела представителей этих двух групп из тихоокеанского планктона рассчитать их сухой вес. Интенсивность обмена также отнесена к единице сухого веса.

У аппендикулярий были определены величины интенсивности обмена для двух различных видов рода *Oikopleura*, которых до вида определить не удалось. Эти два вида были выловлены из разных слоев в море и четко различались по окраске тела, пришлось их так и называть: *Oikopleura* sp. «розовая» и *Oikopleura* sp. «белая». Для первого вида зависимость интенсивности обмена от подвижности приведена для особей размером тела с хвостом 6,4—10,0 мм. Повышение подвижности этого вида от 1 до 4—5 баллов увеличивало интенсивность их обмена в 7 раз (0,76 — 5,6 кал в сутки на 1 мг сухого веса). Особи *Oikopleura* sp. «белая», длиной 5,0—9,5 мм, с повышением подвижности в опытных сосудах от 1 до 5 баллов увеличивали интенсивность дыхания в 73 раза! (рис. 10). Как видно из того же рисунка, мелкие виды сальп, длиной тела 6,0—11,0 мм при повышении подвижности в 4 раза увеличивали интенсивность обмена в 23 раза. Такие цифры несколько обескураживают, но поскольку они получены не при единичных измерениях, мы решили привести их, тем более, что все имеющиеся данные по дыханию рода аппендикулярий этого рода аппендикулярий подтверждают необычно высокую интенсивность их дыхания. Несомненно, что туникаты — мало исследованная группа планктонных животных как в отношении физиологии, так и в отношении поведения, и что изучением данной группы следует заняться более тщательно.

### Обсуждение

Степень активности планктонных животных в искусственно создаваемых условиях должна быть связана с их поведением в естественной среде. Если в море данный вид животных совершает значительные перемещения в течение суток, то и в лабораторных условиях различия в активности, а значит и в величине интенсивности дыхания должны иметь место. Изменение подвижности и интенсивности дыхания в разные часы суток для различных групп тихоокеанских планктонных животных — это предмет отдельного обсуждения. Здесь хотелось бы отметить, что резкое возрастание интенсивности обмена в связи со степенью подвижности в опытных сосудах, обнаруженное у *Appendicularia* и *Salpae* (рис. 10), в некоторых случаях, видимо, связано с суточным ритмом. Так, особи *Oikopleura* sp. «белая», длиной 5,0—9,5 мм, как показали расчеты, в среднем несколько увеличивали интенсивность обмена ночью, по сравнению с утренними или дневными часами (табл. 3). Это тем не менее несколько не умаляет прямого влияния степени подвижности на интенсивность обмена, поскольку, как видно из той же таблицы, и в дневные и в ночные часы пределы изменений величин

интенсивности обмена у этого вида при повышении подвижности от 1 до 5 баллов все-таки очень велики.

Опыты с *Oikopleura* sp. «розовая» были поставлены только в дневное время, следовательно, отмеченные колебания в величинах интенсивности обмена у этого вида с суточными изменениями поведения в данном случае не связаны. С сальпами, размером 6,0—11,0 мм, было проведено 9 измерений как в дневное, так и в ночное время. Как видно из данных табл. 3, существенной разницы в интен-

Таблица 3  
Изменение интенсивности дыхания у представителей тихоокеанских *Tunicata* в течение суток

Вид	Размер тела, мм	Интенсивность дыхания, ккал на 1 мг сухого веса за час	
		День	Ночь
<i>Oikopleura</i> sp («белая»)	5,0—7,0	0,008	0,216
		0,250	0,080
		0,157	0,268
		0,183	0,652
		0,634	0,541
		0,200	
Среднее		0,239	0,351
<i>Salpa</i> sp.	6,0—11,0	0,065	0,132
		0,080	0,267
		0,215	0,070
		0,010	0,042
			0,014
Среднее		0,092	0,105

сивности обмена днем и ночью у сальп не отмечено. Видимо, и для сальп подвижность во время наших опытов является основным фактором, влияющим на интенсивность их энергетического обмена.

В корабельных условиях удалось провести визуальные наблюдения за поведением и подвижностью некоторых планктонных видов в сосудах, во много раз превышающих по объему опытный сосуд, в котором измерялась величина дыхания. Это, как правило, были большие ванны, вмещающие не менее 20—25 л морской воды, куда и переносили поднятые с разных глубин сетные пробы зоопланктона. Во многих случаях степень подвижности и форма движения наблюдаемых видов резко отличались от таковых в опытных сосудах.

Двигающиеся достаточно равномерно, мелкими скачками копеподы средних размеров, такие, как *Undinula*, *Scolecithrix*, *Temora*, и в опытных сосудах при измерении дыхания, и в 20-литровых ваннах имели примерно одинаковую подвижность; форма их движения существенно не изменялась. Парящие и совершающие небольшие скачки в опытных условиях представители таких родов, как

*Euchaeta*, *Pleuromamma*, *Euchirella*, в больших сосудах, как правило, значительно увеличивали амплитуду скачков и скорость при поступательном движении. Малоподвижные в небольших объемах копеподы *Eucalanus*, *Rhincalanus*, *Corycaeidae* — в больших объемах совершали быстрые скачки, длиной около 0,5 м, иногда по

Таблица 4  
Энергетические траты на обмен (в калориях на 1 экз. за сутки)  
у представителей тропического планктона

Класс, отряд, вид животного	Пределы изменений		Средняя величина трат на обмен	Изменение подвижности в условиях опыта (баллы)
	мин.	макс.		
<i>Ctenophora</i>	0,0089	0,3609	0,0205	—
<i>Medusae</i>	0,0275	0,4750	0,1337	1—4
<i>Siphonophora</i>	0,0402	0,3224	0,0985	1—4
<i>Polychaeta</i>	0,0062	0,2904	0,0981	2—3
<i>Crustacea</i>				
<i>Ostracoda</i>	0,1110	0,6590	0,2849	1—4
<i>Copepoda</i>				
<i>Eucalanus attenuatus</i>	0,0297	0,1368	0,0578	1—3
<i>Undinula darwini</i>	0,0731	0,1633	0,1116	2—3
<i>U. vulgaris</i>	0,0810	0,1306	0,1092	2—3
<i>Euchaeta marina</i>	0,0887	0,4067	0,1556	3
<i>Candacia pachydactyla</i>	0,1373	0,3477	0,2059	3
<i>Rhincalanus nasutus</i>	0,0285	0,0783	0,0578	1—2
<i>Rh. cornutus</i>	0,0295	0,0906	0,0551	1—2
<i>Scolecithrix danae</i>	0,0518	0,1668	0,1154	3
<i>Euchirella</i> sp.	0,0276	0,1858	0,0688	1—2
<i>Temora spinifera</i>	0,0806	0,2494	0,1911	2—3
<i>Undeuchaeta plumosa</i>	0,0558	0,1621	0,0972	1—2
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	0,0602	0,1371	0,1023	2
<i>Pontellidae</i>	0,1205	0,2525	0,2163	4
<i>Corycaeidae</i>	0,0323	0,2288	0,1372	1—2
<i>Oncaea venusta</i>	0,0522	0,1325	0,0923	1—2
<i>Copilia</i> sp.	0,0685	0,5200	0,1414	—
<i>Mysidae</i>	0,1171	0,3139	0,2112	1—2
<i>Euphausiidae</i>	0,0674	0,4680	0,2200	—
<i>Hyperiidae</i>	0,0830	0,4284	0,2157	1—4
<i>Larvae Decapoda</i>	0,1281	0,3054	0,1910	2—3
<i>Lucifer</i> sp.	0,0149	0,1860	0,0930	—
<i>Pteropoda</i>	0,0220	0,1820	0,0351	—
<i>Chaetognatha</i>	0,1648	0,8456	0,3986	—
<i>Salpae</i>	0,0233	0,5520	0,1827	1—4

несколько скачков один за другим, меняя направление движения, а затем неподвижно парили в толще воды. Сальпы, сагитты, амфиподы и эуфаузиды также очень быстро передвигались в больших ваннах, часто с такой скоростью, что трудно было уследить глазами за животным. Значит, объем воды, в котором находятся животные в лабораторных условиях, имеет существенное значение при оценке поведения и подвижности планктонных животных.

Поэтому нам кажется необходимым при измерении величин дыхания или его интенсивности у морских планктонных животных

учитывать поведение данного вида в естественной обстановке и иметь представление о степени изменения поведения с уменьшением объема сосуда, куда помещается животное. Это особенно необходимо, когда на основании полученных величин по интенсивности дыхания рассчитываются в дальнейшем траты на энергетический обмен у данного вида и эти расчеты переносятся на природные условия. Особое внимание в связи с этим следует обратить также на изучение действия накопленных продуктов жизнедеятельности животных, находящихся в опытных сосудах, на процессы их дыхания, на что в свое время указывал Ф. Цейсс (Zeiss, 1963).

Как видно из данных табл. 4, где представлены рассчитанные траты на обмен у тропических представителей планктона на основании изложенных данных по поглощению кислорода в условиях ограниченных объемов, их величины колеблются в значительных пределах и мы склонны связать это с разной степенью их подвижности. Видимо, эти величины отражают пределы колебаний энергетических расходов у планктонных тропических животных в лабораторных условиях в сосудах объемом 30—40 мл, при различной степени подвижности, на которую способен в данном объеме каждый из видов. В тех случаях, когда конечной целью проводимых измерений величин дыхания у морских животных является оценка истинных энергетических трат у видов, групп или планктонных сообществ в природе, этологические исследования должны предшествовать эколого-физиологическим.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Грузов Л. Н. Интенсивность дыхания массовых форм зоопланктона Мексиканского залива и ее зависимость от скорости падения мертвых организмов.— В кн.: Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. «Наукова думка», К., 1972.
- Грузов Л. Н., Алексеева Л. Г. О зависимости между весом и длиной тела у основных групп зоопланктона экваториальной Атлантики.— В кн.: Продуктивная зона экваториальной Атлантики и условия ее формирования. Калининград, 1971.
- Остапеня А. П., Шушкина Э. А. Калорийность сетного планктона и энергетические эквиваленты тела некоторых тропических планктонных ракообразных.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Павлова Е. В. Влияние подвижности на интенсивность дыхания у морских планктонных беспозвоночных.— В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Материалы I Всесоюз. симпоз., Борок, 1972.
- Павлова Е. В. Уровень обмена некоторых копепод тропической Атлантики.— В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. «Наука», М., 1967.
- Сущеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. «Наукова думка», К., 1972.
- Шушкина Э. А., Виленики Б. Я. Дыхание планктонных ракообразных тропической части Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. «Наука», М., 1971.
- Шушкина Э. А., Кузьмичева В. И., Остапенко Л. А. Энергетический эквивалент массы тела, дыхание и калорийность мизид Японского моря. — Океанология, 11, 6, 1971.

- Шушкнна Э. А., Павлова Е. В. Скорость обмена и продуцирования зоопланктона в экваториальной части Тихого океана.— Океанология, 1973.
- Pearcy W., Small L. Effects of pressure on the respiration of vertically migrating crustaceans.— J. Fish. res. board of Canada, 25, 7, 1968.
- Riley G. A., Gorgy S. Quantitative studies of summer plankton populations of the western North Atlantic.— J. Mar. res., 7, 2, 1948.
- Small L., Hebard J. Respiration of a vertically migrating marine crustacean *Euphausia pacifica* Hansen.— Limnology and Oceanography. 12, 2, 1967.
- Zeiss F. R. Effects of population densities on zooplankton respiration rates.— Limnol. a. Oceanogr., 8, 1, 1963.

#### OXYGEN CONSUMPTION AND MOBILITY IN SOME TROPICAL PLANKTONIC ANIMALS UNDER EXPERIMENTAL CONDITIONS

*E. V. Pavlova*

##### Summary

The values of respiration were determined in planktonic animals belonging to 9 groups: Ctenophora, Medusae, Hydrozoa, Chaetopoda, Crustacea, Gastropoda, Chaetognatha, Appendicularia and Salpae from the Pacific tropical part by the method of closed vessels (30—40ml capacity). The dependences of the respiration rate values on the body weight expressed in calories are presented for representatives of these groups. Animal mobility was visually evaluated in the experimental vessels. The highest value for energy metabolism was typical of more active animals in comparison with those less movable. An opinion is advanced that physiological investigations of planktonic animals must be preceded by ethological observations.

#### ТЕМП РАЗМНОЖЕНИЯ ПЕЛАГИЧЕСКИХ СОРЕРОДА ЧЕРНОГО И СРЕДИЗЕМНОГО МОРЕЙ

*Л. И. Сажина*

Длительное содержание массовых пелагических Сорерода Черного моря в лабораторных условиях, проводимое в Институте биологии южных морей АН УССР, позволило установить особенности размножения, темп роста и жизненные циклы десяти основных видов (Сажина, 1969, 1971). Впоследствии эти работы были перенесены на массовые виды Средиземного моря. Кроме того, создание стационарной автоматической терморегулирующей установки позволило установить влияние температурного фактора на репродукционные возможности некоторых веслоногих ракообразных.

Материал был получен в период наблюдений в институте и во время 25-го рейса нис «Михаил Ломоносов» в июле—октябре 1970 г. и 70-го рейса нис «Академик А. Ковалевский» в мае—июле 1972 г. Орудиями лова служили сети Джели и БР из газа № 49 и 23 и гипонейстонный трал типа МНТ. Собранный и помещенный в сосуды со свежей морской водой, планктон служил для отбора подопытных организмов. В экспедиционных условиях рачков содержали в

кристаллизаторах различных диаметров или в выпаривательных чашках из расчета 50—100 см<sup>3</sup> воды на один организм копеоподитной или половозрелой стадии и 25—30 см<sup>3</sup> на кладку или на 2—5 науплиусов. Необходимый температурный режим в экспериментальных условиях поддерживался с помощью системы протоков и холодильника. В институте рачков содержали в стационарной установке при температуре 10, 15 и 20° С. Пищей в том и другом случае служила смесь водорослей из расчета 100 тыс. кл/л.

Для определения темпа размножения прежде всего необходимо знать плодовитость организмов. Как начальный этап определе-

Таблица 1  
Средние величины кладок самок (шт.)

Виды	Средняя длина тела самок	Число опытов	Температура, °С			
			10	15—17	18—22	23—25
Средиземное море						
<i>Calanus gracilis</i>	2,4	1	—	—	18	—
<i>Eucalanus elongatus</i>	6,0	12	—	25	27	—
<i>E. monachus</i>	2,20	2	—	14	—	—
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	1,15	13	—	25	40	28
<i>C. furcatus</i>	1,15	3	—	—	35	—
<i>Calocalanus pavo</i>	0,98	2	—	—	16	—
<i>Paracalanus parvus</i>	0,88	10	—	—	19	—
<i>Euchaeta marina</i>	3,00	20	—	—	9	—
<i>Temora stylifera</i>	1,75	22	—	—	29	37
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	2,70	3	—	—	5	—
<i>P. gracilis</i>	2,0	5	—	18	17	—
<i>Centropages typicus</i>	1,8	30	—	—	34	40
<i>C. violaceus</i>	1,76	3	—	—	30	—
<i>Candacia armata</i>	2,40	5	—	15	—	—
<i>Pontella atlantica</i>	5,80	10	—	—	—	76
<i>P. mediterranea</i>	3,0	45	—	—	47	38
<i>Anomalocera patarsoni</i>	3,7	3	—	—	38	—
<i>Macrosetella gracilis</i>	1,4	10	—	—	—	30
<i>Euterpina acutifrons</i>	0,6	24	—	—	—	10
<i>Oncaea media</i>	0,58	20	—	—	—	45
<i>Sapphirina nigromaculata</i>	2,0	2	—	—	—	59
<i>Miracia efferata</i>	1,5	4	—	—	—	7
Черное море						
<i>Calanus helgolandicus</i>	3,2	10	20	17—18	13—14	—
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	1,2	60	27—30	16	9—11	—
<i>Paracalanus parvus</i>	0,8	15	—	—	13	—
<i>Pontella mediterranea</i>	2,85	10	—	—	18	35—40
<i>Anomalocera patarsoni</i>	3,20	15	—	70	—	—
<i>Labidocera brunescens</i>	1,70	10	—	—	—	18—20
<i>Centropages ponticus</i>	1,10	15	—	—	10—12	20—25
<i>Acartia clausi</i>	1,20	30	12—18	15—20	16—22	18—20
<i>Oithona nana</i>	0,55	30	18	15—20	10—15	20
<i>O. similis</i>	0,70	10	—	18	14	—

ния плодовитости была установлена величина кладок самок. Установление этой величины не представляется трудным у видов, вынашивающих яйцевые мешки. Больше же число веслоногих ракообразных откладывает яйца прямо в воду. Поэтому в первом случае из планктона отбирали самок, имеющих яйцевые мешки, во втором — рачков пятой копепоидитной стадии и наблюдали за ними до наступления половой зрелости и последующей откладки яиц.

В табл. 1 приведены данные о средних величинах кладок при различных температурах. Данные таблицы свидетельствуют о том, что

Таблица 2  
Скорость размножения Соперода

Виды	Среднее число яиц в кладке	Продолжительность эмбрионального периода, сутки	Скорость размножения
Средиземное море			
<i>Eucalanus elongatus</i>	25—27	2—3	14,5—9
<i>Eucalanus monachus</i>	14	4—2	3
<i>Euchaeta marina</i>	10	5	2
<i>Temora stylifera</i>	37	0,5	74
<i>Pontella atlantica</i>	76	2	38
<i>P. mediterranea</i>	47	1	47
<i>Anomalocera patersoni</i>	38	1	38
<i>Centropages typicus</i>	40	0,5	80
<i>C. violaceus</i>	30	0,5	60
<i>Clausocalanus arcuicornis</i>	40	0,5	80
<i>Cl. furcatus</i>	35	3	11,5
<i>Pleuromamma gracilis</i>	17	2	8,5
<i>Oncaea media</i>	45	0,5	90
<i>Euterpina acutifrons</i>	30	3	10
Черное море			
<i>Calanus helgolandicus</i>	20	1	20
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	27	3—5	9—5
<i>Paracalanus parvus</i>	13	1	13
<i>Pontella mediterranea</i>	40	2	20
<i>Anomalocera patersoni</i>	70	3	23
<i>Labidocera brunescens</i>	20	2	10
<i>Acartia clausi</i>	20	0,5	40
<i>Centropages ponticus</i>	25	1	25
<i>Oithona nana</i>	20	5—6	4
<i>O. similis</i>	18	5	3

количество яиц, отложенное самками рачков, обитающих в Средиземном море, несколько выше, чем у черноморских видов при одной и той же температуре содержания (*Pontella mediterranea*) откладывает 40 яиц в Средиземном и 18 — в Черном при 18—20° С). Причем и в том, и в другом море максимальные величины кладок наблюдаются у поверхностных гипонейстонных видов (*Pontella mediterranea*, *P. atlantica*, *Anomalocera patersoni*) и у эпипланктонных (*Oncaea media*,

*Sapphirina nigromaculata*, *Clausocalanus arcuicornis*, *Centropages ponticus*). По трем видам были получены данные в обоих морях. Величины кладок у *Paracalanus parvus* и *P. mediterranea* одинаковы, двукратная разница у *Anomalocera patersoni* объясняется разностью температуры содержания. Отмечено также, что у холодолюбивых батипланктонных видов происходит увеличение количеств яиц в кладках при понижении температуры содержания, в то время как у теплолюбивых эпипланктонных видов, наоборот, снижение.

Эмбриональный период развития был определен у 16 видов при температурах, принятых оптимальными для развития вида. Этот этап развития довольно краткий и у большинства поверхностных видов не превышает суток, исключая крупного рачка *P. atlantica*, в то время как у батипланктонных мигрирующих видов он значительно дольше (табл. 2). Кроме того, как правило, виды, вынашивающие яйцевые мешки, имеют более затяжной эмбриональный период по сравнению с видами, откладывающими яйца в воду. Один и тот же вид, обитающий в Средиземном море, имеет менее продолжительный эмбриональный период развития, чем в Черном море (*P. mediterranea* имеет в Средиземном море период развития сутки, в Черном — двое, *A. patersoni* в Средиземном море — сутки, в Черном — трое). Видно, что так же связано с разницей в температурном режиме в период наиболее интенсивной репродукции рачка — летнее время.

Для получения сравниваемых данных по средиземноморским и черноморским видам была вычислена скорость размножения. Согласно Г. Г. Винбергу (1968), скорость размножения животных может быть рассчитана как частное от деления плодовитости (в данном случае величин кладок) на продолжительность эмбрионального развития.

Анализ данных, представленных в табл. 3, показал, что как в Средиземном, так и в Черном морях большей скоростью размножения обладают мелкие копеподы эпипланктонного комплекса (*Temora stylifera*, *Centropages violaceus*, *Clausocalanus arcuicornis*, *Acartia clausi*), имеющие высокую плодовитость и короткий эмбриональный период развития. Очень низкая скорость размножения у глубоководных видов типа *Eucalanus monachus*, *Euchaeta marina*, а также некоторых поверхностных особей, вынашивающих яйцевые мешки (*Oithona nana*, *O. similis*). Скорость размножения копепод, обитающих в том и другом море, значительно ниже у черноморских видов, чем у средиземноморских.

Путем лабораторных наблюдений были получены данные о сроках развития науплиальных стадий десяти черноморских и десяти средиземноморских рачков. Продолжительность науплиальных стадий черноморских видов колеблется от 10 до 19, средиземноморских — от 5 до 14 дней. Как правило, теплолюбивые поверхностные виды имеют короткий период развития, глубоководные — более длинный. Общим для всех видов является кратковременность ранних науплиальных стадий.



Науплиальные личинки веслоногих ракообразных некоторыми исследователями подразделяются по типу питания на две группы: растительноядные и хищные (Bernard, 1961). М. Бернар считает, что период личиночного развития хищников в среднем в два-три раза короче, чем у растительноядных видов при одной и той же температуре содержания. Из литературы известно, что науплиусы растительноядных копепод начинают питаться только с третьей стадии (Marshall a. Ott, 1955) и развиваясь проходят шесть стадий. Отмечены случаи, когда личинки хищных видов не питались и

Таблица 3  
Продолжительность науплиальных стадий развития *Copepoda*  
Средиземного моря

Виды	Температура, °C	Продолжительность эмбрионального периода, сутки	I	II	III	IV	V	VI	Общая продолжительность науплиального периода, сутки
<i>Eucalanus elongatus</i>	18	2	0,5	2	2	3	3	3	14
<i>Temora stylifera</i>	23	0,5	0,5	0,5	1	1	1,5	1,5	6
<i>Pleuromamma gracilis</i>	18	2	1	1	1	—	—	—	—
<i>Euchaeta marina</i>	18	3	0,5	0,5	2	2	2	3	10
<i>Pontella atlantica</i>	25	2	1	1	2	2	2	2	10
<i>P. mediterranea</i>	25	1	0,5	1	1,5	1,5	2	2	8,5
<i>Centropages typicus</i>	25	0,5	0,5	0,5	1	1,5	1,5	2	7
<i>Oncaea media</i>	23	0,5	0,5	0,5	1	1	1	1	5
<i>Euterpina acutifrons</i>	18	3	1	1,5	1,5	2	2	2	10
	24	2	0,5	0,5	1	1,5	1,5	2	7

существовали за счет внутренних ресурсов вплоть до превращения в первую копеподную стадию и имели сокращенный цикл развития, т. е. всего три-четыре науплиальные стадии (Matthews, 1964). Именно этими различиями М. Бернар объясняет ускоренное развитие личинок хищных видов. Но в литературе также имеются сведения о том, что по морфологическому строению ротовых частей и по трофологии науплиусы черноморских пелагических веслоногих ракообразных, независимо от типа питания взрослых особей, относятся к растительноядным организмам (Петипа, Павлова, Миронов, 1970; Сажина, 1971). Работа Мэттью посвящена описанию развития довольно узкой группы придонных веслоногих ракообразных сем. Aetideidae и Phaenidae, отличающихся своеобразием биологии. Большинство же подобных организмов, как хищных, так и растительноядных, имеют полный цикл развития. Поэтому решающим фактором, определяющим скорость развития, является температура. Подтверждением этого положения являются данные табл. 4, где собраны имеющиеся литературные и наши сведения относительно

науплиального развития Copepoda Средиземного и Черного морей (в разделе Средиземное море звездочкой отмечены наши данные, остальные литературные).

Таблица 4  
Зависимость продолжительности развитий науплиусов Copepoda Черного и Средиземного морей от температуры среды

Вид	Тип питания взрослых особей	Температура, °C					
		8—10	11—13	14—16	17—19	20—22	23—24
<b>Средиземное море</b>							
<i>Eucalanus elongatus</i>	Растительные	—	—	11*	14*	—	—
<i>Pseudocalanus minutus</i>	То же	—	12,3	—	—	—	—
<i>Aetideus armatus</i>	Хищники	—	12	—	—	—	—
<i>Chiridius armatus</i>	»	20—22	—	—	—	—	—
<i>Euchaeta marina</i>	»	—	—	—	4	10*	—
<i>Paraeuchaeta russelli</i>	»	—	—	—	—	12	6*
<i>Temora stylifera</i>	Растительные	—	—	—	—	—	6,5
<i>Centropages typicus</i>	То же	—	—	10	—	8*	7,5*
<i>C. abdominalis</i>	»	—	26	10	—	—	—
<i>Undinula vulgaris</i>	»	—	26	10	—	—	—
<i>Candacia armata</i>	Хищники	—	—	5—6	—	—	—
<i>C. bipinnata</i>	»	—	—	5—6	—	—	—
<i>Pontella mediterranea</i>	»	—	—	—	—	10—11	8,5*
<i>Oncaea media</i>	»	—	—	—	—	—	5*
<i>Pontella atlantica</i>	»	—	—	—	—	—	10*
<i>Euterpina acutifrons</i>	Растительные	—	—	—	10	—	7*
					13*	—	—
<b>Черное море</b>							
<i>Calanus helgolandicus</i>	Смешанное питание	—	—	—	13,5—18,5	—	—
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	То же	14—18	14—19	—	—	—	—
<i>Paracalanus parvus</i>	Растительные	—	—	12—15	—	—	—
<i>Pontella mediterranea</i>	Хищники	—	—	—	—	12	—
<i>Anomalocera patersoni</i>	»	—	13—14	—	—	—	—
<i>Labidocera brunescens</i>	»	—	—	—	—	11	—
<i>Centropages typicus</i>	Смешанное питание	—	—	—	—	10	—
<i>Acartia clausi</i>	То же	—	—	10	—	11,5	—
<i>Oithona nana</i>	Хищники	16—19	16—19	15	—	10—15	—
<i>O. similis</i>	»	15—19	—	—	—	—	—

Из данных таблицы следует, что у всех видов независимо от типа питания и обитания с повышением температуры среды обитания сокращается длительность науплиального периода. Науплиальное развитие *Pontella* в Черном море при 20—22° C занимает 12 дней, а в Средиземном — 10—11 при той же температуре и 8,5 дня при

23—24° С. В целом же следует отметить, что, как и эмбриональное развитие, науплиальное короче у эпипланктонных видов, длиннее у батипланктонных.

Таким образом, в условиях экспериментального содержания при различных температурах Соперода Черного и Средиземного морей установлены величины кладок, длительность науплиального и эмбрионального этапов развития, предпринята попытка сравнить скорость размножения тех и других видов.

### Выводы

Установлены величины кладок 22 видов Соперода Средиземного моря и 10 видов Соперода Черного моря при различных температурах содержания. У холодолюбивых видов происходит увеличение количества яиц в кладках при понижении температуры, у теплолюбивых видов, наоборот, снижение.

Определен эмбриональный период развития 14 средиземноморских видов Соперода. Отмечено, что этот этап развития у большинства видов не превышает одних суток и наиболее продолжителен у черноморских особей.

Скорость размножения, определенная как отношение величины кладки к продолжительности эмбрионального периода, колеблется от 90 до 2, являясь минимальной у батипланктонных видов и максимальной у эпипланктонных поверхностных видов. Скорость размножения черноморских популяций одного и того же вида, обитающего в обоих морях, значительно ниже, чем средиземноморских.

Определена продолжительность стадий развития 10 видов Соперода Средиземного моря. Общее время науплиального развития занимает 5—14 дней в зависимости от видовой принадлежности. Как правило, поверхностные теплолюбивые виды имеют короткий период развития, глубоководные — более длинный. То же отмечено и у черноморских Соперода.

При повышении температуры содержания сокращается время науплиального развития.

### ЛИТЕРАТУРА

- Бернар М. Размножение и личиночное развитие в лабораторных условиях: экспериментальная точка зрения на оценку биомассы средиземноморских пелагических копепоид. — Тез. докл. II Междунар. океаногр. конгр. Москва, 1966.
- Винберг Г. Г. Методы определения продукции водных животных. «Высшая школа», М., 1968.
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Миронов Г. Н. Структура пищевых сетей, передача и использование вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря. — В кн.: Биология моря, 19. «Наукова думка», К., 1970.
- Сажина Л. И. Развитие и размножение массовых пелагических Соперода Черного моря. Автореф. канд. дис. Севастополь, 1969.
- Сажина Л. И. Годичный цикл развития массовых Соперода в Черном море. — Гидробиол. журн., 1971, 7, 5.

- Marshall S. M. & Orr A. P. The biology of a marine Copepod *Calanus finmarchicus* (Gunner.) London., Edinburgh, 1955.
- Matthews J. B. On the biology of some bottom-living Copepods (Aetideidea and Phaenidae) from Western Norway. Sarsia, 16 1964.

## REPRODUCTION RATE OF PELAGIC COPEPODA OF THE BLACK AND MEDITERRANEAN SEAS

L. I. Sashina

### Summary

The sizes of ovipositions, duration of embryonic and nauplius stages of the Copepoda development in the Black and Mediterranean Seas were determined under conditions of experimental maintenance at different temperatures.

In 22 species of Copepoda inhabiting the Mediterranean Sea and in 10 ones from the Black Sea the sizes of ovipositions are determined. Psychrophilic species respond to a decrease in the maintenance temperature by an increase in the number of eggs in ovipositions, while thermophilic ones vice versa — by a decrease. An embryonic stage of development in 14 Mediterranean species is found to last not longer than 24 hours. This period in the Black Sea species is longer. The reproduction rate (the ratio of fecundity to the embryonic stage duration) varies from 2 to 90; it is minimum in bathyplanktonic abyssal species and maximum in epipelagic surface Copepoda from the Mediterranean Sea. The Black Sea species possess a low reproduction rate.

The duration of the naupliar stage is determined in 10 species of the Mediterranean Sea. It varies from 5 to 14 days depending on species belonging. A temperature rise results in a reduction of the naupliar stage duration.

## ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ТРАТЫ НА ДВИЖЕНИЕ У ЧЕРНОМОРСКОЙ МЕДУЗЫ *rhizostoma pulmo* КРАМР.

Г. Н. Миронов

При изучении энергетического баланса у животных существенный интерес представляет определение величины трат энергии на активное движение и сопоставление ее с величиной общих энергетических трат организма (Ивлев, 1964). Величина трат на активный обмен различными методами определялась у птиц (Дольник и Блюменталь, 1964), рыб (Винберг, 1956; Алексеева, 1964, 1965), ракообразных (Ивлев, 1962, 1963; Петипа, 1966).

Величина энергетических трат на активное движение у этих животных устанавливалась по разности в величинах потребления кислорода особями, находящимися в покое и в движении или по расходу жирового запаса. Данных об энергетических тратах на активный обмен у медуз в литературе нет.

Медузы *R. pulmo*, являясь планктонными животными, лишенными гидростатических приспособлений, замедляющих погружение их в воде, поддерживают себя в водной толще непрерывным сокращением колокола (Verwey, 1942). В противоположность рыбам

и ракообразным медузы *R. pulmo* в текучей воде не ориентируются против течения и эта их особенность исключает применение к ним такой же методики для определения величины активного обмена, как для рыб и ракообразных. Помещенная в закрытый сосуд медуза продолжает сокращаться, в силу чего нет возможности получить для нее данные о потреблении кислорода в состоянии покоя. При помещении в проточную воду (для определения потребления кислорода) в приборах типа Крота потребление кислорода у них снижалось, а не возрастало, как это характерно для медуз *Aurelia aurita* (Яковлева, 1964). Жировых депо, по изменению которых можно было бы получить представление о величине энергетических трат на движение, у медуз нет.

Исходя из того, что активный обмен определяется работой, совершаемой животным для преодоления сопротивления среды при движении, можно, определив величину работы, тем самым определить величину активного обмена.

Величина работы может быть вычислена по уравнению

$$A = F \cdot S \cdot \cos \alpha, \quad (1)$$

где  $F$  — величина силы, приложенной к телу,  $S$  — путь, пройденный телом, и  $\alpha$  — угол, составленный направлением действующей силы и направлением движения тела. Силу  $F$  можно измерить динамометром, замеряя тяговое усилие, развиваемое медузой при движении. Определение пути  $S$  более сложно, так как в аквариальных условиях нет свободы для передвижения медуз, а в природных условиях измерение длины пути даже за короткий промежуток времени неосуществимо вследствие трудности учета влияния направления и скорости движения воды. Наблюдения над медузами в аквариуме и в естественных условиях в море привели нас к следующим выводам, положенным нами в основу определения длины пути, проходимого медузами в некоторый отрезок времени: сокращения колокола происходят непрерывно в течение суток; ритм сокращений в течение суток не изменяется; за каждое сокращение колокола медуза проходит некоторое расстояние; сумма этих расстояний за некоторое время составляет длину пути за это время.

Изменение ритма от температуры во внимание не принималось, поскольку ее колебания во время наблюдений были незначительны ( $\pm 1-1,5$  градуса).

Исходя из этих выводов, для измерения длины пути необходимо измерить темп сокращений колокола и длину пути, проходимого медузой за одно сокращение. Под темпом сокращений понимается число сокращений колокола в одну секунду. Умножение величины темпа сокращений на среднюю длину пути, проходимого медузой за одно сокращение, и на число секунд за любой промежуток времени дает искомую величину — длину пути, пройденного за это время. Чтобы избежать поправок на угол  $\alpha$ , замер силы тяги динамометром производился так, чтобы этот угол не превышал  $10^\circ$ , тогда его косинус будет равен единице или близок к ней. Ошибка измерения

силы тяги составит при таком угле величину меньше 2%. Наша задача состояла в получении для медуз разного размера данных о величинах темпа сокращений колокола, длине пути, проходимого за одно сокращение, средней силы тяги и вычисления по этим данным величины работы, затрачиваемой медузами на их передвижение. Далее величина работы выражалась в кислородном эквиваленте и сравнивалась с величиной общего обмена и с такими же величинами для других животных.

### Материал и методика

Медуза *R. pulmo* является массовым видом в планктоне Черного моря в осенне-летний период. Хотя в последние десятилетия она появляется в Севастопольской бухте не каждый год, в небольших количествах и на короткий срок, все же летом и осенью 1964 и 1965 гг. и летом 1970 г. удалось провести наблюдения над особями диаметром 4—17 см (одна особь имела в диаметре 24 см, но у нее не удалось провести весь комплекс измерений). Медузы содержались группами в стеклянных аквариумах площадью 40 × 100 см при высоте 70 см. Они располагались на открытом воздухе и температура в них, благодаря протоку, удерживалась в пределах 20—22°С. Для измерений медузы пересаживались в такой же соседний аквариум за 1—3 ч до начала наблюдений. Подкормка медуз производилась планктоном, который подливали ежедневно в аквариум с группой медуз.

Определение темпа сокращений производилось в море и в аквариуме в разное время суток двумя способами, давшими одинаковый результат. В первом — подсчитывалось число сокращений колокола за 15 мин, во втором — по секундомеру определялось время, необходимое для 100 сокращений. Второй способ более экономичен и менее утомителен. Наблюдения за одной и той же медузой обоими способами попеременно давали одинаковый результат. Постоянство темпа и полнота сокращений колокола являются признаком нормального состояния особи. Возрастание или замедление темпа сокращений с одновременным неполным «связанным» его сжатием служит признаком ухудшения состояния медузы, и такие особи исключались из опытов, как непригодные для наблюдений.

Для определения длины пути, проходимого медузой за одно сокращение, на аквариум с подопытной медузой накладывалось стекло, полностью покрывавшее аквариум. Наблюдения велись над медузами разного размера; над каждой медузой, проводилось несколько десятков отсчетов длины пути. Наблюдатель, смотревший сверху, отмечал на стекле тушью положение вершины колокола медузы в момент приостановки движения перед новым толчком и трасу движения медузы. Во избежание параллакса наблюдатель перемещался по ходу движения медузы так, чтобы его глаз всегда был на касательной к вершине колокола медузы. Если медуза уклонялась от горизонтального направления, отметки прекращались

и возобновлялись, когда она снова начинала движение по горизонтали. Точки и трассы, нанесенные на стекло, копировались на лист папиросной бумаги. Расстояния между точками по ходу трассы измерялись линейкой с точностью до 1 мм. Полученные числа подвергались статистической обработке (выводилось среднее, его ошибка, квадратическое отклонение, достоверность средней). Средние величины длины пути за одно сокращение по всем медузам были обработаны по методу наименьших квадратов для получения коэффициентов уравнения связи между диаметром колокола медузы и длиной пути за одно сокращение.

Для измерения тягового усилия, развиваемого медузой при движении, были изготовлены динамометры двух типов. Один — из стальной проволоки диаметром 0,2 мм — для самых маленьких

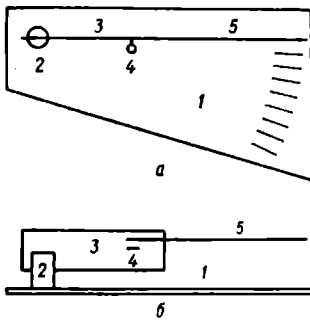


Рис. 1. Схема динамометра.  
а — вид в плане, б — вид сбоку:  
1 — основная пластинка со шкалой,  
2 — столбик, 3 — стальная пластинка (толщина 0,08 мм), 4 — кольцо для прикрепления буксира, 5 — указатель.

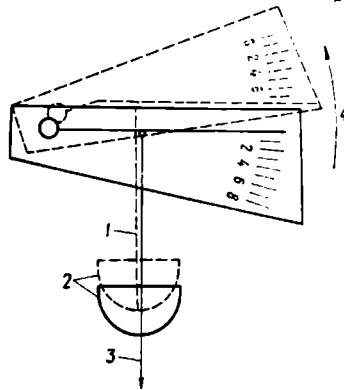


Рис. 2. Измерение силы тяги.  
1 — буксир, 2 — колокол медузы (ровные щупальца не изображены), 3 — направление движения медузы, 4 — направление поворота основания динамометра для сохранения постоянства угла  $\alpha$  (нить буксира перпендикулярна к внешнему краю пластинки).

медуз и второй — из стальной пластинки толщиной 0,08 мм (половина лезвия от безопасной бритвы) — для средних и крупных медуз (рис. 1). Динамометр тарировался гириями от аналитических весов. Гири подвешивали к крючку динамометра на тонком капроновом волокне, весом которого можно пренебречь, поскольку он составлял менее 0,1% веса наименьшей гири. Во избежание ошибок, связанных с углом  $\alpha$ , при тарировке динамометра строго соблюдалось условие, чтобы подвес с гирей находился параллельно пластинке динамометра и перпендикулярно к концу проволоки или пластинки. При измерении силы тяжести у медуз те же требования удовлетворялись соответственным изменением положения динамометра (рис. 2). Для буксирной нити бралась обыкновенная хлопчатобумажная швейная нить примерно в полтора раза длиннее тела медузы. На одном конце нити завязывалась петля для набрасывания на

Расчет энергетических трат мс

Диаметр колокола, см	Вес тела, г	Темп сокращений колокола, сокр/сек	Длина пути за одно сокращение, см	Длина пути, м	
				за 1 ч	за 1 сутки
2	4,5	1,52	1,6	87,5	2102
3	12,8	1,47	1,8	95,5	2288
4	27,1	1,42	2,0	102,0	2456
5	48,3	1,37	2,1	105,6	2488
6	76,9	1,32	2,3	109,5	2629
7	115,3	1,27	2,5	114,5	2750
8	162,9	1,22	2,7	119,0	2854
9	221,2	1,17	2,8	118,0	2839
10	290,7	1,12	3,0	121,0	2913
11	371,9	1,07	3,2	124,0	2970
12	466,0	1,02	3,4	125,5	3009
13	573,1	0,98	3,5	123,0	2951
14	694,5	0,93	3,7	123,5	2960
15	830,3	0,88	3,8	120,0	2877
16	981,5	0,83	4,0	119,0	2856
17	1148,0	0,78	4,2	117,0	2818
18	1332,0	0,73	4,4	115,0	2763
19	1536,0	0,68	4,6	112,0	2691
20	1750,0	0,63	4,8	108,5	2606
21	1986,0	0,58	4,9	102,0	2450
22	2240,0	0,53	5,1	97,0	2331
23	2512,0	0,48	5,3	91,5	2194
24	2805,0	0,42	5,5	85,0	2040

крючок динамометра, а на другой конец привязывался небольшой (около 5 мм в диаметре) кружок, вырезанный из кусочка фотопленки, отмытой от светочувствительного слоя. Эта нить за петлю тонкой проволоочной иглой продевалась сквозь тело медузы по оси симметрии так, чтобы пленочный кружок пришелся на центр вершины колокола, а свободный конец вышел в центре между ротовыми лопастями. Такая операция хорошо переносится медузами, и большинство из них жило с продетым сквозь тело буксиром по несколько дней. На продевание буксира медуза реагирует небольшим ускорением темпа сокращений, который через несколько часов (от 1 до 3) возвращается к первоначальному.

Поскольку в литературе величина стандартного обмена у *R. pul-* *то* выражается в миллиметрах потребленного кислорода на единицу веса, то для получения сопоставимых данных необходимо было найти соотношение между весом и определяемыми в опытах линейными размерами медуз (табл. 1). Эта связь имеет параболический характер и описывается следующим уравнением:

$$V = 0,7469 D_{\text{мин}}^{2,5901}, \quad (2)$$

где  $V$  — вес, г,  $D_{\text{мин}}$  — диаметр колокола в момент его наибольшего сжатия.



Среднее тяговое усилие на 1 сокращение, г	Работа, совершаемая медузой за 1 сутки, кг/м	Кислородный эквивалент работы (активный обмен), мл O <sub>2</sub> /ч	Стандартный обмен, мл O <sub>2</sub> /ч	Отношение активного обмена к стандартному, %	Средняя скорость движения, см/сек
0,047	0,1	0,002	0,064	3,1	2,43
0,134	0,3	0,006	0,167	3,6	2,66
0,281	0,7	0,014	0,367	3,8	2,83
0,498	1,3	0,026	0,555	4,7	2,86
0,795	2,1	0,042	0,841	5,0	3,04
1,181	3,2	0,064	1,226	5,2	3,18
1,663	4,7	0,094	1,679	5,6	3,31
2,251	6,4	0,127	2,218	5,7	3,27
2,951	8,6	0,171	2,844	6,0	3,36
3,770	11,2	0,223	3,639	6,1	3,44
4,714	14,2	0,283	4,556	6,2	3,47
5,801	17,1	0,341	5,276	6,5	3,42
7,001	20,7	0,412	6,282	6,6	3,42
8,364	24,1	0,480	7,392	6,5	3,33
9,868	28,2	0,562	8,606	6,5	3,33
11,53	32,5	0,647	9,922	6,5	3,25
13,36	36,9	0,735	11,360	6,5	3,19
15,35	41,3	0,833	12,930	6,4	3,11
17,50	45,6	0,908	14,230	6,4	3,01
19,84	48,6	0,967	15,970	6,1	2,83
22,37	52,1	1,083	18,240	5,7	2,69
25,06	55,0	1,095	20,240	5,4	2,54
27,96	57,0	1,135	22,390	5,1	2,36

### Результаты наблюдений

Темп сокращений определяли у медуз диаметром 4—24 см. Всего проведено 68 измерений, результаты которых представлены на рис. 3. Наибольший темп (1,87) сокращений в секунду (в дальнейшем изложении — *сокр/сек*) наблюдался у медуз диаметром 4 см. По мере увеличения диаметра темп замедляется и у самой крупной медузы (диаметром 24 см) он составлял всего 0,48 *сокр/сек*. Обработка полученных данных по методу наименьших квадратов приводит к следующему уравнению связи между величиной медуз и темпом сокращений:

$$T = 1,62 - 0,049 D_{\text{мин}}, \quad (3)$$

где  $T$  — темп сокращений.

Отметим, что темп сокращений уменьшается медленнее, чем увеличивается диаметр колокола (табл. 1). Если последний увеличился в 12 раз, то темп сократился только в 2,9 раза. Известно, что темп сокращений ускоряется при повышении температуры и замедляется при ее падении (Verpoo, 1895—1896). Однако полученные нами данные не дают возможности подробнее рассмотреть эту

зависимость, так как в наших наблюдениях медузы и увеличивали и уменьшали темп при повышении температуры. Только у одной замедление темпа соответствовало падению температуры.

Длина пути за одно сокращение колокола в противоположность темпу сокращений, наоборот, по мере увеличения диаметра увеличивается. У медуз диаметром 2 см средняя длина пути за одно

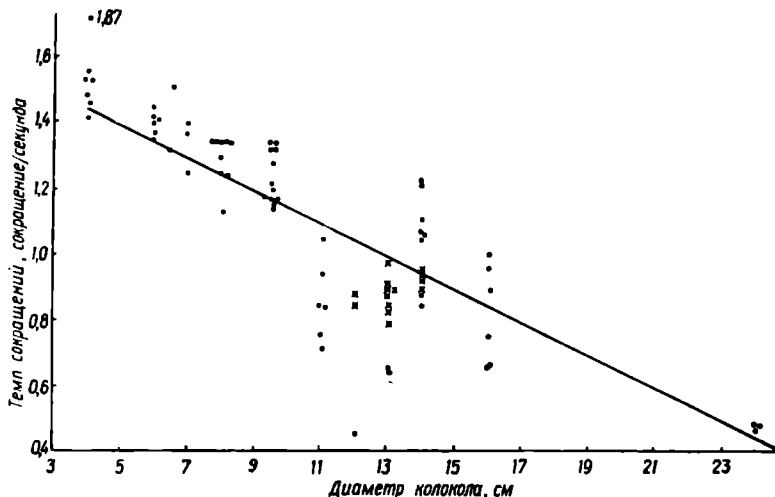


Рис. 3. Темп сокращений колокола у медуз *Rhizostoma pulmo* разного размера; X — по данным киносъемки.

сокращение составляет 1,6 см, а у самой крупной — диаметром 24 см — 5,5 см (рис. 4). Изменение средней длины пути, как и изменение темпа, происходит медленнее, чем изменение диаметра колокола. При том же изменении диаметра (в 12 раз) средняя длина пробега за одно сокращение увеличивается только в 2,5 раза. Индивидуальные колебания в величине пробега достигают значительных величин, вследствие чего получение уравнения связи между диаметром колокола и пробегом за одно сокращение было сделано по средним величинам пробега по каждой размерной группе. Эти средние величины, обработанные по методу наименьших квадратов, привели к следующему уравнению:

$$\Pi = 12,6 + 1,75 D_{\text{мин}}, \quad (4)$$

где  $\Pi$  — средняя длина пути за одно сокращение.

Длина пути, преодолеваемого медузой за 1 ч, колеблется от 85,0 до 125,5 м, что составляет в сутки 2—3 км. У медуз диаметром 2 см она наименьшая (85,0 м/ч), затем возрастает до 125 м у медуз диаметром 12 см, после чего снова снижается до прежнего уровня (85 м/ч) у самых больших медуз (см. табл. 1).

Средняя величина тягового усилия колеблется у медуз разного размера в очень широких пределах — от сотых долей грамма (0,0473 г) — у самой маленькой медузы до 27,96 г у самой крупной,

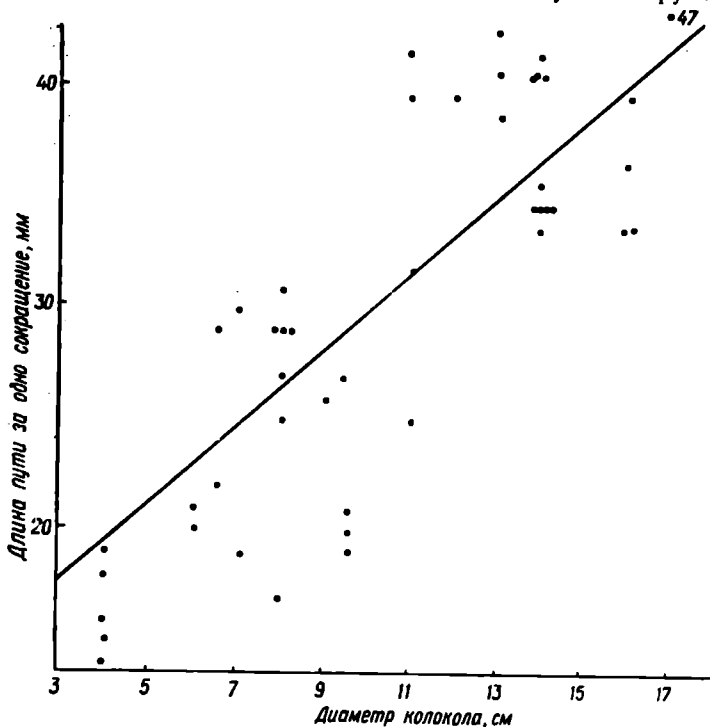


Рис. 4. Длина пути ( $S$ ), преодолеваемого медузами *Rhizostoma pulmo* разного размера (в мм) за одно сокращение колокола.

что составляет увеличение в 590 раз (рис. 5). Связь между диаметром колокола и величиной тягового усилия параболическая и выражается уравнением:

$$F = 0,007975 D_{\text{мин}}^{2,5683} \quad (5)$$

Таким образом, мы теперь располагаем данными, необходимыми для вычисления величины работы по уравнению (5). Как видно из данных табл. 1, величина работы возрастает с увеличением размеров медузы от 0,1 до 56,9 кг/сутки, т. е. в 570 раз, что очень близко к увеличению среднего тягового усилия.

Для сравнения полученных нами результатов с имеющимися в литературе данными по активному обмену у других животных для медуз был рассчитан кислородный эквивалент работы. При этом принималась во внимание калорийность тела медузы —

4,82 г/кал. 1 кГм эквивалентен 2,342 кал, а 1 кал эквивалентна 0,204 мл  $O_2$ . Рассчитанный на 1 ч кислородный эквивалент работы колеблется в пределах от 0,002 до 1,133 мл  $O_2$ /ч.

Величина стандартного обмена у *R. pulmo* определена К. К. Яковлевой (1964), которая вывела уравнение связи величины обмена

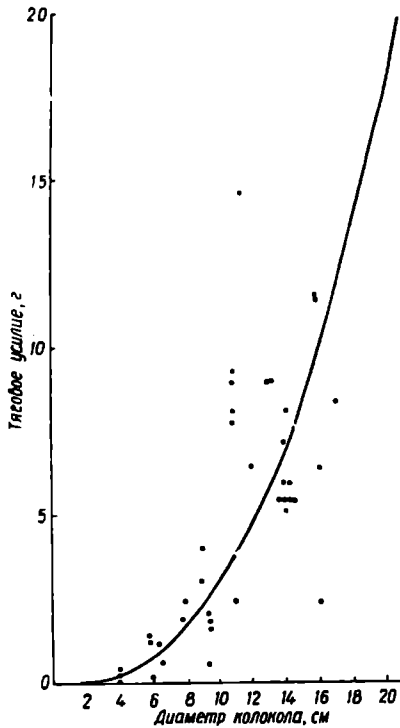


Рис. 5. Среднее тяговое усилие у медуз *Rhizostoma pulmo* разного размера.

от веса тела. На основании этого уравнения и соотношения между диаметром колокола и весом у этих медуз, нами были рассчитаны величины потребления кислорода медузами разного диаметра.

Отношение активного обмена к стандартному, в пределах размерного диапазона исследованных *R. pulmo*, изменяется в очень узких пределах — от 3 до 6,6%. При этом он сначала возрастает с 3,12% у самых маленьких медуз до 6,6% у медуз диаметром 14 см, а затем снова снижается до 5,1% у самых крупных особей. Сравним это отношение с такими же отношениями у других водных животных.

У рыб активный обмен может в несколько раз превышать стандартный (Ивлев, 1963). У бокоплавов активный обмен примерно равен стандартному (Винберг, 1950). У креветок, при максимальных скоростях, которые они могут выдержать сколько-нибудь

длительное время, активный обмен лишь немногим превышает стандартный (Ивлев, 1963). Если эти описательные характеристики попытаться выразить количественно в процентах, то, без большой ошибки, можно оценить это отношение у рыб несколькими сотнями процентов, а у бокоплавов и креветок немногим более ста процентов. При такой оценке можно сказать, что отношение тех же обменов у медузы *R. pulmo* на два порядка ниже, чем у упомянутых выше групп. Сравнение с креветками особенно интересно, потому что опыт с ними был проведен при разных скоростях движения. Минимальная скорость в опыте была 0,65, максимальная — 6,42 см/сек; при увеличении скорости в два раза креветки увеличивали расход энергии в 3,5 раза (Ивлев, 1963). Из этих сведений можно сделать

вывод, что при нормальной скорости отношение активного обмена к стандартному уменьшится и численно выразится только десятками процентов, т. е. будет превышать такое отношение у медузы *R. pulmo* всего на один порядок.

У туфельки отношение активного обмена к стандартному, по данным Л. С. Серавина (по Ивлеву, 1963), составляет всего 0,04%, а после поправок, введенных В. С. Ивлевым (1963) — 0,3%, т. е. это отношение на один порядок ниже, чем у *R. pulmo*. По данным Е. В. Павловой (1970), для черноморской *Noctiluca* отношение активного обмена к стандартному составляет 0,0002—0,003%. По сравнению с этими величинами отношение активного обмена к стандартному у *R. pulmo* на три-четыре порядка выше, чем у *Noctiluca*.

Как видно из приведенных выше данных, отношение активного обмена к стандартному у *R. pulmo* не выделяется из филогенетического ряда рассмотренных животных. Однако при сравнении с простейшими следует учесть, что Хемингсен (*Hemmingsen*, 1960) указывает для инфузорий отношение активного обмена к стандартному, как 1,65, или 165% (по Ивлеву, 1963), что на два порядка выше, чем у *R. pulmo*, и близко к отношению, установленному для креветок и бокоплавов.

Большие различия в тяговом усилии, темпе сокращений и длине пути, проходимого за одно сокращение у медузы *R. pulmo* одной и той же размерной группы, и значительные колебания у одной и той же особи позволяют предположить способность медуз «работать с разными режимами»<sup>1</sup>.

Поэтому представляет интерес рассмотреть, как изменится отношение величины общего обмена к стандартному, если произвести расчеты по максимальным величинам темпа сокращений колокола, пути, проходимого за одно сокращение колокола и тягового усилия (табл. 2).

Данные таблицы показывают, что активный обмен увеличивает-ся в среднем в 2,3 раза (при крайних значениях 1,6—3,9 раза). При этом отношение активного обмена к стандартному у *R. pulmo* становится в тот же порядок, что у креветок и бокоплавов при нормальном движении.

По величине суточного (или часового) пробега медузы можно рассчитать среднюю скорость движения медуз. При обычном, нормальном движении средняя скорость его составляет 2,4—5,3 см/сек. Кривая изменения скорости движения у медуз разного размера, как и следовало ожидать, полностью повторяет форму кривой изменения длины их суточного пути. Максимальная скорость в среднем в 1,7 раза превышает нормальную. Такое увеличение скорости движения и интенсивности активного обмена у *R. pulmo* вполне сопоставимо с такими же данными для мальков лосося и ракооб-

<sup>1</sup> С этим явлением мы встречались при изучении скорости фильтрации у мидий (Миронов, 1948)

Расчет энергетических трат на

Диаметр колокола, см	Максимальные					
	темп сокращения, сокр/сек	число сокращений в 1 ч	длина пути за одно сокращение, см	длина пути за 1 ч, м	тяговое усилие, г	работа за 1 ч, кРж
4,0	1,51	5436	3,6	196	0,443	0,087
6,0	1,34	4824	3,3	159	2,185	0,348
7,0	1,33	4788	4,3	206	2,04	0,420
8,0	1,34	4824	4,6	222	2,91	0,646
9,0	1,18	4248	3,3	140	3,08	0,431
14,0	0,94	3384	6,1	206	16,00	3,302
16,0	0,91	3276	5,5	180	23,00	4,144
17,0	1,19	4284	6,3	270	19,00	5,128

разных, которые при увеличении скорости движения в 2 раза увеличивают энергетические траты в 2,3 и 3,5 раза соответственно.

### Выводы

Для медузы *R. pulmo* получены количественные характеристики темпа сокращения колокола, длины пути за одно сокращение и величины тягового усилия. На их основе рассчитаны длина пути, проходимого медузами за сутки, средняя скорость движения и величина работы, совершаемой медузой для прохождения этого пути. Величина работы была выражена в кислородном эквиваленте и сопоставлена с величиной стандартного обмена.

Возрастание энергетических трат при увеличении скорости движения в два раза оказалось несколько большим (в 3,8 раза), чем у креветок (3,5 раза). Сравнение отношения величины активного обмена к стандартному у *R. pulmo* на один порядок меньше, чем у креветок и бокоплавов, на один порядок выше, чем у туфельки, и на три-четыре порядка выше, чем у *Noctiluca*.

Приведенные выше сравнения хорошо согласуются с положением *R. pulmo* в филогенетическом ряду организмов.

Вместе с тем следует иметь в виду, что такие факторы, как характер движителя, который очень различен у сравниваемых организмов, а также соотношение их активных и индифферентных тканей могут внести существенные поправки в этот вывод.

### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева К. Д. Интенсивность дыхания некоторых морских рыб при активном движении. — Тр. Севаст. биол. ст., 1964, 15.  
 Алексеева К. Д. Зависимость активного обмена от скорости движения кефали. — Тез. докл. науч. совещания по эвол. физиол., посвящ. памяти акад. Л. А. Орбели. М., 1965.

Таблица 2

движение медузами *R. pulmo*

Кислородный эквивалент работы (активный обмен), млО <sub>2</sub> /ч	Стандартный обмен, млО <sub>2</sub> /ч	Отношение активного обмена к стандартному, %	Превышение максимального активного обмена над его средней величиной	Максимальная скорость, см/сек	Превышение максимальной скорости над средней
0,042	0,367	11,4	2,6 раза	5,43	1,92 раза
0,166	0,841	19,7	3,9 »	4,42	1,44 »
0,200	1,226	16,3	3,1 »	5,71	1,79 »
0,309	1,679	18,4	3,4 »	5,84	1,76 »
0,206	2,218	9,3	1,6 »	3,91	1,16 »
1,578	6,282	25,1	3,6 »	5,72	1,67 »
1,981	8,606	22,2	3,4 »	5,00	1,45 »
2,451	9,922	24,7	3,8 »	7,46	2,30 »

- Богуславский М. Г. и др. Таблицы перевода единиц измерений. Стандартгиз, М., 1963.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во БГУ, Минск, 1956.
- Дольник В. Р., Блюменталь Т. И. Биоэнергетика миграций птиц.— Усп. совр. биол., 1964, 88, 2.
- Ивлев В. С. Активный энергетический обмен у мальков балтийского лосося (*Salmo salar* L.).— Вопр. ихтиол., 1962, 2, 1, 22.
- Ивлев В. С. Расход энергии при движении креветок.— Зоол. журн., 1963, 42, 10.
- Ивлев В. С. Интенсивность обмена и скорость движения личинок некоторых черноморских рыб.— Вопр. ихтиол., 1964, 4, 1.
- Миронов Г. Н. Питание и фильтрационная работа мидий Черного моря.— Тр. Севаст. биол. ст., 1948, 6.
- Павлова Е. В. Энергетический обмен и потребность в пище черноморской ночесветки (*Noctiluca millaris* S u r).— В кн.: Биология моря, 19. «Наукова думка», К., 1970.
- Петипа Т. С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море.— В кн.: Физиология морских животных. «Наука», М., 1966.
- Яковлева К. К. Интенсивность дыхания черноморских медуз.— Тр. Севаст. биол. ст., 1964., 17.
- Verpou H. M. The respiratory exchange of the lower marine Invertebrates.— J. of Physiol., 1895—1896.
- Verwey J. Die Periodizitet im Auftreten und die aktiven und passiven Bewegungen der Quallen.— Arch. Neerlandaises de zoologie, 1942, 6.

#### ENERGETIC EXPENDITURES FOR MOVEMENT IN THE BLACK SEA *RHIZOSTOMA PULMO* KRAM P

G. N. Mironov

#### Summary

Bell contraction rate, the length of the way passed by *R. pulmo* for one contraction and the tractive effort value were determined in *Rhizostoma pulmo* (with a 4—17 cm diameter). On the basis of the obtained experimental data the theoretical po-

ints of these parameters were calculated for medusae with a 2—24 cm diameter by the method of least squares. The length of the way for 24 hrs, average velocity and value of work spent for the way overcoming were calculated from the obtained theoretical points.

The work was expressed in oxygen equivalent and compared with the standard metabolism. The ratio of active metabolism to the standard one varies in *R. pulmo* within the limits of 3.1—6.6%. As compared with other organisms this ratio is one — two orders lower than that in *Crangon vulgaris* and *Amphipoda*, one-two orders higher than in Infusozia and three-four orders higher than in the *Noctiluca* genus.

## ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ЖИРА В ПЕЧЕНИ И МЫШЦАХ ЧЕРНОМОРСКОЙ СКОРПЕНЫ

К. К. Яковлева и Г. Е. Шульман

Морской ерш, или скорпена *Scorpaena porcus* L., малоподвижная донная рыба, обитатель прибрежных скал, хищник-засадчик. В силу своей неприхотливости и хорошей выживаемости в лабораторных условиях черноморская скорпена издавна служит объектом разнообразных физиологических и биохимических исследований. Тем не менее исследование динамики содержания жира в теле этой рыбы до последнего времени не проводилось.

Своеобразные черты биологии скорпены позволяют предположить, что динамика ее жирности также должна характеризоваться специфическими особенностями. В связи с этим мы исследовали изменения содержания жира в печени и мышцах скорпены на протяжении годового цикла. Материал собирали ежемесячно с июля 1968 г. по сентябрь 1969 г. в Севастопольской бухте. Анализировали индивидуальные пробы, используя ежемесячно в среднем по 20 рыб (10 самцов и 10 самок), относящихся к одной и той же размерной группе (длина 11—14 см; вес 50—100 г; возраст 3—4 года).

Обработку проб проводили по стандартной методике (Лазаревский, 1955; Кривобок и Тарковская, 1962; Шульман, 1969). Жир экстрагировали этиловым эфиром в аппаратах Сокслета по методике Рушковского после предварительного высушивания проб до постоянного веса в сушильном шкафу при 105°С.

Исследование проведено на 292 экземплярах рыб. Все данные обработаны статистически (Плохинский, 1961).

### Результаты исследования

Результаты исследования представлены в табл. 1 и 2 и на графиках (рис. 1—4). Из приведенных результатов видно, что содержание жира в печени скорпены составляет 10—26%, а в мышцах 0,5—1,0% веса ткани. Таким образом, скорпена относится к той категории рыб (тресковые, бычковые и т. д.), у которых основные жировые запасы сосредоточены в печени.



Таблица 1  
Содержание жира (в %) в печени скорпены в течение годового цикла в сырой навеске

Месяц, стадия зрелости	Самцы				Самки				td
	n	M±m	δ	Cv.%	n	M±m	δ	Cv.%	
1968 г.									
Июль, VI—II	10	12,04 ± 2,52	7,96	66,13	10	12,74 ± 2,71	8,57	67,26	0,1811
Август, VI—II	10	16,76 ± 3,36	10,61	63,33	10	22,40 ± 4,14	13,09	58,42	1,0585
Сентябрь, VI—II	10	23,44 ± 3,69	11,67	49,77	10	26,05 ± 4,02	12,70	48,76	0,4785
Октябрь, VI—II	10	13,50 ± 1,20	3,78	28,02	10	12,96 ± 2,31	7,29	56,28	0,2078
Ноябрь, II	10	16,94 ± 1,53	4,85	28,63	10	14,76 ± 2,72	8,59	58,19	0,6989
Декабрь, II	10	21,71 ± 2,69	8,51	39,21	10	22,16 ± 2,82	8,93	40,26	0,1154
1969 г.									
Январь, II	6	10,19 ± 1,30	3,18	31,21	9	17,58 ± 2,92	8,76	49,83	2,3093
Февраль, II	9	15,55 ± 1,90	5,70	36,64	10	12,66 ± 1,89	5,96	47,10	1,0799
Март, II	10	12,58 ± 1,24	3,94	31,28	10	11,06 ± 1,45	4,57	41,36	0,7965
Апрель, II	10	13,71 ± 1,07	3,37	24,58	10	12,64 ± 2,02	6,40	50,63	0,8483
Май, II и III	10	18,69 ± 1,78	5,62	30,08	10	20,12 ± 2,15	6,81	33,83	0,5122
Июнь, III и VI—IV	10	19,22 ± 1,94	6,13	31,89	18	23,07 ± 1,74	7,37	31,94	1,4794
Июль, VI—IV и VI—II	10	22,34 ± 1,74	5,51	24,67	20	22,80 ± 1,95	8,70	38,16	0,1761
Сентябрь, VI—II	10	19,76 ± 2,22	7,01	35,48	10	26,30 ± 3,86	12,22	46,45	1,4683

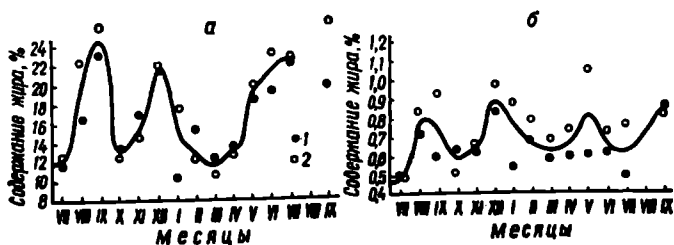


Рис. 1. Процентное содержание жира в печени (а) и мышцах (б) скорпены в сырой навеске. Здесь и на рис. 2—4: 1 — самцы; 2 — самки.

Содержание жира в печени и мышцах самок скорпены на протяжении годового цикла, как правило, выше, чем у самцов (рис. 1, а, б). Эта особенность проявляется, несмотря на отсутствие достоверных статистических половых различий жирности ( $t_d < 2$ ). Индивидуальная вариабельность жирности печени самок также выше, чем самцов. По-видимому, это указывает на большую физиологическую разнокачественность самок, связанную с более интенсив-

Таблица 2

Содержание жира (в %) в мышцах скорпены в течение годового цикла в сырой навеске

Месяц, стадия зрелости	Самцы				Самки				$t_d$
	<i>n</i>	$M \pm m$	$\delta$	Cv. %	<i>n</i>	$M \pm m$	$\delta$	Cv. %	
1968 г.									
Июль, VI—II	10	$0.50 \pm 0.06$	0,19	37,18	10	$0.50 \pm 0.06$	0,18	35,40	0
Август, VI—II	9	$0.74 \pm 0.04$	0,30	39,96	10	$0.84 \pm 0.11$	0,34	40,43	0,8764
Сентябрь, VI—II	10	$0.60 \pm 0.12$	0,39	64,97	10	$0.93 \pm 0.09$	0,29	31,13	2,1480
Октябрь, VI—II	10	$0.64 \pm 0.05$	0,16	25,72	10	$0.52 \pm 0.08$	0,24	45,85	1,3086
Ноябрь, II	10	$0.63 \pm 0.07$	0,24	37,32	10	$0.66 \pm 0.08$	0,25	37,80	0,2770
Декабрь, II	10	$0.85 \pm 0.08$	0,25	29,60	10	$0.97 \pm 0.09$	0,28	28,96	1,0067
1969 г.									
Январь, II	6	$0.54 \pm 0.12$	0,30	56,30	9	$0.87 \pm 0.16$	0,47	54,10	1,1500
Февраль, II	9	$0.70 \pm 0.03$	0,10	14,60	10	$0.79 \pm 0.07$	0,22	27,77	1,1613
Март, II	10	$0.59 \pm 0.05$	0,16	26,44	10	$0.70 \pm 0.09$	0,27	38,84	1,1111
Апрель, II	10	$0.60 \pm 0.09$	0,29	47,83	10	$0.73 \pm 0.07$	0,21	29,22	1,1535
Май, II и III	10	$0.61 \pm 0.06$	0,19	30,97	10	$1.05 \pm 0.19$	0,61	57,97	2,1537
Июнь, III и VI—IV	10	$0.61 \pm 0.04$	0,18	28,80	18	$0.71 \pm 0.04$	0,19	26,11	1,7391
Июль, VI—IV "	10	$0.50 \pm 0.02$	0,07	13,82	20	$0.75 \pm 0.07$	0,33	44,53	3,2092
Сентябрь, VI—II	10	$0.86 \pm 0.09$	0,29	33,49	10	$0.81 \pm 0.07$	0,22	27,05	0,4545

ным использованием жировых запасов при созревании половых продуктов.

На протяжении годового цикла содержание жира в печени скорпены испытывает довольно четкие колебания (рис. 1, а), которые синхронны у самцов и самок. За время исследования жирность печени повышалась в августе—сентябре и декабре 1968 г. и в мае—сентябре 1969 г., понижалась — в июле и октябре 1968 г. и в январе—апреле 1969 г. Понижение жирности печени скорпены в июле 1968 г., очевидно, связано с нерестом; в октябре того же года — с резким ухудшением кормовой базы рыб по сравнению с преды-

душими годами (Грезе, Балдина, Билева, 1971); зимой 1969 г. — с низкой температурой воды и прекращением питания; весной 1969 г. — с созреванием половых продуктов. По данным, полученным в нашей лаборатории В. Я. Щепкиным (1972), жирность печени скорпены резко снизилась и зимой 1970 г., что также было связано с условиями зимовки.

Таким образом, в отличие от изученных ранее видов черноморских рыб, у которых динамика жирности на протяжении годового цикла носит моноциклический характер (Шульман, 1969), у скорпены ярко выражен полициклический характер годовой динамики жирности.

Изменения веса печени скорпены (в % к весу тела) на протяжении годового цикла сходны с изменениями жирности ее (рис. 2).

Большинство исследователей, изучавших изменения содержания жира в мышцах, «тощих» рыб (т. е. рыб с очень низким содержанием жира в мышцах),

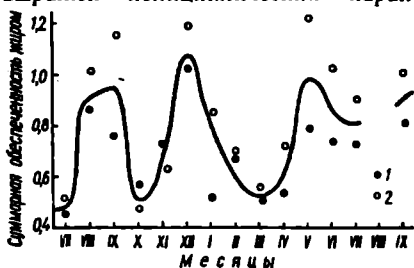


Рис. 3. Суммарное содержание жира в печени и мышцах скорпены (в % к весу тела).

отмечают, что эти изменения неопределенны (Bogucki, Trzesinski, 1950; Kordyl, 1951; Tamoto, 1954). Однако у скорпены динамика содержания жира в мышцах на протяжении годового цикла, несмотря на очень низкий уровень жирности, выражена достаточно четко и сопряжена с динамикой содержания жира в печени (рис. 1, б).

Исходя из данных о жирности печени и мышц скорпены, а также из данных о массе печени и мышц относительно массы рыбы<sup>1</sup>, можно рассчитать суммарную динамику содержания жира в печени и мышцах (по отношению к массе рыбы) на протяжении годового цикла. Оказалось, что суммарная (валовая) жирность скорпены составляет в среднем 0,5—1,1% массы рыбы и испытывает на про-

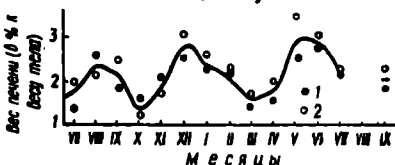


Рис. 2. Изменение веса печени на протяжении годового цикла.

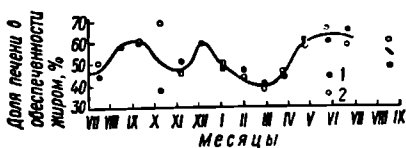


Рис. 4. Содержание жира в печени скорпены (в % к суммарному содержанию жира в печени и мышцах).

<sup>1</sup> Мышечная масса скорпены составляет приблизительно 50% массы рыбы (Клейменов, 1962).

тяжении годового цикла такие же колебания, как и жирность печени и мышц в отдельности (рис. 3).

Доля печени в аккумуляции жира в теле скорпены колеблется в среднем от 40 до 65% (рис. 4). Она особенно велика в период нагула рыбы и понижается при созревании, неблагоприятных кормовых условиях и зимовке.

### Обсуждение результатов

Приведенные результаты свидетельствуют о большом своеобразии динамики жирности скорпены по сравнению с другими черноморскими (и не только черноморскими) рыбами.

Прежде всего, общее содержание жира в теле скорпены не превышает 1,1%, т. е. оказывается значительно более низким, чем у большинства исследованных, в том числе и «тощих» рыб. На этом основании скорпену можно назвать «сверхтощей» рыбой.

У «тощих» рыб жирность печени составляет 30—70% массы органа; кроме того, масса печени достигает 3—7% массы рыбы (Кизеветтер, 1942; Клейменов, 1962). У скорпены роль печени в аккумуляции жира значительно ниже. Хотя в целом она аккумулирует жира больше, чем мышцы, ее «резервная» роль по сравнению с мышцами выражена не так четко, как у тресковых и других «тощих» рыб.

Исследованиями В. Я. Щепкина (1972) и К. К. Яковлевой (1969) показано, что липиды печени скорпены используются (в значительной степени) в пластическом обмене при синтезе генеративной ткани.

А. Л. Морозова и В. В. Трусевич (1971) установили, что в качестве основного энергетического источника при плавании скорпены используется не жир, а гликоген. Судя по всему, роль липидов печени и мышц в качестве запасных источников энергии в метаболизме скорпены сравнительно невелика.

Ранее мы отмечали, что подвижные, выполняющие большой объем работы, рыбы в качестве основного источника энергии используют жир, а малоподвижные — гликоген (Шульман, 1969). Скорпена как раз и относится к числу таких малоподвижных рыб, осуществляющих свои бросковые движения из засады за счет гликогена.

Свидетельством незначительной роли жировых запасов в энергетическом обмене скорпены, по-видимому, является полициклический характер динамики ее жирности на протяжении годового цикла. Нашими исследованиями показано, что у рыб, накапливающих значительные жировые запасы, изменение условий обитания может тормозить жиронакопление, но не может изменить направленность обмена (Шульман, 1969). У скорпены же плохие условия нагула, а также зимовка существенно уменьшают содержание жира в теле, после чего заново начинается жиронакопление. Столь частые, зависящие от многих причин изменения направленности жирового обмена, очевидно, связаны у этой рыбы с необязательностью

формирования значительного жирового запаса. Вероятно, хищное питание позволяет ей легко накопить определенное количество жира, необходимого для осуществления генеративного синтеза; энергетическое же обеспечение двигательной активности происходит за счет гликогена.

На примере скорпены видно, какой существенный отпечаток откладывает экология вида на особенности его обмена веществ.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Гресе В. Н., Балдина Э. П. и Билева О. К. Динамика численности и продукции основных компонентов зоопланктона в неретической зоне Черного моря.— В кн.: Биология моря, 24. «Наукова думка», К., 1971.
- Кизеветтер И. В. Техно-химическая характеристика дальневосточных промысловых рыб.— Изв. ТИНРО, 1942, 21.
- Клейменов И. Я. Химический и весовой состав рыб водоемов СССР и зарубежных стран.— Рыбное хозяйство, М., 1962.
- Кривобок М. И. и Тарковская О. И. Определение жира в теле рыб.— В кн.: Руководство по методике исследований физиологии рыб. Изд-во АН СССР, М., 1962.
- Лазаревский А. А. Техно-химический контроль в рыбообрабатывающей промышленности. Пищепромиздат, М., 1955.
- Морозова А. Л. и Трусович В. В. Содержание некоторых углеводов в тканях ставриды при продольной мышечной нагрузке.— В кн.: Эволюция вегетативных функций. «Наука», Л., 1971.
- Плохинский Н. А. Биометрия. Изд-во Сиб. отд. АН СССР, Новосибирск, 1961.
- Шульман Г. Е. Физико-биохимические особенности состояния рыб в различные периоды годового цикла. Автореф. докт. дис. М., 1969.
- Щепкин В. Я. Исследование липидного состава ставриды и скорпены Черного моря в связи с особенностями их биологии. Автореф. канд. дис. Харьков, 1972.
- Яковлева К. К. Динамика полиненасыщенных жирных кислот у некоторых видов черноморских рыб. Сообщение I. Скорпена.— Вопр. ихтиол., 1969, 9, 4, 1969.
- Wogucki M. a. Trzesinski P. Fluctuations in the water and fat content of the cod.— J. du Conseil, 1950, 16, 2.
- Kordyl E. Sklad chemiczny dorsza i sledzia baltyckiego w zalerno sciod stopnia dojrzalosci plciowej.— Prace morskiego instytutu rybackiego w Gdyni, 1951, 6.
- Tomato K. On the seasonal variation of pollack liver oil in Monbetsu District.— Bull. Hokkaido Region Fish. Res. Labor., 1954, 10.

#### DYNAMICS OF FAT CONTENT IN LIVER AND MUSCLES OF THE BLACK SEA *SCORPAENA PORCUS* L.

K. K. Yakovleva, G. E. Shulman

#### Summary

The changes in fat content of the liver and muscles were studied in the Black sea *Scorpaena porcus* L. during the annual cycle. The assays were taken every month. Fat was extracted by ethyl ester in the Soxhlet apparatuses. It was established that the bulk of fat in *S. porcus* is deposited in the liver (10—26% of the organ mass) Fat content in the muscles is very low (0.5—1.0%). Annual dynamics of fat content in the *S. porcus* body is of «polycyclic» character. Decrease of fat content in a body takes place during maturation, spawning, bad conditions of fattening and during wintering.

## КОЛИЧЕСТВЕННАЯ И КАЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИПИДОВ НЕРЕСТОВЫХ САМОК И ПОТОМСТВА В ПЕРИОД ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ БЫЧКА-КРУГЛЯКА АЗОВСКОГО МОРЯ

А. В. Чепурнов, Н. К. Ткаченко

В последние годы рядом авторов проводились исследования липидов органов и тканей морских рыб с характеристикой не только их общего количества, но и качественного состава (Ando, 1968; Шатуновский, 1970; 1971; Макарова, Каневская, Шатуновский, 1971; Шатуновский, Новиков, 1971; Щепкин, 1971, 1972, и др.). При этом особое внимание уделялось преднерестовому и нерестовому периодам годового жизненного цикла с тем, чтобы познать закономерности воспроизводства популяций рыб. Изменение качества овариальной икры в зависимости от физиолого-биохимических показателей производителей изучено в большей степени, чем качество спермы. Практически отсутствуют данные по изменению физиолого-биохимических показателей в период эмбрионального и постэмбрионального развития. Немногочисленные данные, имеющиеся по этому вопросу, получены в основном на пресноводных и полупроходных рыбах (Привольнев, Стрельцова, Петрова, Бризинова, 1963; Маляревская, Биргер, 1965; Ando, 1968, и др.).

У морских рыб Азово-Черноморского бассейна довольно подробно изучен годовой цикл динамики жирового обмена (Шульман, 1969). Однако недостаточно еще исследован липидный обмен производителей и его влияние на качество половых продуктов (Павловская, 1964; Тараненко, 1964; Шульман, Ревина, Сафьянова, 1970). Практически не подвергались изучению физиолого-биохимические процессы раннего онтогенеза. Рыбы Азовского и Черного морей представляют с этих точек зрения несомненный интерес в связи с многопорционным икрометанием (Дехник и др., 1970) и интенсивным питанием во время нереста (Липская, 1959; Костюченко, 1960, и др.).

Ниже приводятся результаты исследований динамики количественного и качественного состава липидов в органах (печени, гонадах), тканях (мышцах) производителей и на различных стадиях эмбриогенеза азовского бычка-кругляка (*Gobius melanostomus* P a l - l a s).

Материал собран в прибрежной зоне Азовского моря (район мыса Казантип) в начале июня 1971 г., когда происходил интенсивный нерест. В связи с неблагоприятными метеорологическими условиями нерест бычка-кругляка начался с опозданием почти на месяц. Экстракция липидов печени, мышц, зрелых гонад и развивающихся в кладках эмбрионов производилась по Фолчу (Folch и др., 1951). Липиды, экстрагированные методом тонкослойной хроматографии (Прохорова, Тупикова, 1965), разделяли на пять фракций

(фосфолипиды, холестерин, свободные жирные кислоты, триглицериды, эфиры стерина). Количественное определение фракций производили колориметрическим методом на ФЭК-56. Фосфолипиды обнаруживали по методике Фиске — Саббероу, жирные кислоты по Блуру (Асатиани, 1953), холестерин реакцией Либерман — Бухарда, триглицериды по Штерн и Шапиро (Прохорова, Тупикова, 1965). Всего собрано 39 проб печени, мышц и гонад, кроме того на анализ взято 35 кладок икры бычка-кругляка на различных стадиях развития. Фракции липидов на различных этапах эмбриогенеза

Таблица 1  
Соотношение фракций липидов в печени, мышцах и зрелых гонадах у азовского бычка-кругляка

Материал	Количество проб	Фосфолипиды	Холестерин	Свободные жирные кислоты	Триглицериды	Эфиры стерина	Сумма фракций липидов, % к сырному веществу
Печень	16	0,19	0,05	0,12	0,49	Следы	0,85
		<u>22,0</u>	<u>7,0</u>	<u>14,0</u>	<u>57,0</u>		
Мышцы	7	0,12	0,01	0,01	0,06	»	0,20
		<u>60,0</u>	<u>5,0</u>	<u>5,0</u>	<u>30,0</u>		
Гонады	16	0,29	0,13	0,02	0,61	»	1,05
		<u>27,0</u>	<u>13,0</u>	<u>2,0</u>	<u>58,0</u>		

Примечание. Здесь и в табл. 2 в числителе — количество фракции (в % к сырному веществу), в знаменателе — процент фракции к общей сумме фракций липидов.

(I, VI, IX, X этапы) определяли в кладках икры от разных производителей. Это нельзя не учитывать при анализе абсолютных и относительных величин полученных результатов так как состояние производителей влияет как на качество зрелой икры, так и на развивающееся из нее потомство (Никольский, 1965).

Кругляк Азовского моря по характеру жирового обмена относится к группе так называемых «тощих рыб», у которых главным жировым депо является печень. Особенности динамики жировых запасов в печени и мышцах этого вида рыб на протяжении годового жизненного цикла рассмотрены Г. Е. Шульманом (1967). Была отмечена важная роль генеративного процесса в мобилизации жировых запасов печени в период созревания и нереста, а липиды мышц предположительно выполняют теплоизолирующую функцию, а также служат источником энергии при плавании рыб. Установлено различие по степени ненасыщенности жиров печени и мышц (Шульман и др., 1967).

Приведенные в табл. 1 данные показывают, что во время нереста количество общих липидов печени в 4 раза больше, чем в мышцах. При этом наблюдается относительно высокое содержание триглицеридов (57%) и незначительный процент фосфолипидов (22%). Фракции холестерина и свободных жирных кислот присутствуют в

небольшом количестве (соответственно 7 и 14%). Эфиры стерина не обнаружены.

В отличие от печени мышцы бычка-кругляка характеризуются при общем малом содержании липидов относительно высокой концентрацией фосфолипидов (60%) и меньшим содержанием триглицеридов (30%), холестерина (5%) и свободных жирных кислот (5%). При этом в них, как и в печени, отсутствуют эфиры стерина. Преобладание фосфолипидов в мышцах по сравнению с печенью, по всей вероятности, объясняется более интенсивным окислением фосфолипидов, депонированных в печени для созревания икры. Липиды, содержащиеся в мышцах в период нереста в ограниченном количестве, очевидно, расходуются на энергетические процессы, связанные с движением, о чем свидетельствует низкое содержание триглицеридов.

Во время нереста зрелые гонады по сравнению с печенью и мышцами содержат наибольшее количество общих липидов. В них также больше в абсолютных значениях концентрируется триглицеридов, фосфолипидов и холестерина. Уменьшается содержание свободных жирных кислот. Эфиры стерина присутствуют в незначительном количестве. Характерно, что процентное соотношение фракций липидов в гонадах почти такое же, как и в печени. Это свидетельствует о сходстве взаимосвязанных обменных процессов, протекающих в этих органах, когда при одинаковом соотношении отдельных компонентов липидов наибольшее их абсолютное содержание наблюдается в воспроизводительной системе. Аналогично на сходство белков, содержащихся в курином яйце, с белками материнской крови указывает Ж. Браше (1961). К. Андо (Ando, 1968) указывает на связь состава липидов кормов, потребляемых производителями форели, с составом их гонад и развивающегося потомства на ранних этапах онтогенеза. Относительно высокое содержание липидов в икре по сравнению с другими органами и тканями бычка-кругляка в период нереста может рассматриваться, очевидно, как приспособление, способствующее высокой выживаемости на последующих этапах онтогенеза. Качественный состав икры становится особенно важным фактором с учетом малой абсолютной плодовитости самок (460—1000 шт. в порции), а также значительной изменчивостью факторов среды в период эмбрионально-личиночного и малькового периодов жизни. Как отмечает С. Г. Крыжановский (1960), различия в количестве жировых отложений в икре разных видов рыб отражают характер их приспособления к условиям питания и голодания на начальном этапе личиночного периода развития. К этому следовало бы еще добавить, что соотношение отдельных фракций жиров играет немаловажную роль в жизнеобеспечении потомства на ранних этапах онтогенеза.

Подобным соотношением отдельных фракций в органах и тканях характеризуется балтийская треска, относящаяся также к «тощим» рыбам с основным содержанием жира в печени (Шатуновский, 1971). Так же, как у бычка-кругляка, в мышцах трески со-



держится больше фосфолипидов, чем триглицеридов, а в печени наблюдается противоположное соотношение. Это можно объяснить невысокими скоростными качествами двух сопоставляемых видов рыб, когда отсутствует необходимость в больших затратах энергетически наиболее емких липидных соединений, таких как триглицериды. Характерной особенностью этих рыб является незначительное присутствие в мышцах, печени и икре эфиров холестерина и свободных жирных кислот. Однако при сравнении фракционного состава липидов гонад балтийской трески и азовского бычка-кругляка обнаруживаются существенные различия в соотношениях содержания их отдельных компонентов. В икре кругляка, по сравне-

Таблица 2  
Соотношение фракций липидов в зрелой икре разного диаметра у азовского бычка-кругляка

Диаметр икры, мм	Количество проб	Фосфолипиды	Холестерин	Свободные жирные кислоты	Триглицериды	Эфиры холестерина	Сумма фракций липидов, % к сырому веществу
1,8—2,0	5	$\frac{0,37}{34,0}$	$\frac{0,15}{14,0}$	$\frac{0,02}{2,0}$	$\frac{0,55}{50,0}$	Следы	1,09
2,0—2,2	5	$\frac{0,25}{21,0}$	$\frac{0,11}{9,0}$	$\frac{0,01}{1,0}$	$\frac{0,82}{69,0}$	»	1,19

нию с треской, наблюдается намного больше триглицеридов и меньше фосфолипидов. Эти различия в содержании и составе липидов, по-видимому, можно объяснить не только адаптацией к разным температурным условиям окружающей среды в период нереста (Проссер, 1964; Шатуновский, 1971), но и особенностями размножения. Уменьшение количественного содержания триглицеридов коррелирует с увеличением абсолютной плодовитости (0,6—9,0 млн. шт.) пелагической икры трески по сравнению с охраняемой немногочисленной икрой бычка-кругляка.

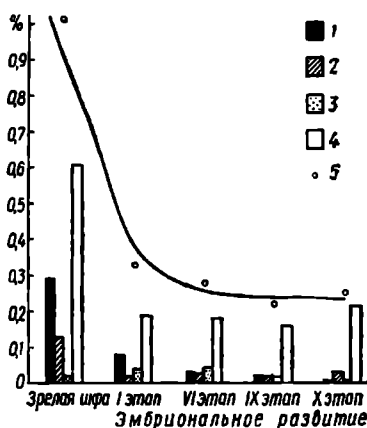
При анализе фракционного состава липидов зрелой икры, отличающейся по размерам, обнаруживаются существенные различия, отражающие разное качественное состояние икры одной стадии зрелости. Крупные овоциты содержат больше триглицеридов и меньше фосфолипидов и холестерина (табл. 2). Таким образом, более крупная икра имеет больше лабильных энергетических компонентов, чем мелкая.

Значительный интерес представляют результаты исследования характера липидного обмена на различных этапах эмбрионального развития бычка-кругляка. По данным К. И. Москальковой (1967), эмбриональный период его продолжается в течение 14—17 суток.

Как видно на рис. 1, после оплодотворения икры (I этап —

образование blastодиска) наблюдается интенсивное уменьшение общего количества липидов и их отдельных фракций по сравнению с неоплодотворенной икрой, что можно объяснить существованием оводнения икры после оплодотворения. Известно, что этот процесс сопровождается немедленным повышением проницаемости яйца как для воды, так и для ионов калия (Браше, 1961). На фоне уменьшения суммарных липидов отмечен различный характер затрат их фракций на развитие эмбрионов.

При эмбриональном развитии икры происходит расходование фосфолипидов и одновременное окисление свободных жирных кислот. Фосфатиды в данном случае, очевидно, ускоряют их окисление. Содержание основного энергетического компонента липидов — триглицеридов резко уменьшается после оплодотворения, а при дальнейшем развитии икры изменяется в абсолютном количестве незначительно, даже несколько накапливаясь к моменту выклева. Не исключено, что накопление триглицеридов на X этапе происходит за счет их синтеза в печени, которая к этому времени достигает крупных размеров (Москалькова, 1967). Процентное содержание нейтральных липидов



Изменение фракционного состава липидов у азовского бычка-кругляка в процессе эмбрионального развития.

1 — фосфолипиды, 2 — холестерин, 3 — свободные жирные кислоты, 4 — триглицериды, 5 — сумма фракций липидов.

увеличивается в процессе эмбрионального развития за счет уменьшения количества других фракций. На всех этапах эмбриогенеза так же, как в тканях и органах производителей, нами практически не обнаружены эфиры стерина. О преимущественном распаде фосфолипидов, объединенных в липопротеидный комплекс, в процессе развития эмбриона форели указывает К. Андо (Ando, 1968).

Отсутствие у бычка-кругляка активного личиночного периода жизни (Москалькова, 1967) обуславливает затраты в основном пластического материала. Это влечет за собой сокращение запасов фосфолипидов и сохранение триглицеридов. Нейтральные липиды, очевидно, подвергаются распаду после выклева, обеспечивая энергией организм в течение первых этапов постэмбрионального периода развития. Экспериментально показано, что мальки кругляка способны после выклева не питаться, сохраняя жизнеспособность в течение продолжительного времени (12 и более суток).

Таким образом, можно предположить, что специфика липидного обмена в эмбрионально-личиночный период является немаловажным фактором, определяющим подготовленность организмов к

активному образу жизни, и отражает характер их приспособленности к условиям питания и голодания. Приведенные данные свидетельствуют о большой роли не только общих липидов, но и отдельных их фракций в формировании поколения рыб. При более широком дальнейшем изучении данного вопроса открывается возможность использования динамики фракционного состава липидов как одного из индикаторов качественного состояния рыб в раннем онтогенезе.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Асатиани В. С. Биохимический анализ. Грузмедиздат. Тбилиси, 1953, ч. I.
- Браше Ж. Биохимическая эмбриология. ИЛ, М., 1961.
- Делиник Т. В., Дука Л. А., Калинин Э. М., Овен Л. С., Салехова Л. П., Синюкова В. И. Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. «Наукова думка», К., 1970.
- Костюченко В. А. Питание бычка-кругляка и использование им кормовой базы Азовского моря.— Тр. АзНИИРХ, 1960, 1.
- Крыжановский С. Г. О значении жировых включений в яйцах рыб.— Зоол. журн., 1960, 39.
- Липская Н. Я.— Суточный и сезонный ход питания барабулы *Mullus barbatus ponticus* Essirov. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1959, 11.
- Макарова Н. П., Каневская Н. К., Шатуновский М. И. Сезонные изменения качественного и количественного состава липидов печени трески и наваги Белого моря.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. «Наука», М., 1971.
- Малыревская А. Я., Биргер Т. И. Биохимический состав производителей, икры и личинок тарани и леща.— В кн.: Влияние качества производителей на потомство у рыб. «Наукова думка», К., 1965.
- Москалькова К. И. Морфо-экологические особенности развития бычка-кругляка *Gobius melanostomus* Pallas.— В кн.: Морфо-экологический анализ развития рыб. «Наука», М., 1967.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. «Наука», М., 1965.
- Павловская Р. М. Динамика плодовитости и жирности икры черноморской хамсы и значение этих факторов у урожайности поколений.— Тр. АзЧерНИРО, 1964, 22.
- Привольнев Т. И., Стрельцова С. В., Петрова З. И., Бризнинова П. Н. Влияние обмена веществ производителей на качество эмбрионов рыб.— Тез. докл. IV Совещ. эмбриол. Изд-во ЛГУ, Л., 1963.
- Проссер К. Л. Аклиматизация к холоду метаболических процессов и центральной нервной системы у рыб.— В кн.: Клетка и температура среды. «Наука», М., 1964.
- Прохорова М. И., Тупикова З. Н. Большой практикум по углеводному и липидному обмену. Изд-во ЛГУ, Л., 1965.
- Тараненко Н. Ф. Уровень жировых запасов в теле азовской хамсы как показатель воспроизводительных свойств стада и сроков миграций. — Тр. АзЧерНИРО, 1964, 22.
- Шатуновский М. И. Особенности качественного состава жиров икры, молоди и нерестовых самок весенней и осенней салаки Рижского залива Балтийского моря.— Вопр. ихтиол., 1970, 10, 6 (65).
- Шатуновский М. И. Изменения в качественном составе липидов органов и тканей балтийской трески *Gadus morhua callarias* в ходе созревания гонад.— Вопр. ихтиол., 1971, 11, 5 (70).
- Шатуновский М. И., Новиков Г. Г. Изменения некоторых биохимических показателей мышц и крови в ходе созревания половых продуктов.— В кн.: Закономерности роста и созревания рыб. «Наука», М., 1971.
- Шульман Г. Е. Особенности динамики жировых запасов в печени азовского бычка-кругляка.— ДАН, 1967, 175, 3.

- Шульман Г. Е. Физiological-биохимические особенности состояния рыб в различные периоды годового цикла. Автореф. докт. дис. М., 1969.
- Шульман Г. Е., Попова В. П., Павловская Р. М., Беляевская В. Т. О специфичности водных тиел азово-черноморских рыб близких видов.— Тр. АзЧерНИРО, 1967, 26.
- Шульман Г. Е., Ревина Н. И., Сафьянова Т. Е. Связь физиологического состояния с особенностями овогенеза пелагических рыб.— Тр. ВНИРО, 1970, 69.
- Щепкин В. Я. Динамика липидного состава скорпены *Scorpaena porcus* L. в связи с созреванием и нерестом.— Вопр. ихтиол., 1971, 11, 2 (67).
- Щепкин В. Я. Сравнительная характеристика липидов печени и мышц ставриды и скорпены.— Биол. науки, 1972, 2.
- Апдо К. Biochemical studies on the lipids of Cultured Fishes.— J. of the Tokyo University of Fisheries, 1968, 64, 2.
- Folch J., Ascoli J., Lees M., Meath J. A., Le Baron F. N. Preparation of lipid extracts from brain tissue.— J. Fish. Res. Board of Canada, 1951, 23, 7.

QUANTITATIVE AND QUALITATIVE CHARACTERISTICS  
OF LIPIDS IN SPAWNING FEMALES  
AND PROGENY DURING EMBRYONIC DEVELOPMENT  
OF *GOBIOUS MELANOSTOMUS* PALLAS FROM THE SEA OF AZOV

A. V. Cherpurnov, N. K. Tkachenko

Summary

The fraction composition of lipids in the gonads, muscles and liver was studied in *Gobius melanostomus* Pallas mature females and in embryos at different stages of their development. The mature gonads as compared with the muscles and liver contain the highest amount of lipids which may be considered as a means of high survival rate at the subsequent stages of ontogeny. During embryonic development the plastic material is mainly spent. For the first stages of post-embryonic development the neutral lipids are the main energetic sources.

О МНОГОПОРЦИОННОМ НЕРЕСТЕ МОРСКИХ РЫБ

Л. С. Овсен

Известны два типа нереста рыб — единовременный и порционный. В основе их лежит различный характер созревания ооцитов (Heidrich, 1925; Clark, 1931; Reitt, 1933; Мейен, 1927, 1933; Дрягин, 1949; Казанский, 1949; Виноградов и Ткачева, 1950; Смирнов, 1950; Наумов, 1956; Prabhu, 1956; Götting, 1961; Ткачева, 1969, и др.). Продолжительность нерестового периода и характер икрометания тесно связаны с длительностью вегетационного периода. Рыбы с порционным типом нереста преобладают в зонах с теплым и умеренным климатом (Дрягин, 1949, 1952; Qasim, 1956).

На трудности, связанные с изучением порционного типа нереста, неоднократно указывал П. А. Дрягин. Не случайно исследователи при изучении размножения рыб в большинстве случаев ограничиваются констатацией порционности их нереста, а количество порций икры, частота выметов, продолжительность нерестового периода особи, плодовитость остаются неизученными. Указание о вымете каким-либо видом рыб за сезон более трех порций икры вызывает споры. До сих пор, например, нет единого мнения о количестве порций икры у такого хорошо изученного промыслового вида, как шпрот (Heidrich, 1925; Алеев, 1952, 1958; Стоянов, 1953; Асланова, 1954; Возняк, 1956; Петрова, 1960; Шкицкий, 1968; Zavodnik N. a. Zavodnik D., 1969). Противоречивость трактовки фактического материала различными авторами объясняется, по-видимому, несовершенством существующих методов исследования и консервативностью сложившихся представлений о порционном типе нереста (Овен, 1973).

При изучении размножения черноморских рыб было обнаружено явление многопорционного икротетания, при котором каждая самка за нерестовый сезон выметывает значительно больше трех порций икры (от одного до нескольких десятков порций). Впервые такое икротетание обнаружено нами у султанки (*Mullus barbatus ponticus* E s s i o v ) при наблюдениях за ее нерестом в аквариумах. Султанка выметывала икру ежедневно в течение почти всего нерестового сезона. Исходя из необычности такого икротетания, мы предложили назвать его «перманентным» (Овен, 1962), но затем сочли более правильным термин «многопорционный нерест» (Овен, 1965).

Позднее нами были исследованы многие другие виды рыб Черного моря, затем Средиземного и Красного морей, Индийского и Атлантического океанов (Овен, 1967 а; Овен, Салехова, 1970 а, б). В настоящее время мы располагаем собственными данными о характере нереста более 70 видов морских рыб и, принимая во внимание многочисленные литературные сведения, можем говорить о том, что многопорционный нерест чрезвычайно широко представлен у морских рыб, мало изучен и заслуживает пристального внимания ихтиологов.

Выявление и изучение рыб с многопорционным нерестом имеет не только чисто научное, но и большое практическое значение в связи с актуальностью вопросов обогащения ихтиофауны морей путем акклиматизации новых видов и искусственного рыборазведения и бурно развивающимся мировым океаническим промыслом, вовлекающим в сферу исследования все новые и новые виды рыб.

Рыбы с многопорционным икротетанием размножаются в течение нескольких месяцев в году, или круглый год. В их яичниках в нерестовый сезон имеются ооциты всех фаз развития и пустые фолликулы. В разгар нереста половые железы самок находятся на одинаковой стадии зрелости — VI<sub>n</sub> — II—III—IV. «VI<sub>n</sub>» означает, что данная самка выметала часть икры, но количество ик-

рометаний невозможно установить ни по внешнему виду яичников, ни по гистологическим препаратам. Поэтому для рыб с многопорционным нерестом нельзя использовать обозначения  $VI_1, \dots, VI_2, \dots$ , как для рыб с двух-трехразовым нерестом. Значительно реже в уловах встречаются самки с текучей икрой, т. е. с яичниками  $VI_n - II - III - V$  стадии зрелости. Это связано с тем, что переход ооцитов из фазы E в фазу F (по Мейену, 1927) осуществляется, по-видимому, быстро и приурочен ко времени икрометания. Многие пелагофильные черноморские рыбы нерестятся в вечерние часы (Дехник, 1959). Наиболее часто текучие самки султанки встречаются в уловах с 20 до 22 часов. В Средиземном море нам попадались текучие самки средиземноморско-атлантической ставриды *Trachurus trachurus* только между 16 и 18 часами (Овен, 1972). Рыбы с демерсальной икрой выметывают ее обычно в утренние и дневные часы (черноморские представители сем. Labridae и Blenniidae).

Частота икрометаний различна у разных видов — от нескольких часов до нескольких суток. Так, султанка выметывает отдельные порции икры ежедневно, глосса (*Platichthys flesus luscus*) и морской ерш (*Scorpaena porcus* L.) — через 1—2 суток, морской налим (*Gaidropsarus mediterraneus*) — через 7—10 суток (Овен, 1967, 1968; Дехник, Дука, Калинина и др., 1970). Нерестовый акт, или процесс вымета икры, длится недолго — у султанки он занимает около 30 мин, причем в этот период выделение зрелых яиц происходит отдельными дозами. У других видов процесс икрометания, возможно, более длительный.

Многопорционный нерест наблюдается у рыб с различным характером созревания ооцитов. Мы приняли терминологию типов созревания ооцитов, предложенную Геттингом (Götting, 1961), как наиболее удобную для объяснения многопорционного нереста. Непрерывный тип созревания ооцитов характеризуется наличием промежуточных или переходных размерных групп желтковых ооцитов между резервными и наполненными желтком. В течение почти всего нерестового периода в яичниках имеется непрерывный размерный ряд ооцитов от резервных до зрелых. При прерывистом типе созревания ооцитов отсутствуют промежуточные размерные группы желтковых ооцитов и четко обособляются созревающие ооциты от резервных. Типы созревания ооцитов устанавливаются путем измерения диаметра внутриовариальной икры и построения вариационных кривых.

В результате проведенных нами наблюдений за нерестом рыб в природных и экспериментальных условиях, а также изучения размерного состава ооцитов и гистологического анализа половых желез мы пришли к выводу, что непрерывный тип созревания ооцитов свойствен только рыбам с многопорционным нерестом, а прерывистый наблюдается как у рыб с одновременным, так и с двух-трехпорционным и многопорционным нерестом.

Наиболее ярким примером рыб с непрерывным типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом может служить султанка.

Подопытные самки этого вида после вымета 50—60 порций икры в аквариумах имели яичники VI<sub>n</sub>—II—III—IV стадии зрелости и коэффициент зрелости 4—7,2%, т. е. такой же, какой наблюдается у султанки в природных условиях на протяжении почти всего нерестового периода (Дехник, Дука и др., 1970; табл. 15). Эта «неисчерпаемость» запаса желтковых ооцитов свидетельствует о созревании на протяжении большей части нерестового периода резервных ооцитов и формировании из них многих порций икры. Созревание резервных ооцитов и создает основную трудность при изучении многопорционного нереста, в частности при определении плодовитости. В каждый конкретный момент нерестового сезона в яичниках рыб имеется количество желтковых ооцитов, соответствующее нескольким порциям икры, а не всем, которые созревают и выметываются каждой самкой за весь период нереста.

Примером рыб с прерывистым типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом может служить черноморская глосса. В яичниках половозрелых самок этого вида в преднерестовый сезон группа ооцитов отделяется от резервных и растет синхронно до фазы E. Затем от общего запаса желтковых ооцитов регулярно отделяются порции ооцитов, созревают и выметываются. У глоссы одновременно созревает в среднем 16 тыс. икринок (Овен, 1967). При прерывистом типе созревания ооцитов, свойственном глоссе, созревание резервных ооцитов в течение нерестового сезона не происходит. Количество наполненных желтком ооцитов соответствует индивидуальной плодовитости глоссы, поэтому определение ее может быть осуществлено путем подсчета всех желтковых ооцитов. Подобный тип созревания и нереста описан у минтая (*Theragra chalcogramma* P a l l a s) (Горбунова, 1954). Автор назвал нерест минтая растянуто-разовым. Но в связи с тем, что у этого вида обособление порций икры происходит не от массы зрелых ооцитов, а, как у глоссы, от общего запаса наполненных желтком ооцитов, мы считаем более правильным называть нерест минтая многопорционным, а не растянуто-разовым.

К рыбам с прерывистым типом созревания ооцитов и многопорционным нерестом относится, по нашим данным, рыба-ворчун (*Pomadasys hasta* B l o c h), обитающая в Индийском океане (Овен, Салехова, 1970).

Изучение размерного состава ооцитов в яичниках половозрелых рыб является необходимым звеном при исследовании размножения рыб. Однако необходимо особо отметить, что по вариационным кривым размерного состава ооцитов у рыб с многопорционным нерестом нельзя определить количество порций икры. Это положение хорошо иллюстрирует вариационные кривые размерного состава ооцитов в яичниках таких рыб (с многопорционным нерестом), как морской налим, глазчатый губан (*Crenilabrus ocellatus* Fors.) и черноголовая собачка (*Tripterygion tripteronotus* Risso) (Овен, 1968, 1971; Гордина, Дука, Овен, 1972).

Таким образом, изучение размерного состава ооцитов и пост-

роение вариационных кривых необходимо прежде всего для установления типа созревания ооцитов, но не для определения количества порций икры.

Гистологический анализ половых желез необходим также при изучении размножения рыб. Он позволяет выявить особенности гаметогенеза различных видов. Но для выявления количества порций икры у рыб с многопорционным икротетанием этот метод не пригоден. Как уже указывалось раньше, в разгар нереста в яичниках рыб присутствуют ооциты всех фаз развития и пустые фолликулы. В них много ооцитов переходных фаз развития. В периоде большого роста можно выделить несколько дополнительных фаз развития —  $D_1$ ,  $D_2$  и так далее, но и при таком детальном анализе трудно с уверенностью сказать, что данная самка могла бы выметать более четырех порций икры. Однако обработка яичников, выявляющая одну и ту же гистологическую картину на протяжении почти всего нерестового периода, позволяет предположить, что исследуемый вид относится к рыбам с многопорционным нерестом. Таким образом, наличие яичников  $VI_n$ —II—III—IV стадии зрелости на протяжении длительного отрезка нерестового периода может рассматриваться как показатель многопорционного нереста.

Для рыб с прерывистым типом созревания ооцитов, как у глоссы, для гистологического анализа необходимо иметь яичники в V или в VI—V стадии зрелости, чтобы обнаружить многопорционный нерест, потому что у таких рыб яичники в IV стадии зрелости на гистологическом срезе выглядят, как яичники рыб с единовременным икротетанием (Овен, 1967; Назаров, Чепурнова, 1969). Определение количества порций икры у рыб с прерывистым типом созревания ооцитов и многопорционным икротетанием несложно — достаточно величину индивидуальной плодовитости (т. е. количество желтковых и зрелых ооцитов) разделить на величину одной порции (количество зрелых икринок).

Наиболее существенным показателем многопорционности нереста можно считать количество зрелых икринок, выраженное в процентах общего числа желтковых и зрелых ооцитов. У рыб с многопорционным нерестом зрелые икриночки (одна порция) составляют менее 20%, обычно — 3—12% (таблица). Характерно, что процент зрелых икринок колеблется в таких пределах на протяжении большей части нерестового периода.

Для определения количества икринок в одной порции необходимо иметь текучих самок или самцов с яичниками, содержащими ооциты переходной фазы развития от E к F, которые еще не овулировали, но уже хорошо отличаются величиной и цветом от наполненных желтком ооцитов и могут быть подсчитаны. Количество этих ооцитов и будет соответствовать величине одной порции икры.

Некоторые исследователи (Чигиринский, 1970) допускают ошибку, принимая за величину одной порции икры количество наполненных желтком ооцитов, или еще более ранней фазы развития.



Обычно из наполненных желтком ооцитов формируется несколько порций икры.

Исходя из изложенного, изучение характера нереста морских рыб следует начинать с установления типа созревания ооцитов. Всестороннее изучение размножения рыб с многопорционным нерестом возможно путем наблюдений за их икрометанием в экспериментальных условиях. Но этот метод пригоден для некоторых прибрежных рыб, сравнительно малоподвижных, не совершающих больших миграций,— собачки, зеленушки, бычки, султанка, морской карась, морской ерш и др. Но и из указанных видов рыб

Таблица  
Количество икринок в одной порции у рыб с многопорционным нерестом

Вид	Количество		Количество зрелых икринок	
	рыб	желтковых ооцитов и зрелых икринок, шт.	шт.	%
<i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso)	9	510—1922	60—176	3,6—16,3
		1055	111	11,7
<i>Atherina hepsetus</i> L.	15	1600—5200	82—400	2,7—11,7
		3028	214	8,1
<i>Paracentropristis hepatus</i> (Klunz.)	4	7 400—31 200	600—2300	5,2—8,1
		19 150	1275	6,6
<i>Trachurus trachurus trachurus</i> (L.)	2	51 000—115 700	5500—13 100	10,8—11,3
		83 350	9300	11,0
<i>Diplodus annularis</i> (L.)	1	96 400	12 700	12,9
<i>Platichthys flesus flesus</i> (Pallas)	1	423 970	16 000	3,7

Примечание. В числителе — колебания, в знаменателе — среднее.

часто встречаются особи, которые в неволе не питаются и через несколько суток погибают.

Пелагические рыбы хуже переносят неволю. Нам не удалось наблюдать их нерест в аквариумах, кроме abortивного вымета перезрелой икры, после чего некоторые рыбы погибали, а другие продолжали жить, но не нерестились. Поэтому в большинстве случаев для изучения многопорционного нереста рыб приходится применять комплекс различных методов. Для первоначальной оценки имеющегося в руках исследователя материала мы предлагаем в качестве показателей многопорционного нереста использовать процентное содержание зрелых икринок в ястыках и наличие в начале и середине нерестового сезона рыб с яичниками VI<sub>n</sub>—II—III—IV стадии зрелости.

На данном этапе наших знаний можно только констатировать существование и широкое распространение морских рыб с многопорционным икрометанием. Особенный интерес представляют рыбы

с многопорционным нерестом, в основе которого лежит непрерывный тип созревания ооцитов. Такие рыбы обладают особенно лабильной воспроизводительной системой. В свете работ Г. М. Персова (1972) такой тип созревания ооцитов и нереста можно рассматривать как один из механизмов обеспечения надежности функционирования воспроизводительной системы рыб, ее способности чутко реагировать на изменения условий среды с максимальной выгодой для вида.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. О типе нереста у *Sprattus sprattus phalericus* Risso.— ДАН СССР, 1952, 82, 1.
- Алеев Ю. Г. О биологии и хозяйственном значении черноморского шпрота — *Sprattus sprattus phalericus* Risso.— Тр. Севаст. биол. ст., 1958, 10.
- Асланова Н. Е.— Шпрот Черного моря — Тр. ВНИРО, 1954, 28.
- Виноградов К. А. и Ткачева К. С. Материалы по плодовитости рыб Черного моря.— Тр. Карадаг. биол. ст., 1950, 9.
- Возняк С. П. Шпрот южной Балтики.— Автореф. канд. дис., М., 1956.
- Горбунова Н. Н. Размножение и развитие мянтая — *Theragra chalcogramma* Pallas.— Тр. Ин-та океанол., 1954, 11.
- Гордина А. Д., Дука Л. А., Овей Л. С. Половой диморфизм, питание и размножение черноголовой собачки — *Tripterygion tripteronotus* (Risso) Черного моря.— Вопр. ихтиол., 1972, 12, 3 (74).
- Дехник Т. В. О суточном ритме размножения и стадийности развития некоторых морских рыб.— Тр. Севаст. биол. ст., 1959, 12.
- Дехник Т. В., Дука Л. А. и др. Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза. «Наукова думка», К., 1970.
- Дрягин П. А. Половые циклы и нерест рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1949, 28.
- Дрягин П. А. О полевых исследованиях размножения рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1952, 30.
- Казанский Б. Н. Особенности функции яичника и гипофиза у рыб с порционным икротетанием.— Тр. Лабор. основ рыбовод., 1949, 2.
- Казанский Б. Н. Экспериментальный анализ порционного икротетания у рыб.— Зоол. журн., 21, 6, 1952.
- Кошелев Б. В. Сезонные особенности созревания икры у рыб с двумя типами икротетания.— ДАН СССР, 1961, 136, 1.
- Мейен В. А. Наблюдения над годичными изменениями яичников у окуня *Perca fluviatilis* L.— Русск. зоол. журн., 1927, 7, 4.
- Наумов В. М. Овогенез и экология полового цикла мурманской сельди.— Тр. ПИНРО, 1966, 9.
- Овей Л. С. Об особенностях полового цикла, порционного икротетания и плодовитости черноморской султанки — *Mullus barbatus ponticus* Essipov и некоторых других рыб Черного моря. Автореф. канд. дис. Одесса, 1962.
- Овей Л. С. Особенности порционного икротетания черноморских рыб.— Вопр. гидробиол., 1965, 5.
- Овей Л. С. О размножении черноморской глоссы — *Platichthys flesus luscus* (Pallas).— Вопр. ихтиол., 1967, 7, 1 (42).
- Овей Л. С. О характере икротетания некоторых рыб Красного моря.— В кн.: Некоторые результаты исследований III Красноморской экспедиции «Наукова думка», К., 1967.
- Овей Л. С. О характере икротетания черноморского налима.— Гидробиол. журн., 1968, 1.
- Овей Л. С. Гаметогенез и половой цикл глазчатого губамана *Crenilabrus ocellatus* Forsg в Черном море.— В кн.: Биология моря, 23. «Наукова думка», К., 1971.

- О вен Л. С. О размножении средиземноморско-атлантической ставриды *Trachurus trachurus trachurus* (L i n n e) в Средиземном море.— В кн.: Биология моря, 25. «Наукова думка», К., 1971.
- О вен Л. С. К вопросу об определении количества порций икры у морских рыб с порционным типом нереста.— В кн.: Биология моря, 29. «Наукова думка», К., 1973.
- О вен Л. С., Салехова Л. П. Рост и размножение некоторых морских тропических рыб.— В кн.: Биология моря, 21, «Наукова думка», К., 1970.
- О вен Л. С., Салехова Л. П. К вопросу о размножении средиземноморских рыб.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в августе — сентябре 1969 г. «Наукова думка», К., 1970.
- Петрова Е. Г. О плодовитости и созревании балтийского шпрота.— Тр. ВНИРО, 1960, 42.
- Стоянов С. А. Черноморский шпрот *Sprattus sprattus sultnus* (A n t i p a). Българска Академия на науките (Тр. на Ин-т по зоол.), 1953, 3.
- Чигиринский А. И. Характер овогенеза и плодовитость японской ставриды *Trachurus japonicus* (T e m m i n c k e t S c h l e g e l).— Вopr. ихтиол., 1970, 10, 6 (65).
- Шкяцкий В. А. Особенности созревания овоцитов в связи с порционностью икротетания у балтийского шпрота.— Тр. Калинингр. технического ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, 1968, 20.
- C l a r k R y. F. r. N Maturity of the California Sardine (*Sardina caerulea*) determined by ova diameter measurements.— Fish. bulletin, 1931, 42.
- G ö t t i n g K. J. Beitrage zur Kenntnis des Grundlagen der Fortpflanzung und Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleosteern.— Wiss. Meeresunt. Helgoland, 1961, 8, 1.
- H e i d r i c h H. Uber die Fortpflanzung von *Clupea sprattus* in der Kieler Bucht.— Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, 1925, 20, 1.
- Q a s i m B y S. Z. Time and Duration of the Spawning Season in some Marine Teleostes in Relation to their Distribution.— J. du Conseil, 1956, 21, 2.
- P r a b h u M. S. Maturation of intraovarian eggs and spawning periodicities in some fishes.— Indian J. of Fisheries, 1956, 1—2.
- R e i t t D. The fecundity of the Haddock.— Fishery Board of Scotland. Sci Invest., 1933, 1.
- Z a v o d n i k N. a. Z a v o d n i k D. Studies on the life history of adriatic sprat.— General Fisheries Council for the Mediterr. Studies and Reviews, 1969, 40.

## ON MULTIPORTION SPAWNING OF SEA FISHES

L. S. Ouen

S u m m a r y

The spawning when each female laid from one to some dozens of spawn portions for a season is called multiportion. Such spawning is peculiar to many species of fishes from southern seas. The multiportion spawning is based on different types of oocyte maturation. Special attention is paid to fishes with a continuous type of oocyte maturation when the multiportion character of spawning during the spawning season is ensured by replenishment of yolk oocyte reserve at the expense of reserve ones.

The per cent content of mature oocytes in ovaries in full swing of spawning is considered as one of the indices of multiportion spawning.

## КОСВЕННАЯ ОЦЕНКА СЕЗОННОГО КОЛЕБАНИЯ ВОДООБМЕНА ЧЕРЕЗ БАБ-ЭЛЬ-МАНДЕБСКИЙ ПРОЛИВ

*А. К. Богданова*

Режим Красного моря определяется климатическими условиями и водообменом с Аденским заливом через Баб-эль-Мандебский пролив и со Средиземным морем через Суэцкий канал. Климат моря носит муссонный характер, но вследствие положения моря между пустынями Аравийского полуострова и Северной Африки отличается большой сухостью. Отрицательный водный баланс определяет самую высокую соленость вод Красного моря по сравнению с другими морями земного шара.

В целях изучения гидрологического режима этих районов Институт биологии южных морей АН УССР провел две океанографические экспедиции в 1961—1962 и 1963 гг. (рис. 1).

Малые глубины в районе порога, расположенного на юге Красного моря (макс. глубина 125 м), ограничивают водообмен между Красным морем и Аденским заливом водами сравнительно небольшого верхнего слоя. В этих условиях весьма существенно влияние сгонно-нагонной циркуляции в предпроливных участках на интенсивность водообмена и на термохалинные характеристики вод нижнего и верхнего (или промежуточного) течений. В период зимнего муссона увеличивается повторяемость сгонов на юге моря в районе порога и нагонов — в предпроливном районе Аденского залива. Прослежено, что в этом случае в нижнее течение увлекаются более глубинные красноморские воды с высокой соленостью и, наоборот, в Красное море вносятся поверхностные аденские воды. В летний период, когда над всем Красным морем дуют северо-северо-западные ветры, а в предпроливном участке Аденского залива юго-юго-западные, на юге моря увеличивается повторяемость нагона, а со стороны Аденского залива — сгона. В результате нагонного утолщения поверхностного слоя в районе порога, нижнее течение формируется более поверхностными красноморскими водами. Промежуточное течение, несущее аденские воды в Красное море, формируется, наоборот, относительно глубинными водами залива, поднявшимися ближе к поверхности под влиянием сгонного эффекта ветра. В этом случае аденские воды поступают не только в поверхностный слой Красного моря, но и в промежуточные слои на глубины от 90—100 и до 300—400 м. Таким образом, сгонно-нагонная циркуляция изменяет не только величину расходов аденских и красноморских вод, но и их термохалинную характеристику, что в свою очередь определяет и глубину погружения красноморских вод в Аденском заливе и аденских вод — в Красном море (Богданова, 1966).

Течение в проливе возникает под действием приливообразующих сил, ветра, разности уровней и плотности вод на концах пролива. Если исключить приливные течения, которые не влияют на

осредненные величины расходов красноморских и аденских вод, то остаточное течение в поверхностном слое пролива зависит от ветра (его силы и направления) и разности уровней на концах пролива. Нижнее течение определяется разностью плотности между

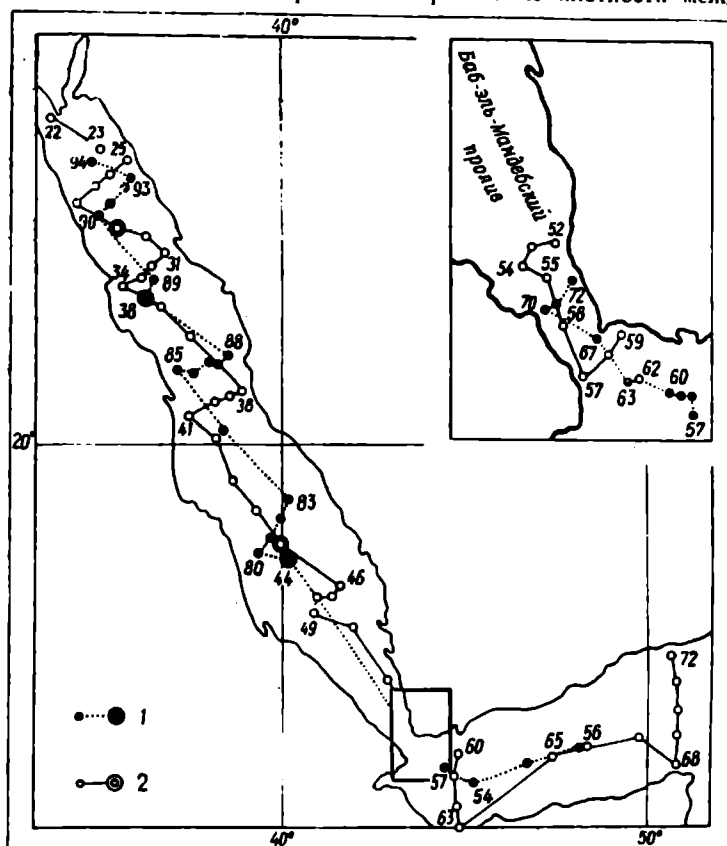


Рис. 1. Схема расположения гидрологических станций в Красном море, выполненных ИнБЮМ АН УССР на нис «Академик А. Ковалевский»: 1 — ст. 3.XII 1961 — 3.III 1962; 2 — 28.IX — 12.XII 1963 г. (маленькие кружки — разовые станции, большие — суточные).

красноморской и аденской водой на уровне порога. Средняя разность плотности, согласно Дефанту (Defant, 1961) равна 1,5 усл. единиц. В зависимости от прилива, ветра и сезона года, плотность нижнего потока изменяется от 23,94 до 27,74 усл. единиц.

В литературе высказывалось мнение, что определяющую роль в циркуляции вод в Красном море и в проливе играют ветры (Vercelli, 1931; Thompson, 1939). В зимнее время при господстве юго-

юго-восточного ветра над южной половиной Красного моря аденские воды поверхностным течением перемещаются в Красное море. Нижнее течение Баб-эль-Мандеба несет подповерхностную теплую и более соленую красноморскую воду в Аденский залив. Летом, при господстве северо-северо-западного ветра над всем Красным морем, аденская вода поступает в Красное море по промежуточному слою. В поверхностном слое и у дна остаточное течение направлено из Красного моря в Аденский залив.

В работе Неймана и Мак-Гилла (Neumann a. McGill, 1961) указывается, что в середине июня 1958 г. в Баб-эль-Мандебском проливе поверхностное течение было направлено из Аденского залива в Красное море. Авторы предполагают, что в первую половину лета циркуляция вод в Красном море и в проливе определяется в основном не ветром, а разностью уровней, обусловленной испарением. В июле, августе и сентябре поверхностное течение в проливе направлено в Аденский залив, т. е. совпадает с преобладающим северо-северо-западным ветром, что возможно лишь при уменьшении испарения с поверхности моря.

Анализ среднемесячных значений уровня в Суэце, Судане, Периме и Адене (север, центральная часть моря, Баб-эль-Мандебский пролив и северо-восточный район Аденского залива) и испарения показал, что это объяснение не подтверждается характером годового изменения уровня и уклона урванной поверхности, а также данными об испарении.

### Основные черты сезонного изменения уровня Красного моря

Уровень отражает результирующий эффект всех сил, действующих на поверхность моря. Поэтому для получения характеристики сезонной изменчивости водообмена использовались среднемесячные

Годовой ход уровня Красного моря относительно многолетнего среднегодового его концями

Пункт наблюдения	Ряд	I	II	III	IV	V
Суэц	12	10	9	9	12	6
Судан	37	13	9	6	7	5
Перим	6	6	6	5	3	9
Аден	25	5	7	7	10	10
Перепад						
Судан — Суэц		3	0	-3	-5	-1
Судан — Аден		8	2	-1	-2	-5
Судан — Перим		7	3	1	4	-4
Перим — Аден		1	-1	-2	-7	-1

значения испарения, уровня моря и перепады уровней между Аден — Перимом, Аденом — Суданом.

Разность уровней между Красным морем и Аденским заливом зависит от двух причин: от фактического уменьшения объема воды в море за счет интенсивного испарения с поверхности его; от изменения положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив и Суэцкий канал, и от перераспределения вод в море под воздействием ветра и сгонно-нагонной циркуляции.

В зимнее время среднемесячный уровень Красного моря выше средне-годового положения, что указывает на абсолютное увеличение объема вод моря в этот период. В северной и срединной частях моря с ноября по май уровень выше среднегодового значения. В Суэце (на севере) отмечается два максимума — в декабре и апреле (12 см), в Судане — один в январе (13 см). В районе пролива (Перим) и в северо-западном районе Аденского залива (Аден) уровень выше среднегодового с декабря по июнь с максимумом в Периме — в мае и в Адене — в апреле и мае (10 см).

Летом уровень Красного моря ниже среднегодового (рис. 2). Минимум отмечается в августе, когда уровень на севере моря ниже среднего на 21 см, в срединной части — на 22 и в Адене — на

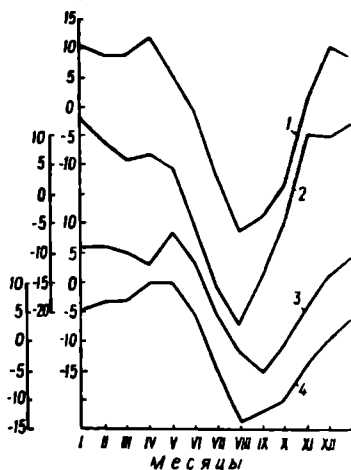


Рис. 2. Годовой ход уровня (в см) относительно среднегодового положения в Суэце (1), Судане (2), Периме (3), Адене (4).

Таблица 1  
значения и перепадов уровня между средней частью моря, северным и южным (в см)

	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Амплитуда
	0	-12	-21	-18	-12	3	12	33
	-5	-16	-22	-14	-4	11	11	35
	3	-6	-12	-5	-9	-3	3	21
	4	-6	-14	-12	-10	-3	1	25
уровней								
	-5	-4	-1	4	8	8	1	13
	-9	-10	-8	-2	6	14	10	24
	-8	-10	-10	1	5	14	8	24
	-1	0	2	-3	1	0	2	9

14 см. В проливе (о. Перим) минимальный уровень (15 см) отмечается в сентябре. К сожалению, ряды наблюдений на указанных пунктах неодинаковые; по Суэцу использовался 12-летний ряд, по Судану — 37-, по Периму — 6- и Адену — 25-летний, т. е. среднемесячные и среднегодовые значения уровня имеют разную точность (табл. 1).

Общий вид продольного профиля урениной поверхности, по среднемесячным значениям, относительно среднегодового положения

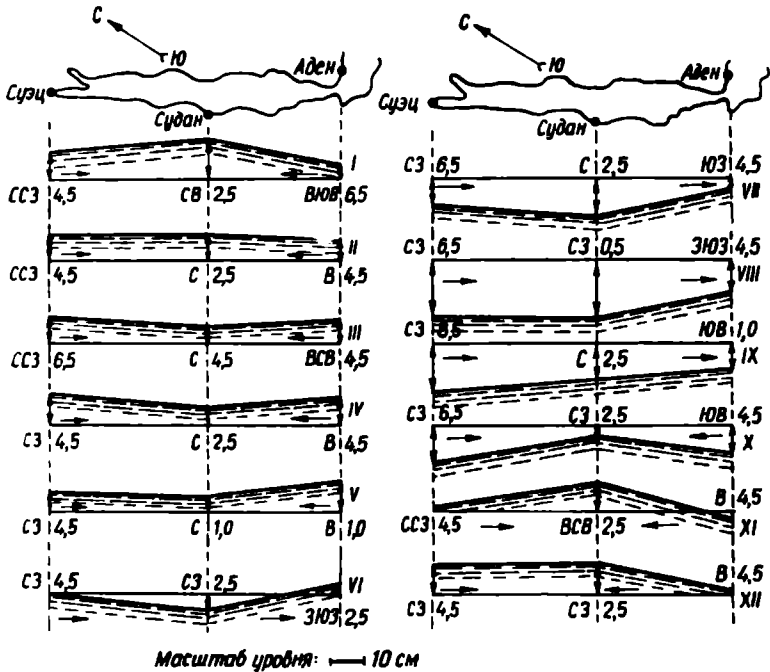


Рис. 3. Изменение продольного профиля урениной поверхности (в см) Красного моря по среднемесячным значениям относительно среднегодового.

уровня (рис. 3) показывает, что в теплое время года она наклонена с юга на север. Однако в срединной части моря (Судан) уровень несколько ниже, чем на севере (Суэц), что, возможно, связано с поперечным уклоном урениной поверхности, который нами не учитывался.

Понижение уровня по всему Красному морю в теплое время года связано с превышением потери воды на испарение над притоком из Аденского залива, т. е. положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив. Наиболее быстрое понижение уровня в Красном море отмечается от июня к августу, на севере моря оно составляет 21 см, в срединной части моря — 17,



а на юге (Перим) — 15 см. Уменьшение понижения уровня с севера на юг связано с нагонным эффектом господствующего над морем северо-западного ветра.

Уровень моря начинает повышаться с сентября и продолжается по январь, что указывает на увеличение в этот период положительной составляющей водного баланса. Некоторое повышение уровня отмечается также от марта к апрелю. В сентябре среднемесячный уровень моря оказывается выше среднегодового значения: в вершине Суэцкого залива на 3 см, в срединной части моря — на 11 см; только на юге в проливе (Перим) уровень на 3 см ниже среднегогодового.

В холодное время года уровенная поверхность моря повышается с севера и с юга к срединной части, куда нагоняются поверхностные воды. В северной половине моря наибольший перепад уровня отмечается в октябре — ноябре и составляет 8 см на все расстояние от Судана до Суэца. В южной половине моря наибольший перепад уровня между Суданом и Аденом отмечается в октябре — ноябре с максимумом (14 см) в ноябре.

Выпуклое строение уровенной поверхности в средней части моря наиболее четко прослеживается в ноябре, а вогнутое — в июне. Уровенная поверхность Красного моря выравнивается и в какой-то степени приближается к горизонтальной в апреле — мае и сентябре — октябре, т. е. в периоды ослабления и смены направлений муссонных ветров. Направление поверхностного течения (остаточной составляющей) в эти периоды определяется в основном разностью уровней, обусловленной потерей воды с поверхности Красного моря на испарение. Такой характер изменения рельефа уровенной поверхности определяется: сезонной сменой полей ветра, годовым ходом интенсивности испарения и изменением составляющих водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив и частично через Суэцкий канал. При этом наиболее резкое изменение рельефа уровенной поверхности моря связано, вероятно, с ветром. Если исключить ветровой фактор, то изменение рельефа уровенной поверхности происходило бы более плавно.

#### **Особенности испарения и водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив**

Данных по испарению в литературе немного и они противоречивы. Одни исследователи предполагали, что испарение с поверхности моря было самым большим в летнее время (Schott, 1929). По данным Правита (Privett, 1959), наибольшее испарение в Красном море отмечалось в зимний период. Нейман и Мак-Гилл (Neumann, а. McGill, 1961) указывают, что уровень Красного моря в зимнее время вследствие интенсивного испарения должен значительно понизиться, чтобы поверхностное течение в Баб-эль-Мандебском проливе, по крайней мере до середины июня, было направлено навстречу ветру.

В действительности понижение уровня наблюдается не в зимние месяцы, а летом, с минимумом в августе, и хорошо совпадает с обратным ходом кривой испарения, построенной по данным Верчели (Vercelli, 1926). По данным Правита (1959) и Неймана (Neumann, 1952) среднегодовая потеря воды на испарение в Красном море доходит до 2,10 м или 17,5 см в месяц. По данным измерений Н. И. Егорова в сентябре 1959 г. с э/с «Ю. М. Шокальский» и в июле 1960 г. с э/с «А. И. Воейкова», среднемесячное испарение с поверхности Красного моря составляло 21,9 см (Муромцев, 1960, 1962).

Поскольку в нашем распоряжении не имелось величин испарения с поверхности моря в течение всего года, то при расчете водного баланса Красного моря и положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив использовались данные Верчели по испарению на трех береговых станциях: Тор, Судан, Суакин (табл. 2). Последние были осреднены и отнесены к поверхности моря.

Согласно этим данным, максимальное испарение отмечается в летние месяцы июнь — август, минимальное — зимой, когда оно уменьшается почти вдвое. Уровень моря, наоборот, принимает минимальное положение летом, максимальное — зимой, следовательно, приведенные данные по испарению на береговых станциях достаточно верно характеризуют ход потери воды на испарение с поверхности Красного моря.

Кривые изменения уровня и испарения (рис. 4, а) имеют обратный ход, но полной зеркальности в их ходе нет, что, вероятно, связано с колебаниями водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив. Понижение уровня с апреля по август связано с превышением потери воды на испарение над притоком вод из Аденского залива, т. е.  $\Delta Q_a = Q_a - Q_p < Q_e$ . Повышение уровня с сентября по январь, наоборот, указывает на превышение притока вод из Аденского залива над испарением, т. е.  $\Delta Q_a = Q_a - Q_p > Q_e$ .

Оценка положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив выполнена по объему воды, теряемой ежемесячно на испарение, и изменению от месяца к месяцу уровня моря. Последний, как известно, является интегральным выражением всех

Годовой ход испарения на береговых станциях (данные климатологического

Пункт	I	II	III	IV	V	VI
Тор	6,25	6,85	8,11	8,83	9,18	10,89
Судан	7,10	6,07	7,61	8,66	9,97	13,06
Суакин	4,38	4,71	4,86	5,25	6,68	10,38
Среднее						
мм/сутки	5,91	6,21	6,86	7,58	8,61	11,44
см/месяц	18,32	17,39	21,27	22,74	26,69	34,32

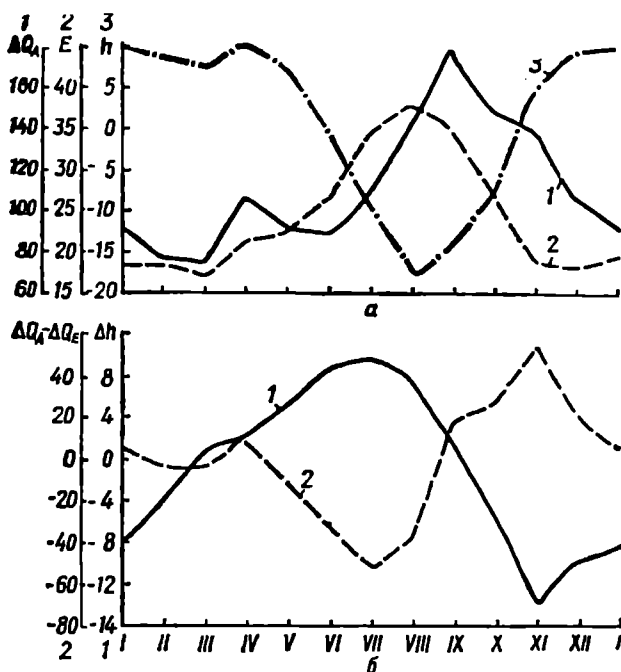


Рис. 4. Годовой ход:

а) 1 — положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив (в км<sup>3</sup>/месяц), 2 — испарения (в см/месяц), 3 — уровня, осредненного по 3 пунктам (Суэц, Судан, Аден); б) 1 — перепада уровня моря от Адена к Судану (в см), 2 — водного баланса Красного моря (в км<sup>3</sup>/месяц).

составляющих водного баланса моря, ветрового воздействия и изменения плотности воды. Из составляющих водного баланса учитывается потеря воды на испарение и приток из Аденского залива. Осадки и речной сток для Красного моря, как известно, весьма малы, предполагается, что они компенсируются оттоком вод через Суэцкий канал в Средиземное море. Влияние ветра исключено путем

Таблица 2

справочника заимствованы из работы Верчели)

VII	VIII	IX	X	XI	XII	Среднее
10,11	9,68	8,83	6,93	6,73	8,22	8,22
13,27	12,70	10,47	6,71	7,12	7,40	9,26
12,78	11,60	7,81	4,68	4,69	4,62	6,87
12,05	11,33	9,04	6,11	6,18	8,12	8,72
37,36	35,12	27,12	18,94	18,54	18,85	24,72

осреднения уровня по всему морю. Влиянием изменения плотности вод на годовой ход уровня моря пренебрегается, оно для условий Красного моря невелико. Сезонные изменения плотности воды для разных районов моря колеблются в пределах 1,6—2,5 усл. единиц и захватывают лишь верхний 50-метровый слой. Таким образом, для оценки положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандеб и изменения ее по сезонам использовалось уравнение:

$$\Delta hS = Q_a - Q_k - Q_e = \Delta Q_a - Q_e,$$

$$\Delta Q_a = \Delta hS + Q_e,$$

где  $\Delta h$  — изменение уровня от месяца к месяцу, см;  $S$  — площадь поверхности Красного моря, равная  $458 \cdot 10^3 \text{ км}^2$ ;  $Q_a$  — среднемесячный приток аденских вод в Красное море;  $Q_k$  — отток красноморских вод в Аденский залив;  $\Delta Q_a$  — положительная составляющая водообмена через пролив и  $Q_e$  — количество воды, теряемое с поверхности моря на испарение. В табл. 3 приведены полученные значения положительной составляющей водообмена через пролив ( $\Delta Q_a$ ), разность между притоком вод из Аденского залива и потерей на испарение ( $\Delta Q_a - Q_e$ ), исходные значения объема и толщины слоя воды, испаряемой за месяц, и уровня, осредненного по всему морю.

Положительная составляющая водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив имеет двухвершинную кривую годового хода (рис. 4, б). Увеличение притока аденских вод в Красное море начинается с июля и продолжается до сентября, когда  $\Delta Q_a$  достигает  $181 \text{ км}^3/\text{месяц}$ . Максимум притока наблюдается в сентябре, в момент ослабления летнего муссона. В апреле, в период перехода от зимнего муссона к летнему, также отмечается некоторое увеличение превышения притока аденских вод в Красное море, над оттоком в Аденский залив ( $\Delta Q_a = 108,4 \text{ км}^3/\text{месяц}$ ).

Максимальный перепад уровня отмечается в летние месяцы (VI—VIII) с максимумом в июле, в то время как максимальный приток аденских вод ( $Q_a - Q_k$ ) смещается на сентябрь, что связано с влиянием ветра, дующего навстречу уклону уровенной поверхности.

Годовой ход испарения (в см/месяц, км<sup>3</sup>/месяц), осредненного уровня Красного

Показатели	I	II	III	IV	V
$h_e$	18,85	18,32	17,39	21,27	22,74
$Q_e$	86,33	83,91	79,65	97,42	104,15
Уровень	9,4	8,3	7,4	9,8	7,0
$\Delta Q_a$	92,29	78,87	75,52	108,41	91,32
$\Delta Q_a - Q_e$	5,96	-5,04	-4,13	10,99	-12,83

\* Величины испарения смещены на 1 месяц вправо (например, испарение за январь относительно толщины слоя ереднемесячного испарения с поверхности Красного моря = 24,72 см; обмен через Баб-эль-Мандеб рассчитывался по формуле  $\Delta Q_a = \Delta h \cdot S + Q_e$ , где  $\Delta h$  — в см;  $S = 458 \cdot 10^3 \text{ км}^2$ ).

Вероятно, ослабление северо-северо-западного ветра в сентябре при уклоне урвенной поверхности в сторону Красного моря сопровождается усилением поверхностного течения в этом же направлении.

При этом происходит выравнивание не только урвенной поверхности, но и повышение границы раздела водных масс в районе порога, а, следовательно, некоторое усиление нижнего потока.

В апреле при ослаблении юго-юго-восточного ветра уменьшается интенсивность не только верхнего, но и нижнего течения, поскольку граница раздела водных масс и разность плотностей на уровне порога уменьшается. Однако разность между притоком аденских вод и оттоком красноморских в апреле увеличивается по сравнению с мартом и маем.

Годовой ход водного баланса Красного моря (рис. 4, б) также имеет два максимума — в ноябре и апреле и два минимума — в июле и феврале — марте. Летом водный баланс моря отрицательный. В этот период приток вод из Аденского залива не восполняет потерю воды на испарение. Наибольший дефицит —  $49,93 \text{ км}^3/\text{месяц}$  отмечается в июле. Уровень моря в это время понижается и минимум отмечается в августе. С сентября по январь водный баланс положительный. Максимальное превышение притока над испарением ( $\Delta Q_a - Q_e = 56,34 \text{ км}^3/\text{месяц}$ ) отмечается в ноябре. Незначительное превышение поступления вод из Аденского залива над испарением ( $10,99 \text{ км}^3/\text{месяц}$ ) отмечается также в апреле. В феврале и марте потеря воды на испарение несколько превышает приток вод из Аденского залива ( $5,04$  и  $4,13 \text{ км}^3/\text{месяц}$ ).

Полученные значения положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандеб не претендуют на большую точность, поскольку в основу расчета положены данные по испарению. Последние, как известно, наиболее трудно определяются из всех составляющих водного баланса.

Среднегодовое значение положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив ( $1359 \text{ км}^3/\text{год}$ ) оказалось

Таблица 3  
моря (см), положительной составляющей водообмена ( $\Delta Q_a$ ,  $\text{км}^3/\text{месяц}$ )

VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
26,69	34,32	37,36	35,12	27,12	18,94	18,54
122,24	157,19	171,11	160,85	124,21	86,74	84,91
-0,3	-11,2	-19,0	-14,6	-8,6	3,7	8,1
88,81	107,26	135,38	181,00	151,69	143,08	105,06
-33,43	-49,93	-35,73	20,15	27,48	56,34	20,15

сится к февралю и т. д.);  $Q_e$  — годовое испарение со всей поверхности моря =  $1358,6 \text{ км}^3/\text{год}$ ;  $\rho_e$  — толщина слоя испарившейся воды за год =  $2,96 \text{ м}$ . Положительная составляющая водообмена уровня моря от месяца к месяцу (в см);  $S$  — площадь поверхности Красного моря

близким к ранее полученному нами по уравнению солевого баланса, именно  $1197 \text{ км}^3/\text{год}$  (Богданова, 1966). Используемые методы расчетов различные, поэтому небольшое расхождение ( $\sim 13\%$ ) в положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандеб дает основание полагать, что полученная оценка среднегодового и среднемесячных значений притока аденских вод в Красное море достаточно верно отражает общую картину, наблюдавшуюся в природе.

### Качественная характеристика водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив

Изменение поступления аденских вод в Красное море, конечно, не отражает полной картины водообмена через пролив. Анализ изменения уровня, его наклона и сезонной смены поля ветра над морем

#### Остаточное течение в Баб-эль-Мандебском

Дата наблюдения	Район расположения станций	Номер станции	Глубина, м	Горизонт, м
27—29.VI 1929 г.	Между порогом и о. Перим, западнее глубоководного желоба	22	34	5 10 25
29.IV 1929 г.	Восточнее глубоководного желоба	23	50	5 20 40
3.VII 1929 г.	Вблизи африканского берега, у м. Расдумейра	25	35	5 10 25
16.XII 1923 г.	Западнее желоба у м. Расдумейра	82	51	5 15 40
19.XII 1923 г.	Восточнее желоба, в створе Рас Луме	83	48	5 15 40
20—21.XII 1923 г.	Восточнее желоба	84	43	5
21—22.XII 1923 г.	Западнее желоба, в створе Рас Луме	87	42	5
13—15.XII 1923 г.	В малом проливе (о. Перим — м. Баб-эль-Мандеб)	80	19	5
17—19.III 1924 г.	Тот же	119	18	5
19.III—2.IV 1924 г.	Вблизи узкой части пролива, восточнее максимальной глубины желоба	120	186	5 20 50 100 130 150

указывает на то, что интенсивность потоков аденских и красноморских вод имеет иную закономерность в годовом ходе по сравнению с изменением положительной составляющей водообмена.

Наиболее интенсивный водообмен через Баб-эль-Мандебский пролив, вероятно, наблюдается в период зимнего муссона, когда верхний поток формируется под воздействием двух сил, совпадающих по направлению: уклона уровенной поверхности и касательного напряжения ветра. Нижний поток в это время также усиливается, поскольку зимние юго-юго-восточные ветры в южной части моря создают сгон поверхностных и подъем глубинных красноморских вод в районе порога, т. е. увеличивается градиент плотности — движущая сила нижнего потока.

Летом силы, формирующие поверхностное течение, имеют противоположное направление. Уклон уровенной поверхности направлен в сторону Красного моря, тангенциальное напряжение ветра —

Таблица 4

проливе (Vercelli, 1931)

Остаточное течение		Ветер во время наблюдения	Уклон, см/100	Примечание
направление, градусы	скорость, см/сек			
135	10	СЗ умеренный, временами сильный	1,91	Течение в Аденский залив против уклона уровенной поверхности
109	9			
116	3			
140	23			
134	21	ССЗ от штиля до сильного	1,91	Верхний 20-метровый слой двигался по ветру в Аденский залив, придонный слой в направлении уклона — в Красное море
331	25			
356	18	СЗ умеренный, слабый, довольно сильный	2,0	По направлению уклона, против ветра
335	34			
354	29			
350	78			
350	74	ЮЮВ довольно сильный	0,18	Течение в Красное море, совпадает с ветром и уклоном
350	41			
162	13	ЮВ слабый, СЗ умеренный и слабый	0,18	По ветру, против маленького уклона в Аденский залив
165	10			
171	7	СЗ, ССЗ слабый	0,18	Течение в Красное море, против ветр в направлении уклона
272	6			
327	31			
322	60	ВЮВ, довольно сильный	0,18	В Красное море, по ветру и уклону
310	50	ЮЮВ, ЮВ от умеренного до сильного	1,18	Течение по ветру и уклону, в Красное море
350	66	ЮВ 11—14 м/сек в первую половину срока, с ослаблением до 2—3 м/сек	1,18	Течение в Красное море, по ветру, против уклона уровенной поверхности
350	59			
350	40			
350	1			
170	38			
170	68			

навстречу ему. Поверхностное течение ослабевает и меняется по направлению, по ширине пролива. Вдоль аравийского побережья поверхностное течение направлено в Аденский залив, вдоль африканского — в Красное море (табл. 4 — инструментальные наблюдения Верчелли (Vercelli, 1931). Аденские воды, в таком случае, движутся в Красное море промежуточным слоем — вдоль аравийского побережья и поверхностным слоем — вдоль африканского. Нижнее течение, несущее красноморские воды в Аденский залив, также ослабляется, так как господствующие летние ветры (ССЗ) создают нагон поверхностных вод в предпроливном районе Красного моря (в районе порога) и сгон со стороны Аденского залива, что сопровождается уменьшением разности плотности на концах пролива.

Таким образом, интенсивность водообмена усиливается в зимнее время, когда увеличиваются расходы как верхнего, так и нижнего течения. Однако превышение притока аденских вод над оттоком красноморских в этот период уменьшается. Летом интенсивность водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив ослабевает, но, начиная с июня, увеличивается приток аденских вод за счет большего ослабления нижнего красноморского потока относительно верхнего.

### Выводы

Годовой ход уровня Красного моря, осредненного по площади, и испарения с поверхности моря имеет обратный ход (рис. 4, а). Низкий уровень наблюдается в летние месяцы, когда испарение наибольшее. Повышение уровня моря совпадает с уменьшением испарения и наблюдается в холодное время года. Это указывает, что в водном балансе Красного моря и в водообмене через Баб-эль-Мандебский пролив решающую роль играет испарение.

Незеркальность годового хода кривых связана с изменением положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив. Это подтверждается обратным ходом кривых водного баланса моря и перепада уровня от Адена к Судану (рис. 4, б).

Получены ориентировочные количественные характеристики положительной составляющей водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив. За год поступает  $1358,6 \text{ км}^3$ . Максимум в поступлении отмечается в сентябре ( $181,0 \text{ км}^3/\text{месяц}$ ), минимум в марте ( $75,52 \text{ км}^3/\text{месяц}$ ). Они дают первую количественную характеристику поступлений аденских вод в Красное море.

Смещение в годовом ходе кривой притока аденских вод в Красное море относительно максимума испарения связано, вероятно, с влиянием тангенциального напряжения ветра и сгонно-нагонным эффектом.

Качественная характеристика изменения интенсивности водообмена через пролив дается по перепаду уровня и полю ветра над Красным морем. Годовой ход интенсивности водообмена через пролив не совпадает с кривой изменения притока аденских вод в Крас-



ное море. Наиболее интенсивный водообмен через пролив отмечается в зимнее время, когда уклон урвонной поверхности моря и тангенциальное напряжение ветра совпадают по направлению. Сгоны и подъем более глубоких вод в районе порога, вызванные господствующим в южной половине моря юго-юго-восточным ветром, определяют усиление нижнего течения. В летний период интенсивность водообмена уменьшается, поскольку уклон урвонной поверхности и тангенциальное напряжение ветра разнонаправлены. Нагон поверхностных вод на юге моря и уменьшение разности плотности вод на концах пролива на урвон порога ослабляет нижнее течение.

Для проверки полученных выводов необходимо организовать инструментальные наблюдения над течением в проливе с помощью самописцев, поставленных с автономных буйковых станций. Желательно провести исследование поля течений в проливе в разные сезоны года. Длительные ряды записей скорости позволяют получить осредненные значения расходов красноморского и аденского потоков и их изменчивость в зависимости от поля ветра и сезонной разности перепадов урвоня моря.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бибик В. А., Кочиков В. Н. Водные массы Красного моря, их формирование, характеристика и распределение.— Тр. АзЧерНИРО, 1970, 30.
- Богданова А. К. Гидрологические условия в Красном море и Аденском заливе по наблюдениям э/с «Академик А. Ковалевский». — Океанологические исследования, 15, «Наука», М., 1966.
- Богданова А. К. Основные черты гидрологии и водообмена Суэцкого канала.— В кн.: Биология моря, 21. «Наукова думка», К., 1970.
- Муромцев А. М. К гидрологии Красного моря.— ДАН СССР, 1960, 134, 6.
- Муромцев А. М. К гидрологии Суэцкого канала, Красного моря и Аденского залива. Метеорология и гидрология. 2. Гидрометиздат, М., 1962.
- Defant A. Physical Oceanography, 1, 1961.
- Mohammed A. F. The Egyptian exploration of the Red Sea.— Proc. Roy. Soc. London, 128, 1939.
- Natterer K. Chemische Untersuchungen. Exped. S. M. Pola in das Rothe Meer, nordliche Halfte (1895—1896) 1898, 55.
- Neumann A. C. a. McGill D. A. Circulation of the Red Sea in early summer.— Deep-Sea Res., 1961, 8, 3/4.
- Picotti M. Ricerche di oceanografia chimica eseguite della R. Nave Ammiraglio Magnaghi. Ann. Idrografici, 1930, 11 bis.
- Privett D. W. Monthly charts of evaporation from the North Indian Ocean, including the Red Sea and the Persian Gulf. Quart.— J. Roy. Meteorol. Soc., London, 1959, 85 (366), 424.
- Schott G. Über die Wasserbewegungen im Bab-el Mandeb.— Ann. der Hydrogr., 1929, 62.
- Thompson E. F. Chemical and physical investigation. The general hydrography of the Red Sea.— John Murray Expedition 1933—1934. 1939, 2, 3.
- Thompson E. F. Chemical and physical investigations. The exchange of water between the Red Sea and the Gulf of Aden over The «Sill». — John Murray Expedition 1933—1934, 1939, 2, 4.
- Vercelli F. Ricerche di oceanografia fisica eseguite della R. Nave Ammiraglio Magnaghi (1923—1924). Part I. Currenti e maree.— Ann. Idrografici, 1925, 11, 1.

- Vercelli F. Ricerche di oceanografia fisica eseguite della R. Nave Ammiraglio Magnaghi (1923—1924). Part IV. La temperature e la salinita.—Ann. Idrografici 1927, 11, 1.
- Vercelli F. Nuove ricerche sulli correnti marine nel Mar Rosso.— Ann. Idrografici, 1931, 12, 1.

## INDIRECT ESTIMATION OF SEASONAL VARIATION OF WATER EXCHANGE THROUGH BAB EL MANDEB

*A. K. Bogdanova*

### Summary

Tentative values are obtained for a positive component of water exchange through Bab el Mandeb. The Maximum increase of the Aden waters inflow as compared with the Red sea waters outflow is observed in September, the minimum one — in March. Intensity of water exchange through Bab el Mandeb does not coincide with the change in the positive component of water exchange. The most intensive water exchange through the straight is observed in winter. In summer the water exchange intensity weakens, which is connected with a seasonal change of the wind and ebb-tide fluctuation in the level and interface within the sea and bay regions adjacent to the straight.

## СОДЕРЖАНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФОСФАТОВ В КРАСНОМ МОРЕ И АДЕНСКОМ ЗАЛИВЕ

*М. А. Добржанская*

Настоящая работа является продолжением обработки гидрохимических материалов рейсов нис «Академик А. Ковалевский» в декабре 1961 г. — марте 1962 г. и в сентябре — декабре 1963 г. (Добржанская, 1970). В данном разделе рассматриваются результаты наблюдений по фосфатам. Последние определялись методом Денниге — Аткинса с применением двуххлористого олова. При вычислении фосфатов солевая поправка не вводилась.

Красное море отличается своеобразным распределением фосфатов как по горизонтали, так и по вертикали. По своим количественным характеристикам его отдельные районы заметно различаются. В продольном направлении, по большей оси Красного моря, по содержанию фосфатов, как и по кислороду (Добржанская, 1970), различаются северная, средняя и южная части. Как следует из прилагаемых таблиц 1, 2 и рисунков 1, а, б, южная, примыкающая к Баб-эль-Мандебскому проливу, часть наиболее обогащена фосфатами. В ноябре 1963 г. содержание фосфатов на поверхности в районе ст. 55 достигало до 8  $\text{мкг/л}$  Р, вблизи дна (на 220 м) количество фосфатов возросло до 25  $\text{мкг/л}$ . По мере продвижения к северу содержание фосфатов по всей вертикали понижалось, особенно резко в верхнем 200-метровом слое. Так, на ст. 50 фосфаты отсутствовали лишь в верхних 10 м. По мере дальнейшего продви-

жением на север толщина слоя с нулевыми показателями фосфатов увеличивалась, достигнув в северной части моря 75—100 м (ст. 27, 33, 35 и др.). В январе 1962 г. источникный фосфатами слой простирался значительно глубже: по оси северной части включая 200-метровый горизонт, средней — 150-метровый.

С глубиной, как правило, содержание фосфатов возрастало, достигая максимума в некоторой промежуточной толще, глубина залегания которой обычно совпадала со слоем минимальных значений кислорода. В глубинной толще, как и в поверхностных горизонтах, более высокие показатели фосфатов присущи также южным и средним районам Красного моря. Для глубинной толщи северной части характерно относительно более низкое содержание фосфатов. Например, на ст. 55, 45, 43 и других в промежуточном слое «максимума» фосфатов количество последних в ноябре 1963 г. достигало 30  $\text{мкг/л}$  Р и даже несколько более (до 35  $\text{мкг/л}$ ). В промежуточном слое более северных районов содержание их немногим превышало 20  $\text{мкг/л}$  Р, а на отдельных станциях (27, 29; 1963 г.) выразилось еще более низкими величинами. Глубже слоя «максимума» с дальнейшим углублением количество фосфатов понижается и в большинстве своем достигает с приближением ко дну наименьших для глубинной толщи значений (табл. 1, 2, рис. 1, б, 2). Подобный характер вертикального распределения фосфатов наблюдался также в зимний период 1961—1962 гг. (табл. 3, рис. 1, а).

Увеличение содержания фосфатов с глубиной в различных районах Красного моря происходит с различными градиентами. Эти различия в вертикальных градиентах наибольших значений достигали в верхней толще, примерно, до 200 м. Глубже они постепенно сглаживаются и в толще, расположенной ниже промежуточного слоя «максимума» фосфатов, различия в их величинах относительно невелики. В то же время северный, средний и южный районы моря сохраняют свои различия в величине вертикального градиента фосфатов также и в глубинной толще. В распределении градиентов фосфатов по вертикали в значительном числе случаев выявляется два максимума их значений. Один из них располагается на некоторой глубине в пределах 100—150 м, второй очерчивает верхнюю границу слоя «максимума» фосфатов. Большие градиенты характерны для южной половины моря. На мелководной ст. 53 (с общей глубиной 205 м), расположенной на относительно небольшом удалении от Баб-эль-Мандебского пролива, вертикальный градиент фосфатов в слое от 20 до 60 м в ноябре 1963 г. составлял 0,3  $\text{мкг/л}$  Р на глубине 1 м, в слое от 90 до 100 м, т. е. на границе повышенного содержания фосфатов — 0,4  $\text{мкг/л}$  Р. Глубже градиенты на этой станции резко понизились и на глубинах от 120 до 150 м выражались величиной с отрицательным знаком: — 0,08  $\text{мкг/л}$  Р на 1 м. Подобное распределение градиентов по вертикали характерно и для средней части моря. Например, на ст. 44 (1963 г.) первый максимум градиента фосфатов — 0,24 отмечен в слое от 75 до 100 м, второй — 0,22 — в слое 250—300 м. Глубже, в связи с относительно резким

Распределение фосфатов (P, мкг/л) в Красном море в сентябре —

Горизонт, м	23	26	27	28	29	30	31	32	33	35	36
	12.X	13.X	13.X	13.X	14.X	16.X	16.X	16.X	17.X	18.X	18.X
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	1	3	0	0	3	0	0	0	0	0	5
75	1	4	0	0	4	0	0	0	0	0	6
100	2	4	2	3	5	0	3	0	0	0	7
150	4	8	5	5	5	5	6	4	3	6	11
200	5	10	6	5	19	8	7	5	4	9	12
250	—	14	8	10	—	—	11	10	—	11	14
300	16	16	7	15	18	18	15	17	12	16	16
350	18	—	—	18	19	—	18	20	—	—	20
400	6	18	9	21	19	18	22	24	20	19	20
450	—	—	—	21	17	—	—	—	—	—	—
500	9	19	11	24	17	16	19	—	24	22	21
550	—	—	—	—	—	—	19	18	—	—	—
600	21	16	14	—	15	14	—	—	22	20	15
700	22	16	14	—	—	—	—	—	—	—	—
750	20	—	—	—	—	11	—	—	—	12	12
830	—	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—
900	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1000	—	—	—	—	—	7	—	—	14	13	12
1100	—	—	—	—	—	8	—	—	12	—	—
1250	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1500	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2000	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Глубина станции      760    850    705    640    620      1200    620    1150    1150    1055    1120

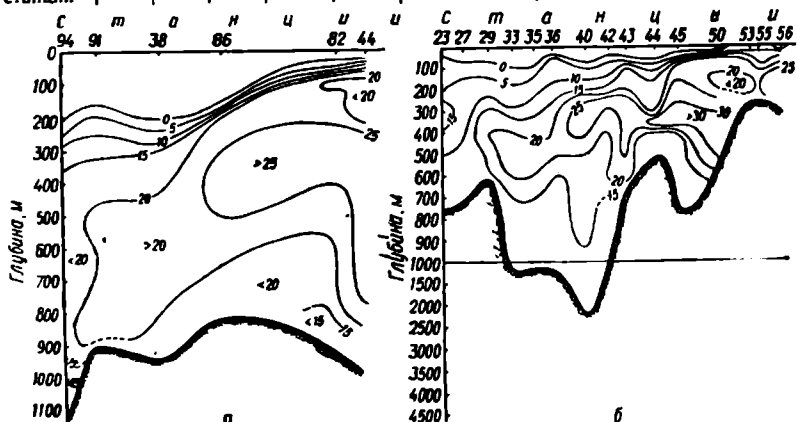


Рис. 1. Распределение фосфатов по оси Красного моря в декабре 1961 — январе 1962 гг. (а) и в октябре — ноябре 1963 г. (б).

декабре 1963 г. (глубоководные районы)

Таблица 1

37	39	40	41	42	43	44	45	50	53	55	56
19.X	19.X	20.X	21.X	21.X	21.X	26.X	29.X	1.XI	6.XI	6.XI	8.XI
0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	8	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	8	6
0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	12	9
0	0	0	—	0	0	0	0	21	17	13	17
10	0	0	2	6	18	2	0	38	21	—	20
16	0	5	4	7	18	8	0	25	25	18	28
24	6	10	6	10	—	14	22	13	19	24	33
30	12	15	9	14	21	18	23	20	18	25	25
31	16	25	17	28	28	18	24	27	—	—	—
29	20	27	17	24	28	20	32	31	—	—	—
27	22	27	29	23	28	31	28	31	—	—	—
27	27	26	20	20	27	18	27	28	—	—	—
—	—	—	9	—	—	12	—	—	—	—	—
26	28	20	—	12	25	—	25	28	—	—	—
—	—	—	—	—	23	—	—	—	—	—	—
21	18	18	—	—	—	—	25	22	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	28	—	—	—	—
20	20	18	—	9	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	—	—	—	10	—	—	—	—	—	—	—
—	—	16	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	12	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1000	840	2250	480	970	640	510	740	655	205	200	240

уменьшением фосфатов в направлении дна, их градиенты составляли отрицательную величину. Наибольший отрицательный градиент ( $-0,26$ ) наблюдался на ст. 44 на глубинах от 300 до 350 м. Промежуточный слой «максимума» фосфатов с большей отчетливостью проявляется в средней части моря. По оси северной части Красного моря градиенты фосфатов ни в верхнем 100-метровом слое, ни в слое их максимума не достигают столь высоких значений. В этой части моря вертикальное распределение фосфатов представляется более сглаженной кривой. В вершине же северного района Красного моря (ст. 23 и 27) слой «максимума» фосфатов в октябре 1963 г. не был обнаружен, содержание фосфатов увеличивалось с глубиной, за исключением самого придонного слоя (ст. 23). В последнем случае, при общей глубине 760 м, содержание фосфатов на глубине 750 м понизилось, по сравнению с расположенным выше горизонтом (700 м), на 2  $\text{мкг/л Р}$ .

Закономерности пространственного распределения фосфатов согласуются с распределением их градиентов по вертикали. В про-

Таблица 2

Распределение фосфатов (P, *мкг/л*) в Красном море в сентябре — декабре 1963 г.  
(мелководные участки)

Горизонт, м	Распределение фосфатов (P, <i>мкг/л</i> ) в Красном море в сентябре — декабре 1963 г. (мелководные участки)						
	22	25	34	38	49	52	54
	11.X	12.X	17.X	19.X	31.X	6.XI	6.XI
0	0	0	0	0	0	8	8
10	2	0	0	0	0	8	8
20	—	—	—	—	—	10	—
23	—	—	—	—	—	—	9
24	—	—	—	—	—	20	—
25	2	0	0	0	—	—	—
30	—	0	—	0	0	—	—
35	2	—	0	—	—	—	—
38	—	0	—	—	—	—	—
46	—	—	5	—	—	—	—
47	2	—	—	—	—	—	—
50	—	—	—	—	—	—	—
Глубина станции	52	40	48	33	33	25	24

Распределение фосфатов (P, *мкг/л*) в Красном море

Горизонт, м	38	44	80	81	82	83	85
	19.XII	24.XII	20.I	20.I	20.I	22.I	22.I
0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	2	0	0	0
25	0	0	3	2	0	0	—
50	0	16	6	5	6	6	0
75	0	21	—	12	24	6	0
100	0	14	10	7	16	12	7
125	0	17	7	12	22	18	8
150	0	—	9	20	24	20	12
200	сл.	16	15	23	24	25	15
250	8	25	—	23	—	33	22
300	—	28	22	23	25	36	25
400	19	28	—	22	24	—	25
500	22	28	—	—	21	—	27
600	—	—	—	—	19	—	—
650	—	—	—	—	—	—	—
700	—	—	—	—	15	—	—
750	22	29	—	—	—	—	—
800	—	—	—	—	—	—	—
850	—	—	—	—	14	—	—
900	16	—	—	—	—	—	—
1000	—	—	—	—	—	—	—

дольном направлении, по большой оси Красного моря, его южная часть, как отмечалось выше, отличалась наиболее высоким содержанием фосфатов и наибольшими показателями их градиентов. По направлению к северу величины обоих показателей понижаются, в соответствии с чем изоповерхности фосфатов в верхней толще заглублялись в направлении с юга на север. Например, изоповерхность 20 *мкг/л* Р в южной части моря, в частности на ст. 50, проходила на глубинах 150—200 м, в то время как в районе ст. 33 — примерно на 450—500 м. Севернее ст. 29 содержание фосфатов в ряде случаев составляло менее 20 *мкг/л* Р.

По содержанию фосфатов в Красном море для периода декабрь 1961 — январь 1962 гг. располагаем значительно меньшим числом данных. Наблюдения велись лишь в северной и средней частях моря. По большой оси этих районов выполнено всего шесть станций. В южной части из-за тяжелых погодных условий работы не проводились. Тем не менее полученные данные позволили выявить некоторые черты режима фосфатов. В отличие от 1963 г. обедненный фосфатами (0,0 *мкг/л*) слой в северном и отчасти в среднем (включая ст. 86) районах моря простирался значительно глубже — до 150—200 м. В приближении к южной части зона аналитического нуля фосфатов ограничивалась 25-метровым горизонтом. Наряду с этим нижняя граница слоя максимума, оконтуриваемого изоповерхностью 20 *мкг/л*, в декабре 1961 — январе 1962 гг. проходила на глубинах 800—900 м даже на значительной части северного района

Таблица 3

в декабре 1961 г. — марте 1962 г.

86	87	88	90	91	92	93	94
24.1	24.1	24.1	26.1	26.1	26.1	27.1	30.1
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
—	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0
22	12	15	10	6	9	2	0
23	25	23	12	10	12	8	—
26	26	29	14	14	19	11	12
27	34	34	22	20	25	18	18
25	30	31	25	20	31	21	18
22	29	62	—	21	29	19	—
—	—	—	25	—	—	—	—
18	25	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	22	—	18	17
—	20	—	—	—	33	—	—
—	—	—	—	25	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	14

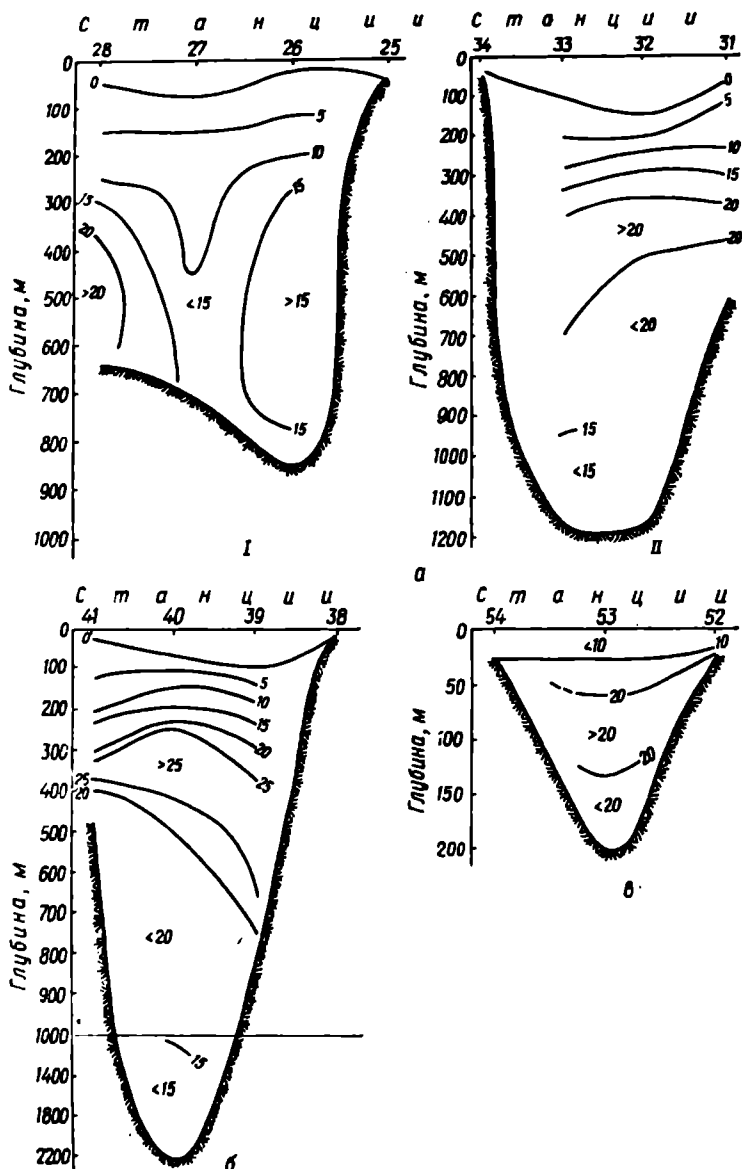


Рис. 2. Распределение фосфатов на поперечных разрезах Красного моря в октябре — ноябре 1963 г.:

а — северная часть (I, II — два разреза), б — средняя часть, в — южная часть.



(рис. 1, а). В октябре — ноябре 1963 г. эта изоповерхность не опускалась глубже 600—650 м, в самой северной части в ряде случаев содержание фосфатов составляло менее 20 мкг/л Р. Однако общие закономерности пространственного, как и вертикального, распределения фосфатов, в 1961—1962 гг. сохраняли основные черты их распределения в 1963 г. А именно, по большой оси моря толщина верхнего обедненного (0,0) фосфатами слоя уменьшалась по направлению с севера на юг: с 200 до 25 м. В этом же направлении повышалось содержание фосфатов в промежуточном слое «максимума» их величин. И наконец, в приближении к югу вертикальные градиенты фос-

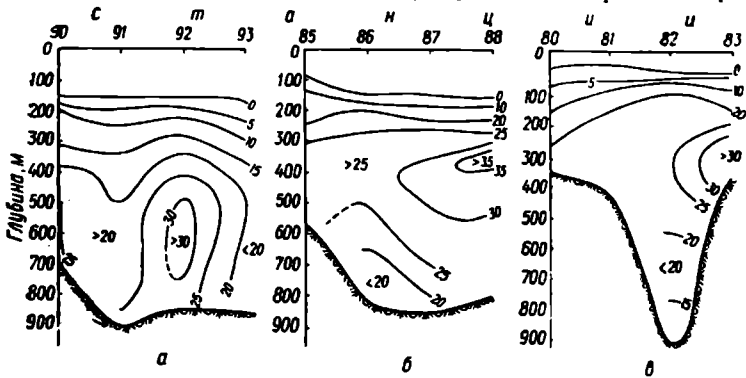


Рис. 3. Распределение фосфатов на поперечных разрезах Красного моря в январе 1962 г.:

а — северная часть, б — средняя часть, в — южная часть.

фатов достигали наиболее высоких значений. Но, в отличие от данных 1963 г., большие градиенты отмечались по преимуществу лишь в верхнем (до 150—200 м) слое. В частности, на ст. 86 на этих глубинах наибольший вертикальный градиент фосфатов составлял 0,44 мкг/л Р на 1 м, а на ст. 82 на глубинах 50—100 м — 0,32 мкг/л. На наиболее южной для данного случая ст. 44 самый высокий градиент (—0,56 мкг/л Р) отмечен в слое 25—50 м. Глубинная толща в период наблюдений 1961—1962 гг., несмотря на более высокое содержание фосфатов в ней, характеризовалась более низкими, по сравнению с 1963 г., вертикальными градиентами и относительно более равномерным распределением фосфатов. В приближении ко дну имела место та же тенденция к понижению их содержания.

Более полное представление о распределении фосфатов по акватории Красного моря дано на поперечных разрезах (рис. 2, 3). На поперечном сечении северного района (рис. 2, а) в период наблюдений 1963 г. распределение фосфатов заметно отличалось от остальной части моря. В центральном районе этого разреза (ст. 27) отмечено заглубление обедненных фосфатами вод, отчетливо прослеживаемое по глубине залегания изоповерхности (10 мкг/л Р). При этом содержание фосфатов по всей вертикали этой станции

составляло менее 15  $\text{мкг/л}$ , при общей глубине 750 м. К западу (ст. 28) и востоку (ст. 26) от нее содержание фосфатов превышало названную величину. Наиболее высокие показатели фосфатов наблюдались на ст. 28 (у африканского берега) в толще, примерно от 350 до 600 м (придонный слой), где количество их превысило 20  $\text{мкг/л}$  (до 24). К востоку — у аравийского берега (ст. 26) наибольшая

Таблица 4

Распределение фосфатов (Р,  $\text{мкг/л}$ ) в Аденском заливе в ноябре 1963 г.  
(глубоководный район)

Глубина, м	Станции									
	61	62	63	65	66	67	69	70	71	
	10. XI	10. XI	10. XI	12. XI	13. XI	14. XI	15. XI	15. XI	16. XI	
0	8	9	7	8	10	11	9	6	10	
10	8	9	7	8	10	11	9	9	10	
25	15	8	9	9	9	11	9	29	12	
50	35	29	11	51	48	20	44	39	21	
60	44	34	—	58	—	—	—	—	—	
75	50	—	39	60	50	51	53	52	34	
100	53	—	48	64	54	57	57	53	46	
150	68	58	50	55	54	57	58	52	50	
200	64	58	55	57	58	58	57	52	50	
250	—	58	56	57	58	—	—	—	—	
300	62	59	56	57	59	58	—	53	50	
400	62	68	64	58	59	57	55	—	—	
500	60	66	51	58	58	58	56	56	53	
600	60	56	58	58	60	57	60	—	58	
700	58	58	—	—	—	58	66	60	58	
750	—	—	—	59	—	—	—	—	—	
800	57	—	—	41	60	67	62	—	58	
900	—	58	—	—	—	65	62	—	—	
1000	—	—	—	30	58	65	62	60	—	
1100	—	82	—	—	—	—	—	—	—	
1250	—	—	—	—	—	72	—	—	—	
1500	—	—	—	75	—	—	58	60	58	
1750	—	—	—	77	—	67	57	—	—	
1900	—	—	—	—	72	—	—	—	—	
2000	—	—	—	—	—	—	57	60	57	
2200	—	—	—	—	—	63	58	66	—	
Глубина станции	826	1130	665	1815	1970	2300	2350	2420	2150	

наблюдаемая величина составляла 19  $\text{мкг/л}$  Р. При этом, как к западу, так и к востоку от ст. 27 в глубинной толще наблюдалась тенденция к образованию промежуточного слоя «максимума» фосфатов с наибольшими показателями на глубине 500 м (рис. 2, а). С продвижением к югу распределение изоповерхностей фосфатов принимает другой характер и, в частности, на разрезе средней части моря (рис. 2, б) имеет «циклонический» тип (Добржанская, 1967) распределения с вершиной в центральной части разреза (ст. 40). На мелководье южной оконечности моря изоповерхности фосфатов в 1963 г. располагались почти параллельно (рис. 2, в).

Распределение фосфатов в период наблюдений 1961—1962 гг. на поперечных разрезах резко отличалось от такового в 1963 г. (рис. 3, а, б, в). В декабре 1961 — январе 1962 гг. на поперечных сечениях северного и среднего районов Красного моря, в отличие от 1963 г., была отчетливо выражена область максимальных значений фосфатов с наибольшими показателями — более 30  $\text{мкг/л}$  Р—

Таблица 5

Распределение фосфатов (Р,  $\text{мкг/л}$ ) в Аденском заливе в ноябре 1963 г. (мелководье)

Глубина, м	Станции					
	57	58	59	60	68	72
	8.XI	8.XI	9.IX	9.XI	14.XI	16.XI
0	7	8	7	6	17	9
10	6	8	7	6	24	9
20	—	8	7	6	30	10
25	8	—	—	—	—	—
30	—	—	—	6	44	10
33	—	—	8	—	—	—
34	25	—	—	—	—	—
35	—	—	—	—	46	—
40	—	—	—	7	—	19
50	—	10	—	7	—	18
60	—	—	—	9	—	18
75	—	25	—	30	—	23
100	—	39	—	—	—	—
175	—	40	—	—	—	—
250	—	46	—	—	—	—
Глубина станций	35	280	34	77	37	75

вблизи аравийского берега. С дальнейшим приближением к югу слой максимума фосфатов еще более отклонялся к востоку и в самом южном для данного случая районе — по разрезу ст. 80—83 — прижат к восточному берегу (рис. 3, в). В этом же направлении поднимается изоповерхность фосфатов, 30  $\text{мкг/л}$  Р, очерчивая область их максимальных значений. Так, на ст. 83 верхняя граница ее располагалась на глубине около 250 м, нижняя простиралась до дна (370 м), в то время как на ст. 92 (северный разрез, рис. 3, а) они проходили на 500 и 800 м соответственно. В верхней толще, над слоем максимума фосфатов, изоповерхности их на поперечных сечениях моря располагались почти параллельно. Однако, как и в 1963 г., содержание фосфатов в глубинной толще с приближением ко дну закономерно уменьшалось. Количество их в придонном слое, за небольшим исключением, составляло менее 20  $\text{мкг/л}$ , а в отдельных районах (ст. 94, 82) — менее 15  $\text{мкг/л}$  Р. Максимальные же величины фосфатов, как правило, всегда отмечаются в слое минимума кислорода.

Аденский залив характеризуется значительно более высоким содержанием фосфатов (табл. 4, 5, 6). В цепи морей Черное —

Таблица 6  
 Распределение фосфатов (P, мкг/л) в Аденском заливе в январе 1962 г.

Горизонт, м	Станции			
	54	55	56	57
	3.1	4.1	5.1	8.1
0	0	9	0	0
10	0	11	0	0
25	0	12	0	0
50	0	13	Следы	0
75	0	14	30	0
100	12	50	54	0
125	—	—	—	44
150	50	50	62	44
200	50	56	64	50
250	50	57	64	56
300	53	59	62	57
400	53	60	—	57
500	56	62	67	36
600	—	—	67	53
700	—	—	—	45
750	59	—	67	—
1000	61	67	74	—
1250	—	—	77	—
1500	—	—	89	—
1750	—	—	94	—
2000	—	—	—	—
Глубина станции	1100	1200	2200	790

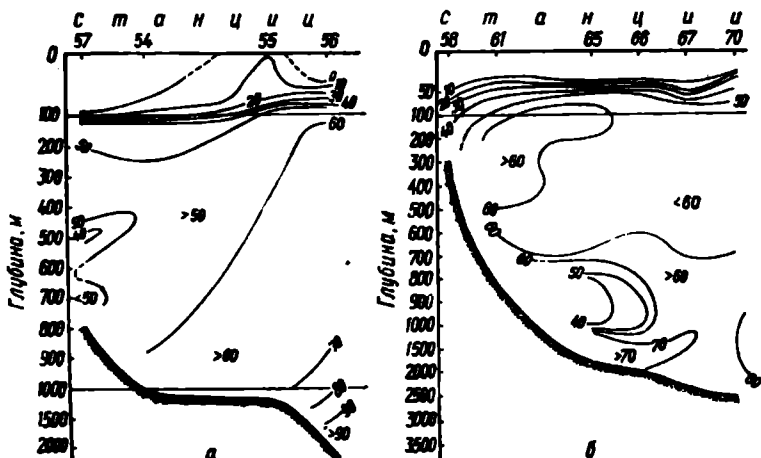


Рис. 4. Распределение фосфатов по продольному разрезу Аденского залива в январе 1962 г. (а) и в ноябре 1963 г. (б).

Средиземное — Красное — Аденский залив, последний, по содержанию биогенов в верхней толще, является наиболее богатым районом. Общие закономерности горизонтального и вертикального распределения фосфатов в Аденском заливе, как и в Красном море, в своих основных чертах соответствуют распределению других гидрохимических показателей, в первую очередь кислорода (Добржанская, 1970). Однако, при том же порядке величин кислорода, воды Аденского залива характеризуются еще более высокими показателями фосфатов. Как следует из рис. 4, б, в период с 8.XI по 16.XI 1963 г. по большой оси Аденского залива содержание фосфатов на поверхности колебалось от 8 до 10  $\text{мкг/л Р}$ ; нулевые значения отсутствовали. С глубиной количество их возрастало с очень большими градиентами в верхнем, примерно 100-метровом слое, и в большинстве своем со значительно меньшими в толще, расположенной глубже. В то же время в глубинной толще схема распределения фосфатов имела сложный характер (переслоенность) в структуре их изоповерхностей. Наибольшие градиенты фосфатов отмечены в центральном (ст. 65, 66) районе залива по всей его вертикали. На ст. 66 в ноябре 1963 г. на глубинах от 25 до 35 м этот градиент достигал 1,80  $\text{мкг/л}$ , в слое от 35 до 50 м — 1,33  $\text{мкг/л Р}$  на 1 м. В данном случае изоповерхность 50  $\text{мкг/л Р}$  залегала на глубине, примерно, 50 м. Аналогичное распределение фосфатов имело место на глубоководной ст. 65. По направлению к Аравийскому морю и Баб-эль-Мандебскому проливу вертикальные градиенты фосфатов понижались. При этом все изоповерхности фосфатов в верхнем 100-метровом слое загнулись по направлению к Баб-эль-Мандебскому проливу. В частности, на ст. 61 максимальные градиенты — 0,7  $\text{мкг/л}$  на 1 м — были отмечены в слое от 25 до 75 м и 0,3  $\text{мкг/л Р}$  — на глубинах от 100 до 150 м. В районе же мелководной ст. 58 изоповерхность 50  $\text{мкг/л Р}$  опустилась на глубину, примерно, 250 м, в то время как на ст. 70 она проходила на глубине 75 м.

В толще, залегающей глубже изоповерхности 50  $\text{мкг/л}$ , содержание фосфатов с глубиной увеличивается весьма незначительно и характеризуется относительно равномерным распределением их величин по всему продольному разрезу до глубины 600—700 м. В этой толще содержание фосфатов в большинстве своем составляло менее 60  $\text{мкг/л}$ , за исключением части залива, примыкающей к Баб-эль-Мандебскому проливу, примерно, по ст. 65. В последнем случае довольно отчетливо прослеживается промежуточный слой повышенного содержания фосфатов, где количество их несколько превышало 60  $\text{мкг/л Р}$  (до 68  $\text{мкг/л}$ , ст. 61). Толщина этого слоя по направлению от Баб-эль-Мандебского пролива к ст. 65 уменьшается (рис. 4, б). Глубже 700 м распределение фосфатов и их градиентов как по горизонтали, так и по вертикали представлялось еще более сложной схемой. В районе станций 65 и 66 располагалась область резко пониженного содержания фосфатов с минимальными значениями их на ст. 65 на глубинах от 800 м (41  $\text{мкг/л}$ ) до 1000 м (30  $\text{мкг/л}$ ). Это понижение, по всей вероятности, вызвано проникновением более

тяжелых и относительно обедненных фосфатами вод Красного моря. Последние по пути своего движения в Аденском заливе, заглубляясь понижают в нем содержание фосфатов, хорошо прослеживаемое в центральном районе залива. В более глубоких слоях этого района, примерно от 1000 до 2000 м, содержание фосфатов с углублением повышалось. На ст. 65 на глубине 1750 м оно достигло 75  $\text{мкг/л}$  Р. С дальнейшим продвижением к Аравийскому морю эта слоистость в распределении фосфатов выражена слабо (рис. 4, б).

Те же особенности вертикального распределения фосфатов в ноябре 1963 г. прослеживались и на поперечных сечениях залива. На разрезе, прилегающем к Баб-эль-Мандебскому проливу (рис. 5, а), в верхнем примерно 150-метровом слое, ограниченном изоповерхностью 50  $\text{мкг/л}$  Р, все изоповерхности располагаются почти параллельными кривыми, образуя куполообразный подъем их с вершиной на ст. 61. При этом у аравийского берега все изоповерхности в данном слое несколько более заглублены. На мелководной ст. 60, общая глубина которой 77 м, содержание фосфатов на горизонте 65 м составляло 9  $\text{мкг/л}$  Р, т. е. величину одного порядка с поверхностным горизонтом. Лишь в непосредственной близости дна (75 м) количество их возросло до 30  $\text{мкг/л}$  Р. У африканского берега изоповерхность 10  $\text{мкг/л}$  залегала на глубине около 35 м. Различие в распределении фосфатов между аравийским и африканским берегами особенно отчетливо прослеживается по распределению изоповерхности 60  $\text{мкг/л}$  Р, которая в данном случае оконтуривает промежуточный слой повышенного содержания фосфатов. Верхняя граница его у африканского берега залегала на глубине 400 м, у аравийского поднялась на глубину 125 м; нижняя, напротив, у африканского берега проходила на глубине 450 м, а у аравийского заглубилась до 600 м. Соответственно толщина промежуточного слоя по направлению с запада на восток увеличилась со 100 до 600 м. Содержание фосфатов в промежуточном слое колебалось от 60 до 68  $\text{мкг/л}$  Р. Глубже промежуточного слоя количество фосфатов составляло меньшую величину — преимущественно 56—58  $\text{мкг/л}$  с минимумом 51  $\text{мкг/л}$  у африканского берега на глубине 500 м (ст. 63). Это понижение содержания фосфатов на относительно больших глубинах связано с заглубляющимся распределением вод, поступающих из Красного моря и их разбавляющим влиянием на содержание фосфатов в заливе.

На поперечном разрезе, граничащем с Аравийским морем (рис. 5, б), изоповерхности по направлению к востоку более заглублены, у африканского, напротив, несколько приподняты. Соответственно у африканского берега отмечались наиболее высокие показатели содержания фосфатов и их градиентов в верхних 100 м. Так, на ст. 68 количество фосфатов на поверхности составляло 17  $\text{мкг/л}$ , на 20 м — 24  $\text{мкг/л}$  Р (табл. 4, 5). У аравийского берега (ст. 72) изоповерхность 20  $\text{мкг/л}$  опустилась на глубину 65 м. Еще большее расхождение между африканским и аравийским берегами наблюдалось в глубине залегания изоповерхности 50  $\text{мкг/л}$ . В районе ст. 68 она про-

ходила на глубине около 60 м, на ст. 71 — глубже 150 м. Толща, ограниченная изоповерхностью 50  $\text{мкг/л}$ , подобно тому, как это отмечалось для разреза у Баб-эль-Мандебского пролива, характеризовалась наибольшими вертикальными градиентами фосфатов. На мелководье у африканского берега (ст. 68) средний для всей вертикали градиент составлял порядка 0,5  $\text{мкг/л Р}$  на 1 м глуби-

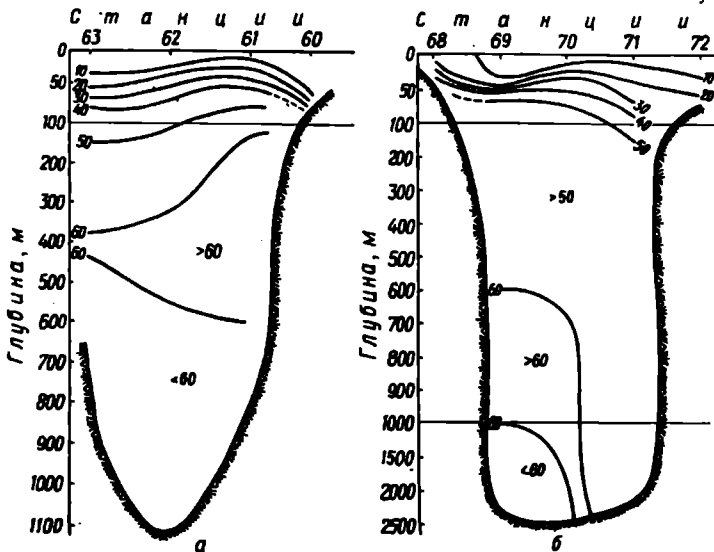


Рис. 5. Распределение фосфатов на поперечных разрезах Аденского залива в ноябре 1963 г. у Баб-эль-Мандебского пролива (а) и в сторону Аравийского моря (б).

ны. Отклонения от этой величины на отдельных горизонтах этого района были не велики. Максимальное значение вертикального градиента фосфатов отмечено на ст. 69, где в слое 35—50 м оно достигло 2,33  $\text{мкг/л}$  на 1 м. В толще, расположенной глубже изоповерхности 50  $\text{мкг/л Р}$ , повышение содержания фосфатов с глубиной происходило с весьма малыми градиентами. В преобладающей части ее количество фосфатов колебалось от 50 до 60  $\text{мкг/л}$  с максимумом 66  $\text{мкг/л}$ . В глубинной толще, в слое примерно от 1200 м и до дна, у африканского берега четко выявляется область с содержанием фосфатов менее 60  $\text{мкг/л}$  (57—58). Последняя, по-видимому, связана с распределением трансформированных красноморских вод, что, в свою очередь, косвенно свидетельствует о путях их распространения (рис. 5, б).

Для периода декабрь 1961 — март 1962 гг. по фосфатам для Аденского залива располагаем незначительным числом данных (табл. 6). Последние позволили лишь схематично представить распределение фосфатов по продольному разрезу залива (рис. 4, а).

Подобно тому, как это было отмечено в 1963 г., в 1962 г. слой наиболее резкого изменения вертикальных градиентов фосфатов был ограничен изоповерхностью 50  $\text{мкг/л}$  P и простирался до глубины примерно 200 м вблизи Баб-эль-Мандебского пролива и всего лишь до 100 м — у выхода в Аравийское море. Максимальный градиент — 1,75  $\text{мкг/л}$  P на 1 м отмечен у Баб-эль-Мандебского пролива в слое 100—125 м (ст. 57). С продвижением к Аравийскому морю градиенты понижались и на глубинах от 50 до 100 м; максимум их в среднем составлял 1,08  $\text{мкг/л}$  P.

В глубинной толще, вблизи выхода из Баб-эль-Мандебского пролива также наблюдалось резкое понижение фосфатов в слое, 450—750 м с минимумом — 36  $\text{мкг/л}$  P на глубине 500 м (ст. 57), вызванное подтоком красноморских вод. Различие лишь в том, что область пониженного содержания фосфатов в январе 1962 г. не получила столь обширного распространения, как в ноябре 1963 г. Она ограничивалась лишь ближайшим к Баб-эль-Мандебскому проливу районом и располагалась значительно выше (рис. 4, а). По мере продвижения к Аравийскому морю содержание фосфатов в глубинной толще увеличивалось и на глубоководной, примыкающей к нему, ст. 56 количество их возросло до 94  $\text{мкг/л}$  P на глубине 1750 м. Распределение фосфатов в глубинной толще позволяет предполагать, что в рассматриваемый период количество поступающих в эту толщу вод Красного моря было более ограничено, чем в 1963 г.

От 1963 г. также несколько отличалось распределение фосфатов и в верхней толще. В последней в январе 1962 г. наблюдались нулевые значения фосфатов: вблизи Баб-эль-Мандебского пролива до глубины 100 м, у Аравийского моря — до 50 м. При этом распределение их изоповерхностей имело «циклонический» характер, хорошо выраженный в верхнем 100-метровом слое, с вершиной куполообразного поднятия на ст. 55. На последней содержание фосфатов на поверхности достигло 9  $\text{мкг/л}$ , при нулевых показателях в стороны от нее. В период наблюдений 1963 г., как отмечалось выше, содержание фосфатов на поверхности не снижалось менее 8  $\text{мкг/л}$ .

Полученные по фосфатам данные в общей сложности хорошо согласуются с данными В. В. Серого и В. А. Химицы (1963), хотя и имеются некоторые различия в количественных показателях, в частности по Аденскому заливу. По наблюдениям этих авторов содержание фосфатов в поверхностном слое на разрезе м. Рас-эль-Кальб — м. Осболей в зимний период 1961—1962 гг. составляло 10—20  $\text{мкг/л}$  P. По наблюдениям нис «Академик А. Ковалевский» на большей части исследованной акватории по оси залива в январе 1962 г. фосфаты в верхнем слое отсутствовали. Это расхождение находит свое объяснение, по-видимому, в следующем. Район разреза м. Рас-эль-Кальб — м. Осболей был подвержен большему влиянию северо-аравийских вод, обогащенных фосфатами. Наши наблюдения в январе 1962 г. проводились лишь по оси первой половины Аденского залива, примыкающей к Красному морю, и ограничи-



вались небольшим числом станций. К тому же работы велись в тяжелых погодных условиях при сложной ветровой обстановке. Как известно, ветровой режим может резко изменять структуру изоморфностей, особенно в верхней толще вод.

Известно, что процессы циркуляции и перемешивания вод являются важнейшими факторами, определяющими содержание и распределение ряда гидрохимических показателей, в том числе фосфатов. Это особенно относится к толще вод, расположенной ниже зоны фотосинтеза, где влияние биологических факторов на содержание фосфатов нивелируется. Вместе с тем обогащение фосфатами зоны фотосинтеза сопряжено также с гидрологической характеристикой района. Широко известно, что зоны подъема глубинных вод (районы, замкнутые циклоническими течениями) более всего обогащены фосфатами. Непериодическое обогащение фосфатами верхних слоев относительно больших участков прибрежного района наступает также вследствие снонов. В этих условиях минерализация органического вещества с освобождением фосфатов в пределах зоны фотосинтеза, в обогащении последней биогенами занимает подчиненное положение. Тем не менее этот процесс определяет первичную продукцию большинства районов Мирового океана, в частности тех, где в пределах зоны фотосинтеза в теплый период образуется устойчивый термоклин — плотностное расслоение.

В этом отношении Красное море несколько отличается от других участков Мирового океана. Поступление и распределение в нем биогенов, в том числе фосфатов, определяется не столько подъемом глубинных вод непосредственно в самом Красном море или их заглублением, сколько его водообменом со Средиземным морем и Аденским заливом. Однако для последнего в обогащении его верхней толщи питательными солями подъем глубинных вод приобретает более значимую роль. Вследствие особенностей гидрологического режима воды Аденского залива подвержены большому влиянию вод Аравийского моря. Зимой при устойчивых северо-восточных и восточных ветрах устанавливается циклоническое течение, которое сопровождается последовательным переносом обогащенных биогенными элементами вод Аравийского моря в залив. Эти воды, смешиваясь с водами Аденского залива, трансформируются и образуют его поверхностный слой с высоким содержанием фосфатов и нитратов. Воды последнего поступают через Баб-эль-Мандебский пролив в Красное море, где подвергаются дальнейшей трансформации за счет смешения с более легкими и относительно обедненными фосфатами водами Красного моря. Как логическое следствие этого процесса, содержание фосфатов в верхних слоях Красного моря в осенне-зимнее время в конечном итоге понижается с юга на север. В том же направлении уменьшается толщина верхнего, обогащенного фосфатами слоя. Эти закономерности хорошо прослеживаются по распределению фосфатов на представленных продольных разрезах.

Обмен вод Аденского залива с Красным морем из-за малой глубины порога (около 125 м) ограничен верхними слоями. Вместе

с тем, по данным ряда исследователей, в том числе А. К. Богдановой (1966), наблюдения которой относятся к тому же периоду работ нис «Академик А. Ковалевский», в глубинные слои Аденского залива поступают более тяжелые воды Красного моря. Глубина погружения их и распределение по заливу связаны с начальной плотностью вод и системой течений в заливе. По наблюдениям А. К. Богдановой, в январе 1962 г. и в ноябре 1963 г. красноморские воды прослеживались вдоль всего Аденского залива. Глубина их залегания хоть и колебалась от станции к станции, но в общем увеличивалась по направлению к выходу из залива. При этом наблюдалась значительная переслоенность вод по температуре и солёности, что, по заключению А. К. Богдановой, указывает на «довольно сложную систему течений». Как было показано выше, вторжение красноморских вод весьма отчетливо прослеживается и в распределении фосфатов. Другими словами, своеобразии распределения фосфатов в глубинной толще Аденского залива обусловлено вторжением красноморских вод. Распределение же фосфатов в его поверхностном слое связано с поступлением вод из Аравийского моря.

Обмен вод Красного моря через Суэцкий канал хотя по своей величине и незначителен, но, согласно Х. Свердруп и соавторам (Sverdrup et al., 1946), также имеет место зимой. В отличие от вод, поступающих через Баб-эль-Мандебский пролив, воды Суэцкого канала характеризуются высокой солёностью, превышающей солёность вод Красного и Средиземного морей. По наблюдениям Г. Вюста (Wüst, 1934), в октябре — декабре солёность поверхностных вод канала в районе Большого горького озера достигает 50, в придонном слое — до 55‰. По данным А. К. Богдановой (1966), солёность поверхностных вод Суэцкого залива в северной части его в первой половине октября 1963 г. составляла 42,63, в южной — 40,89‰, в конце ноября — 42,25 и 40,27‰ соответственно. В этом же направлении несколько повышалась температура поверхностной воды залива: от 26 до 28° С в начале октября и от 21 до 25° в конце ноября. Повышенная солёность при пониженной температуре поступающих через Суэцкий канал вод позволяет допустить, что последние при входе в Красное море погружаются в его глубинную толщу. Эти воды хорошо прослеживаются по распределению кислорода (Добжанская, 1970), а также по полученному распределению фосфатов. Резкое, по сравнению с промежуточным слоем, снижение фосфатов в глубинной толще, очевидно, следует рассматривать как показатель скатывания более тяжелых и обедненных фосфатами вод Суэцкого канала. Последние вследствие больших горизонтальных и вертикальных градиентов по фосфатам прослеживаются с большей отчетливостью, чем по кислороду.

Как вытекает из изложенного, несмотря на относительно небольшой объем поступающих через Суэцкий канал вод, влияние их на режим Красного моря относительно велико. Полученные закономерности распределения фосфатов полностью подтвердили выводы, сделанные на основании материала по кислороду (Добжан-

ская, 1970). Более того, нюансы гидрологической структуры водной толщи в ряде случаев лучше прослеживаются по распределению гидрохимических параметров. Убедительным примером этого служит полученное в 1963 г. распределение фосфатов на поперечном разрезе, ближайшем к Суэцкому каналу. Здесь заглублиение более тяжелых, поступающих из канала, вод хорошо отражено в распределении пониженного содержания фосфатов, в частности на ст. 27, которая расположена по прямой с осью канала и является как бы непосредственным его продолжением.

В заключение необходимо отметить, что распределение изоповерхностей фосфатов как по горизонтали, так и по вертикали, в основном почти идентичны структуре изооксиген. Различие заключается лишь в том, что пониженному содержанию  $O_2$  соответствуют повышенные величины фосфатов. В силу особенностей обмена вод, промежуточная толща Красного моря характеризуется максимумом фосфатов (около  $40 \text{ мкг/л Р}$ ) при наиболее низком содержании кислорода (менее  $1 \text{ мл/л}$ ). Последний, по данным ряда исследователей (Thompson, 1939 а, б; Neuman а. McKill, 1961), хорошо совпадают с глубиной залегания минимума температуры, абсолютное понижение которой составляет  $0,10\text{--}0,15^\circ \text{С}$ . Повышение содержания фосфатов в осенне-зимний период в поверхностных водах Аденского залива возникает под влиянием Аравийского моря, воды которого отличаются высоким содержанием биогенов и несколько пониженным кислородом. Понижение же фосфатов в более глубоких слоях залива, в частности вдоль Африканского берега, вызвано подтоком и заглублиением красноморских, более обедненных фосфатами, вод.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Богданова А. К. Гидрологические условия в Красном море и Аденском заливе по наблюдениям э/с «Академик А. Ковалевский». — Океанологические исследования, 15. «Наука», М., 1966.
- Добржанская М. А. Влияние динамики водных масс на распределение гидрохимических показателей (на примере Черного моря). — В кн.: Вопросы биоокеанографии. «Наукова думка», К., 1967.
- Добржанская М. А. Распределение кислорода в Красном море и Аденском заливе по наблюдениям э/с «Академик А. Ковалевский». — В кн.: Биология моря, вып. 21. «Наукова думка», К., 1970.
- Серый В. В. и Химича В. А. К гидрологии и гидрохимии Аденского залива и Аравийского моря. — Океанология, 1963, 3, 6.
- Neuman A. C. а. McKill D. A. Circulation of the Red Sea in early summer. — Deep-sea Research, 1961, 8, 3/4.
- Sverdrup H., Johnston M., Flemming R. The oceans, their physics, chemistry and general biology. N. Y., 1946.
- Thompson E. F. The general hydrography of the Red Sea. — John Murray Expedition 1933—1934, 1939a, 2, 3.
- Thompson E. F. The exchange of water between the Red sea and the Gulf of Aden over the sill. — John Murray Expedition 1933—1934, 1939b, 2, 4.
- Wüst G. Salzgehalt und Wasserbewegung im Suezkanal. — Naturwissenschaften, 1934, 22, Jahrb. Heft 36.

## CONTENT AND DISTRIBUTION OF PHOSPHATES IN THE RED SEA

*M. A. Dobrzhanskaya*

### Summary

A distinct dependence is determined of phosphate content and distribution on the hydrometeorological conditions of the regions under consideration. In 1961—1962 the phosphate content in the whole studied aquatorium differed somewhat from that in 1963. In 1961—1962 phosphates were absent in the northern part of the Red Sea to a depth of 200, in the southern — to 10 m; in 1963 they were absent in a thinner layers. The waters delivered to the Red Sea through the Suez Canal during their penetration into the depths decrease the phosphate content approximately to 15  $\mu\text{g}/\text{IP}$  (the salt correction was not introduced). Because of vertical exchange peculiarities the phosphate content in the waters of intermediate layers is the highest and by their hydrochemical characteristics the waters are «older» with respect to the upper and deep strata. In deep layers of Aden Bay the distribution of the Red Sea transformed waters is accompanied by pronounced decrease in the phosphate content.

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА В КРАСНОМ МОРЕ И АДЕНСКОМ ЗАЛИВЕ

*Е. В. Белогорская*

Растительный планктон Красного моря наименее изучен по сравнению с другими районами Мирового океана. В имеющейся литературе рассматриваются, главным образом, вопросы о его систематическом составе и приводятся некоторые данные о фитогеографической характеристике отдельных видов планктонных водорослей (Cleve, 1900; Ostenfeld a. Schmidt, 1902; Schröder, 1906; Karsten, 1907).

Количественные же исследования растительного планктона Красного моря до последнего времени не проводились, они начаты лишь в шестидесятых годах (Белогорская, 1967а, 1970а, 1971; Суханова, 1969). При этом приводимые И. Н. Сухановой данные получены по сетным материалам, собранным планктонной сеткой, оснащенной мельничным ситом № 38, улавливающей только относительно крупные формы. Наши же данные по количественному распределению фитопланктона в Красном море и Аденском заливе основаны на батометрических сборах.

Изучение количественного распределения растительного планктона в Аденском заливе проводилось и М. А. Савичем (1968а, б, 1969, 1971) также по батометрическим сборам. Полученные указанным автором величины численности и биомассы примерно соответствуют нашим. Численность же, по данным И. Н. Сухановой, была значительно ниже. Это обусловлено различиями орудий лова.

Количественные исследования фитопланктона Красного моря и Аденского залива проводятся нами с конца 1961 г. Мы распо-

лагаем материалами трех экспедиций, две из которых проведены на нис «Академик А. Ковалевский» зимой 1961—1962 гг. и осенью 1963 г. при непосредственном участии автора. В одной же материалы собраны сотрудниками АзЧерНИРО с борта э/с «Константин Болдырев» летом 1963 г. и по нашей просьбе предоставлены для дальнейшей обработки. Таким образом, мы располагаем материалами обработки батометрических сборов за два сезона (лето и осень) 1963 г. и одного сезона (зима) 1961—1962 гг. То обстоятельство, что зимний фитопланктон в наших сборах пред-

Таблица 1  
Количество станций и проб по районам

Район	1961—1962 гг.				1963 г.		Всего	
	Декабрь—январь		Июль—сентябрь		Октябрь—ноябрь		стан- ции	проб
	Станций	Проб	Станций	Проб	Станций	Проб		
Красное море	15	167	22	102	15*	118	52	387
Баб-эль-Мандеб- ский пролив	—	—	4	18	3	19	7	37
Аденский залив	3	33	—	—	8	73	11	106
Всего	18	200	26	120	26	210	70	530

\* Включена одна станция, выполненная в Большом Горьком озере.

ставлен не за тот же год, конечно затрудняет сравнение в сезонном аспекте, но тем не менее мы делаем эту попытку.

В экспедициях на нис «Академик А. Ковалевский» пробы брали однолитровыми гидрологическими батометрами, как правило, до глубины 500 м, на отдельных станциях — до 2000 м. Горизонты сбора: 0, 10, 25, 50, 75, 100, 150, 200, 300, 500, 750, 1000, 1500, 2000 м. На э/с «Константин Болдырев» пробы взяты батометром той же системы до глубины 200 м по стандартным горизонтам. Объем материала по годам, сезонам и районам представлен в табл. 1.

Полученные нами данные по составу и численности фитопланктона в Красном море и Аденском заливе опубликованы в ряде работ (Белогорская, 1967а, 1970а, б, 1971). Настоящая работа является следующим этапом исследований и посвящается рассмотрению биомассы фитопланктона и ее распределению в различные сезоны в верхнем фотическом слое моря.

Биомасса определялась по общепринятой методике (Морозова — Водяницкая, 1954). Вес клеток каждого вида определялись путем многократных их измерений и вычисления средних размеров по размерным группам. При этом клетки приравнялись к тому или иному, наиболее близкому по форме геометрическому телу. Для редко встречающихся видов вычислялись индивидуальные

веса клеток. Удельный вес водорослей всех отделов принимался равным единице.

В распределении биомассы фитопланктона в Красном море по сезонам наблюдается резкое снижение ее величины от лета к зиме (табл. 2).

Как следует из данных табл. 2, летом 1963 г. биомасса фитопланктона была значительно выше ( $215 \text{ мг/м}^3$ ) по сравнению с осенью того же года ( $60 \text{ мг/м}^3$ ) и зимой 1961—1962 гг. ( $24 \text{ мг/м}^3$ ). Высокая биомасса в летний период в основном определялась развитием диатомовых и перидиниевых водорослей. Они составляли

Таблица 2  
Биомасса фитопланктона Красного моря (средние величины для слоя 0—100 м)

Отдел	1963 г.		1961—1962 гг.			
	Лето		Осень		Зима	
	мг/м <sup>3</sup>	%	мг/м <sup>3</sup>	%	мг/м <sup>3</sup>	%
Васцilliariophyta	109,11	50,7	38,71	64,3	14,44	59,1
Pyrrhophyta	60,75	28,2	11,68	19,4	4,53	18,5
Chrysoophyta	2,38	1,1	3,56	5,9	4,16	17,0
Суanoophyta	36,03	16,8	5,43	9,0	0,02	0,2
Прочие	6,87	3,2	0,86	1,4	1,27	5,2
Всего	215,14	100,0	60,24	100,0	24,42	100,0

около 80% ( $170 \text{ мг/м}^3$ ) общей биомассы фитопланктона. Диатомовые занимали ведущее положение, составляя более 50% биомассы растительного планктона. Заметную роль в биомассе диатомовых водорослей играли относительно крупные формы из рода *Rhizosolenia*. Так, биомасса *Rh. calcar-avis* Schultze на отдельных горизонтах достигала более  $600 \text{ мг/м}^3$ , *Rh. alata* Brightw. f. *indica* (Perag.) Ostf. —  $500 \text{ мг/м}^3$ . На поверхности самая высокая величина биомассы отмечена у *Rh. imbricata* Brightw. var. *shrubsolei* (Cl.) Schröd., ( $1230 \text{ мг/м}^3$ ). Значительный удельный вес в планктоне составляли и сравнительно мелкие, но многочисленные формы *Rhizosolenia* — *Rh. fragilissima* Bergon и *Rh. stolterfothii* Perag. ( $450$  и  $50 \text{ мг/м}^3$  соответственно).

Количество перидиниевых водорослей в планктоне было несколько меньше — около  $61 \text{ мг/м}^3$  или 28% общей биомассы растительного планктона. Наиболее часто встречались такие наннопланктонные представители этой группы, как *Exuviaella compressa* Ostf., *Ex. cordata* Ostf., *Ex. marina* Cienk., *Diplopsalis pilula* Ostf., *Peridinium trochoideum* (Stein.) Lemm. *P. nux* Schill., *P. sinaicum* Matz., *P. achromaticum* Lev. и *Cyrodinium pingue* (Schütt.) Kof.-Sw., а из микропланктонных — *Dinophysis miles* Cl. и *Cochlodinium adriaticum* Schill.

Заметный удельный вес в планктоне имели и редковстречаю-

щиеся относительно крупные формы перидиней из родов *Peridinium* и *Ceratium*. Это такие представители рода *Peridinium*, как *P. globulus* Stein var. *globulus*, *P. globulus* var. *quarnerense* Schröd., *P. elegans* Cl., *P. crassipes* Kof., *P. diverges* Ehr. Из рода *Ceratium* чаще всего встречались *C. fusus* (Ehr.) Dujard., *C. fusus* var. *seta* (Ehr.) Jörg., *C. trichoceros* (Ehr.) Kof. var. *trichoceros*, *C. trichoceros* var. *contrarium* (Gourr.) Schill. Многие виды рода *Ceratium* (*C. belone* Cl., *C. breve* (Ostf. et Schmidt.) Schröd., *C. buceros* Zach., *C. longirostrum* Gourr., *C. vultur* Cl. var. *summatranum* (Karst.) Steem. Niels) и некоторые представители родов *Goniodoma* и *Oxytoxum* отмечались только в летнем планктоне. Осенью и зимой они либо вовсе не встречались, либо встречались единично. Вообще же род *Ceratium* летом отличался значительно большим видовым разнообразием, чем в другие сезоны.

Синезеленые водоросли, несмотря на их массовое развитие (более 90% численности), по биомассе занимали третье место (36 мг/м<sup>3</sup>, 16,8%). Удельный вес золотистых и других групп водорослей в планктоне был невелик и составлял всего 1—3% общей биомассы фитопланктона. Вероятно, высокая температура воды в зоне фотосинтеза (по Эдельману, 1968, до 30°, а на поверхности местами и выше 33°) отрицательно влияла на развитие кокколитофорид. По данным Л. А. Ланской (1970), повышение температуры до 30—35° при культивировании некоторых видов кокколитофорид из Красного моря угнетает их развитие, в частности, уменьшается скорость деления клеток *Coccolithus huxleyi* (L e h m.) K a m p t.

Развитие и распределение фитопланктона в Красном море во все периоды наблюдений определялось в значительной степени общей циркуляцией водных масс и, в первую очередь, интенсивностью водообмена с Аденским заливом.

Летом, согласно литературным данным (Vercelli, 1925; Thompson, 1939; Sverdrup et al., 1946, и др.), поверхностные красноморские воды под воздействием северо-западных ветров движутся из Красного моря в Аденский залив. В более глубоких слоях с нижним течением воды движутся в обратном направлении и ими вносятся в море большое количество питательных солей.

Верчелли на основании прямых наблюдений за течениями в Красном море и в Баб-эль-Мандебском проливе впервые отметил, что в летний период течение в южной половине Красного моря и в проливе имеет более сложный характер и отличается многослойностью. В дальнейшем это было подтверждено многими исследователями и установлено, что в летний период в Баб-эль-Мандебском проливе и в южной половине Красного моря имеет место трехслойное течение. В поверхностном и в придонном слоях воды движутся из Красного моря в Аденский залив, а в промежуточном в Красное море поступают воды из Аденского залива.

Летом 1963 г. приток аденских вод в южную часть Красного

моря, по данным В. А. Бибик и В. А. Кочкива (1970), осуществлялся в промежуточном слое, расположенном на глубине 40—85 м, а поверхностным и глубинным течениями воды выносились из Красного моря в Аденский залив. При этом, как отмечает ряд исследователей (Серый, 1968а; Бибик и Кочкиков, 1970), максимальное поступление аденских вод по промежуточному слою обычно наблюдается с июля по сентябрь, а иногда и по октябрь. В это время воды Аденского залива прослеживаются до 17° и даже до 20—22° с. ш.

Как указывает ряд авторов (Богданова, 1966; Бибик и Кочкиков, 1970), развитие постоянной сгонной циркуляции вдоль северо-западного побережья Аденского залива летом вызывает сгон поверхностных и подъем глубинных вод в этом районе. Поэтому поступающие летом в Красное море из залива воды характеризуются более высоким содержанием биогенных элементов и более низкими температурой и соленостью, чем в зимний период. Эти воды, как более легкие, не опускаются глубже 150—200 м (Бибик, Кочкиков, 1970). В результате их влияние на развитие фитопланктона в верхнем фотическом слое летом должно сказываться в значительно большей степени по сравнению с другими сезонами года. Наличие богатых питательными солями аденских вод летом 1963 г. отчетливо прослеживалось по распределению фосфатов, особенно в южной части моря, где их содержание было выше, чем в другие периоды наблюдений. Максимальное количество фосфатов (40—50 мг P/м<sup>3</sup>) отмечено и на глубине 50—70 м в центре потока аденских вод (Тимофеев, 1968). Очевидно, обильное поступление богатых биогенными элементами вод в зону фотосинтеза в летний период явилось хорошей базой для массового развития фитопланктона. Величина его биомассы летом была на порядок выше (215 мг/м<sup>3</sup>) по сравнению с другими сезонами.

К осени биомасса фитопланктона резко снизилась (до 60 мг/м<sup>3</sup>), однако процентное соотношение между различными систематическими группами изменилось незначительно (см. табл. 2). В этот период, как и летом, доминирующее положение в планктоне занимали диатомовые водоросли, при этом процентное содержание их несколько возросло (с 51 до 64%).

Перидиниевые водоросли, напротив, хотя и оставались на втором месте, но их процентное содержание к осени снизилось до 19%. Примерно такая же картина наблюдалась и в отношении синезеленых водорослей. Удельный вес золотистых, в основном кокколитофорид, к осени несколько возрос как по абсолютной величине биомассы, так и в процентном содержании их в планктоне. Очевидно, снижение температуры воды на поверхности (до 28°) и в целом в зоне фотосинтеза благоприятствовало развитию кокколитофорид; их биомасса и видовое разнообразие к осени увеличились (табл. 2).

Резкое снижение биомассы фитопланктона осенью 1963 г. произошло за счет значительного снижения общей численности (с 255 до 31 млн. кл/м<sup>3</sup>) (Белогорская, 1971) и уменьшения численности относительно крупных форм диатомовых и перидиниевых водорос-



лей. Осенью растительный планктон был представлен в основном нанно- и ультрамикропланктонными организмами. Относительно крупные формы встречались реже, чем летом.

В осеннем планктоне преобладали также относительно мелкие диатомовые, как *Chaetoderos compressus* L a u d., *Thalassionema nitzschioides* G r u n., *Fragillaria oceanica* C l., *Pseudo-Nitzschia delicatissima* (C l.) H e i d. и мелкие формы из родов *Thalassiosira*, *Cyclotella*, *Navicula*, а из перидиниевых — мелкие *Exuviaella* и *Gymnodinium*. Относительно крупные перидинии и диатомовые встречались редко и в малом количестве.

Удельный вес синезеленых водорослей в осеннем планктоне снизился по сравнению с летом более чем в 10 раз по численности, хотя процентное содержание их оставалось еще высоким (около 70% численности фитопланктона). Однако биомасса синезеленых была невелика —  $5,4 \text{ мг/м}^3$ . Тем не менее в отдельных участках моря наблюдалось их цветение, особенно в центральной его части. Значительное снижение численности и биомассы фитопланктона в осенний период, по-видимому, определялось в основном сезонными изменениями абиотических условий в море, и в первую очередь, уменьшением содержания питательных солей в верхнем фотическом слое.

Сезонная смена преобладающих ветров над южной половиной Красного моря вызвала изменение характера течений в этом районе.

Как известно, зимой водообмен между Красным морем и Аденским заливом осуществляется через Баб-эль-Мандебский пролив в результате двухслойной системы течений. Верхним дрейфовым потоком воды поверхностных слоев движутся из Аденского залива в Красное море, нижним, стоковым течением, в обратном направлении — из Красного моря в Аденский залив (Богданова, 1966; Бибик, 1968, и др.). Обычно приток аденских вод в Красное море зимой (Егоров, 1950; Кочиков, 1968), как и содержание питательных солей в этих водах, согласно данным В. А. Химица (1968), ниже по сравнению с летом. По-видимому, это и явилось причиной снижения концентрации биогенных элементов в Красном море в зимний период. По данным М. А. Добржанской (см. наст. сборник), содержание фосфатов в Красном море зимой 1961—1962 гг. было ниже, чем летом и даже осенью 1963 г.

Наиболее низкая величина биомассы фитопланктона ( $24,4 \text{ мг/м}^3$ ) отмечена также зимой 1961—1962 гг. Минимальной в это время была и его численность ( $21,5 \text{ млн. кл/м}^3$ ). Зимой, как и в другие сезоны, диатомовые являлись доминирующими в планктоне, составляя  $14,4 \text{ мг/м}^3$  или 59% общей биомассы фитопланктона. Еще ниже была биомасса перидиниевых водорослей и кокколитофорид ( $4,5$  и  $4,2 \text{ мг/м}^3$  соответственно). Однако, если у перидиниевых водорослей от лета к зиме отчетливо прослеживалась тенденция к снижению количественного развития, то у кокколитофорид, напротив, наблюдалось некоторое увеличение биомассы (с  $2,4$  до  $4,2 \text{ мг/м}^3$ ).

Синезеленые в зимний сезон развивались в ничтожно малом количестве ( $0,02 \text{ мг/м}^3$  или 0,2%). Эта группа водорослей,

представленная в основном двумя видами рода *Oscillatoria* — *O. erythraea* (Ehr.) Geit. и *O. thiebautii* (Gom.) Geitl., имела ярко выраженный летний пик в развитии (36 мг/м³). Осенью биомасса синезеленых снизилась до 5,4 мг/м³, а зимой они практически не играли никакой роли (табл. 2).

Зимой еще более четко, чем в осенний период, выражено преобладание в фитопланктоне нано- и ультрамикропланктонных организмов. Набор наиболее часто встречающихся видов зимой несколько расширился. Кроме уже упомянутых для осеннего периода видов, к этой группе следует отнести также из диатомовых *Chaetoceros affinis* Laud. var. *willei* (Gran) Hust., *Bacteriastrium delicatulum* Cl., а из криптонадовых — *Hillea fusiformis* Schill.

Относительно крупные формы планктонных водорослей встре-

Средняя биомасса фитопланктона

Сезон, год	Bacillariophyta			Pyrrhophyta		Chrysophyta	
	Район	мг/м³	%	мг/м³	%	мг/м³	%
Лето 1963 г.	Южный Центральный	123,57	47,5	Красное море			
		97,07	54,6	91,40	35,1	2,81	1,1
Осень 1963 г.	Южный Центральный Северный	35,19	19,1	14,62	12,0	4,09	3,4
		10,22	33,5	11,54	37,8	4,23	13,9
		4,53	27,2	8,30	49,8	2,24	13,4
Зима 1961/ /1962 гг.	Южный Центральный Северный	34,11	82,7	4,67	11,3	1,87	4,5
		11,91	43,4	6,01	21,9	7,16	26,1
		3,46	32,1	3,22	29,9	3,17	29,4
Лето 1963 г. Осень 1963 г.				Баб-эль-Мандебский пролив			
		138,68	72,1	48,53	25,2	0,19	0,1
		55,88	70,2	15,78	19,8	6,21	7,8
Осень 1963 г. Зима 1961/ /1962 гг.				Аденский залив			
		74,45	73,6	15,45	15,3	10,13	10,0
		201,51	90,6	13,00	5,8	4,77	2,2

чались редко и в очень малом количестве, их влияние на биомассу всего фитопланктона было незначительно. Невелико и их видовое разнообразие. Наиболее четко все это прослеживается у представителей рода *Ceratium*. Зимой этот род был представлен в планктоне всего лишь 12 видами и разновидностями, биомасса каждого из них не превышала 2—3 мг/м<sup>3</sup>. Осенью, и особенно летом, этот род, напротив, характеризовался значительно большим видовым разнообразием — 24 вида и 31 вид соответственно. При этом максимальная величина биомассы отдельных видов достигала 50 мг/м<sup>3</sup>.

Как было установлено ранее (Белогорская, 1967а, 1970а, 1970б, 1971), во все сезоны наблюдений отмечалось увеличение численности фитопланктона по направлению с севера на юг. Подобная картина

Таблица 3

в слое 0—100 м

Cyanophyta		Прочие		Всего	
мг/м <sup>3</sup>	%	мг/м <sup>3</sup>	%	мг/м <sup>3</sup>	%
40,69	15,6	1,87	0,7	260,34	100,0
32,15	18,1	11,02	6,2	177,46	100,0
10,49	8,6	1,17	1,0	121,30	100,0
4,10	13,4	0,44	1,4	30,53	100,0
0,71	4,3	0,88	5,3	16,66	100,0
0,00	0,0	0,61	1,5	41,26	100,0
0,07	0,3	2,27	8,3	27,42	100,0
0,04	0,4	0,88	8,2	10,77	100,0
3,80	2,0	1,17	0,6	192,37	100,0
0,13	0,2	1,63	2,0	79,63	100,0
0,09	0,1	1,10	1,0	101,22	100,0
0,20	0,1	2,90	1,3	222,38	100,0

наблюдалась в распределении содержания хлорофилла в планктоне (Белогорская, 1965, 1967) и первичной продукции (Хмелева, 1970).

Как известно, гидрологический и гидрохимический режим верхнего фотического слоя в Красном море значительно изменяется по направлению с юга на север. Это обуславливается, главным образом, влиянием водообмена между морем и Аденским заливом, в результате которого постоянно осуществляется приток в Красное море богатых биогенными элементами аденских вод. Поступление

последних и их распределение по акватории Красного моря играет решающую роль в развитии фитопланктона и его распределении.

Основываясь на этих различиях, вся акватория Красного моря нами условно делится на три района: 1) северный — от Суэцкого залива до северного тропика, 2) центральный — от северного тропика до  $18^{\circ}$  с. ш. и 3) южный — от  $18^{\circ}$  с. ш. до Баб-эль-Мандебского пролива. Фитопланктон каждого из указанных районов значительно отличается как по численности, так и по биомассе (табл. 3).

Как указывалось выше, биомасса фитопланктона летом 1963 г. характеризовалась наиболее высокими величинами. Максимальное ее значение ( $260 \text{ мг/м}^3$ ) отмечено в южном районе моря (табл. 3, рис. 1). В центральном районе биомасса составляла  $177 \text{ мг/м}^3$ . Увеличение ее к югу наблюдалось у всех систематических групп,

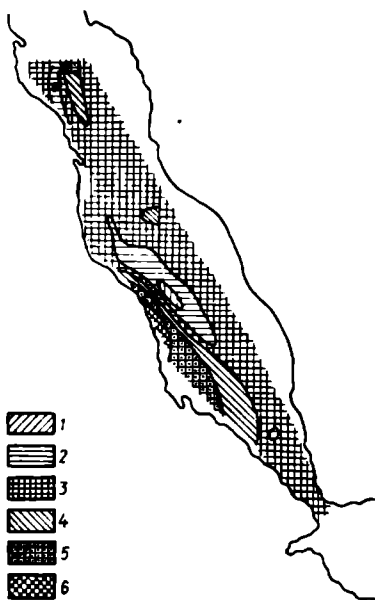


Рис. 1. Распределение биомассы фитопланктона летом 1963 г. в слое 0—100 м (в  $\text{мг/м}^3$ ):

1 — 25—50, 2 — 50—100, 3 — 100—300, 4 — 300—500, 5 — 500—700, 6 — > 700.

но особенно отчетливо эта закономерность проявлялась у диатомовых и перидиниевых водорослей. В южном районе диатомовые составляли  $124 \text{ мг/м}^3$ , в то время как в центральном их биомасса была  $97 \text{ мг/м}^3$ . Сходная картина наблюдалась и у перидиниевых ( $91 \text{ мг/м}^3$ ) в южном и центральном ( $35 \text{ мг/м}^3$ ) районах.

Отсутствие сборов по фитопланктону в северной части моря затрудняет представление о его количественном развитии. Можно лишь предполагать, что наблюдающееся здесь низкое содержание биогенных элементов ограничивает развитие фитопланктона летом также, как и в другие сезоны. В распределении фитопланктона и фосфатов прослеживается определенная связь — в районах интен-

сивного развития фитопланктона содержание фосфатов, как правило, было выше.

Летом 1963 г. содержание фосфатов в зоне фотосинтеза характеризовалось наиболее высокими величинами, особенно в южной части моря. Концентрация их в струе Аденских вод на глубине 50—75 м достигала максимальных значений — 40—50 мгР/м<sup>3</sup>, и только в верхнем 10-метровом слое они отсутствовали. В центральной части моря содержание фосфатов было ниже (5—10 мгР/м<sup>3</sup>), в верхнем слое 0—25 м они отсутствовали (Тимофеев, 1968).

К осени того же года общая биомасса фитопланктона резко снизилась по сравнению с летом, однако и в это время про-

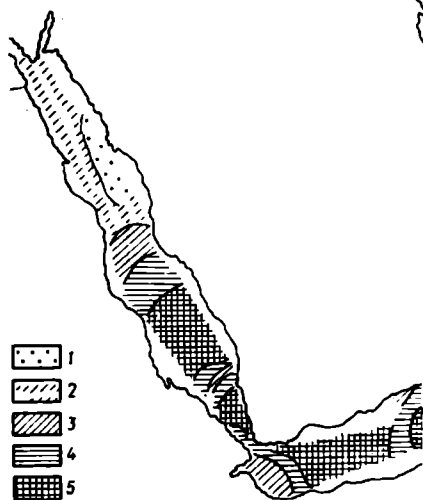


Рис. 2. Распределение биомассы фитопланктона осенью 1963 г. в слое 0—100 м (в мг/м<sup>3</sup>);

1 — < 10, 2 — 10—25, 3 — 25—50, 4 — 50—100, 5 — 100—300.

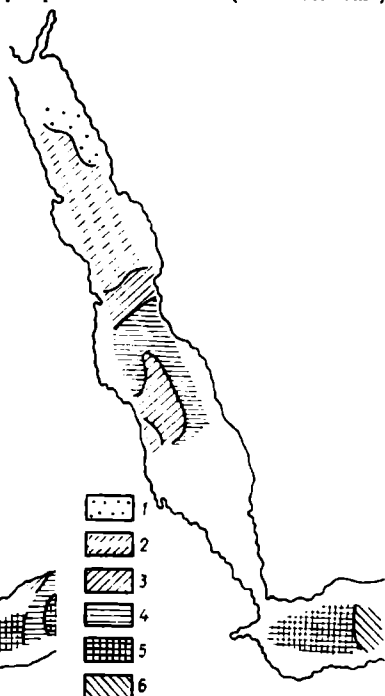


Рис. 3. Распределение биомассы фитопланктона зимой 1961—1962 гг. в слое 0—100 м (в мг/м<sup>3</sup>);

1 — < 10, 2 — 10—25, 3 — 25—50, 4 — 50—100, 5 — 100—300, 6 — > 300.

слеживалась тенденция к увеличению ее величины по направлению с севера на юг (рис. 2). Так, если в северной части моря биомасса была всего 16,7 мг/м<sup>3</sup>, то в центральной она составляла 30,5, а в южной — 121 мг/м<sup>3</sup>. В последней биомасса фотопланктона превышала таковую северной части более, чем в 7 раз. Эта закономерность наиболее отчетливо проявлялась у диатомовых водорослей: в северном районе они составляли 4,5, в центральном — 10,2, а

в южном —  $90,9 \text{ мг/м}^3$ . Примерно такая же картина прослеживалась у перидиниевых и синезеленых водорослей. У кокколитофорид эта тенденция выражена слабее (табл. 3). Осенью, по данным М. А. Добержанской, содержание фосфатов было ниже, чем летом. Толщина верхнего слоя, в котором фосфаты не были обнаружены, к этому времени увеличилась до  $75\text{—}100 \text{ м}$  и отмечалась на большей части акватории. Только на мелководье и в южной части моря этот слой простирался до глубины  $25\text{—}50 \text{ м}$ . В самой южной части моря отсутствие фосфатов наблюдалось лишь в верхнем 10-метровом слое. В Баб-эль-Мандебском проливе и Аденском заливе наличие фосфатов было отмечено и на поверхности. Здесь содержание их составляло  $8\text{—}17 \text{ мгР/м}^3$ .

Зимой 1961—1962 гг., как и в другие периоды наблюдений, также прослеживалось увеличение биомассы фитопланктона в южном направлении: в северном районе величина ее была минимальной —  $11 \text{ мг/м}^3$ , в центральном —  $27$  и в южном —  $41 \text{ мг/м}^3$  (табл. 3, рис. 3). Наиболее отчетливо это выразилось у диатомовых водорослей. Величина их биомассы по районам изменялась следующим образом:  $3 \text{ мг/м}^3$  в северной части моря,  $12$  — в центральной и  $34 \text{ мг/м}^3$  — в южной части. У перидиниевых, кокколитофорид и синезеленых водорослей отмечено незначительное повышение биомассы в центральной части моря (табл. 3).

Содержание фосфатов зимой оставалось примерно на том же уровне, что и осенью. Однако толщина верхнего слоя, где фосфаты практически отсутствовали или содержание их было близко к аналитическому нулю, была больше. В северной части моря этот слой простирался до  $150\text{—}200 \text{ м}$ , а в центральной фосфаты обычно отсутствовали до  $150$ , редко до  $100 \text{ м}$ . Таким образом, вся зона фотосинтеза северной и центральной частей моря в зимний сезон характеризовалась почти полным отсутствием фосфатов или же их концентрация была очень низкой. В южной части моря толщина «бесфосфорного слоя» была значительно меньше. Обычно фосфаты отсутствовали в верхнем слое  $0\text{—}25 \text{ м}$ , в нижележащих слоях содержание их колебалось в пределах от  $5\text{—}7$  до  $24 \text{ мгР/м}^3$  (Добержанская, см. наст. сборник).

Биомасса фитопланктона в Баб-эль-Мандебском проливе летом и осенью оказалась ниже ( $192$  и  $79 \text{ мг/м}^3$  соответственно), чем в южной части моря в те же периоды (табл. 3). Возможно, снижение биомассы растительного планктона в этом районе связано с имеющим здесь место быстрым течением, скорость которого достигает  $1,5\text{—}2,6 \text{ м/сек}$ . В результате, в воде обычно содержится большое количество взвеси, увеличивающей ее мутность. По данным А. П. Лищицына (1961) и В. И. Гордеева (1964), количество взвеси в районе Баб-эль-Мандебского пролива значительно превышало таковое смежных районов. Известно также, что в проливе происходит постоянная смена водных масс. Возможно, повышенная мутность воды, значительная скорость течения и постоянная смена водных масс отрицательно сказываются на развитии фитопланктона

в этом районе. Отдельные его представители погибают, а некоторые переносятся течением в другие, с более благоприятными условиями для их развития, участки моря. Так, например, синезеленые водоросли здесь как летом, так и осенью встречались в ничтожно малом количестве (3,8 и 0,13 мг/м<sup>3</sup> соответственно). В южном же и центральном районах моря биомасса их в это время была значительно выше (табл. 3).

В Аденском заливе осенью 1963 г. биомасса фитопланктона характеризовалась несколько более низкими величинами по сравнению с южным районом Красного моря, составляя здесь в среднем 101 мг/м<sup>3</sup>. Зимой, напротив, в заливе отмечена самая высокая величина биомассы (222 мг/м<sup>3</sup>). Ведущее положение в планктоне в оба сезона занимали диатомовые водоросли. В Аденском заливе удельный вес их в общем развитии фитопланктона был велик — 201 мг/м<sup>3</sup> (или 91%) зимой до 75 мг/м<sup>3</sup> (или 74%) осенью: в Баб-эль-Мандебском проливе несколько ниже — от 138 мг/м<sup>3</sup> (72%) летом до 56 мг/м<sup>3</sup> (70%) осенью. Доминирование диатомовых в этом районе проявлялось еще больше, чем в Красном море в соответствующие сезоны.

Перидиниевые занимали подчиненное положение во все периоды наблюдений: только летом их удельный вес несколько повышался и они составляли до 25% биомассы фитопланктона. Минимальное количество перидиней (13 мг/м<sup>3</sup> или 5,8%) отмечено зимой в Аденском заливе.

Количественные показатели развития остальных групп водорослей были незначительными и их удельный вес в планктоне был невелик. Среди этих водорослей выделялись лишь кокколитофориды, биомасса которых в Аденском заливе осенью достигала 10,13 мг/м<sup>3</sup> (10%), а в Баб-эль-Мандебском проливе — 6,21 мг/м<sup>3</sup> (7,8% от всего фитопланктона). Зимой и летом величины биомассы кокколитофорид были значительно ниже (см. табл. 3).

Вообще же Аденский залив по количественному развитию фитопланктона является одним из наиболее продуктивных районов Индийского океана. Довольно интенсивное развитие планктонных водорослей, судя по литературным и нашим данным, наблюдается здесь более или менее постоянно. Биомасса фитопланктона в Аденском заливе с учетом данных М. С. Савича (1968а, 1968б, 1969, 1971) в различные периоды наблюдений была относительно высокой и колебалась, по нашим расчетам, в пределах от 100 до 500 — 600 мг/м<sup>3</sup>. Исключительно высокие величины биомассы (более 2000 мг/м<sup>3</sup>) отмечены М. С. Савичем (1968б) летом для прибрежного района Аравийского побережья. Здесь в период летнего муссона обычно наблюдается подъем глубинных вод. Этот район Аденского залива, как указывает В. В. Серый (1968б), представляет дивергентную сторону течения. Известно, что дивергентные течения сопровождаются подъемом глубинных вод. В этом районе в период подъема глубинных вод температура воды на поверхности резко снижалась по сравнению со смежными районами, временами эта

разница достигала 10—14°. Содержание фосфатов здесь также было значительно выше, чем в южной части Аденского залива. В августе 1963 г., содержание фосфатов, по данным В. А. Химица (1968), в верхнем 25-метровом слое достигало наиболее высоких значений (25—50 мгР/м<sup>3</sup>), в то время как у африканского побережья залива оно не превышало 15 мгР/м<sup>3</sup>.

Массовое развитие фитопланктона, наблюдаемое М. С. Сави-чем летом в северной части залива, безусловно, сопровождалось интенсивным потреблением биогенных элементов. Однако содержание их, судя по фосфатам, оставалось довольно высоким. Вероятно, высокие концентрации биогенных элементов в этом районе обеспечивались, с одной стороны, интенсивным подъемом глубинных вод, с другой — минерализацией органического вещества в условиях тропиков. К осени, как уже указывалось, биомасса фитопланктона снизилась, уменьшилось и содержание фосфатов. Концентрация последних в поверхностном слое не превышала 10—17 мг/м<sup>3</sup> (Добрянская, см. наст. сборник).

Зимой 1961—1962 гг. содержание фосфатов в Аденском заливе было несколько ниже (до 10 мг/м<sup>3</sup>), чем осенью 1963 г. Величина биомассы фитопланктона, напротив, в два раза увеличилась (см. табл. 3).

Высокое содержание биогенных элементов в водах Аденского залива и в южной части Красного моря, наблюдаемое почти круглый год, создает благоприятные условия для относительно интенсивного развития здесь планктонных водорослей, а на их базе и последующих звеньев продукционной цепи.

Отмеченные колебания величины биомассы фитопланктона в различные сезоны и изменение местоположения наиболее продуктивных районов, согласуется с сезонными изменениями абиотической среды, и в первую очередь, с ее гидрологическими и гидрохимическими характеристиками, в результате изменения направления муссонных ветров. Интенсивное развитие фитопланктона в районе м. Гвардафуи и в центральной части залива в зимний период связано с циклонической системой круговоротов, также способствующих поступлению в зону фотосинтеза богатых питательными солями глубинных вод.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Белогорская Е. В. О содержании хлорофилла в планктоне Красного моря. Тез. докл. на I Съезде ВГБО. — В кн.: Вопросы биологии. «Наука», М., 1965, 1.
- Белогорская Е. В. Распределение фитопланктона в Красном море и Аденском заливе в зимний период. — В кн.: Некоторые результаты исследований III Красноморской экспедиции. «Наукова думка», К., 1967а.
- Белогорская Е. В. Содержание хлорофилла в планктоне Красного моря и Аденского залива. — В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. «Наука», М., 1967 б.
- Белогорская Е. В. Количественное распределение фитопланктона в Красном море и Аденском заливе в октябре — ноябре 1963 г. — В кн.: Биология моря, 21. «Наукова думка», К., 1970а.
- Белогорская Е. В. Фитопланктон Красного моря и Аденского залива.



- Тез. докл. на II Съезде ВГБО.— В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах.— Рез.-над. отдел АНМ СССР. Кишинев, 1970б.
- В е л о г о р с к и я Е. В. Распределение фитопланктона в Красном море летом 1963 г.— В кн.: Биология моря, 24. «Наукова думка», К., 1971.
- В и б н и В. А. Особенности гидрологической условий северной части Красного моря в зимний сезон 1964/65 гг.— Океанол. исследования, 19. «Наука», М., 1968.
- В и б н и В. А., К о ч н и к о в В. Н. Водные массы Красного моря, их формирование, характеристика и распределение.— Тр. АзЧерНИРО, 30. «Пищевая промышленность», М., 1970.
- В о г д я н о в А. К. Гидрологические условия в Красном море и Аденском заливе по наблюдениям «/с «Андрейка А. Ковалевский».— Океанологические исследования, 15. «Наука», М., 1966.
- Г о р д е е в В. И. Количественное распределение взвеси в поверхностных водах северной части Индийского океана.— Тр. Ин-та океанол., 64. «Наука», М., 1964.
- Д о б р ж а н с к а я М. А. Распределение кислорода и фосфатов в Красном море.— Тез. докл. на III Науч. конф. по химии моря, М., 1965.
- Д о б р ж а н с к а я М. А. Содержание и распределение фосфатов в Красном море и Аденском заливе.— См. наст. сборник.
- Е г о р о в Н. И. Расчет теплового баланса Красного моря.— Метеорология и гидрология, 1950, 3.
- К о ч н и к о в В. Н. Гидрохимические условия Красного моря в зимний сезон 1964/65 г. и некоторые особенности их изменений.— Океанологические исследования, 19. «Наука», М., 1968.
- Л а н с к а я Л. А. К биологии некоторых планктонных водорослей Красного моря.— В кн.: Биология моря, 21. «Наукова думка», К., 1970.
- Л е с и ц и н А. П. Распределение и состав взвешиваемого материала в морях и океанах.— В кн.: Современное осадкообразование в морях и океанах. М., 1961.
- М о р о з о в а - В о д и ц к а я Н. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. II.— Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, 6.
- С а в и ч М. С. Состояние фитопланктона Аденского залива и Аравийского моря в период зимнего муссона.— Тр. ВНИРО, 64; Тр. АзЧерНИРО, 28. «Пищевая промышленность», М., 1968а.
- С а в и ч М. С. Фитопланктон Аденского залива в период летнего муссона.— Тр. ВНИРО, 64; Тр. АзЧерНИРО, 28. «Пищевая промышленность», М., 1968б.
- С а в и ч М. С. Сезонная динамика фитопланктона Аденского залива в 1963 г.— Океанология, 1969, 6, 6, М.
- С а в и ч М. С. Некоторые закономерности вертикального распределения фитопланктона Аденского залива в зависимости от океанографических факторов.— Океанология, 1971, 6, 3, М.
- С е р ь я В. В. О водообмене между Красным морем и Аденским заливом.— Океанологические исследования, 19. «Наука», М., 1968а.
- С е р ь я В. В. Особенности сезонной изменчивости гидрологических условий в Аденском заливе.— Тр. ВНИРО, 64; Тр. АзЧерНИРО, 28. «Пищевая промышленность», М., 1968б.
- С у х а н о в И. Н. Некоторые данные о фитопланктоне Красного моря и западной части Аденского залива.— Океанология, 1969, 9, 2, М.
- Т и м о ф е е в Н. И. Распределение кислорода и фосфора в Красном море.— Тр. ВНИРО, 64; Тр. АзЧерНИРО, 28. «Пищевая промышленность», М., 1968.
- Х и м и ц я В. А. Некоторые черты распределения фосфатов в Аденском заливе.— Тр. ВНИРО, 64; Тр. АзЧерНИРО, 28. «Пищевая промышленность», М., 1968.
- Х м е л е в а Н. Н. О первичной продукции Красного моря и Аденского залива.— В кн.: Биология моря, 21. «Наукова думка», К., 1970.
- Э д е л ь м а н М. С. Гидрологические исследования в южной части Красного моря.— Тр. ВНИРО, 64; Тр. АзЧерНИРО, 28. «Пищевая промышленность», М., 1968.
- S i e v e R. T. Plankton from the Red sea. vetenskaps — Academiens Förlag. Stockholm, 1900, 9.

- Karsten G. Der Indische Phytoplankton. Nach dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Jena, 1907, 2, 2.
- Ostenfeld C. H., Schmidt J. Plankton from the Red Sea and Gulf of Aden.—Videnskabelige Meddelelser, Kjøbenhavn, 1902.
- Schröder B. Beiträge zur Kenntnis der Phytoplanktons warmer Meerer.—Vierteljahr naturf. Ges. Zurich., 1905.
- Sverdrup H. U. a. Johnson M. W., Fleming R. H. The Oceans, their physics, chemistry and general biology. N.-Y., 1946.
- Thompson E. F. Chemical and physical investigation. The general hydrography of the Red Sea.—John Murray. Exped. Sci., Rep. 1933—1934, 2, 3, 1939.
- Vercelli Francesco. Bilancio dello Scambio di acqua fra Mar Rosso e Oceano Indiano. Campagna idrografica — scientifica nel Mar Rosso R. N. Ammiraglio Magnaghi, 1923—1924.— Ricerche di oceanografia fisica. Parte I. Correnti e Mareo, 1925.

### DISTRIBUTION OF PHYTOPLANKTON BIOMASS IN THE RED SEA AND ADEN BAY

*E. V. Belogorskaya*

#### Summary

Indices of phytoplankton quantitative development in the Red Sea are determined to a considerable extent by delivery of the Aden Bay waters rich in biogenic elements and their distribution over the aquatorium.

A typical peculiarity was revealed in the Red Sea phytoplankton distribution during all the periods of observations: an increase in the phytoplankton quantitative characteristics from the North to the South. It was especially distinct in distribution of *Diatomeae*.

A high content of biogenic elements in the waters of Aden Bay and the southern part of the Red Sea observed almost the whole year round creates here favourable conditions for a relatively intensive development of planktonic algae and on their base — the subsequent links of the food chain.

Maximum values of the phytoplankton biomass (above 200 mg/m<sup>3</sup>) were observed in the Red Sea in summer with most intensive delivery of the Aden waters into the photosynthesis zone and a higher phosphate content in them. In winter and autumn the biomass values are considerably lower — 24.4 and 60.2 mg/m<sup>3</sup>, respectively.

### О ВЕРТИКАЛЬНОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ ФИТОПЛАНКТОНА И ВЗАИМОСВЯЗИ ЕГО С ПРОЗРАЧНОСТЬЮ В ТРОПИЧЕСКОЙ АТЛАНТИКЕ

*Т. Ф. Нарусевич*

Известно, что на процесс рассеяния в море одновременно с другими факторами влияет поглощение света окрашенными частицами, вызывающими иногда при их высокой концентрации даже изменение цвета моря (Ерлов, 1970). Имеется много работ, указывающих на существование зависимости между оптическими характеристиками воды в море и биологическими показателями. Так, Стриклендом (1968) было высказано предположение о том, что так

как детрит не имеет «устройства» для поглощения энергии, подобного пигментному аппарату водорослей, то, вероятно, на определенных участках спектра должен выделяться фитопланктон, что позволило бы устанавливать количественные соотношения между последним и оптическими характеристиками. Работой О. И. Кобленц-Мишке и М. В. Козлянинова (1966) убедительно показано, что между содержанием фитопланктона и показателем ослабления направленного света в воде существует определенная зависимость, особенно в поверхностных горизонтах. Это позволило авторам прийти к выводу о том, что по кривым ее можно судить об особенностях вертикального распределения фитопланктона и произвести типизацию их взаимного распределения. Однако, как указывают авторы, не всегда отмечалось совпадение между вертикальным распределением фитопланктона и показателем ослабления света, что было, в основном, обусловлено одновременностью наблюдений и малой точностью методики учета фитопланктона, усугубляемой неточностями, вносимыми при переходе от его численности к биомассе. В ряде случаев фитопланктон учитывался в сборах на мембранных фильтрах, которые были получены из опытов по определению первичной продукции, а иногда оценивался по величине фотосинтеза в пробах, экспонированных в условиях одинакового освещения (Кобленц-Мишке, Козлянинов, 1966).

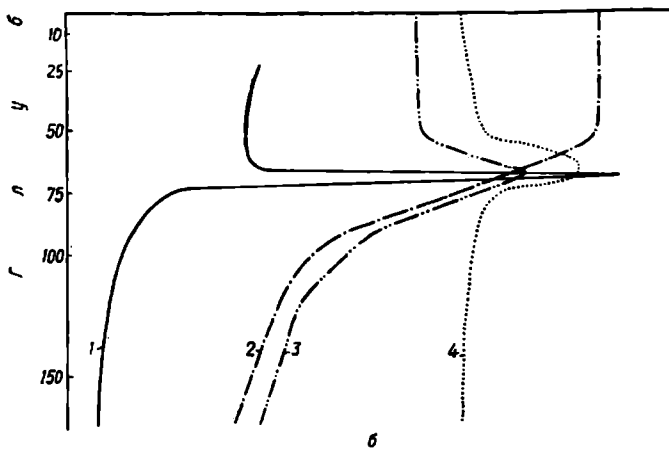
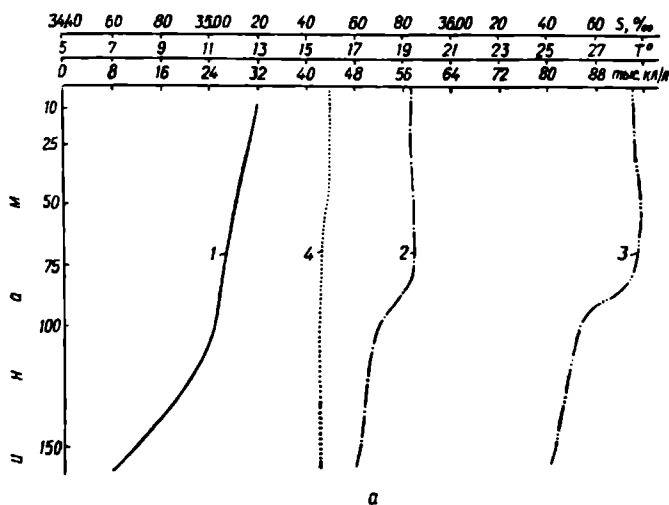
В настоящей работе делается попытка установить связь между одной из важных гидрооптических характеристик — прозрачностью воды и численностью фитопланктона, а также его систематическим составом и преобладающими размерами компонентов растительного планктона. Исследования проводились совместно с сотрудниками Морского гидрофизического института АН УССР В. А. Башариным, М. Н. Кайгородовым и Э. А. Михайловым на шне «Михаил Ломоносов» с декабря 1969 г. по февраль 1970 г. Работы выполнены на меридиональном разрезе по 25° з. д. в центральной части Атлантики и на ряде станций в областях Северного и Южного Пассатных течений. Результаты, отображающие гидрооптическую структуру исследуемого района и распределение ряда биологических показателей, приведены в работе М. Н. Кайгородова и других (1973). Для исследования вертикального распределения показателя ослабления направленного света в воде применялся логарифмический фотометр-прозрачномер (Ли, Михайлов, Неуймин, 1969). Для получения сопоставимых данных между количеством фитопланктона и прозрачностью, на кабель-тросе прозрачногомера на расстоянии 1 м от него закреплялся специальный батометр на 6 л и при обнаружении слоя пониженной прозрачности производился забор воды одновременно с получением данных о прозрачности. В ряде случаев пробы фитопланктона отбирались со стандартных горизонтов, но после работы прозрачногомера и с другого борта судна. Эти данные позволили получить представление о вертикальном распределении растительного планктона и «богатстве» исследованного района. Пробы фитопланктона фиксировали 4%-ным нейтралли-

зованным формалином, отстаивали в лаборатории в течение 2—3 недель, затем путем отсасывания каждую пробу доводили до объема 12—20 мл. После этого материал обрабатывали методом прямого счета. Всего обработано 98 проб.

Как показывают наши данные, на станциях, выполненных в областях Южного и Северного Пассатного течений, наблюдается равномерное распределение фитопланктона по вертикали. Подобное распределение растительного планктона при довольно невысокой максимальной его численности (32 тыс. кл/л) отмечается на ст. 1856 (рис. а), расположенной в области Северного Пассатного течения. Отсутствие ярко выраженного скачка плотности (рис., а) также свидетельствует об интенсивности перемешивания, способствующего однородному распределению водорослей в значительной толще воды. Такое же равномерное распределение фитопланктона получено нами на ст. 1861, расположенной в области Северного Пассатного течения и на ст. 1867, расположенной в области Южного Пассатного течения. Максимальная численность растительного планктона на этих станциях была невысокой и достигала 33 и 24 тыс. кл/л соответственно. Как отмечает Н. А. Сорокина (1972), для районов Северного и Южного Пассатного течений, где отмечается хорошее перемешивание вод, вертикальное распределение показателя ослабления направленного света в воде имеет однородный характер и величина его мала. Такое распределение согласуется с данными О. И. Кобленц-Мишке и М. В. Козлянинова (1966) о том, что в бедных фитопланктоном районах наблюдается равномерный ход прозрачности.

Центральная часть разреза, представляющая собой экваториальную область Атлантического океана, резко отличается от вышеупомянутых областей высокими значениями численности фитопланктона, неоднократно полученными нами в слое пониженной прозрачности. Так, на ст. 1872 наибольшая численность растительного планктона (90 тыс. кл/л) с преобладанием синезеленых водорослей с очень мелкими сферическими клетками (74%), наблюдалась в слое пониженной прозрачности на глубине 68 м (рис. б). Также максимальная численность (47 тыс. кл/л) фитопланктона наблюдалась, например, в слое пониженной прозрачности на глубине 38 м и на ст. 1878.

Как отмечает Н. А. Сорокина (1972), для центральной части разреза, являющейся районом экваториальной дивергенции, показатель ослабления направленного света в воде в 2—3 раза выше, чем в областях Северного и Южного Пассатных течений. При этом слой наименее прозрачной воды, расположенный на глубине около 50 м, как правило, совпадает с положением слоя скачка плотности. Поэтому, помимо растительного планктона, здесь большое влияние на величину показателя ослабления могло оказывать и взвешенное вещество, повышение концентрации которого часто происходит в слое скачка плотности. В то же время, благодаря исследованиям Ю. Г. Кабановой, О. И. Кобленц-Мишке и В. Н. Пелевина (1964),



Вертикальное распределение численности фитопланктона (1), температуры (2), солености (3) и величины, пропорциональной показателю ослабления направленного света в воде (4) на станциях 1856 (а) и 1872 (б).

для слоя воды с пониженной прозрачностью отмечено такое явление, как увеличение эффективности использования солнечной радиации в процессе фотосинтеза. В работе О. И. Кобленц-Мишке и М. В. Козлянинова (1966) приводятся примеры относительно равномерного распределения прозрачности до слоя скачка плотности, где, как отмечают авторы, нередко сосредоточена преобладающая часть популяции фитопланктона, а затем ее понижение. Ниже слоя скачка происходит увеличение прозрачности с сохранением ее постоянных значений по мере дальнейшего увеличения глубины. Полученные нами данные подтверждают подобное представление о распределении фитопланктона.

В рассматриваемых районах тропической Атлантики распределение численности фитопланктона обуславливается главным образом синезеленой водорослью *Oscillatoria thiebautii* (Gom.) Geitl. (Пицук, Георгиева, 1971). Согласно нашим данным, встречается она на всех станциях разреза, начиная со ст. 1861 и кончая ст. 1875. Южнее 5° с. ш. этот вид по батометрическим пробам не отмечен. В вертикальном распределении осциллятории отмечается ее преобладание в гомогенной прогретой водной толще до слоя температурного скачка.

С глубиной, вследствие ухудшения условий для развития фитопланктона, численность его значительно уменьшается, в то время как количество спор и цист повышалось. Известно, что покоящиеся споры образуются в конце вегетации вида или при резком изменении внешних условий. Споры и цисты обычно округлые или слегка овальные, желто-бурого или коричневого цвета. Имеются данные о связи желтых пигментов с процессами полового размножения организмов и особой роли облучения в этих процессах (Гудвин, 1954). По-видимому, чувствительность покоящихся стадий фитопланктона к свету и их оптические свойства представляют собой отдельный вопрос. При сопоставлении численности фитопланктона и величины, пропорциональной показателю ослабления, нами не были учтены горизонты с повышенным содержанием спор и цист. Это в основном пробы с глубины свыше 100 м.

Для выявления соотношения между количеством растительного планктона и прозрачностью воды были использованы те пробы, которые отбирались одновременно с работой прозрачногомера. Важными особенностями растительных клеток, отличающих их от детрита, является наличие оболочки, сквозь которую происходит однократное или многократное отражение или преломление света, и наличие пигментного аппарата, благодаря которому происходит улавливание энергии. Для поглощающих свет частиц, каковыми являются водоросли, поглощение света в синем участке спектра обусловлено присутствием хлорофилла, а также каротиноидов (Малер, Кордес, 1970).

В таблице помещены данные по величине, пропорциональной показателю ослабления направленного света ( $k_e$ ) в синем участке спектра и общей численности растительного планктона для отдель-



ных горизонтов различных станций разреза; эти данные расположены в порядке возрастания величин. Анализ размерного состава фитопланктона показал, что наибольшего количества достигли клетки размером не более 15 мк включительно. Уместно отметить, что в фитопланктоне Тихого океана Г. И. Семина (1972) указывает преобладание водорослей размером менее 20 мк. Из приведенной

Прозрачность воды и численность фитопланктона в тропической Атлантике

к. е. усл. ед.	Численность, тыс. кл/л	Содержание, % численности		Преобладающий вид
		клеток размером менее 15 мк.	диатомовых и хризофито- вых водо- рослей	
15	4	62,0	24,1	—
19	8	57,3	42,6	Мелкие синезеленые
19	10	65,4	38,5	—
19	11	56,3	42,5	—
22	18	78,6	20,4	Мелкие синезеленые
14	20	85,6	20,1	<i>Oscillatoria thiebautii</i>
21	24	49,0	42,8	Мелкие синезеленые, <i>Nitzschia delicatissima</i>
17	25	70,5	7,6	Мелкие синезеленые
18	25	81,5	53,9	<i>Coccolithus huxleyi</i>
22	29	76,0	30,0	Мелкие жгутиковые
28	31	83,6	25,0	Кокколитофориды и мелкие жгутиковые водоросли
23	31	87,2	19,5	Мелкие синезеленые
22	33	91,4	4,7	<i>Oscillatoria thiebautii</i>
19	37	87,6	18,9	Мелкие синезеленые
26	44	93,2	5,9	• •
25	47	83,5	24,8	• •
24	61	85,8	15,8	• •
25	75	87,5	27,2	Мелкие синезеленые и мелкие жгутиковые
27	78	46,5	33,2	Мелкие синезеленые, мелкие жгутиковые, <i>Coccolithus</i> <i>meleori</i>
32	90	94,3	9,7	Мелкие синезеленые
31	94	93,4	51,8	Мелкие синезеленые, мелкие жгутиковые и кокколито- фориды
28	107	83,1	37,6	Тот же
27	108	76,6	16,3	• •
32	118	96,1	3,5	Мелкие синезеленые, <i>Oscillatoria thiebautii</i>

таблицы видно, что количество клеток размером менее 15 мк включительно в исследуемом районе тропической Атлантики нередко превышает 50%. При понижении содержания общего числа мелких клеток, относящихся к различным систематическим группам, отмечено повышение количества диатомовых и хризофитовых водорослей, обладающих более значительным рассеянием.

Ерлов (1970), исследуя роль некоторых морских организмов как расселяющих агентов с различными относительными показателями

преломления, пришел к заключению, что частицы, состоящие из углекислого кальция или кремния, каковыми и являются диатомовые и хризодитовые водоросли, дают значительное рассеяние; минимальное рассеяние вызывают водоросли с оболочками, состоящими в основном из целлюлозы. Общий же фон рассеяния, создаваемого растительным планктоном, по-видимому, оставался на одном уровне. В одном случае рассеяние определялось преобладанием мелких клеток, в другом оно было обусловлено увеличением количества водорослей, обладающих более значительным преломлением.

Как известно, коэффициент ослабления света равен сумме коэффициентов поглощения и рассеяния. Для частиц, размеры которых много больше длины волны падающего излучения, он приблизительно равен  $2\pi R^2$  (Шифрин, 1951). Следовательно, ослабление определяется главным образом геометрическим сечением взвешенных частиц и, по всей вероятности, должно быть пропорционально концентрации. Коэффициент линейной корреляции, вычисленный по величине показателя  $k_e$  и соответствующей ему численности фитопланктона, оказался равным  $0,84 \pm 0,06$ . Таким образом, между величиной, пропорциональной показателю ослабления направленного света в воде, и численностью фитопланктона, выражающей в данном случае концентрацию поглощающих частиц, существует прямолинейная зависимость.

В ряде работ О. И. Кобленц-Мишке, а также в работах Ю. И. Соколкина неоднократно высказывалась мысль о недопустимости игнорирования вертикальной неоднородности фитопланктона при изучении продукционных процессов в море. Согласно многочисленным исследованиям, посвященным изучению гидрооптических, гидрологических и гидрохимических условий в центральной Атлантике, вырисовывается чрезвычайно сложная структура, особенно значительно меняющаяся в широтном направлении. Это затрудняет выявление корреляций между качественным и количественным распределением планктона и гидрологическими факторами среды (Грезе, 1971). Сделанная в этой работе попытка разобраться в деталях зависимости распределения прозрачности и фитопланктона представляет интерес с точки зрения углубления знаний о взаимодействии различных элементов экосистемы моря, понимания общих принципов ее функционирования.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Грезе В. Н. Биологическая структура и продуктивность пелагиали тропической Атлантики. — В кн.: Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики. «Наукова думка», К., 1971.
- Гудвин Т. Сравнительная биохимия каротиноидов. ИЛ, М., 1954.
- Ерлов Н. Г. Оптическая океанография. «Мир», М., 1970.
- Кабанова Ю. Г., Кобленц-Мишке О. И. и Пелевин В. Н. Фотосинтез морского фитопланктона на разных глубинах. — Океанология, 1964, 4, 3.
- Кайгородов М. Н., Башарин В. А., Михайлов Э. А., На-



- русевич Т. Ф. Оптическая структура пассивной зоны Атлантического океана и ее связь с физико-биологическими условиями.— Морские гидрофизические исследования, 1973, 1 (60).
- Кобленц-Мишке О. И., Козлянинов М. В. Вертикальное распределение фитопланктона и прозрачности в северной части Тихого океана.— ДАН СССР, 1966, 186, 2.
- Ли М. Е., Михайлов Э. А., Неуймин Г. Г. Новый логарифмический фотометр-прозрачномер.— В кн.: Исследования междуведомственной экспедиции в Северо-западной Атлантике. Изд-во МГИ АН УССР, Севастополь, 1969.
- Малер Г., Кордес Ю. Основы биологической химии. «Мир», М., 1970.
- Пиццык Г. К., Георгиева Л. В. Фитопланктон тропической Атлантики как основа ее биологической продуктивности.— В кн.: Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики. «Наукова думка», К., 1971.
- Семина Г. И. Фитопланктон Тихого океана. Автореф. докт. дис. М., 1972.
- Сорокина Н. А. О корреляции между показателем ослабления направленного света и градиентом плотности морской воды в эвфотической зоне тропической области Атлантического океана.— Морские гидрофизические исследования, 1972, 2.
- Стрикленд Д. Звенья морской пищевой цепи.— В кн.: Будущее науки (международ. ежегодник). «Знание», 1968, 2.
- Шифрин К. С. Рассеяние света в мутной среде. Гостехиздат, М.— Л., 1951.

ON VERTICAL DISTRIBUTION  
OF PHYTOPLANKTON AND ITS INTERRELATION WITH TRANSPARENCE  
IN THE TROPICAL ATLANTIC

*T. F. Narusevich*

Summary

The article deals with the relation between phytoplankton number distribution and water transparency by vertical. This relation at the same time reflects the hydrological structure of the studied region. The linear correlation coefficient calculated by the value of the  $k_d$  index and the phytoplankton number corresponding to it proved to be equal to  $0.84 \pm 0.06$ .

**НЕФТЕОКИСЛЯЮЩИЕ МИКРООРГАНИЗМЫ В ВОДЕ  
И ДОННЫХ ОСАДКАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО  
РАЙОНА ЧЕРНОГО МОРЯ**

*О. Г. Миронов, М. И. Кучеренко, Э. П. Таргова*

Среди различных групп морских микроорганизмов определен- ный интерес представляют углеводородокисляющие бактерии, играющие основную роль в самоочищении морей от нефтяного загрязнения. Важное значение принадлежит им и в трансформации углеводородов автохтонного происхождения. Между тем сведения о микроорганизмах данной группы в Черном море крайне ограничены (Миронов, 1969, 1969б, 1970, 1972; Кучеренко, Миронов, 1969). Материалом для настоящей работы послужили 61 проба донных осадков и 55 проб морской воды, отобранных на 18 станциях (рис. 1

статьи Л. Н. Кирюхиной в наст. сборнике). Станции располагались таким образом, чтобы можно было охватить районы, имеющие различную степень нефтяного загрязнения. Воду для микробиологического анализа отбирали батометром Нансена по трем горизонтам: поверхностный, срединный и придонный (на глубинах менее 6 м средний горизонт не брали). Образцы донных осадков извлекали с помощью трубок типа ГОИН. Поднятую на борт колонку грунта делили на пять горизонтов, исходя из ее гранулометрического строения. Для взятия уплотненного грунта использовали дночерпатель Петерсена. Пробы, отобранные дночерпателем, считались смешанными. Последующая обработка материала проводилась по методике, изложенной ранее (Миронов, 1969, 1972).

Полученные материалы показывают, что нефтеокисляющие бактерии выделялись повсеместно. При этом наиболее высокая их численность отмечалась в пробах воды и грунтов, отобранных в бухтах на станциях 11 и 14 (рис. 1). Количество микроорганизмов здесь составляет 10—1000 клеток в 1 мл и 10 000 000 в 1 г донных осадков из слоя 0—1 см, что связано с систематическим поступлением нефтепродуктов в море. На ст. 6, также расположенной в бухте, но менее загрязненной нефтью, количество нефтеокисляющих микроорганизмов в воде и донных осадках было в пределах 10—100 клеток. Небольшая глубина моря в этом районе (2,5 м) обеспечивает хорошую аэрацию, ускоряя окисление углеводов в воде и грунтах (Миронов, 1969).

В открытом море численность бактерий снижается по сравнению с акваториями бухт на 3—4 порядка (рис. 1, ст. 2—5, 7—10, 12, 13, 15—19). При этом плотность микробного населения, окисляющего углеводороды, в донных осадках намного выше, чем в воде. Так, в 1 г сырого грунта из слоя 0—1 см содержится от 10 до 100 000 нефтеокисляющих бактерий, в то время как в столбе воды над ним их численность составляла 10—1 и менее клеток в 1 мл. Такое скопление микрофлоры в верхнем слое донных отложений характерно для мелководных районов моря и свидетельствует об активно протекающих микробиологических процессах трансформации органических веществ.

На пространственное распределение бактерий данной группы оказывает влияние близость источников загрязнения, а также некоторые гидрологические факторы. Как видно из приведенных данных (рис. 1, ст. 9, 10, 11 и 13), для участков моря, расположенных вблизи портов, характерна несколько повышенная плотность нефтеокисляющих бактерий как в воде (1—100 кл/мл), так и в грунте (1000—10 000 кл. в 1 г окисленного слоя). Это связано с господствующими ветрами (Толмазин, 1963), которые, как известно (Миронов, 1967), оказывают большое влияние на дальность распространения загрязнений в море.

Своеобразно распределение нефтеокисляющего микробного населения в западной части акватории, находящейся вблизи приустьевых зон рек Днестра и Дуная (рис. 1, ст. 15, 16, 17), с водами кото-

рых приносится большое количество нефтяных отходов (Гавришева, 1969). Здесь при высокой численности микроорганизмов в донных осадках (10 000—100 000 кл/л грунта), содержание их в толще воды незначительно (0,1—10 кл/мл).

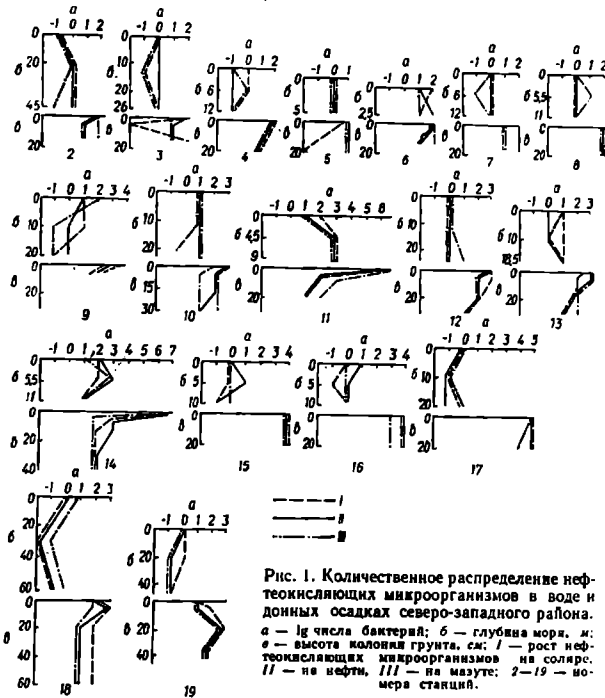


Рис. 1. Количественное распределение нефтеокисляющих микроорганизмов в воде и донных осадках северо-западного района.  
 а — lg числа бактерий; б — глубина моря, м;  
 в — высота колония грунта, см; I — рост нефтеокисляющих микроорганизмов на масле,  
 II — на керосине, III — на дизельном топливе.  
 1—19 — номера станций.

Весьма вероятно, что столь высокая концентрация углеводородокисляющих бактерий связана с накоплением в грунтах, помимо компонентов нефтяного загрязнения, также углеводородов автохтонного происхождения, например, за счет развития планктона в области контактных зон. Сравнительно же низкая численность бактерий в толще морской воды может быть обусловлена смещением центра тяжести процессов самоочищения в бентическую область моря (Алдакимова и др., 1972). Этому в значительной степени благоприятствует легкий механический состав грунтов, способствующий интенсификации процессов деструкции органического вещества (Родина, 1960; Оппенгеймер, 1960).

Всего из воды и донных осадков было выделено 1111 чистых культур, из которых 360 росло на минеральной среде с нефтью и нефтепродуктами. В распределении штаммов нефтеокисляющих бактерий почти отсутствует очаговость, что может свидетельствовать о систематическом и повсеместном загрязнении северо-западного района моря углеводородами (рис. 2).

Как видно из данных табл. 1, в ряде случаев (ст. 2, 3, 4, 19) при низком содержании микроорганизмов в воде их численность в грун-

Горизонты		Ст.																		
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Вода	Водоносный, 0-0,5 м	х	х	х	х	ОΔ	О	О	О	ОΔ	О	ОΔ	О	ОΔ	ОΔ	ОΔ	О	О	О	
	Средний, 0,5-1 м	х	х	х	х	х	О	ОΔ	О	ОΔ	ОΔ	О	ОΔ	О	О	О	О	О	О	
	Донный, 1-19 м	О	О	х	х	х	О	ОΔ	О	ОΔ	ОΔ	О	ОΔ	О	О	О	О	О	О	
Донные осадки, см	0-1	О	ОΔ	ОΔ	ОΔ	О	ОΔ	ОΔ	О	ОΔ	О	О	О	О	О	О	О	О	О	
	1-5	ОΔ	ОΔ	О	ОΔ	О	О	О	О	ОΔ	О	О	О	О	О	О	О	О	ОΔ	
	5-15	ОΔ	О					О	О	ОΔ				Δ	Δ	О				
	15-25	О	ОΔ							О	О								О	
	25-35	Δ						О	Δ	ОΔ	О	О							О	
	35-45												О					ОΔ	ОΔ	
	45-55								О	О		О	О						ОΔ	
	55-65																		ОΔ	
Высота, м	40	24	20	20	35	20	20	52	50	19	50	29	42	20	20	20	60	42		
	О1	О2	Δ3	Δ4	Δ5	Δ6	Δ7	х8												

Рис. 2. Распределение нефтеокисляющих бактерий в воде и донных осадках северо-западного района Черного моря:

1 — *Pseudomonas*, 2 — *Pseudobacterium*, 3 — *Bacterium*, 4 — *Vibrio*, 5 — *Bacillus*, 6 — *Chromobacterium*, 7 — *Micrococcus*, 8 — отсутствие нефтеокисляющих бактерий.

тах достигала значительной величины и, напротив, бедному бактериальному населению донных осадков соответствовало скопление его в вышележащем столбе воды (ст. 7, 8, 10, 15, 16). Вероятно, это связано с различными гидрологическими факторами и физико-химическими особенностями донных осадков.

Количество штаммов нефтеокисляющих бактерий, выделенных из морской воды и грунтов, примерно одинаково (198 и 182 соответственно). Однако при переходе из воды в бентическую зону увеличивается многообразие микробных форм, что видно из приведенных на рис. 2 данных.

Как в водной толще, так и в донных осадках были обнаружены представители родов *Pseudomonas*, *Pseudobacterium*, *Bacteri-*

Таблица 1  
 Распределение нефтестойких микроорганизмов  
 (число штаммов каждого рода) в воде и грунтах Черного моря

Горизонт	Род	Станция																					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19			
<b>В о д а</b>																							
Поверх- ност- ный	<i>Pseudomonas</i>						10	3		1	3		1	4	1	2	3	3	5	3	1	4	
	<i>Pseudobacterium</i>										1		3		3				1	1			
	<i>Bacterium</i>						1														1		
	<i>Vibrio</i>																					4	
	<i>Bacillus</i>																				4	1	
Средн- ный	<i>Pseudomonas</i>							2		4	2	2	5	3	2	3	3	4	5	5	2	3	
	<i>Pseudobacterium</i>							1				1	1	2							3	3	
	<i>Bacterium</i>																	1					
	<i>Vibrio</i>																						
	<i>Bacillus</i>																						
Придон- ный	<i>Pseudomonas</i>	3	3				3	3	4	2	2	4	3	1	1	2	3	10	4				
	<i>Pseudobacterium</i>										1	2	4										
	<i>Bacterium</i>							2				4											
	<i>Vibrio</i>																						
	<i>Bacillus</i>																						
<b>Г р у н т</b>																							
0—1 см	<i>Pseudomonas</i>	4	3	3	1	1			1	3		7	3	1	1				4	1	2		
	<i>Pseudobacterium</i>	1	4	1					1	1		1	2		1					2	1	2	
	<i>Bacterium</i>	3	1	1																	1		
	<i>Chromobacterium</i>																						
	<i>Vibrio</i>	2								1							3				1	2	
	<i>Bacillus</i>												2									2	
1—3 см	<i>Pseudomonas</i>	1					3	2			1		3		6			4	2	2	1	1	
	<i>Pseudobacterium</i>	1	2	4							2		1					1	2	2	2	4	
	<i>Bacterium</i>	1					1																
	<i>Chromobacterium</i>																	1					
	<i>Vibrio</i>			1									1										
	<i>Bacillus</i>	1												1								1	
5—15 см	<i>Pseudomonas</i>	2	1								2												
	<i>Pseudobacterium</i>						2			1													
	<i>Bacterium</i>	1															1						
	<i>Bacillus</i>	1																					

Продолжение табл. 1

Горизонт	Род	Станции																	
		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
15—25 см	<i>Pseudomonas</i> <i>Pseudobacterium</i> <i>Bacterium</i> <i>Bacillus</i>		2									2							2
25—35 см	<i>Pseudomonas</i> <i>Bacterium</i> <i>Bacillus</i> <i>Micrococcus</i>	1								1		2	1	1					1
34—45 см	<i>Pseudomonas</i> <i>Pseudobacterium</i> <i>Bacterium</i> <i>Vibrio</i>													2				4	3
45—55 см	<i>Pseudomonas</i> <i>Pseudobacterium</i> <i>Bacillus</i>										1	2							1
55—65 см	<i>Pseudobacterium</i> <i>Bacterium</i> <i>Bacillus</i>																		1

*um*, *Vibrio* и *Bacillus*. Характерными для микробентоса оказались кокковые формы и хромобактерии. Необходимо отметить своеобразное соотношение различных систематических групп нефтеокисляющих микроорганизмов в воде и морских осадках. Так, около 70% водной микрофлоры составили бактерии из рода *Pseudomonas*, в то время как среди донного населения их встречаемость была в полтора раза ниже (47%). Значительно больше в грунтах оказалось споросных палочек (8,2%), которые были выделены на семи станциях. Среди водных культур их доля составляла всего около 1%, а встречаемость ограничена двумя станциями.

Способностью образовывать пигменты (красные, белые, желтые, оранжевые) обладали только бактерии, обитающие в морских грунтах. Таким образом, полученные материалы дают первое представление об углеводородокисляющих микроорганизмах в северо-западном районе Черного моря.

Наиболее высокая плотность нефтеокисляющего микробного населения как в воде, так и в донных отложениях отмечается в портах и прилегающих к ним акваториях. Основная масса бактерий данной группы сосредоточена в донных осадках, особенно в верхней окисленной зоне толщиной около 1 см. Распределение микроорга-

низмов по вертикали в водной толще довольно равномерно; в грунтах их количество уменьшается к нижним горизонтам колонок.

Пространственное распространение бактериального населения, окисляющего углеводороды, а также его распределение между водной толщей и морскими осадками зависит от ряда факторов, таких, как глубина моря, близость источника нефтяного загрязнения, речных стоков, гранулометрического строения грунта и господствующих в этом районе ветров и течений.

Из воды было выделено 198 штаммов нефтеокисляющих микроорганизмов, отнесенных к 5 родам; из донных осадков — 182 штамма, представленных 7 родами.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алдакимова А. Я., Бронфман А. М., Макарова Г. Д., Толоконникова Л. И. Биохимические факторы в самоочищении моря от органических примесей.— В кн.: Материалы IV Всесоюз. симп. по совр. пробл. самоочищения и регулирования качества воды. Таллин, 1972.
- Гавришева Н. А. Микробальное окисление некоторых нефтепродуктов.— Гидробиол. журн., 1969.
- Кучеренко М. И., Миронов О. Г. К вопросу о распространении в грунтах прибрежной зоны Черного моря микроорганизмов, растущих на углеводородах.— В кн.: Вопросы морской биологии. Тез. II Всесоюз. симп. молодых ученых. «Наукова думка», К., 1969.
- Миронов О. Г. Стойно-нагонные ветры и некоторые показатели загрязнения морских вод.— В кн.: Океанологические исследования Черного моря. «Наукова думка», К., 1967.
- Миронов О. Г. Микроорганизмы, растущие на углеводородах, выделенные из Черного моря.— Микробиология, 1969, 28, 4.
- Миронов О. Г. Некоторые биологические аспекты самоочищения морей. Науч. докл. высшей школы.— Биологические науки, 1969а, 5.
- Миронов О. Г. К вопросу о самоочищении морской воды от нефтепродуктов.— Гидробиол. журн., 1969б, 5, 4.
- Миронов О. Г. К вопросу о роли нефтеокисляющих микроорганизмов в самоочищении и индикации нефтяного загрязнения в море.— Океанология, 1970, 5.
- Миронов О. Г., Кучеренко М. И. О самоочищении морских донных осадков от углеводородов.— В кн.: Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод. «Наука», М. 1972.
- Оппенгеймер К. Х. Бактериальная деятельность в морских осадках. Геохимический симпозиум. Госгостехиздат, 1960.
- Родина А. Г. К вопросу о распределении микроорганизмов в грунтах водоемов.— ДАН СССР, 1960, 133, 6.
- Толмази Д. М. Сгонные явления в северо-западной части Черного моря.— Океанология, 1963, 5.

#### OIL-OXIDATING MICROORGANISMS IN WATER AND BOTTOM SEDIMENTS OF THE BLACK SEA NORTH-WESTERN REGION

*O. G. Mironov, M. I. Kucharenko, E. P. Tarkhova*

#### Summary

From sea water and bottom sediments 1111 pure cultures are isolated 380 of which grew on mineral medium with oil and oil products. The isolated oil-oxidating microorganisms are attributed to the genera *Pseudomonas*, *Pseudobacterium*.

*Bacterium, Vibrio, Bacillus*. The highest density of oil-oxidating microbial population in both water and bottom sediments is observed in ports and aquatoria adjacent with them. Ability to form pigments was characteristic only of bacteria inhabiting the sea grounds.

## **ВЫЖИВАЕМОСТЬ ЧЕРНОМОРСКИХ МИДИЙ В УСЛОВИЯХ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

*Н. Ю. Миловидова*

Известно, что моллюски-фильтраторы мидии очищают воду от различных взвешенных частиц, в том числе и от эмульгированной нефти, и чрезвычайно выносливы к различным неблагоприятным факторам среды. В связи с этим встает вопрос о возможности использования мидий для очистки морской воды от нефти.

Цель данной работы — определить степень выносливости мидий к нефтяному загрязнению. Исследовалась выживаемость мидий в условиях загрязнения морской воды различными сортами нефти и мазутом и в сточных водах нефтебазы.

### **Выживаемость мидий при различных концентрациях нефти**

Опыты проводили с анастасиевской необессоленной нефтью в феврале — марте при температуре воды 14—16° С (в среднем 15° С). Испытывались две группы молодых мидий: длиной 15—25 и 7—14 мм. В каждой концентрации нефти (0,01; 0,1; 1,0 и 10,0 мл/л) и в контроле содержалось по 15 моллюсков первой и по 10 моллюсков второй группы. Мидий помещали в чашки Петри с объемом воды 100 мл, по 5 экземпляров моллюсков в каждой чашке. Эмульсии нефти готовили путем взбалтывания соответствующего количества нефти в 0,5 л воды в конусной колбе и затем быстро разливали по чашкам Петри. Смена эмульсий производилась через 2 суток. Опыт длился 40 суток. Несколько раз в течение опыта определялось содержание кислорода в воде. При концентрациях 0,01—1,0 мл/л оно близко к контрольному и составляло 5,65—5,85 мл/л. При 10 мл/л нефти содержание кислорода падало до 4,19—4,96 мл/л, но дефицита его не наблюдалось.

В первой размерной группе моллюсков при концентрации нефти 10 мл/л 50% мидий погибли в течение 10 суток и 100% — в течение 21 суток (рис. 1). При 1 мл/л нефти 50% моллюсков первой группы погибло за 36 суток, а стопроцентной гибели не было до конца опыта.

Во второй размерной группе при 10 мл/л нефти погиб 1 экземпляр из десяти через 16 суток, остальные жили до конца опыта. При 0,01—1,0 мл/л все моллюски второй группы жили до конца опыта.



Обе группы мидий при 1,0 и 10 мл/л нефти не прикреплялись ко дну и почти не выделяли псевдофекалий. При 0,1—0,01 мл/л все моллюски были прикреплены к субстрату и выделяли псевдофекалии примерно в том же количестве, как и контрольные экземпляры.

Таким образом, нефтяное загрязнение концентрации порядка 0,01—0,1 мл/л не оказывает заметного влияния на мидий. Мидии могут существовать длительное время и при более высоких концентрациях (порядка 1,0—10,0 мл/л), однако их жизнедеятельность при таких концентрациях нарушается.

Проведенные опыты показали, что мидии значительно выносливее по отношению к нефтяному загрязнению, чем другие бентосные животные. Черноморские моллюски *Rissola euxinica*, *Bittium reticulatum*, *Gibbula divaricata* и ракообразные *Balanus* sp. и *Diogenes pugilator*, по данным О. Г. Мирнова (1967), при концентрации нефти порядка 1 мл/л гибли в большом количестве уже в первую декаду.

Аналогичные результаты получены нами в опытах с прибрежными черноморскими ракообразными *Idotea baltica basteri* и *Gammarus locusta*. Снижение выживаемости и интенсивности питания у них наблюдалось уже при концентрациях нефти порядка 0,1 и даже 0,01 мл/л, при которых жизнедеятельность мидий не нарушается.

#### Выживаемость мидий в различных сортах нефтепродуктов

Проведено две серии опытов. Первую серию опытов проводили в апреле — мае при температуре 15—18° С (в среднем 16° С) в течение 35 суток.

Исследовали выживаемость молодых мидий длиной 15—25 мм в четырех сортах нефти (ищерской, кулишовской, Клявленна и угленосной) при концентрациях 1 и 10 мл/л (табл. 1). Каждый опыт проводили на 25 экземплярах моллюсков, помещенных в чашки Петри по 5 экземпляров.

Выживаемость мидий во всех испытанных сортах нефти оказалась выше, чем в серии опытов с анastasиевской необессоленной нефтью. Наиболее токсична была ищерская нефть. Действие других сортов нефти мало отличалось друг от друга (рис. 2).

Вторую серию опытов проводили в июне — июле при температуре воды 19—24° С в течение 40 суток. Исследовали выживаемость двух размерных групп мидий: 17—26 и 5—11 мм в пяти сортах нефти



Рис. 1. Выживаемость мидий в анастасиевской нефти (в концентрациях: 1 — 1 мл/л 2 — 10 мл/л) в феврале — марте.

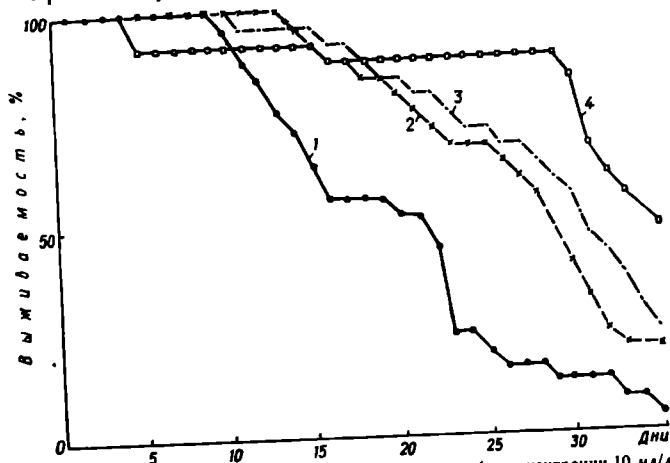
**Таблица 1**  
**Свойства различных сортов нефти и мазута**  
 (по данным лаборатории нефтебазы «Кирилловка»  
 г. Новороссийск)

Сорт нефтепродукта	Удельный вес	Содержание, %	
		серы	легких фракций *
Анастасиевская необессоленная нефть	0,910	0,2	15
Ищерская	0,826—0,835	0,2	32—33
Кулишовская	0,845	1,0	31—32
Клявленая	0,885	1,5	30
Угленосная	0,885	3,0	23—25
Мазут Ф-12	0,950	0,2—0,3	0

\* Фракция нефти, испаряющаяся при температуре до 200° С.

(анастасиевская необессоленная, ищерская, кулишовская, Клявленая и угленосная) и в мазуте Ф-12 при концентрациях 1 и 10 мл/л. Смена эмульсий и их изготовление производились по описанной выше методике. Содержание кислорода через двое суток снижалось как в опытах, так и в контроле, и было близко к дефицитному. В контроле было 3,03—2,38 мл/л растворенного кислорода, при 1 мл/л нефти — 2,79—1,29 и при 10 мл/л — 0,90—1,93 мл/л кислорода.

При концентрации нефти 10 мл/л мидии первой группы во всех



**Рис. 2.** Выживаемость мидий в различных сортах нефти (в концентрации 10 мл/л) в апреле:

1 — ищерская нефть, 2 — Клявленая, 3 — кулишовская, 4 — угленосная.

сортах нефти начали погибать только через 15 суток. В мазуте один экземпляр погиб уже на вторые сутки, а через 15 суток погибло 50% всех мидий. Стопроцентная гибель мидий первой группы в мазуте и трех сортах нефти (кулишовской, Клявлена и анastasиевской) наблюдалось через 26 суток. В ишерской и угленосной нефтях отдельные экземпляры жили до конца опыта. Наименее токсичной оказалась угленосная нефть (рис. 3, а).

Мидии меньшей размерной группы оказались более выносливы к нефтяному загрязнению, чем I группа. Стопроцентной гибели их не было до конца опыта. Наиболее токсичным для них оказался мазут, а наименее токсичной — угленосная нефть (рис. 3, б).

На протяжении всего опыта при концентрации нефти 10 мл/л мидии были плотно закрыты, не выделяли псевдофекалий и лишь изредка слабо прикреплялись биссусными нитями к субстрату. В угленосной нефти отдельные экземпляры мидий сохраняли способность прикрепляться до 20 суток, в ишерской, кулишовской и Клявлена только в первые 5—7 суток, в анastasиевской нефти и мазуте они не прикреплялись с первых же суток.

После окончания опыта оставшиеся живые моллюски были пересажены в чистую воду, где они через 1—2 суток стали прикрепляться ко дну и выделять псевдофекалии.

При концентрации нефти 1 мл/л мидии жили долго. Из моллюсков первой размерной группы погиб только один экземпляр в мазуте через 18 суток и один экземпляр в угленосной нефти через 33 суток. Несколько больше погибло мидий второй группы: в анastasиевской нефти к концу опыта осталось 12 экземпляров из 20, в ишерской — 17, в угленосной — 19. В остальных видах нефти все мидии второй группы дожили до конца опыта.

При концентрации нефти 1 мл/л большинство мидий на протяжении всего опыта выделяли биссусные нити и прикреплялись к субстрату, однако нити были значительно короче и слабее, чем у

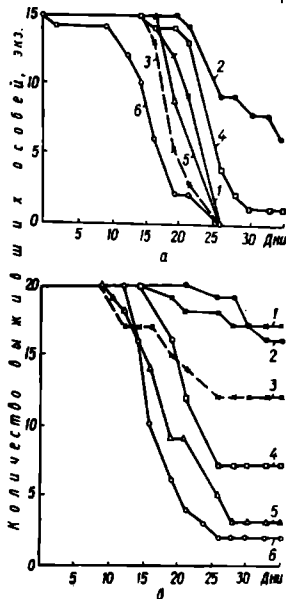


Рис. 3. Выживаемость мидий в различных сортах нефти и мазуте Ф-12 в июне — июле.

А — мидия длиной 17—26 мм, Б — длиной 5—11 мм; 1 — нефть Клявлена, 2 — угленосная, 3 — кулишовская, 4 — ишерская, 5 — анastasиевская, 6 — мазут.

контрольных экземпляров. Наибольшее количество экземпляров выделяло биссусные нити в угленосной нефти (табл. 2). На дне сосудов при концентрации нефти 1 мг/л обычно находилось небольшое количество псевдофекалий.

Таблица 2  
Количество прикрепленных к субстрату мидий в различных сортах нефти и мазуте (при концентрации 1 мг/л) в июне — июле 1970 г.

Сорт нефтепродукта	Размерная группа	Сутки опыта													В среднем за 35 суток	
		7-е	8-е	7-е	9-е	12-е	14-е	16-е	19-е	21-е	26-е	28-е	30-е	33-е		31-е
Анастасьевская	I *	15	14	7	3	13	7	7	14	7	11	7	11	9	10	10
	II **	18	2	0	0	5	2	0	2	6	8	3	1	2	4	4
Ишерская	I	9	9	8	6	11	6	6	9	6	10	7	11	7	8	8
	II	16	14	6	5	8	4	4	3	1	6	2	0	5	2	5
Кулишовская	I	13	14	10	10	6	6	6	8	6	10	10	10	15	12	10
	II	20	11	10	10	8	8	6	12	6	8	8	10	5	7	9
Клявленя	I	7	11	10	9	9	7	6	9	7	5	10	10	9	12	9
	II	14	18	15	15	6	4	8	12	9	8	18	15	15	14	12
Угленосная	I	15	12	6	14	13	11	14	9	9	10	14	15	14	13	12
	II	18	19	20	11	8	13	14	16	16	12	14	15	16	18	15
Мазут Ф-12	I	15	14	13	14	10	13	12	14	12	14	13	13	14	14	13
	II	18	16	12	4	6	3	3	6	12	18	18	18	9	18	11

\* мидии длиной 15—25 мм, \*\* мидии длиной 7—14 мм.

Вторая серия опытов по выживаемости мидий в различных сортах нефти, как и первая, показала, что испытанные сорта нефти по их токсичности для мидий мало отличаются друг от друга. Как и в первой серии опытов, наименее токсичной оказалась угленосная нефть, а наиболее токсичной — ишерская. Мазут значительно сильнее действовал на мидий, чем все сорта нефти.

#### Выживаемость мидий в сточной воде нефтебазы

Исследовалась выживаемость мидий на последнем этапе системы очистных сооружений нефтебазы — «доочистном пруду», в который поступают балластные воды танкеров, прошедшие механическую очистку. Содержание растворенных нефтепродуктов в воде пруда колеблется в зависимости от количества поступающих балластных вод и составляет 3—10 мг/л (обычно 4—5 мг/л). Соленость воды меняется в зависимости от берегового стока пресной воды и от

количества и качества принятых балластных вод. В период наших исследований она была 18,51—29,45% (в среднем 21,64%). Содержание растворенного в воде кислорода все время было низким: от 0,7 до 4,0 мг/л. Периодически наблюдалось небольшое количество сероводорода — около 1 мг/л. Биогенные элементы практически отсутствовали. Планктонные организмы не обнаружены.

В различные сезоны было засажено в разных участках доочистного пруда около 2000 экз. взрослых мидий. Из них в первые сутки погибло около 5%, через 2—3 суток — 15, через 5—7 суток — 60 и через 10—15 суток — 20%. Свыше 15 суток взрослые мидии в доочистном пруду не жили.

Молодые мидии в сточной воде, как и в описанных выше опытах с различными сортами нефти, были более выносливы, чем взрослые.

На рис. 4 показана выживаемость трех размерных групп мидий (по 100 экз. каждая), подвешенных в садках из капроновой сетки в колодец, через который сточная вода выходит из доочистного пруда в море. Самые крупные мидии длиной свыше 50 мм (что соответствует возрасту более 1 года) жили не дольше 13 суток. Выживаемость мидий средних размеров (20—40 мм, годовиков) была почти такая же, лишь один экземпляр дожил до 15 суток. Молодь же длиной 5—17 мм (сеголетки) выживала заметно лучше и полностью погибала только через 20 суток. Все мидии в течение опыта не выделяли биссусных нитей.

За несколько суток до гибели у мидий расслаблялся замыкательный мускул и они широко раскрывались. Однако некоторое время такие мидии еще реагировали на уколы слабым сокращением мышцы, а после перемещения в чистую воду у них через 1—2 суток начинал функционировать мускул-замыкатель, они снова плотно закрывались и начинали выделять биссусные нити.

В лабораторных условиях (в аквариумах со сточной водой) мидии выживали лучше, чем при непосредственном помещении их в доочистный пруд или сток. В течение десяти суток при ежедневной смене воды из 25 мидий, помещенных в кристаллизаторы со сточной водой (по 5 экз. в каждом), не погибло ни одного экземпляра. Можно предположить, что за сутки, прошедшие между сменой воды, мидии несколько очищали воду от нефтепродуктов и потому выживали лучше, чем в сточном колодце, где загрязнение нефтью непрерывно возобновляется.

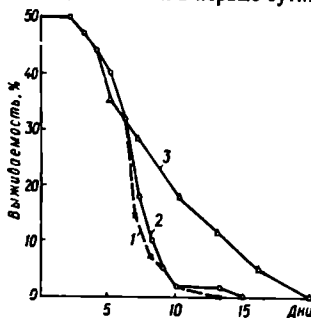


Рис. 4. Выживаемость мидий в сточной воде нефтебазы.  
1 — длины мидий > 50 мм, 2 — 20—40 мм, 3 — 5—17 мм.

Был сделан опыт попеременного содержания мидий в стоке и чистой морской воде: сутки мидии находились в садках в стоке, затем сутки в аквариуме с чистой водой, затем снова в стоке и т. д. в течение 28 суток. Контрольные мидии находились все время в стоке. Чистая морская вода была меньшей солености, чем сточная вода: соленость сточной воды колебалась в течение опыта от 23,90 до 30,35‰, а морской воды — от 17,88 до 19,12‰. Температура воды в

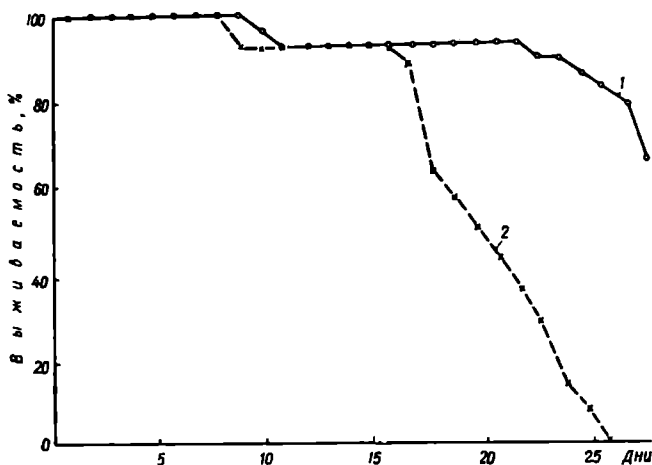


Рис. 5. Выживаемость мидий при попеременном содержании их в сточной воде нефтебазы и в чистой морской воде (1) и при постоянном содержании в сточной воде (2).

аквариумах отличалась от температуры сточной воды незначительно. В первые пять дней опыта она была 18,0—20,5° С, в следующие 18 суток — 17,0—17,5° С и в последующие 5 суток — 15—16° С. Содержание растворенного кислорода в пруду было очень низкое: 0,76—2,55 мл/л. В чистой воде в аквариуме оно было вначале 4,13—6,73 мл/л, но после суточного пребывания в ней мидий снижалось до 0,83—2,95 мл/л.

Помещенные в аквариум мидии выделяли богатые нефтью псевдофекалии и на поверхности аквариума образовывались пятна нефти, поэтому воду аквариумов можно назвать чистой только относительно.

Несмотря на резкую смену солености и неблагоприятный кислородный режим выживаемость подопытных мидий была заметно лучше контрольных (рис. 5), т. е. периодический «отдых» мидий в чистой воде благоприятно сказывается на жизнедеятельности мидий.

### Выживаемость мидий в районе выхода сточных вод в море

Выход сточных вод нефтебазы происходит на расстоянии около 300 м от берега на глубине 16 м на песчаном грунте. Содержание растворенных нефтепродуктов здесь составляет 3—4 мг/л в поверхностном слое воды и 2—3 мг/л в придонном.

Все мидии, подвешенные 1 июня в садках вблизи стока у дна, жили в течение месяца, после чего наблюдения прекратились, так как были сорваны садки. За этот период длина молодых мидий увеличилась на 2 мм (с 30,2 до 32,2 мм). В поверхностном слое, на глу-

Таблица 3

Рост мидий в районе выхода сточных вод нефтебазы летом 1970 г.

Глубина, м	Дата	Количество мидий, экз.	Длина, мм		Средний прирост длины, мм
			l <sub>1</sub> m	средняя	
2	1.VI	50	24—35	29,5	—
2	6.VII	50	25—39	31,2	1,7
2	4.VIII	48	27—42	33,4	2,2
16	1.VI	50	25—36	30,2	—
16	6.VII	50	27—40	32,2	2,0

бине 2 м, наблюдения велись два месяца. Средний прирост длины молодых мидий в июне составлял 1,7, а в июле — 2,2 мм (табл. 3). К концу второго месяца погибло два экземпляра мидий.

Все мидии, находившиеся в садках в районе стока, были прикреплены друг к другу, т. е. у них хорошо выделялись биссусные нити.

По-видимому, сточные воды нефтебазы в районе их выхода в море не оказывают заметного воздействия на мидий, так как достаточно разбавляются чистой водой.

В результате всех описанных экспериментов можно сделать вывод о довольно хорошей выносливости мидий по отношению к нефтяному загрязнению, что позволяет ставить вопрос о возможности использования их в комплексной биологической очистке морской воды от нефтепродуктов.

#### ЛИТЕРАТУРА

М и р о н о в О. Г. Действие нефти и нефтепродуктов на некоторых моллюсков прибрежной зоны Черного моря. — Зоол. журн., 1967, 46, 1.

#### SURVIVAL RATE OF THE BLACK SEA MUSSELS UNDER CONDITIONS OF OIL CONTAMINATION

*N. Yu. Mtlovidova*

#### Summary

The survival rate of mussels was investigated under conditions of sea water contamination with different sorts of oil and mazut and in wastes of an oil bulk plant.

Two dimensional groups of mussels — 15—25 mm and 7—14 mm long — were investigated. Oil in quantities 0.01, 0.1, 1.0 and 10.0 ml/l was added to sea water. The results of the researches showed that all the sorts of oil are similar with respect to their toxic effect. Mazut possessed the strongest action than all the kinds of oil.

In wastes of the oil bulk plant presenting partially purified ballast waters of the tankers the mussels lived from 2 to 20 days. Young mollusks survived better than adult ones. In the region of wast outlet into the bay the mussels lived more than two months till the end of the experiment, their growth for this period being normal.

A relatively good endurance of mussels with respect to oil contamination permits the question to be put on their possible utilization in a complex biological purification of sea water from oil products.

## ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ДОННЫХ ОСАДКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ

*Л. Н. Кирюхина*

Загрязнения, попадающие в морскую воду, со временем мигрируют на дно и накапливаются в грунтах. Это приводит к хроническому заражению акваторий и возможности вторичного загрязнения морской воды (Миронов, 1963, 1967а, б; Zo Bell, 1964).

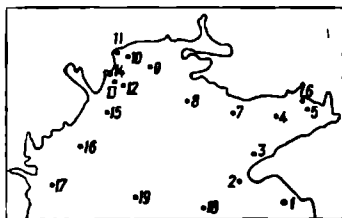


Рис. 1. Схема расположения станций.

Задачей настоящего исследования было изучение физико-химических показателей донных осадков северо-западной части Черного моря в аспекте загрязнения их органическими веществами.

Грунты собраны на 19 станциях летом 1970 г. (рис. 1). Отбор проб осуществлялся при помощи дночерпателя системы «Океан» и грунтовой трубки типа ГОИН. Всего отобрано 47 проб. Все анализы (потеря при прокаливании, гигроскопическая вода, общий азот по Кьельдалю, аммонийный азот по модифицированному методу Конвея (Горбатенький, 1957), углекислота карбонатов по Козловскому (1965), органический углерод по модифицированному методу Тюрина (1965), компонентный состав органического вещества по Казакову (1953) и вещества хлороформного экстракта по методическим указаниям ГОИН (1970), за исключением определения натуральной влажности, проводились в сухих образцах. Минеральная часть, органическое вещество, отношение углерода к азоту, степень битуминизации и гумификации органического вещества определялись расчетным путем. Все результаты выражены в процентах в пересчете на 100 г сухого грунта; данные по аммонийному азоту — в миллиграммах на 100 г грунта.



Как известно (Страхов, 1947), северо-западная часть Черного моря — это обширный континентальный шельф со средней глубиной 30 м.

К данному району моря в отличие от других районов прибрежной зоны примыкает, по данным Архангельского и Страхова (1937), низкая равнина с высотами, не превышающими 300 м; склоны водоразделов пологие, эрозийные процессы выражены слабо. Впадающие сюда немногочисленные, но многоводные реки, дренируя огромную территорию, несут массу терригенного материала, который в основном, оседает в низовьях рек. Это обуславливает в районе северо-западного мелководья низкую величину осадконакопления.

В то же время данному району моря свойственна высокая биологическая продуктивность (Зенкевич, 1963). Большая доля в биомассе приходится на бентические формы, особенно макрофиты. Однако обогащения донных осадков открытого моря органическим веществом не наблюдается. По-видимому, это связано с грубым гранулометрическим составом осадков и слабо выраженным процессом осадконакопления. Как известно (Бордовский, 1966), скорость захоронения органического материала сказывается на его преобразовании; медленное захоронение влечет за собой достаточно полное разложение органического вещества.

Все отмеченные выше факторы, влияющие на современное осадкообразование, способствовали формированию преимущественно грубодисперсных донных осадков. На большинстве станций (рис. 2) донные осадки представлены раковинными песками и илстыми песками, а также ракушечниками (ст. 3, 4, 5, 8, 11, 13—17). Меньше встречается илов с примесью раковинного детрита (ст. 2, 6, 9, 10, 12, 18, 19). Довольно своеобразны осадки 6-й станции, где морские отложения (верхние 16 см) подстилаются почвенными образованиями (ниже 16 см). Такие осадки, как отмечает Невесский (1961), являются результатом вторжения моря на плоскую поверхность суши и образования мелководных заливов.

Донные осадки портов отличались более темной окраской, чем грунты открытого моря, и имели больше включений растительного и антропогенного происхождения. Они обладали резко восстановительной средой, судя по шкале цветности грунтов Кленовой (1948), а донные осадки на ст. 11 и 14 имели ясно выраженный запах нефти. Этим запахом была пропитана колонка грунта, начиная с поверхности; с глубины 5—15 см ощущался запах сероводорода.

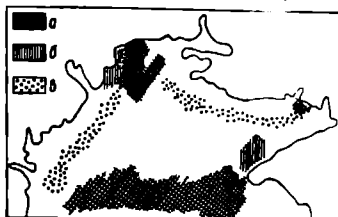


Рис. 2. Распределение донных осадков в северо-западной части Черного моря: а — раковинные влы, б — илстые пески, в — пастчапные и раковинные осадки.

Таблица 1

Некоторые физико-химические показатели донных осадков  
северо-западной части Черного моря (в %)

Станция, (глубина, м)	Глубина слоя, см	Потеря при про- цежива- нии	Гигро- скопиче- ская вода	Нату- ральная влажность	Прока- ленный остаток	CO <sub>2</sub> кар- бонатов	CaCO <sub>3</sub>
<b>Илистые осадки</b>							
2 (45)	0—5	30,97	7,53	60,19	69,03	10,17	23,10
	5—15	28,44	5,65	51,58	71,56	12,23	27,82
	15—26	29,81	4,65	46,29	70,19	11,93	27,10
6 (3)	26—40	31,58	4,89	46,50	68,42	11,64	26,20
	0—5	16,21	6,40	65,92	83,79	10,54	23,00
	5—16	16,87	7,16	58,12	88,13	7,16	16,30
9 (21)	16—27	14,95	5,77	29,08	85,05	4,85	11,02
	27—35	13,45	4,27	26,16	86,55	4,85	11,02
	0—5	31,01	14,29	73,58	68,99	4,11	9,35
10 (24)	5—16	17,88	7,50	64,65	82,12	7,81	17,80
	16—32	20,09	7,73	—	79,91	8,64	19,60
	32—52	22,57	8,72	55,16	77,43	9,31	20,12
12 (26)	0—5	30,25	13,19	24,98	69,75	3,08	7,00
	5—16	23,74	11,77	67,20	76,26	3,86	8,80
	16—30	23,29	10,68	63,17	76,71	8,39	19,10
13 (19)	30—50	25,78	10,44	80,43	74,22	8,91	20,30
	0—5	30,98	15,12	80,97	69,02	4,15	9,41
	5—19	22,19	9,43	71,41	77,81	6,24	14,30
18 (63)	19—32	24,63	9,80	55,42	75,37	10,36	23,60
	32—50	28,16	10,70	63,99	71,84	8,96	22,00
	0—5	27,22	7,18	56,32	72,78	11,84	26,90
19 (45)	5—13	24,97	5,03	45,22	75,03	12,01	27,40
	0—5	35,40	8,91	53,21	64,60	12,94	29,40
	5—20	31,25	9,03	63,27	68,75	10,94	24,90
17 (21)	20—40	28,46	10,39	65,37	71,54	11,56	26,30
	40—60	31,36	8,96	67,81	68,64	9,86	22,40
	0—5	31,26	8,75	67,19	68,74	12,06	27,40
16 (11)	5—20	29,46	8,45	65,29	70,54	9,88	22,41
	20—35	31,24	8,60	66,77	68,76	10,55	24,00
	35—42	37,59	9,06	65,56	62,41	11,66	26,41
<b>Песчаные и раковинные осадки</b>							
4 (13)	Смешан- ный	11,13	0,64	15,63	88,87	7,56	17,20
5 (5,5)	То же	10,72	0,66	24,53	89,28	7,29	16,60
7 (13)	» »	3,58	0,46	18,25	96,42	1,96	4,45
8 (12)	» »	9,38	0,78	27,43	90,62	14,87	33,80
15 (10)	» »	16,01	1,07	24,61	83,99	8,01	18,20
16 (11)	» »	2,72	0,72	26,61	97,28	5,59	12,70
17 (21)	» »	5,65	1,66	20,01	94,35	2,15	4,89
<b>Илисто-песчаные осадки</b>							
3 (27)	0—5	19,51	2,12	35,41	80,49	11,39	25,80
11 (9)	5—15	19,29	1,89	35,37	80,71	11,22	25,50
	0—5	14,75	3,21	38,96	85,25	5,55	12,60
	5—19	12,62	2,36	37,18	87,38	4,85	11,00

Продолжение табл. 1

Станция, (глубина, м)	Глубина слоя, см	Потери при про- калива- нии	Гигро- скопиче- ская вода	Нату- ральная влаж- ность	Прока- ленный остаток	СО <sub>2</sub> кар- бонатов	CaCO <sub>3</sub>
14 (11.5)	0—5	21.03	6.21	35.41	78.97	5.51	12.50
	5—13	20.29	5.59	34.59	79.71	7.09	16.10
	13—30	20.04	5.55	38.94	79.96	10.26	23.16
	30—42	18.42	5.07	31.95	81.58	12.69	28.80

Последний был свойственен большой группе осадков этого района (ст. 2, 6, 9, 10, 12, 13, 18, 19), имеющих мелкозернистый гранулометрический состав.

Из морфологического описания донных садков северо-западной части Черного моря следует, что они состоят из песка, ила и ракуши в различных соотношениях, но подавляющее большинство осадков, особенно на мелководье, представлено грубозернистыми образованиями. Такой характер гранулометрического состава обусловил соответствующие величины влажности, гигроскопической воды, потери при прокаливании, содержания карбонатов.

Натуральная влажность (табл. 1) меняется от илов к пескам, по средним данным, от 69 до 21%, составляя в песчаных илах 42%. В зависимости от диспергированности частиц находится гигроскопическая вода: в илах ее содержание составляет, в среднем, 11%, илисто-песчаных осадках — 5, в песках — 0,99%. Заметно отличаются потери при прокаливании, составляющие 23—26% в илистых грунтах и 10% — в песчаных. Соответственно этому меняется минеральный остаток: от 74 до 77% — в илах и от 80 до 90% — в песках. Содержание карбонатов колеблется от 20 до 23%, независимо от гранулометрического состава. Такое примерно одинаковое количество карбонатов связано, по-видимому, с присутствием в грунтах ракуши и принадлежностью осадков к одной седиментационной зоне — зоне песков и алевроитовых илов, которая, как отмечает Барковская (1961), прослеживается до глубины 30 м.

Вниз по колонке осадков рассмотренные физико-химические показатели изменялись следующим образом. Количество гигроскопической воды и влажность уменьшались, и в то же время заметно увеличивалось содержание минеральных веществ, в частности карбонатов. Это, по-видимому, связано с крупнозернистостью гранулометрического состава нижних слоев осадков и скоплением здесь прослоек раковинного детрита.

Показателями загрязнения морской акватории компонентами органического характера служат, как известно (Раузер-Черноусова, 1935; Миронов, 1961, 1963), повышенные величины органического вещества, органический и аммонийный азот. Грунты различного гранулометрического состава не в одинаковой степени накапливают эти соединения. Как видно из рис. 3, илы содержат значительно

больше органического вещества, чем пески и илистые пески. В каждой группе грунтов повышенным содержанием органики отличаются те осадки, которые находятся в районах загрязнения (ст. 9—14). Группы ст. 9 и 12 находятся в районе действия стока рек Южный Буг и Днепр, а донные осадки ст. 10, 11, 13 и 14 — в акватории портов и прилегающих к ним районов.

Подобная закономерность прослеживается в содержании общего и аммонийного азота (табл. 2). В илистых осадках среднее

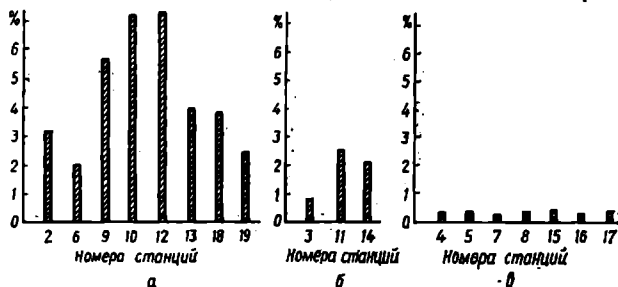


Рис. 3. Распределение органического вещества (в %) в донных осадках.  
а — раковинные иллы, б — илистые пески, в — песчаные и раковинные осадки.

содержание общего азота 0,25% и аммонийного — 1,82 мг/100 г сухой навески. В случае загрязнения (ст. 10 и 12) общего азота накапливается до 0,48%, аммонийного — до 3,5 мг. В песчаных осадках значение этих показателей ниже: средняя величина азота общего 0,04%, аммонийного — 0,69 мг/100 г с отклонениями в случае загрязнения до 0,15% общего и 1,6 мг аммонийного азота.

Изменение этих показателей с глубиной имеет тенденцию к уменьшению, за исключением ст. 18 и 19, где на глубине 20 см количество органического вещества и азота увеличивается. Объясняется это тем, что в данном районе на горизонте 20 см, по данным Страхова (1947), встречаются древнечерноморские осадки, которые, как отмечает Старикова (1961), более богаты органическим углеродом, а значит и органическим веществом, чем современные.

Соотношение между органическим углеродом и азотом (C/N) колеблется в пределах 1—23 (табл. 2), что указывает на неоднородное происхождение органической части осадков. Определенную роль здесь, по-видимому, играет загрязнение. На глубине 30 см отношение C/N, как правило, увеличивается. Подобную закономерность в донных осадках Черного моря наблюдала Старикова (1961). Это свидетельствует о том, что органическое вещество на глубине подвергается консервации. В то же время в слое 0—5 см эта величина — наименьшая. Вероятно, в окислительной среде поверхностного слоя происходит преобразование органического вещества с накоплением азотистых соединений. Лишь в грунтах ст. 11 и 13

Таблица 2

**Соединения азота и органического углерода в донных осадках  
северо-западной части Черного моря**

Станция, (глубина, м)	Глубина слоя, см	Углерод ор- ганический, %	Азот общий, %	Азот аммо- нифный, мг/100 г	$\frac{C}{N}$
<b>Илистые осадки</b>					
2 (45)	0—5	1,88	0,23	0,45	8,17
	5—15	1,55	0,16	0,36	9,69
	15—26	1,14	0,12	0,36	9,50
6 (3)	26—40	1,12	0,10	0,44	11,20
	0—5	1,11	0,19	3,56	5,84
	5—16	1,49	0,19	3,15	7,84
	16—27	0,30	0,10	1,51	3,00
9 (21)	27—35	0,19	0,03	1,86	6,33
	0—5	3,36	0,22	3,49	15,27
	5—16	2,12	0,15	1,78	14,13
	16—32	2,02	0,13	1,72	15,53
10 (24)	32—52	1,67	0,07	1,62	23,86
	0—5	4,18	0,48	2,76	8,71
	5—16	3,23	0,29	2,61	10,80
	16—30	3,09	0,26	2,56	11,80
12 (26)	30—50	2,96	0,25	1,94	11,84
	0—5	4,28	0,39	1,06	11,00
	5—19	3,02	0,29	0,55	13,13
	19—32	3,14	0,13	0,55	16,52
13 (19)	32—80	3,02	0,18	0,56	16,83
	0—5	2,32	0,16	1,51	14,50
	5—13	2,52	0,19	1,13	13,26
18 (63)	5—13	2,23	0,31	0,19	7,19
	0—5	2,23	0,31	0,53	7,40
	5—20	2,52	0,35	0,53	10,33
	20—40	3,41	0,33	1,55	11,60
19 (45)	40—60	3,72	0,32	1,62	9,28
	0—5	2,32	0,25	1,36	13,24
	5—20	2,78	0,21	1,35	9,03
	20—35	2,71	0,30	1,99	11,47
35—42	3,90	0,34	1,36		
<b>Песчаные и раковинные осадки</b>					
4 (13)	Смешанный	0,16	0,16	0,17	1,00
5 (5,5)	»	0,17	0,01	0,08	14,00
7 (13)	»	0,12	0,01	1,69	12,00
8 (12)	»	0,17	0,03	1,35	5,66
15 (10)	»	0,21	0,01	0,84	21,00
16 (11)	»	0,20	0,01	0,84	20,00
17 (21)	»	0,22	0,01	0,78	22,00
<b>Илисто-песчаные осадки</b>					
3 (27)	0—5	0,45	0,07	0,26	6,43
	5—15	0,35	0,09	0,17	3,90
11 (9)	0—5	1,43	0,06	0,39	23,83
	5—19	1,29	—	0,17	—
14 (11,5)	0—5	1,22	0,15	0,45	8,13
	5—13	1,46	0,10	0,63	14,60
	13—30	1,45	0,09	0,53	16,11
	30—42	1,37	0,07	0,89	19,57

величина отношения C/N в верхнем слое продолжает оставаться высокой. Очевидно, здесь процессы превращения подавляются процессами загрязнения (Миронов, 1967).

Последнее отражается на групповом составе органического вещества. Так, в илистых осадках преобладающей группой являются гуминовые соединения (табл. 3). По осредненным данным гуминовые вещества составляют 1,4, битумоиды — 0,51 и водорастворимые соединения — 0,95%. Особенно заметно это различие на ст. 2, 9, 10, 12, т. е. там, где отмечалось повышенное содержание органического вещества. По-видимому, это связано с привносом с берега гуминовых соединений, которые могут выноситься речным стоком далеко в море (Скопинцев, 1961).

Максимальными величинами гуминовых соединений (2—3%) характеризуется слой 0—5 см. Вероятно, обогащение в этой зоне происходит не только за счет привноса гуминовых веществ, но и в результате преобразования органического вещества (Бордовский, 1964, 1966, Вихренко, 1966). В этом слое, как отмечалось выше, наиболее низкие величины отношения C/N, что также связано с большим количеством гуминовых соединений, поскольку последние, по данным Бордовского (1964), адсорбируют азот.

Вниз по колонке соотношение между рассматриваемыми группами не меняется, т. е. преобладающими остаются гуминовые и водорастворимые вещества. Однако абсолютные значения их в целом уменьшаются на глубине 20—30 см. Исключение представляют осадки ст. 18 и 19, где на этой глубине содержание всех компонентов и особенно группы гуминовых веществ увеличивается.

В песчаных осадках гуминовые соединения составляют в среднем 0,05, битумоиды — 0,11, водорастворимые соединения — 0,16%. Органическое вещество песков подвергается, по-видимому, более глубокому преобразованию, чем илов, в результате чего гуминовые соединения не накапливаются.

Присутствие во всех грунтах значительного количества водорастворимых веществ наряду с высоким содержанием аммонийного азота, о котором упоминалось выше, указывает на интенсивное преобразование органического вещества.

Количество битумоидов в донных осадках убывает от илов к илистым пескам и далее к пескам. Таким образом, между содержанием органического вещества и количеством битумоидов наблюдается прямая связь, что свойственно осадкам в целом (Бордовский, 1964). Эта связь подчеркивается распределением показателей по слоям. С глубиной количество битумоидов уменьшается (табл. 3), за исключением ст. 18 и 19. Повышенное количество битуминозных веществ отмечается в слое 0—5 см илистых осадков, особенно в местах загрязнения грунтов (ст. 9—14).

В условиях восстановительной среды, которая свойственна загрязненным осадкам, органическое вещество подвергается дальнейшему восстановлению. Наряду с битумоидами происходит накопление нефтепродуктов, на что могут указывать количества веществ

**Таблица 3**  
**Групповой состав органического вещества донных осадков**  
**северо-западной части Черного моря (в %)**

Стация, (глубина, м)	Глубина слоя, см	Органическое вещество	Бугульды	Гуминовые вещества	Водоросль-ные вещества	Вещества хлороформного жстрак-та	Степень би-туминизации	Степень гу-мификации
<b>Илистые осадки</b>								
2 (45)	0—5	3,23	0,53	1,24	0,68	0,04	16,40	31,88
	5—15	2,67	0,45	0,91	0,79	0,02	16,85	34,08
	15—26	1,96	0,29	0,28	0,36	0,01	14,79	14,28
6 (3)	26—40	1,93	0,09	0,48	0,39	—	4,66	24,87
	0—5	1,91	0,22	0,64	0,65	0,02	11,51	33,50
	5—16	2,56	0,36	0,89	1,03	0,06	14,06	34,76
9 (21)	16—27	0,52	0,12	Следы	0,48	0,02	23,07	—
	27—35	0,33	0,05	Следы	0,30	0,01	15,15	—
	0—5	5,78	0,67	2,15	1,35	0,03	11,59	37,19
10 (24)	5—16	3,65	0,34	1,40	0,52	0,01	9,31	38,44
	16—32	3,47	0,21	1,62	0,91	0,006	6,05	46,68
	32—52	2,87	0,25	0,86	0,64	Нет	8,71	29,96
12 (26)	0—5	7,19	1,05	3,07	1,60	0,13	14,60	42,60
	5—16	5,56	0,58	0,99	0,95	0,01	10,43	17,81
	16—30	5,32	0,42	1,81	0,69	0,01	7,89	34,02
13 (19)	30—50	5,09	0,33	1,62	0,63	0,02	6,48	31,82
	0—5	7,26	1,48	2,27	1,33	0,04	20,38	31,26
	5—19	5,19	0,84	2,29	0,77	0,02	16,18	44,12
18 (63)	19—32	5,40	1,00	1,63	0,98	0,03	18,51	30,18
	32—50	5,21	0,79	0,39	0,85	0,03	15,16	7,48
	0—5	3,99	0,31	1,04	0,97	0,02	7,76	26,06
19 (45)	5—13	4,33	0,22	0,60	0,72	0,03	6,00	13,87
	0—5	3,84	0,37	1,31	1,72	Нет	9,63	34,11
	5—20	4,45	0,26	0,86	1,33	Нет	5,84	19,32
19 (45)	20—40	5,87	0,42	1,45	1,63	Нет	7,16	24,70
	40—60	6,39	0,57	1,13	1,09	0,02	8,92	17,68
	0—5	2,32	0,39	0,97	0,62	0,02	9,82	24,31
19 (45)	5—20	2,78	0,27	0,83	0,94	0,01	5,65	17,36
	20—35	2,71	0,38	0,17	1,16	0,32	8,15	25,11
	35—42	3,90	0,63	2,17	1,43	0,02	9,38	32,34
<b>Песчаные и раковинные осадки</b>								
4 (13)	Смешан-ный	0,28	0,08	0,04	0,10	0,02	28,57	14,29
5 (5,5)	То же	0,29	0,09	0,05	0,12	0,02	31,04	17,24
7 (13)	» »	0,21	0,06	0,01	0,11	0,004	28,57	4,76
8 (12)	» »	0,29	0,09	0,07	0,10	0,02	31,04	24,14
15 (10)	» »	0,38	0,12	нет	0,18	0,01	31,58	—
16 (11)	» »	0,34	0,09	0,07	0,15	0,01	26,47	20,58
17 (21)	» »	0,38	0,11	0,08	0,14	0,004	28,94	21,05
<b>Илисто-песчаные осадки</b>								
3 (27)	0—5	0,77	0,28	0,04	0,33	0,01	36,36	5,19
	5—15	0,60	0,23	0,02	0,22	0,01	38,33	3,33
11 (9)	0—5	2,46	0,37	0,15	0,39	0,07	15,04	6,09

Продолжение табл. 3

Стация, (глубина, м)	Глубина слоя, см	Органическое вещество	Вугляходы	Гуминовые вещества	Водораство- римые веще- ства	Вещества хлороформно- ного экстрак- та	Степень би- туминазация	Степень гу- минификация
14 (11, 5)	5—19	2,22	0,21	0,11	0,43	0,22	9,45	4,95
	0—5	2,09	0,60	0,34	0,49	0,06	28,70	16,26
	5—13	2,51	0,40	0,66	0,53	0,12	15,93	26,29
	13—30	2,49	0,46	0,56	0,45	0,10	18,47	22,49
	30—42	2,36	0,37	0,29	0,28	0,29	15,68	12,28

хлороформного экстракта, достигающие в загрязненных районах 0,07—0,29%. Этому в значительной степени способствует устойчивость углеводов против микробиологических процессов окисления.

Таким образом, своеобразные природные факторы способствовали формированию в северо-западной части Черного моря грубодисперсных донных осадков, обладающих в основном окислительной средой. На этом фоне выделяются осадки портов с их восстановительной средой и ясно выраженным запахом нефти. Последнее указывает на неблагоприятное воздействие антропогенного фактора, который вызывает изменение природных свойств морских донных осадков.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агрохимические методы исследования почв. Изд-во АН СССР, М., 1965.
- Архангельский А. Д., Страхов Н. М. Геологическое строение и история развития Черного моря. Изд-во АН СССР, 1937.
- Барковская М. Г. Закономерности распределения донных осадков на шельфе советских берегов Черного моря.— Тр. ИОАН, 1961. 53.
- Бордовский О. К. Накопление и преобразование органического вещества в морских осадках. «Недра», М., 1964.
- Бордовский О. К. Процессы накопления и пути преобразования органического вещества в океанических донных осадках.— В кн.: Химические процессы в морях и океанах. «Недра», М., 1966.
- Вихренко Н. М. Распределение и состав органического вещества в поверхностном слое осадков Атлантического океана. — В кн.: Химические процессы в морях и океанах. «Наука», М., 1966.
- Временные методические указания по анализу морских волн и донных отложений. ГОИН, М., 1970.
- Горбатенький Г. Г. Использование диффузионного метода Конвея для определения аммонийного азота в природных и сточных водах.— Биологические ресурсы водоемов Молдавии, 1965. 3.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР, М., 1963.
- Казиков Е. И. Методика компонентного анализа органического вещества сапропелей. Методика изучения сапропелевых отложений, I, 1953.
- Кленова М. В. Геология моря, М., 1948.
- Миронов О. Г. Результаты санитарного исследования морских осадков у берегов.— Здравоохранение Белоруссии, 5, 1961.
- Миронов О. Г. Санитарное состояние акватории Феодосия.— Гигиена и санитария, 6, 1963.
- Миронов О. Г. О распределении загрязнений в донных осадках у берегов



- приморских городов.— В кн. Океанографические исследования Черного моря. «Наукова думка», К., 1967а.
- Миронов О. Г. К вопросу о загрязнении вод Черного моря нефтепродуктами.— В кн.: Динамика вод и вопросы гидрохимии Черного моря. «Наукова думка», К., 1967б.
- Миронов О. Г. Некоторые биологические аспекты самоочищения морей.— В кн.: Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 5, 1969.
- Невесский Е. Н. Некоторые данные о последниковой эволюции Каркинитского залива и накопления в нем донных осадков.— Тр. ИОАН, 1961, 48.
- Раузер Черноусова Д. М. Об источниках органического вещества и условиях его накопления в донных осадках морских бухт.— Нефтяное хозяйство, М., 1935, 2.
- Скопичев Б. А. Некоторые результаты изучения органического вещества в морских водах применительно к познанию процессов осадкообразования. Изд-во АН СССР, М., 1961.
- Старикова Н. Д. Органическое вещество в жидкой фазе морских и океанских осадков.— Тр. ИОАН, 1961, 50.
- Страхов Н. М. К познанию закономерностей и механизма морской седиментации.— Изв. АН СССР, сер. геол. 1947, 2.
- Zo Bell G. E. The occurrence effects and late of oil polluting the sea. Pergamon Press. London, 1964.

#### PHYSICO-CHEMICAL INDICES OF BOTTOM SEDIMENTS IN THE NORTH-WESTERN PART OF THE BLACK SEA

L. N. Kiryukhina

##### Summary

Physico-chemical indices of bottom sediments in the north-western part of the Black sea were studied from the view point of their contamination with organic substances. Sedimentation factors favoured in this shallow-water region the formation of coarse-disperse sediments with admixture of shell detritus possessing an oxidative medium. The port sediments were distinguished by dark colouration, admixtures of anthropogenic origin, oil smell. Differences were observed not only in morphological properties, but also in chemical composition. The following substances were accumulated in the port sediments: organic matter, bitumens, biogenic elements (carbon and nitrogen), substances of chlorophorm extract. Everything above points to bottom sediment contamination with organic matters, oil and oil products, included.

#### О РАЗЛИЧНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ К НЕФТЯНОМУ ЗАГРЯЗНЕНИЮ ФРАКЦИЙ

ДНК *rotysiphonia orasa*

И. А. Дивавин

Общезвестно значение ДНК в хранении и передаче наследственной информации. Особое значение имеет та часть ДНК, на которой происходит синтез РНК, контролирующей синтез специфических белков.

Изменения, происходящие в этой части ДНК под влиянием внешних факторов, имеют огромное значение, так как они приводят к нарушению процессов транскрипции и трансляции. Известно, что

внешнее воздействие на живые организмы приводит к двойным разрывам полинуклеотидной цепи ДНК.

При деполимеризации ДНК образуются фрагменты различной длины и молекулярного веса, в связи с чем этот процесс может быть обнаружен фракционированием ДНК на колонках с ионообменниками и молекулярными ситами. Для этой цели применялись ДЭА-целлюлоза (Кузин и др., 1960), эктеола-целлюлоза (Бендич и др., 1960), ДЭАЭ-сефадекс А-50 (Броун и др., 1969), ДЭАЭ-сефадекс А-25 (Ибрагимов и др., 1971).

Целью нашей работы было выявление изменений полимерности некоторых фракций ДНК *Polysiphonia opaca* под влиянием нефти в опытах *in vivo* и *in vitro*.

Несмотря на огромное количество исследований по влиянию на ДНК ионизирующих излучений и других факторов, данных о действии нефти на ДНК ни в отечественной, ни в зарубежной доступной нам литературе, обнаружить не удалось, хотя этот фактор приобрел в настоящее время большое значение в связи с интенсивным процессом загрязнения морей нефтью и нефтепродуктами.

Сбор водорослей производили в период интенсивного наращивания биомассы и активизации обменных процессов (март 1972 г.).

Опыты *in vivo* проводили в аквариумах, где создавали концентрацию ромашкинской нефти 1 мг/л и помещали в них водоросли (около 20 г на 3 л морской воды). Одновременно ставился контроль. По истечении времени опыта (72 ч), водоросли отмывали от нефти хлороформом, фиксировали в кипящем этаноле и дальнейшее выделение фракций ДНК и их очистку проводили по методу Конарева *с*отр. (1966).

Опыты *in vitro* проводили, добавляя нефть до концентрации 10 мг/л к ДНК в стандартном солевом растворе (0,15 М NaCl—0,015 М цитрат натрия). Через 72 ч к раствору добавляли равный объем хлороформа, осторожно встряхивали и раствор ДНК отщепляли центрифугированием. Выделенные фракции лабильной и стабильной ДНК разделяли по степени полимерности на колонках (10 × 150 мм) с эктеола-целлюлозой и ДЭАЭ-сефадексом А-25. Для эктеола-целлюлозы использовали следующие элюенты: градиент 0—1 М NaCl, градиент 0—0,5 н. NH<sub>4</sub>OH, 0,5 н. KOH; для ДЭАЭ-сефадекса А-25: 1 М NaCl, 0,1 н. NH<sub>4</sub>OH, 0,5 н. NH<sub>4</sub>OH. На эктеола-целлюлозе при градиентной элюции было получено много пиков, однако мы все пики, элюируемые одним растворителем, принимали за одну фракцию. При этом, естественно, отпадала надобность в градиентной элюции, поэтому на ДЭАЭ-сефадексе А-25 мы ее не применяли. Выход фракций оценивали по величине  $E_{260}$  и выражали в процентах. Скорость элюции для эктеола-целлюлозы 15 мл/ч, для ДЭАЭ-сефадекса А-25—45 мл/ч. Объем фракций 5 мл. Спектрофотометрические характеристики лабильной ДНК:  $E_{260}/E_{240}$ —2,06,  $E_{260}/E_{280}$ —2,28, стабильной ДНК соответственно—2,11 и 2,36.

На рис. 1—2 представлены полимерные спектры лабильной (1)

и стабильной (2) ДНК, полученные в опытах *in vivo* на рис. 3—4 в опытах *in vitro* на эктеола-целлюлозе и на рис. 5 полимерные

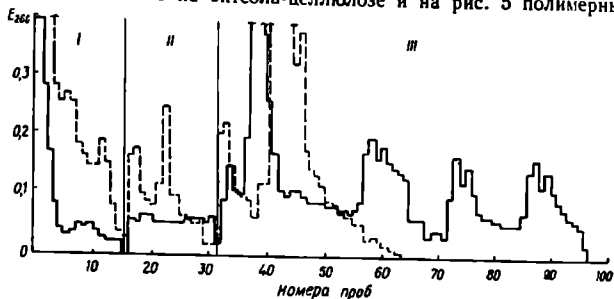


Рис. 1. Фракционирование лабильной ДНК на колонках с эктеола-целлюлозой в опыте *in vivo*.  
Здесь и на рис. 2—5 — I, II, III — номера фракций.

спектры лабильной (а и б) и стабильной (в и г) ДНК, полученные на ДЭАЭ-сефадексе А-25.

Основное различие при фракционировании ДНК на различных колонках заключается в том, что на эктеола-целлюлозе (э-ц) под

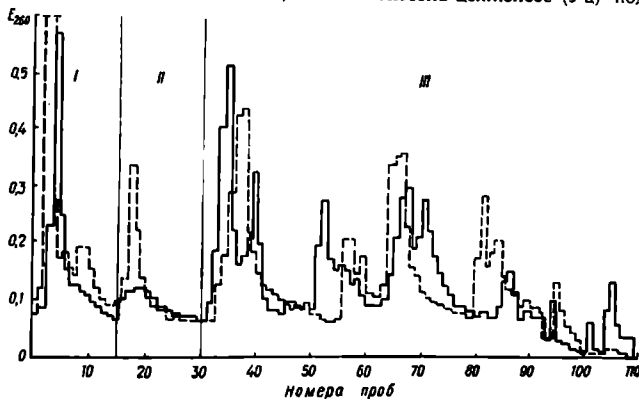


Рис. 2. Фракционирование стабильной ДНК на колонках с эктеола-целлюлозой в опыте *in vivo*.

действием нефти происходит уменьшение 3-й фракции и увеличение 1-й и 2-й, а на сефадексе А-25 уменьшение 2-й и 3-й и увеличение 1-й. Характер изменений (табл. 1) мы и оценивали исходя из этих фактов.

Кроме того, на э-ц основная масса ДНК извлекалась 0,5 н. КОН, а на сефадексе А-25 1 М NaCl. Судя по данным табл. 2, лабильная и стабильная ДНК в контроле не обладают резкими различиями в полимерности. Несколько выпадают из общей картины результаты, полученные для стабильной ДНК на э-ц в опытах *in vitro*, где нам, видимо, не удалось избежать деградации ДНК в процессе выделения. Различное количественное распределение фракций на э-ц и сефадексе А-25 связано, вероятно, со свойствами обменников и исходной полимерностью ДНК.

Таблица 1  
Изменение содержания фракций ДНК (в относительных %)

Условия опыта	Эктеола-целлюлоза		ДЭАЭ-сефадекс А-25	
	1+2	3	1	2+3
<i>in vivo</i>				
Лабильная ДНК, контроль	100	100	100	100
Опыт, 1 мл/л	200	68	116	67
Стабильная ДНК, контроль	100	100	100	100
Опыт, 1 мл/л	114	93	104	81
<i>in vitro</i>				
Лабильная ДНК, контроль	100	100	100	100
Опыт, 10 мл/л	250	25	127	23
Стабильная ДНК, контроль	100	100	100	100
Опыт, 10 мл/л	122	31	114	44

Примечание. Здесь и в табл. 2 — 1, 2, 3 — номера фракций

Как видно из рис. 1 и 2, в опытах *in vivo* у стабильной ДНК спектры почти полностью совпадают, исключение составляет лишь 2-я фракция, где обнаружено достоверное ( $p < 0,001$ ) увеличение под влиянием нефти. В этих же условиях опыта полимерный спектр лабильной ДНК значительно отличается от контроля. Происходит резкое увеличение 1-й и 2-й фракций и значительное уменьшение 3-й, что указывает на интенсивный процесс деполимеризации. Достоверно изменяются ( $p < 0,001$ ) все фракции (табл. 1).

Сходная картина наблюдается при фракционировании на колонках с ДЭАЭ-сефадексом А-25 рис. 5, (а и в, табл. 1). У лабильной ДНК выявлено достоверное ( $p < 0,001$ ) уменьшение 3-й фракции и увеличение ( $p < 0,01$ ) низкополимерной 1-й, у стабильной достоверно ( $p < 0,001$ ) уменьшение содержания 3-й фракции. Таким образом, лабильная ДНК в опытах *in vivo* проявляет большую чувствительность к действию нефти в концентрации 1 мл/л.

Опыты *in vitro* проводились с концентрацией нефти 10 мл/л, так как ранее проведенные опыты с более чувствительной к нефти *Grateloupia dichotoma* показали, что концентрация 1 мл/л в опытах

Таблица 2  
Количественное содержание фракций ДНК (в %)

Условия опыта	Эктеола-целлюлоза			ДЭАЭ - сефадекс А-25		
	1	2	3	1	2	3
<i>in vivo</i>						
Лабильная ДНК, контроль	16,5 ± 0,4	7,8 ± 0,2	75,7 ± 1,6	71,9 ± 2,5	12,3 ± 0,6	15,8 ± 0,6
Опыт, 1 мА/л	35,4 ± 0,6	13,1 ± 0,4	51,5 ± 2,2	83,8 ± 1,8	12,0 ± 0,5	4,2 ± 0,1
Стабильная ДНК, контроль	22,4 ± 0,3	9,9 ± 0,2	67,7 ± 1,3	80,8 ± 2,5	10,0 ± 0,4	9,1 ± 0,3
Опыт, 1 мА/л	24,0 ± 0,8	12,9 ± 0,4	63,1 ± 3,3	84,4 ± 1,8	9,6 ± 0,1	6,0 ± 0,3
<i>in vitro</i>						
Лабильная ДНК, контроль	21,8 ± 1,1	11,5 ± 0,3	66,7 ± 2,9	73,4 ± 1,6	13,1 ± 0,3	13,5 ± 0,6
Опыт, 10 мА/л	62,6 ± 2,5	20,7 ± 0,8	16,7 ± 0,6	93,8 ± 3,1	1,0 ± 0,1	5,2 ± 0,2
Стабильная ДНК, контроль	64,8 ± 2,2	10,5 ± 0,4	24,7 ± 0,7	79,6 ± 2,1	12,2 ± 0,4	8,2 ± 0,3
Опыт, 10 мА/л	74,6 ± 2,8	17,6 ± 0,4	7,8 ± 0,2	91,0 ± 3,3	6,8 ± 0,2	2,2 ± 0,1

*in vitro* не приводит к каким-либо изменениям в полимерности исследуемых фракций ДНК.

Как видно из полученных результатов (рис. 3, 4, 5, в, г; табл. 1), в опытах *in vitro* как в лабильной, так и в стабильной ДНК

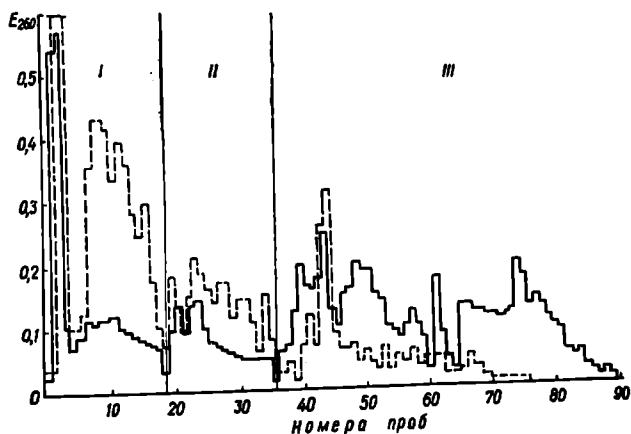


Рис. 3. Фракционирование лабильной ДНК на колонках с эктеола-целлюлозой в опыте *in vitro*.

происходят изменения, связанные со значительным уменьшением 2-й и 3-й фракций и увеличением 1-й.

Таким образом, прямое действие больших концентраций нефти приводит к деполимеризации ДНК, но подобные концентрации создаются в морях практически очень редко. Гораздо более вероятно

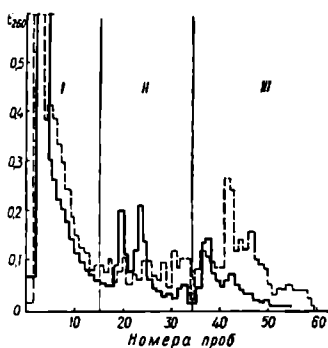


Рис. 4. Фракционирование стабильной ДНК на колонках с этанола-целлюлозой в опыте *in vitro*.

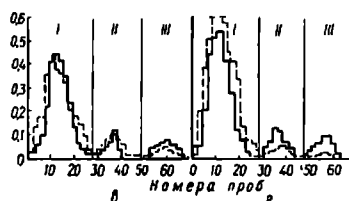
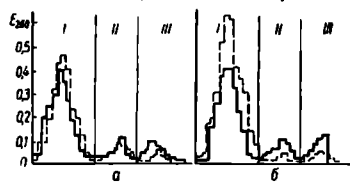


Рис. 5. Фракционирование ДНК *Polyisiphonia orata* на колонках с ДЭАЭ — сефадексом А-25:

а — лабильная ДНК *in vivo*, б — то же *in vitro*, в — стабильная ДНК *in vivo*, г — то же *in vitro*.

создание концентраций в пределах до 1 мл/л. Такие концентрации создаются в районах морской добычи нефти, при аварийных ситуациях, причем большие количества нефти могут прибывать к берегу и таким образом оказывать влияние на прибрежные растительные и животные организмы.

Так как концентрации 1 мл/л в опытах *in vitro* у *Grateloupia dichotoma* не влияют на полимерность ДНК, то это может являться косвенным доказательством в пользу непрямого действия нефти в такой концентрации в опытах *in vivo*.

Предполагается, что стабильная ДНК обладает генетической активностью, и, следовательно, действие нефти в концентрации 1 мл/л *in vivo* не приводит к серьезным изменениям генетической информации. Однако более значительные изменения метаболически активной лабильной ДНК, которая, видимо, связана с функционированием в качестве матрицы для синтеза некоторых форм РНК, могут приводить к нарушениям механизма передачи наследственной информации, так как процесс трансляции и синтеза белка связан с полимерностью ДНК. Фракция лабильной ДНК обладает также и большей радиочувствительностью по сравнению со стабильной.

Следует также отметить, что действие нефти *in vivo* в концентрации 1 мл/л приводит к снижению (на 25%) содержания нуклеиновых кислот (как РНК, так и ДНК) в *Polysiphonia opaca*. Такое

	РНК	ДНК	Сумма
Контроль	5391 ± 112	1136 ± 21	6527
Опыт	4051 ± 29	861 ± 22	4912

уменьшение может являться следствием замедления синтеза нуклеиновых кислот или разрушением уже готовых молекул под действием нефтяного загрязнения.

Таким образом, при помощи ионообменной хроматографии выявлены изменения, происходящие в первичной структуре ДНК под влиянием нефти в концентрации 1 мл/л в опытах *in vivo* и в концентрации 10 мл/л в опытах *in vitro*. Показана большая чувствительность к нефтяному загрязнению лабильной ДНК.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бендич А., Пал Г., Розенкранц Г., Розов М. Изучение дезоксирибонуклеиновых кислот при помощи ионообменных смол.— В кн.: Биологическое воспроизведение макромолекул. «Мир», М., 1960.
- Броун Р. Г., Степанова И. С., Фам-Куанг-Тунг. Фракционирование нуклеиновых кислот на ДЭАЭ-сепадексе А-50.— Укр. биохим. журн., 1969, 41.
- Ибрагимов А. П., Дивавин И. А., Арипджанов Ш. А. Изучение последовательности пиримидиновых олигонуклеотидов и физико-химических свойств ДНК проростков хлопчатника в норме и после  $\gamma$ -облучения семян.— Радиобиология, 1971, 11.
- Конарев В. Г., Гилязетдинов Ш. Я., Тютюрев С. Л. О лабильной и метаболической активной ДНК.— ДАН СССР, 1966, 166.
- Кузин А. М., Стручков В. А., Стражевская Н. Б. О характере изменений полимерного спектра ДНК при  $\gamma$ -облучении ее растворов.— ДАН СССР, 1960, 130.

#### ON DIFFERENT SENSITIVITY OF THE *POLYSIPHONIA OPACA* DNA FRACTIONS TO OIL CONTAMINATION

I. A. Divavin

#### Summary

The effect of oil 1 ml/l concentration *in vivo* and 10 ml/l *in vitro* was studied as applied to polymerity of some *Polysiphonia opaca* DNA fraction. By means of ion-exchange column chromatography on ecteola-cellulose and DEAE-Sephadex A25 it is shown that oil 1ml/l concentration in experiments *in vivo* and 10 ml/l *in vitro* result in depolymerization of both labile and stable DNA, the former being more sensitive to the oil effect. It is supposed that DNA depolymerization *in vivo* is evoked not by direct oil effect but probably by activation of DNAses. A 25% decrease in nucleic acid (DNA and RNA) content in *Polysiphonia opaca* is observed.

## Содержание

Дехник Т. В., Киселева М. И. Владимир Алексеевич Водяницкий — гидробиолог и организатор науки . . . . .	5
Водяницкий В. А., Заика В. Е., Чухчий В. Д. Сравнительное изучение морей Средиземноморского бассейна . . . . .	22
Калугина-Гутник А. А. Биология и продуктивность массовых видов фитобентоса Черного моря . . . . .	29
Зиннова А. Д. и Калугина-Гутник А. А. Сравнительная характеристика флоры водорослей южных морей . . . . .	43
Куликова Н. М. Продукция надземной фитомассы морских цветковых растений в Черном море . . . . .	51
Маккавеева Е. Б. Продукция массовых видов биоценоза цистозеры Киселева М. И. Структура донного биоценоза <i>Modiolus phaseolinus</i> у побережья Кавказа . . . . .	57
Долгопольская М. А., Брайко В. Д. Значение организмов обрастания в продуктивности прибрежных районов Черного моря . . . . .	70
Островская Н. А., Петипа Т. С. Математическая модель для определения продукции ночесветки <i>Noctiluca miliaris</i> S. ug. в море . . . . .	81
Заика В. Е. Соотношение продукции и метаболизма популяции . . . . .	90
Ерохин В. Е. Роль внешних органических метаболитов водорослей в энергетическом бюджете некоторых морских беспозвоночных . . . . .	101
Финенко З. Э., Крупаткина-Акиннина Д. К. Влияние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей . . . . .	111
Петипа Т. С., Моисеев А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. Питание и баланс энергии у тропических copepod . . . . .	120
Петипа Т. С., Моисеев А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. Роль детрита и гумуса в питании и балансе энергии веслоного рачка <i>Undinula darvini</i> Scott. . . . .	136
Павлова Е. В. Потребление кислорода и подвижность в опытных условиях у некоторых животных тропического планктона . . . . .	153
Сажина Л. И. Темп размножения пелагических <i>Soropoda</i> Черного и Средиземного морей . . . . .	160
Миронов Г. Н. Энергетические траты на движение у черноморской медузы <i>Rhizostoma pulmo</i> Кгапр . . . . .	175
Яковлева К. К., Шульман Г. Е. Динамика содержания жира в печени и мышцах черноморской скорпены . . . . .	182
Чепурнов А. В., Ткаченко Н. К. Количественная и качественная характеристика липидов нерестовых самок и потомства в период эмбрионального развития бычка-кругляка Азовского моря . . . . .	194
Овен Л. С. Многопорционном нересте морских рыб . . . . .	200
Богданова А. К. Косвенная оценка сезонного колебания водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив . . . . .	206
Добржанская М. А. Содержание и распределение фосфатов в Красном море и Аденском заливе . . . . .	214
Белогорская Е. В. Распределение биомассы фитопланктона в Красном море и Аденском заливе . . . . .	228
Нарусевич Т. Ф. О вертикальном распределении фитопланктона и взаимосвязи его с прозрачностью в тропической Атлантике . . . . .	246
Миронов О. Г., Кучеренко М. И., Тархова Э. П. Нефтеокисляющие микроорганизмы в воде и донных осадках северо-западного района Черного моря . . . . .	260
Милоидова Н. Ю. Выживаемость черноморских мидий в условиях нефтяного загрязнения . . . . .	267
Кирюхина Л. Н. Физико-химические показатели донных осадков северо-западной части Черного моря . . . . .	274
Дивагин И. А. О различной чувствительности к нефтяному загрязнению фракций ДНК <i>Polysiphonia orasa</i> . . . . .	282
	291



УДК 001 (09) Владимир Алексеевич Водяницкий — гидробиолог и организатор науки. Деханик Т. В., Киселева М. И. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 5—21

Дан обзор трех основных направлений работ члена-корреспондента АН УССР В. А. Водяницкого: исследование иктопланктона Черного моря; изучение его биологической продуктивности и теоретическая разработка проблемы биологической продуктивности морей; теоретическое обоснование процесса водообмена в Черном море. Кратко освещается научно-организационная деятельность В. А. Водяницкого.

Рис. 3.

УДК 577.472 (26) Сравнительное изучение морей Средиземноморского бассейна. Водяницкий В. А., Зайка В. Е., Чухчица В. Д. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 22—29

В докладе, подготовленном к 100-летию Института биологии южных морей АН УССР рассмотрены основные направления и итоги работ, выполненных сотрудниками Института в Средиземном море.

УДК 581.526.535 Биология и продуктивность массовых видов фитобентоса Черного моря. Калугина-Гутник А. А. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 29—42

На основании наблюдений в аквариуме и в природе за ростом и развитием водорослей в различные сезоны вычислена продукция некоторых ведущих форм макрофитобентоса (цистозыры и филлофоры) в Черном море. Наибольшая продукция наблюдается в весенний и осенний периоды. Летом и зимой происходит снижение темпа роста у макрофитов. Темп продуктивности связан с циклами развития растений. В среднем у советских берегов Черного моря общая годовая продукция макрофитов достигает около 10 млн. т сырой массы. Библиогр. 29, табл. 2.

УДК 581.572 Сравнительная характеристика флоры водорослей южных морей. Зиннова А. Д. и Калугина-Гутник А. А. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 43—51

Приводится сравнительная характеристика флоры водорослей — макрофитов Каспийского, Азовского, Черного, Средиземного и Красного морей. На основании анализа фитогеографического состава и происхождения альгофлоры определено положение каждого водоема в системе южных морей. Библиогр. 29, табл. 3.

УДК 581.141:577.472 Продукция наземной фитомассы морских цветковых растений в Черном море. Куликова Н. М. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 51—56

В результате ежемесячных определений биомассы методом квадратных рамок (0,25 м<sup>2</sup> по 2 или 4 повторности) *Zostera marina*, *Z. nana*, *Ruppia spiralis*, *Potamogeton pectinatus* в Севастопольской бухте рассчитана их суточная, годовая и удельная продукция. Прирост не одинаков на разных глубинах и в различные годы. Наибольший темп прироста у изучаемых видов наблюдался весной (апрель — май) и в летне-осенний период (июль — октябрь), наименьший — зимние месяцы (декабрь — февраль). Библиогр. 12, табл. 4.

УДК 577.4 Продукция массовых видов биоценоза цистозыры. Маккаева Е. Б. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 57—70

Планктонические животные в биоценозе цистозыры имеют среднегодовую биомассу более 300, а растительные — около 270 г/м<sup>2</sup>; их продукция за год составляет около 3 кг/м<sup>2</sup> у первых и около 2 кг/м<sup>2</sup> — у вторых. Брюхоногие моллюски дают продукцию около 1800, ракообразные — около 200 и полихеты — около 80 г/м<sup>2</sup>. Суммарная годовая продукция животных в биоценозе около 5 кг/м<sup>2</sup>. Удельная суточная продукция в среднем для всех беспозвоночных составляет около 0,02. Суммарная годовая продукция растительной части биоценоза более 20 кг/м<sup>2</sup>. Годовое потребление продукции водорослей фитофагами составляет 20%. Библиогр. 36, табл. 7.

УДК 577.4 Структура донного биоценоза *Modiolus phaseolinus* у побережья Кавказа. Киселева М. И. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 70—80

Рассмотрена структура донного биоценоза *Modiolus phaseolus* в районе Туапсе при переходе от его верхней границы (глубины 50 м) к нижней (глубина 90 м). Наблюдается изменение видового состава бентоса у границ биоценоза. Так, на глубине 50 м зарегистрированы 41 вид бентосных животных, на глубине 90 м — только 21 вид. Различия видового состава в зонах верхней и нижней границы значительно больше, чем между центром и пограничными зонами биоценоза. У верхней границы биоценоза преобладают по численности фаулолиты длиной 7 мм, тогда как у нижней границы его — длиной 10 мм. Глубины расположения вертикальных границ и центра биоценоза в различных районах моря могут не совпадать, но общие закономерности структуры биоценоза при переходе от верхней границы к нижней сохраняются. Библиогр. 9, рис. 3.

УДК 677.472:677.476; 674.6 Значение органоизмов обрастания в продуктивности прибрежных районов Черного моря. Долгопольская М. А., Брайко В. Д. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 81—91

Определена роль обрастателей в продуктивности прибрежных районов моря.

В зимне-весенний период массовыми в планктоне являются инфузории и гидротипы. В обрастаниях появляются они на первых стадиях развития ценозов, образуя в феврале — мае «чистые» популяции.

Самым массовым видом, как в планктоне, так и в обрастаниях, являются блянусы. Личинки их встречаются круглогодично, особенно многочисленными они в мае-июле. Численность блянусов в обрастаниях в весенне-летние месяцы может превышать 600 тыс. инд./м<sup>2</sup>. В осенне-осенний период обычны в планктоне личинки индий.

Таким образом, несмотря на сравнительно обедненный видовой состав массовых видов обрастания, роль их личинок в продуктивности планктона прибрежных районов моря весьма значительна и в среднем они могут составлять до 35, а в отдельных периоды до 74% общей массы зоопланктона. Библиогр. 8, рис. 2, табл. 1.

УДК 697.691.696 Математическая модель для определения продукции ночесветки *Noctiluca miliaris* S. u. r. в море. Островская Н. А., Петипа Т. С. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 91—100

Предложена математическая модель для определения продуктивности *Noctiluca miliaris* непосредственно в море с учетом процессов роста, отмирания, разрушения отмерших особей и выедания *Noctiluca* веслоногим рачком *Calanula helgolandica*. Исходными данными послужили материалы суточной динамики численности и биомассы живой и мертвой *Noctiluca* в море. Величина продукции, рассчитанная по новой модели, в 3 раза превышает данные, полученные другими способами. Более высокие величины продукции *Noctiluca* обусловлены тем, что были учтены недоловленные сетями рачки.

Соотношение продукции и метаболизма популяции. Звонков В. Е. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 100—111

При анализе соотношения продукции и затрат на обмен в популяциях разных животных установлено, что целесообразно использовать коэффициент  $K_1$  — отношение продукции к ассимиляции энергии.

Эмпирические данные свидетельствуют, что максимальные индивидуальные  $K_2$  ряда животных на ранних стадиях их развития могут быть равны 70—80%. С помощью простых математических моделей иллюстрируется верное предположение, что  $K_2$  популяций возрастает с уменьшением продолжительности жизни особей; при этом у короткоживущих животных этот показатель приближается к 70—80%. Эмпирические данные подтверждают это предположение.

УДК 697 (29):691.126 Роль внешних органических метаболитов водорослей в энергетическом бюджете некоторых морских беспозвоночных. Ерохин В. Е. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 111—120

Установлено, что при концентрации трофически ценных компонентов рас-

творенного органического вещества (внешних метаболитов водорослей) близки к естественным, некоторые беспозвоночные компенсируют до 30—50% энергетических затрат на дыхание. Последнее показывает, что роль внешних органических метаболитов в питании беспозвоночных может быть достаточно велика. Однако следует подчеркнуть, что этот вопрос не решается однозначно для всех видов беспозвоночных, так как величины потребления внешних метаболитов могут различаться у некоторых беспозвоночных на 2—3 порядка. Библиогр. 31.

УДК 661.461:677.172 Влияние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей. Филейдо З. Э., Крупаткина-Акиннина Д. К.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 120—135

Исследовано действие различных концентраций неорганического фосфора на изменение скорости роста 7 видов диатомовых водорослей, изолированных из планктона Черного моря. У всех исследованных видов скорость деления клеток возрастает с увеличением концентрации фосфора в среде. Определены концентрации фосфора, выше которых скорость деления не лимитируется его содержанием в среде. За такую величину была выбрана концентрация, при которой  $V/V_m = 0,9$ . У исследованных видов эти концентрации находились в пределах 1—30 мгР/л. Самые высокие значения получены для относительно крупных видов. Между отношением поверхности клетки к ее объему и концентраций, лимитирующей рост, наблюдается тенденция к обратной зависимости. Рассчитаны минимальные величины содержания фосфора в клетках, которые составили  $0,6-4,0 \times 10^{-17}$  г-атР/мк<sup>3</sup>.

УДК 691.624.12 + 691.13 Питание и баланс энергии у тропических копепоид. Петипа Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 136—152

Изучен баланс энергии у 6 видов тропических копепоид при потреблении смешанной пищи (мелкие и крупные водоросли, животные, бактерии). Получены зависимости рациона и усвоенной его части от веса тела. Оценена роль разной пищи в рационе. Описан суточный ритм в питании. Подтверждено ранее высказанное предположение, что полное удовлетворение пищевых потребностей копепоид в относительно устойчивых тропических водах происходит только при потреблении смешанной, в том числе обязательно животной пищи. Библиогр. 17, рис. 2, табл. 7.

УДК 691.624.12 Роль детрита и гумуса в питании и балансе энергии веслоногого рачка *Undinula darwini* Scott. Петипа Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 153—160

Исследована роль свежего детрита и старого гумуса в питании тропического веслоногого рачка *Undinula darwini*. Показано, что значение свежего детрита аналогично роли живых водорослей, значение же гумуса ничтожно, хотя его усвоение вдвое выше, чем усвоение детрита. Обнаружено, что полное удовлетворение пищевых потребностей у изученных рачков, определенных по трапам на дыхальце, происходит только при потреблении смешанной пищи растительного и животного происхождения. Библиогр. 12, рис. 1, табл. 3.

УДК 691.624.1 + 691.12 + 663.7 + 693.8 Потребление кислорода и подвижность в опытных условиях у некоторых животных тропического планктона. Павлова Е. В.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 160—175

Методом замкнутых сосудов (объемом 30—40 мл) определены величины дыхания у планктонных животных тропической части Тихого океана, относящихся к 9 группам: Ctenophora, Medusae, Hydrozoa, Chaetopoda, Crustacea, Gastropoda, Chaetognatha, Appendicularia и Salpae.

Приведены зависимости величины скорости дыхания и интенсивности обмена от веса тела выраженного в калориях, у представителей этих групп. Визуально оценены подвижность животных в опытных сосудах. Более подвижные животные обладали наибольшей интенсивностью энергетического обмена, по сравнению

с малоподвижными. Высказывается мнение, что физиологическим исследованиям с планктонными животными должны предшествовать этологические наблюдения. Библиогр 9 рис. 10, табл 4

УДК 595.341 : 691.16 Темп размножения педагических *Soropoda* Черного и Средиземного морей. Сажина Л. И.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей «Наукова думка», К., 1974, с. 175—182

В условиях экспериментального содержания при различных температурных условиях определены величины кладок, длительность эмбрионального и науплиального этапов развития массовых *Soropoda* Черного и Средиземного морей. Величины кладок установлены у 22 видов, обитающих в Средиземном море, и 10 черноморских видов *Soropoda*.

Выяснен эмбриональный период развития у 14 видов средиземноморских видов, как правило, не превышающий одних суток. Более продолжителен эмбриональный период у черноморских видов.

Определена продолжительность науплиального периода 10 видов Средиземного моря. Установлено, что повышение температуры ведет к сокращению продолжительности науплиального периода.

УДК 591.175.7 : 693.753 (252.5) Энергетические траты на движение у черноморской медузы *Rhizosoma pulmo* Кга т р. Миронюв Г. Н.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей «Наукова думка», К., 1974, с. 182—184

Излагаются результаты наблюдений и экспериментов с медузой *R. pulmo* по определению темпа сокращений колокола, пути, проходного за одно сокращение, и силы тяги. Расчитаны средние скорости движения, длина пути, проходного медузами в сутки, и величина работы, совершаемой ими на этом пути. Вычислен кислородный эквивалент работы. Установлено, что отношение активного обмена к стандартному у медузы *R. pulmo* на один — два порядка выше, чем у креветок и бокоплавов, на один — два порядка выше, чем у туфельки и на три — четыре порядка выше, чем у черноморской *Noctiluca*. Библиогр. 14, рис. 5 табл. 2.

УДК 597.0/5—11 Динамика содержания жира в печени и мышцах черноморской скорпены. Яковлева К. К. и Шульман Г. Е.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей «Наукова думка», К., 1974, с. 194—199

Исследовали изменения содержания жира в печени и мышцах черноморской скорпены *Scorpaena porcus* L. на протяжении годового цикла. Жир экстрагировали этиловым эфиром в аппаратах Сокслета. Установлено, что основные запасы жира у скорпены сосредоточены в печени (10—26% массы органа). Содержание жира в мышцах очень мало (0,5—1,0%). Годовая динамика его в теле скорпены имеет «полициклический» характер. Уменьшение содержания жира в теле скорпены происходит при созревании, нересте, плохих условиях нагула и зимовке. Библиогр. 13, рис. 4, табл. 2.

УДК 697.0/5—11 Количественная и качественная характеристика липидов нерестовых самок и потомства в период эмбрионального развития бычка-кругляка Азовского моря. Чепуринов А. В. Ткаченко Н. К.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 200—206

Исследован состав липидов мышц, печени и гонад бычка-кругляка во время нереста. Получены характеристики отдельных фракций липидов у эмбрионов на различных стадиях развития. При эмбриональном развитии происходит расщепление фосфолипидов и окисление свободных жирных кислот. Количество нейтральных жиров вплоть до выклева остается практически стабильным. Обнаружено, что в зрелой икре по сравнению с печенью и мышцами фосфолипидов, триглицеридов и свободного холестерина содержится наибольшее количество. Отчетливые особенности липидного обмена в процессе эмбриогенеза указывают на значительную роль фосфатидов в период органогенеза. Триглицериды являются основным энергетическим источником на первых этапах постэмбрионального развития. Библиогр. 27 рис 1 табл 2

УДК 697.0/5—11 О многопорционном нересте морских рыб. Овен Л. С.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 206—213

На примере рыб южных морей дается описание многопорционного нереста, при котором самка за сезон выметывает 10, 20 и более порций икры. В основе такого нереста лежат различные типы созревания ооцитов. Особое внимание уделено рыбам с непрерывным типом созревания ооцитов, при котором многопорционного икротетания обеспечивается созреванием резервных ооцитов в течение нерестового сезона. Многопорционное икротетание свидетельствует о лабильности воспроизводительной системы рыб, позволяющей им четко реагировать на изменения окружающей среды, меняя интенсивность и продолжительность нереста. Биоморф. 34, табл. 1.

УДК 661.46 в 73 Косвенная оценка сезонного колебания водообмена через Баб-аль-Мандебский пролив. Б о г д а н о в а А. К.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 214—228

Анализируется годовой ход уровня, уклон уровенной поверхности, относительно среднегодового положения и испарение с поверхности моря. Рассчитывается положительная составляющая водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив. Превышение притока аденских вод в Красное море над оттоком в Аденский залив достигает максимума в сентябре в момент ослабления летнего муссона. Некоторое увеличение превышения притока аденских вод в море над стоком в залив отмечается также в апреле, в период перехода от зимнего муссона к летнему. Понижение положительной составляющей водообмена отмечается в зимнее время с минимумом в марте. Второй минимум в поступлении отмечается в июне.

Дается качественная характеристика интенсивности водообмена через Баб-эль-Мандебский пролив. Показано, что годовой ход полного водообмена имеет иной характер по сравнению с положительной составляющей водообмена. Водообмен усиливается в зимние месяцы. Библиогр. 17, рис. 4, табл. 4.

УДК 661.464 Содержание и распределение фосфатов в Красном море и Аденском заливе. Д о б р ж а н с к а я М. А.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 228—246

Приводятся данные по фосфатам для осенне-зимнего периода 1961—1962 и 1963 гг. В период наблюдений верхняя толща вод Красного моря характеризовалась нулевыми значениями фосфатов: в северной части до глубины 200 м, в южной — до 10 м. В Аденском заливе количество фосфатов на поверхности в ноябре 1963 г. составляло около 10 мкг/л (поправка на соленость не вводилась), в январе 1962 г., в части залива, примыкающей к каналу, преобладали «нулевые» фосфаты. Воды, поступающие через Суэцкий канал, в большинстве своем, обеднены фосфатами и при свале на глубины Красного моря снижают в них содержание фосфатов до 15 мкг/л. Библиогр. 9, рис. 5, табл. 6.

УДК 681.526.326 + 677.472 Распределение биомассы фитопланктона в Красном море и Аденском заливе. Б е л о г о р с к а я Е. В.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 246—260

Приводятся материалы по распределению биомассы фитопланктона, собранной зимой 1961/62 г., летом и осенью 1963 г. Выявлена зависимость в распределении биомассы от условий абнотической среды, в частности гидрологических и гидрохимических характеристик. Установлена связь между распределением биомассы фитопланктона и характером поступления вод Аденского залива. Отмечена общая тенденция в распределении фитопланктона в море: увеличение показателей количественного развития с севера на юг. Выявлены сезонные колебания величин биомассы фитопланктона. Максимум ее (215 мг/м<sup>3</sup>) наблюдался летом. Осенью и зимой величины биомассы были значительно ниже — соответственно 60,2 и 24,4 мг/м<sup>3</sup>. Колебания величин биомассы фитопланктона и изменение местоположения наиболее продуктивных районов в Красном море и Аденском заливе в значительной степени определяются изменениями циркуляций течений, обусловленных сезонными изменениями муссонных ветров. Библиогр. 36, рис. 3, табл. 3.

УДК 677.472 + 661.463.8 О вертикальном распределении фитопланктона и взаимосвязи его с прозрачностью в тропической Атлантике. Н а р у с е в и ч Т. Ф.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. «Наукова думка», К., 1974, с. 260—267

рассматривается вертикальное распределение величин, пропорциональной показателю ослабления направленного света в воде и численности фитопланктона, полученной с применением осадочного метода. Измерение прозрачности проявлялось с помощью логарифмического фотометра — прозрачнотметра.

Полученные данные показывают, что распределение как численности фитопланктона, так и прозрачности воды отображает гидрологическую структуру исследованного района. В планктоне наибольшего количества достигали мелкие клетки диаметром менее 16 мк.

Коэффициент линейной корреляции, вычисленный по величине показателя  $K_E$  и соответствующей ему численности фитопланктона, оказался равным  $0,84 \pm \pm 0,06$ . Библиогр. 13, рис. 1, табл. 1.

УДК 677.472.1 (26) Нефтеокисляющие микроорганизмы в воде и донных осадках северо-западного района Черного моря. Миронюв О. Г., Кучеренко М. И., Гарлова Э. П. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей «Наукова думка», К., 1974, с. 267—274

Из морской воды и донных осадков выделено 1111 чистых культур, из которых 380 росло на минеральной среде с нефтью и нефтепродуктами. Выделенные нефтеокисляющие микроорганизмы отнесены к родам *Pseudomonas*, *Pseudobacterium*, *Bacterium*, *Vibrio*, *Bacillus*. Наиболее высокая плотность нефтеокисляющего микробного населения как в воде, так и в донных отложениях, отмечается в портах и прилегающих к ним акваториях. Способностью образовывать пигменты обладали только бактерии, обитающие в морской гравитке. Библиогр. 12, рис. 2, табл. 1.

УДК 677.472.1 (26) Выживаемость черноморских мидий в условиях нефтяного загрязнения. Миловинова Н. Ю. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей «Наукова думка», К., 1974, с. 274—282

Исследовалась выживаемость мидий в условиях загрязнения морской воды различными сортами нефти, мазутом и в сточных водах нефтебазы. Отмечается высокая по сравнению с другими бентосными животными выносливость мидий к нефтяному загрязнению, что позволяет ставить вопрос о возможности использования мидий в комплексной биологической очистке морской воды от нефтепродуктов. Библиогр. 1, рис. 6, табл. 3.

УДК 677.472.1 (26) Физико-химические показатели донных осадков северо-западной части Черного моря. Кирюкчия Л. Н. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей «Наукова думка», К., 1974, с. 282—291

Изучались физико-химические показатели донных осадков северо-западной части Черного моря в аспекте загрязнения их органическими веществами.

Факторы осадкообразования способствовали образованию в этом мелководном районе грубодисперсных осадков с примесью раковинного детрита, обладающих окислительной средой. Осадки портов отличались темной окраской, примесями антропогенного происхождения, нефтяным запахом. Отличительные черты наблюдались не только в морфологических свойствах, но и в химическом составе. В них накапливались: органическое вещество, битумыды, биогенные элементы (углерод и азот), вещества хлороформного экстракта Библиогр. 22, рис. 3 табл. 3.

УДК 677.472.1 (26) О различной чувствительности к нефтяному загрязнению фракций ДНК *Polyarthra orata*. Дилавиан И. А. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей «Наукова думка», К., 1974, с. 291—297

Исследовалось влияние нефти в концентрации 1 м.г./л *in vivo* и 10 м.г./л *in vitro* на полимерность отдельных фракций ДНК *Polyarthra orata*. При помощи ионнообменной хроматографии на колониях с эктела целлюлозой и ДЭАЭ-сепадексом А 25 показано, что нефть в указанной выше концентрации приводит к деполимеризации как лабильной, так и стабильной ДНК, причем первая является более чувствительной к действию нефти. Предполагается, что деполимеризация ДНК *in vivo* вызывается не прямым действием нефти, а, видимо, активацией ДНК-аз. Отмечено уменьшение содержания нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) в *Polyarthra orata* на 26%. Библиогр. 6, рис. 6, табл. 2.