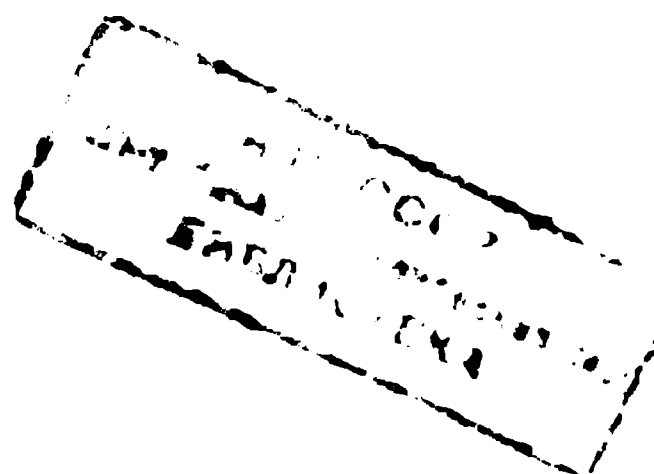


96
1141
А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ИНСТИТУТА ОКЕАНОЛОГИИ им. П. П. ШИРШОВА

Т о м 102

ЭКОСИСТЕМЫ ПЕЛАГИАЛИ ТИХОГО ОКЕАНА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1975

Сборник содержит результаты комплексных биолого-океанографических исследований экосистем пелагиали в районах экваториального и перуанского подъемов глубинных вод в восточной части Тихого океана. Приводятся новые сведения о структуре течений, распределении оптических характеристик, биогенных элементов, органического вещества и взвеси, биолюминесценции планктона. Детально описываются состав, распределение и метаболизм фито-, бактерио-, микро- и мезопланктона и микронектона. Рассматриваются математические модели процессов развития фитопланктона и суточных вертикальных миграций зоопланктона. Дана оценка продукции фито-, бактерио- и зоопланктона. Сборник рассчитан на океанологов, гидробиологов, экологов, специалистов рыбного хозяйства.

Ответственный редактор
проф. М. Е. ВИНОГРАДОВ

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящем томе рассматриваются результаты исследований экосистем пелагиали океана, проведенных в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов». Они явились продолжением исследований 44, 50 и 52-го рейсов нис «Витязь», результаты которых опубликованы в книге «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана» (1971) и в многочисленных журнальных статьях.

Все работы в рейсе были подчинены одной задаче — изучению экосистем пелагиали в районах интенсивных апвеллингов тропической зоны восточной Пацифики. Представляемый вниманию читателя том фактически является коллективной монографией, посвященной этому вопросу. В нем рассматриваются особенности абиотических компонентов экосистемы, роль в экосистемах фито- и бактериопланктона, структура зооцено сообщества, эколого-физиологические и энергетические характеристики сообществ, дается оценка продуктивности сообществ и их отдельных компонентов.

Наряду с сотрудниками Института океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР и его Атлантического и Южного отделений в рейсе принимали участие специалисты из Института биологии южных морей АН УССР, Института биологии внутренних вод АН СССР, Института физики СО АН СССР, Института эволюционной физиологии и биохимии АН СССР, Института биологии моря ДВНЦ АН СССР, Атлантического института рыбного хозяйства и океанографии, а также наши коллеги из Института экспериментальной биологии Польской Академии наук и Института рыбного хозяйства Польши.

**ИЗУЧЕНИЕ ЭКОСИСТЕМ ПЕЛАГИАЛИ
ВОСТОЧНО-ТИХООКЕАНСКИХ АПВЕЛЛИНГОВ
ВО ВРЕМЯ 17-го РЕЙСА НИС «Академик КУРЧАТОВ»**

М. Е. Виноградов

Овладение методами управления биологической продуктивностью океана — важнейшая задача, стоящая в настоящее время перед морской биологией. Существенным шагом в решении этой проблемы является изучение структуры и функционирования морских биологических сообществ, динамики их вещественного и энергетического обмена, т. е. процессов продуцирования органического вещества различными трофическими группами сообществ.

В Советском Союзе работы в этом направлении ведутся уже в течение ряда лет. В рамках программы исследования структуры и функционирования сообществ пелагиали океана Институтом океанологии им. П. П. Ширшова АН СССР на нис «Витязь» были проведены три специализированные экспедиции: 44 (1968/69 г.) и 50 (1971 г.) рейсы в западную экваториальную часть Тихого океана и 52 рейс (1972 г.) в Японское море. Институт биологии южных морей АН УССР на нис «Михаил Ломоносов» провел в 1973 г. рейс по той же тематике в южную часть Атлантического океана.

Исследования охватили широкий круг вопросов: гидрофизическая структура биотопа (воды); распределение лучистой энергии и различных форм биогенных элементов; процессы фотосинтеза фитопланктона; процессы создания первичной и бактериальной продукции и включение ее в пищевые цепи пелагиали; состав, распределение, энергетический баланс и продукция различных размерных и трофических групп зоопланктона; пространственная, трофическая и видовая структура сообществ и целый ряд других. Для исследований были разработаны новые методики и созданы новые аппаратные комплексы (Виноградов, 1971, 1972; Пастернак, Шушкина, 1973).

Полученные результаты позволили с новых позиций оценить ряд узловых моментов функционирования пелагических сообществ и более целенаправленно вести дальнейшие исследования. Они позволили углубить представления о сукцессивном развитии планктонных сообществ тропического океана и на этой основе создать математические модели их функционирования. Адекватность моделей удалось подтвердить полевыми материалами.

«Витязь» работал в западной части океана в сравнительно бедных жизнью тропических районах с довольно зрелыми сообществами, в которых деструкционные процессы преобладали над продукционными. Чрезвычайно важные для понимания развития сообществ начальные стадии сукцессии, характерные для районов интенсивных подъемов вод — апвеллингов — оставались неисследованными. Отсутствие данных о начальных стадиях развития сообществ не позволяло достоверно оце-

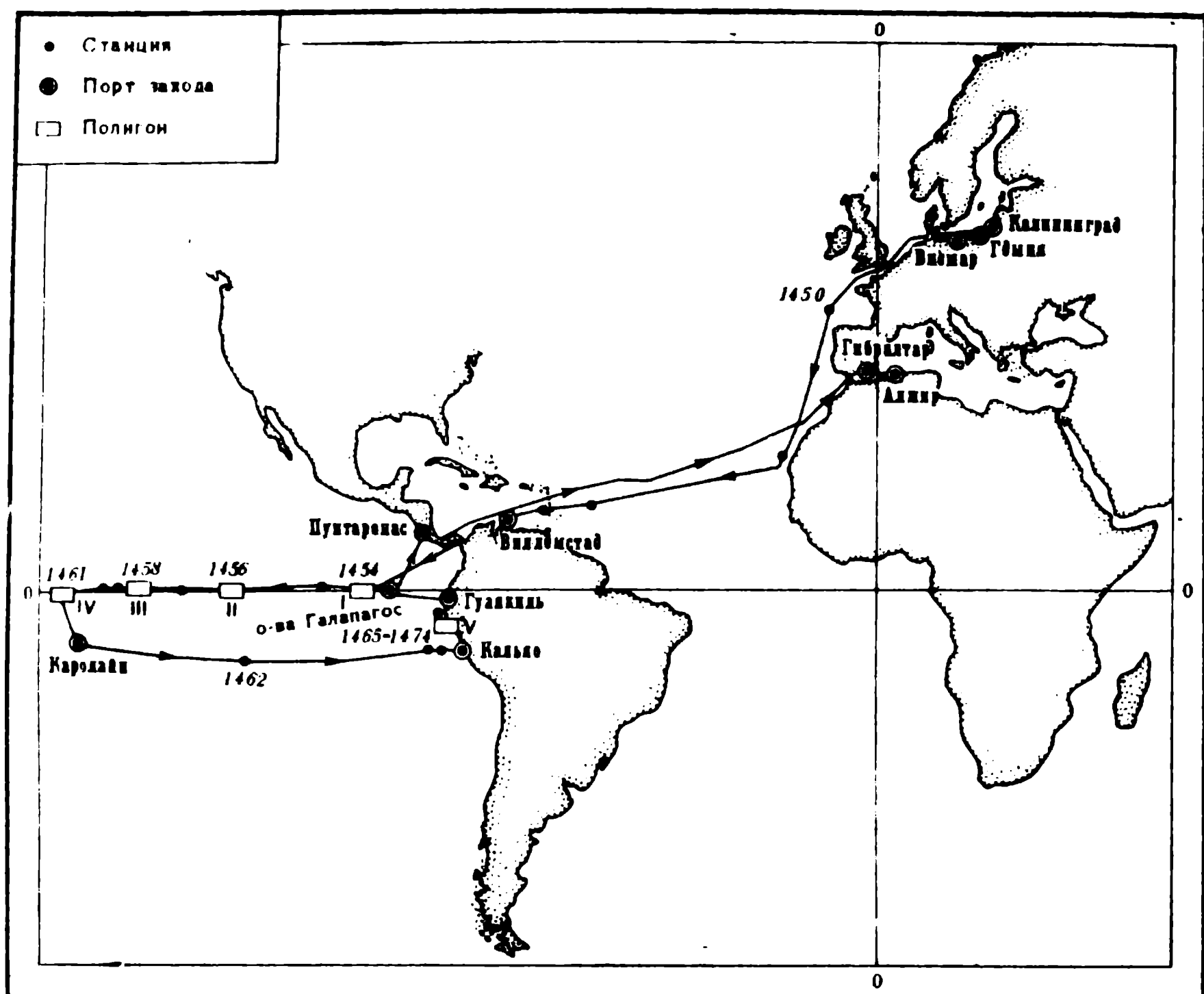


Рис. 1. Маршрут 17-го рейса нис «Академик Курчатов»

нить многие важные особенности сообществ, понижало обоснованность разрабатываемых моделей, а следовательно, точность прогнозирования поведения системы при изменении тех или иных ее параметров.

ЗАДАЧИ РЕЙСА

Наиболее интенсивные подъемы вод в Мировом океане наблюдаются в восточной экваториальной Пацифике, где близко соседствуют, с одной стороны, мощный прибрежный апвеллинг у Перу, а с другой — апвеллинг открытого океана на экваторе. Гидрологические особенности этих апвеллингов существенно различны, что должно определять и различия в структуре населяющих их сообществ.

Исследованию пелагических сообществ этих двух районов интенсивного подъема вод и был посвящен 17-й рейс нис «Академик Курчатов». Рейс проходил с 19 декабря 1973 г. по 4 апреля 1974 г. На экваторе между 97° и 155° з. д. было сделано четыре многосуточных полигона и несколько промежуточных станций. В районе перуанского апвеллинга выполнен разрез от мыса Пакасмайо ($7^\circ 25'$ ю. ш.) в океан. Прибрежная станция разреза была сделана в 2 милях от берега на глубине 18 м, а самая мористая в 130 милях от берега (рис. 1, 2).

Основной задачей работ экспедиции было изучение различных аспектов структуры, энергетического обмена и формирования сообществ верхнего продуктивного слоя пелагиали тропического океана, главным

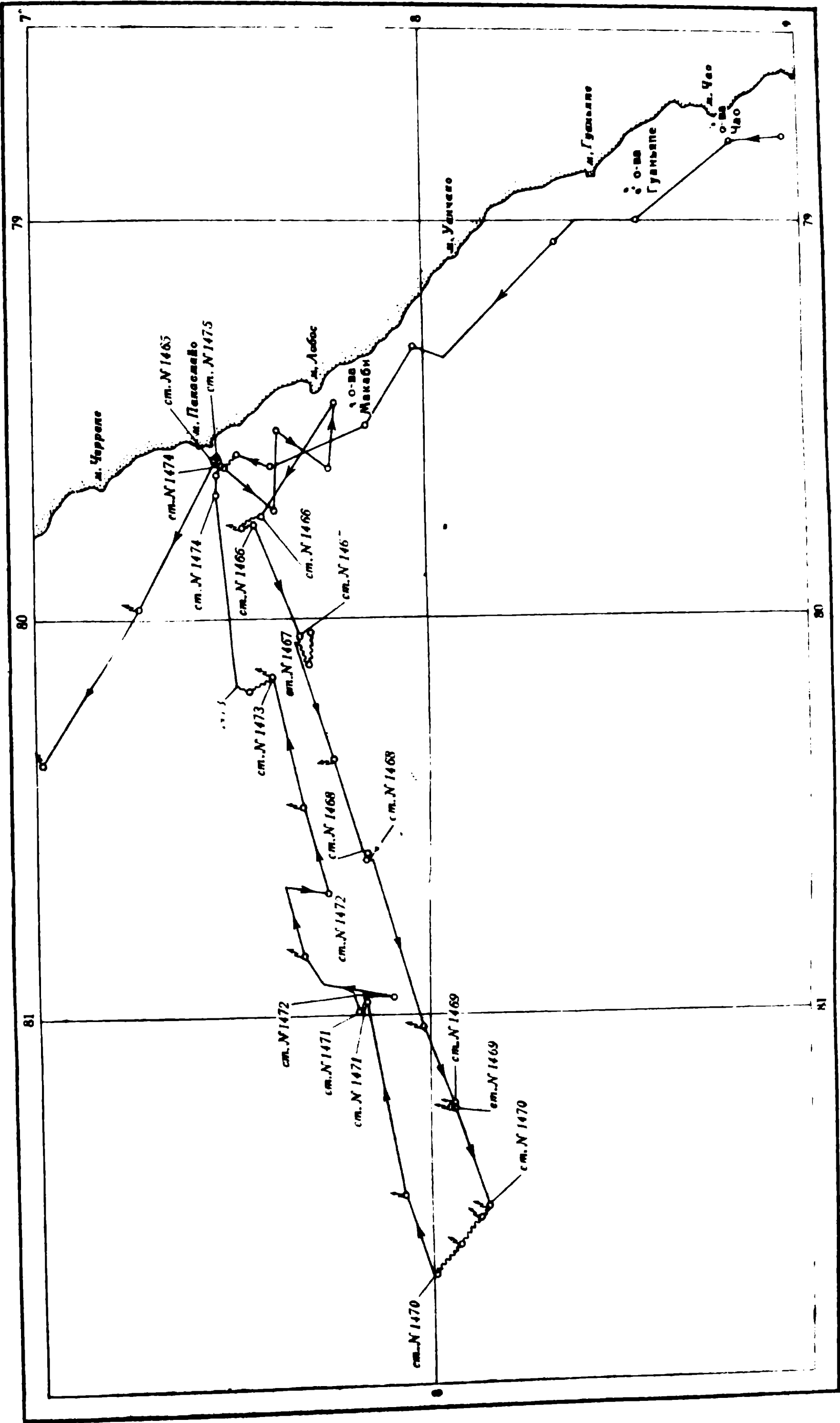


Рис. 2. Разрез от мыса Паксмайо через перуанский апвеллинг

образом в районах квазистационарных подъемов вод; исследование изменения структуры и энергетики сообществ на разных этапах их формирования; исследование связи пространственной и видовой структуры сообществ с их функционированием.

В соответствии с этими задачами в рейсе проводились исследования по двум направлениям.

1. Изучение видовой и пространственной структуры сообществ пелагиали. Оценка неоднородности распределения организмов на фоне неоднородностей внешней среды.

2. Изучение процессов динамики обмена энергии и вещества между основными компонентами сообщества.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основные принципы и методы исследований были теми же, что и в предыдущих рейсах, специализированных на изучении сообществ океанской пелагиали (см. сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана», 1971; Виноградов, 1973). Кроме того был разработан ряд новых направлений, использованы новые методы и методики, в результате чего получены данные, существенные для более глубокого понимания некоторых особенностей функционирования и особенностей пространственной структуры сообществ. Прежде всего это касается простейших и микрозоопланктона — их состава, распределения, интенсивности метаболизма и продукции, о которых при предыдущих исследованиях из-за существенных методических трудностей не было получено достаточно полного представления. Кроме того специальное внимание было обращено на исследования микроструктуры гидрофизических полей (температура, соленость, плотность) и связи с ней количественного распределения планктона, а также на методы определения некоторых физиологических параметров элементов экосистемы (например, изменений P/B -коэффициента фитопланктона), которые, судя по построенной ранее модели, оказывают большое влияние на развитие сообщества (Виноградов, Крапивин и др., 1975).

Среди новых методов исследований, специально разработанных для 17-го рейса нис «Академик Курчатов» или впервые широко использованных в практике морских биологических экспедиций, необходимо упомянуть следующие.

1. Впервые в практике полигонных биологических исследований выполнение стандартных гидрологических серий было полностью заменено зондированием термосолезондом, что дало возможность не только значительно сократить время работ, но и получать данные о микрораспределении температуры и солености и их временных изменениях практически любой скважности.

2. Применение подводного монохроматора с высоким спектральным разрешением (5 нм) позволило обнаружить неизвестные особенности спектра естественного излучения в богатых фитопланктоном водах и оценить влияние пигментов фитопланктона на характеристики светового поля в море и обратное влияние спектральных характеристик на перераспределение концентраций пигментов в популяциях фитопланктона.

3. Реализована возможность измерения флуоресценции растворенного органического вещества (РОВ), флуоресценции пигментов фитопланктона и мутности *in situ* с помощью одного погружаемого прибора — флуориметра ИПФ-70, что позволило достоверно сравнивать изменения этих величин по вертикали.

4. Разработан батифотометр, позволяющий зондировать распределение интенсивности биолюминесценции вплоть до поверхности в любое время суток.

5. Введен в качестве стандартного прибора зондирующий батифотометр, оснащенный шестью 6-литровыми батометрами с электромагнитным замыканием. Он дает возможность, одновременно с зондированием биолюминесцентного и температурного полей прицельно брать пробы воды с желаемой глубины.

6. Одним из наиболее существенных затруднений при сведении данных, характеризующих пространственную структуру экосистемы пелагиали и связь между ее отдельными элементами, являлась разновременность взятия проб для различных анализов. Как показали наблюдения, химические и биологические характеристики проб, взятых в двух последовательных батометрических сериях с одной и той же глубины, могут существенно различаться. Чтобы избежать этого затруднения, было введено в практику взятие серий проб 140-литровым батометром, что давало возможность получать материал для анализов гидрохимических показателей, взвеси, фито- и бактериопланктона, пигментов фитопланктона, простейших и микрозоопланктона из одной и той же пробы. Благодаря этому сравнимость получаемых данных существенно увеличивалась. Чтобы не пропустить при взятии проб узкие слои высокой концентрации планктона и взвеси, перед началом серии проводилось зондирование верхнего 200-метрового слоя с измерением температуры и солености (зонд АИСТ), прозрачности воды (зонд «Посейдон»), концентрации хлорофилла (флуориметр ИПФ-70) и интенсивности биолюминесценции (батифотометр). Глубины отбора проб выбирались в экстремальных точках полученных кривых или в слоях наибольших градиентов.

7. В массовых стандартных анализах определялись аммонийный азот, валовой фосфор (с персульфатным сжиганием и УФ-окислением), органический углерод в растворе, АТФ; разработаны и опробованы методики определения валового азота, растворенного железа и экспресс-метод определения растворенной кремнекислоты, позволяющий проводить анализ в проточных системах.

8. Методом ультрафильтрации растворенное органическое вещество морской воды разделялось на фракции с различным молекулярным весом, для каждой из них определялось содержание органического углерода, фосфора и ферментативная активность.

9. Разработан и использован для массовых определений метод измерения потребления фосфатов отдельно фитопланктоном и бактериопланктоном с помощью меченого фосфора с разделением планктона через нуклеопоровые фильтры (размер пор 5 мк).

10. Разработан и использован для массовых определений метод концентрирования проб микрозоопланктона, фитопланктона и наннопланктона обратной фильтрацией через нуклеопоровые фильтры с диаметром отверстий 5 и 15 мк. Фильтрация проводилась под слабым вакуумом в специальной камере с током воды снизу вверх, благодаря чему организмы не прижимались к фильтру и меньше повреждались и деформировались.

11. Для разделения каротиноидов фитопланктона был широко использован метод тонкослойной хроматографии.

12. Для оценки скорости дыхания микрозоопланктона (простейших, науплиев копепод длиной менее 1 мм) был разработан и использован микрореспирационный манометрический метод. Оригинальный прибор был сконструирован специально для рейса нашими польскими коллегами.

13. Был испытан и использован при серийных сборах мезопланктона электрический замыкатель планктонных сетей. Применение этого замыкателя позволяет точно вывести спускаемую на кабель-тросе сеть на нужную глубину по показанию датчика давления, контролировать вертикальные перемещения сети и замкнуть ее на желаемой глубине по команде с борта судна. При этом полностью исключаются ошибки, вытекающие из приближенного определения глубины нахождения сети по углу наклона троса у борта судна. Этот метод позволяет проводить облов по очень узким слоям и выявлять ускользавшие ранее от исследователей особенности вертикального микрораспределения планктона.

14. Был проведен опыт спуска разноглубинного трала Айзекса — Кидда на кабель-тросе с электрическим датчиком глубины. Этот метод позволяет вести трал на желаемой глубине, в том числе и непосредственно над дном. Первые спуски показали неточность ранее применявшейся оценки глубины хода трала по длине вытравленного троса и резкие колебания отношения длина троса : глубина хода трала при изменении режима движения судна, при тралении по и против течения.

15. Для сбора мезопланктона с небольших глубин были использованы серии горизонтально буксируемых замыкающихся сетей. Модели сетей и замыкающего устройства были специально разработаны для настоящего рейса и показали хорошую работоспособность.

Разработка методик исследований являлась необходимым и очень важным этапом изучения структуры и функционирования пелагических экосистем. Существенным успехом рейсов, проведенных по этой проблеме, явилось создание методологии полигонных биологических исследований, новых методик и аппаратных комплексов.

НАУЧНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ РЕЙСА

Результаты 17-го рейса нис «Академик Курчатов» нельзя рассматривать изолированно от материалов, полученных в 44, 50 и 52-м рейсах «Витязя», проводившихся по той же проблеме. Они существенно дополняют друг друга.

1. Материалы, полученные в рейсе, показали, что идеализованное представление о начальном моменте формирования экосистемы пелагиали, при котором к поверхности поднимается «пустая» вода, которая затем начинает «цвести» фитопланктоном, а потом в ней в заметном количестве развивается зоопланктон — достаточно полно реализуется только в тех районах, где происходит очень интенсивный подъем вод с большой глубины. Мы встретили подобную картину лишь на перуанском апвеллинге.

На экваторе, где подъем не столь интенсивен и в приповерхностные слои с небольшой глубины попадают воды течения Кромвелла, несущего с запада довольно зрелое сообщество, вся система уже в месте своего формирования на апвеллинге приобретает ряд особенностей, присущих сравнительно зрелым стадиям развития. В зависимости от конкретной гидрологической картины степень ее «зрелости» может быть большей или меньшей¹.

2. Получена оценка биомассы всех основных групп сообщества для разных условий и состояний системы. Впервые удалось разделить мел-

¹ Следует иметь в виду, что даже в районах наиболее интенсивных апвеллингов у берегов Перу или юго-западной Африки вода поднимается отдельными струями, создавая так называемые «пятна апвеллинга». Поэтому более молодые воды всегда соседствуют с более старыми, населенными сообществами разной степени зрелости. Они неизбежно и постоянно перемешиваются между собой.

кий ($<15 \text{ мк}$) и крупный ($>15 \text{ мк}$) фитопланктон, определить численность и биомассу простейших, включая инфузорий и гетеротрофных флагеллят. В результате со всей очевидностью выявилась огромная роль микрозоопланктона в сообществе (см. таблицу).

Биомасса различных групп планктона (в г/м^3) на основных полигонах на экваторе в слое 0—150 м

Номер полигона и станции	Координаты заякоренного буя (полигона)	Мелкий фитопланктон, $<15 \text{ мк}$	Крупный фитопланктон, $>15 \text{ мк}$	Весь фитопланктон	Бактерии	Радиолярии + фораминиферы	Инфузории + гетеротрофные жгутиковые	Простейшие	Наутили + мелкие копеподы	Сетевой зоопланктон
I, 1454	01°02' ю. ш. 97°03' з. д.	36,0	18,2	54,2	10,3	0,2	0,7	0,9	4,5	13,6
II, 1456	00°00' ю. ш. 122°05' з. д.	4,1	1,6	5,7	2,7	0,3	2,1	2,4	1,8	5,8
III, 1458	00°01' ю. ш. 139°41' з. д.	4,3	4,2	8,5	5,7	0,1	1,6	1,7	0,6	3,5
IV, 1461	00°00' ю. ш. 154°47' з. д.	2,1	2,3	4,4	2,9	0,1	1,3	1,4	0,8	3,6

Для фитопланктона и бактерий получены величины суточной продукции, для простейших и зоопланктона определены характеристики, позволяющие рассчитать ее.

3. Широкое использование современной зондирующей аппаратуры для оценки абиотических, прежде всего физических, параметров системы, позволило связать особенности пространственной структуры сообщества с конкретными термогалинными условиями. Отбор батометрических проб под контролем зондирующей аппаратуры («Аист», батифотометр, «Посейдон», флуориметр ИПФ-70) позволил брать пробы в слоях с экстремальными значениями различных физических характеристик и их градиентов, что гарантировало получение возможно полных и объективных картин распределения биологических характеристик.

Взятие проб для измерения оптических характеристик, количества, размерного и химического состава взвеси, РОВ, биогенных элементов, пигментов, определения скорости роста фитопланктона, первичной продукции, биомассы фитопланктона, микрофлоры, простейших и макрозоопланктона из единой емкости (140-литровый батометр) значительно увеличивало репрезентативность полученных данных.

4. Полученные в рейсе данные существенно пополняют и в ряде случаев меняют сложившиеся представления о процессах снабжения сообществ биогенными веществами. В высокопродуктивных районах тропических апвеллингов одновременно с мощным развитием фитопланктона происходит обильное развитие бактериопланктона, который обеспечивает быструю регенерацию образующихся при фотосинтезе органических форм биогенов. В результате концентрация органического фосфора в зоне экваториального апвеллинга ($0,1—0,2 \text{ мкл-ат/л}$) оказывается вдвое меньше, чем в олиготрофных водах. Необычайно высокая скорость процессов разложения органического вещества подтверждается наличием нитратов во всей фотической зоне вплоть до приповерхностных слоев.

Бактериопланктон потребляет не только органические, но и минеральные формы биогенов. Новые методики исследования с применением P^{32} позволили показать, что из всего потребляемого сообществом минерального фосфора на долю фитопланктона приходится не более 20%. Это заставляет с новых позиций проводить оценку процессов первичного продуцирования органического вещества в тропических водах океана.

5. Фотосинтез в районе наиболее интенсивного апвеллинга у берегов Перу лимитирован азотом. Во всей толще воды от поверхности до дна (~ 40 м) полностью отсутствовали нитраты и нитриты. Азот присутствовал только в виде органических соединений и аммиака (до $2,0 \text{ мкг/ат/л}$ в поверхностном слое). Процессы регенерации азота заканчиваются на стадии аммонификации, так как глубже 10 м отсутствует кислород, необходимый для окисления аммиака до нитритов и нитратов.

6. В экваториальном районе восточной Пацифики количество минеральных форм азота и фосфора в воде велико и может обеспечить величину первичной продукции, на порядок более высокую, чем наблюдаемая в действительности. Ограничение продукции фитопланктона при наличии высоких концентраций питательных веществ может происходить либо за счет повышенной эксплуатации фитопланктона, питающегося зоопланктоном, либо вследствие интенсивного перемешивания воды уносящего фитопланктон из зоны фотосинтеза в более глубокие слои. Построенная в рейсе математическая модель поведения фитоцена в условиях экваториального апвеллинга дала возможность рассчитать, что основным агентом, подавляющим развитие популяций фитопланктона, является интенсивное вертикальное перемешивание. Кроме того, экспериментально показано, что торможение развития фитопланктона может быть в определенной мере обусловлено «молодостью» поднявшейся на апвеллинге воды, в которой еще не образовалось необходимых для развития фитопланктона органических форм железа и марганца.

7. Исследования пигментной системы водорослей позволили получить совершенно новые данные о механизме ее адаптации к параметрам светового поля в месте обитания. Они позволяют рассчитать такую обобщенную экологическую характеристику, как квантовый выход фотосинтеза, и оценить поэтапно долю поступающей в море световой энергии, использованную в процессе фотосинтеза.

8. Чрезвычайно важным моментом функционирования сообщества является интенсивность пищевых связей между его трофическими группировками и то, насколько четко обособлены отдельные трофические уровни зооцена сообщества. Предыдущими исследованиями удалось показать, что в олиготрофных районах океана пищевые потребности наиболее массовой группы зоопланктона — копепод удовлетворяются лишь при потреблении смешанной пищи — водорослей, бактерий и животных.

Оказалось, что в районах апвеллингов, где изобилуют бактерии и микрозоопланктон (в том числе, простейшие), характер питания копепод оказывается иным. Первостепенное значение в их рационе приобретают бактерии и большинство копепод полностью удовлетворяют пищевые потребности за счет бактерий, простейших и водорослей при очень высоких рационах и низкой усвояемости.

9. Для оценки продукции различных групп зоопланктона необходимо определение ряда физиологических параметров, прежде всего интенсивности обмена. Полярнографическим методом или методом Винклера удастся надежно определять обмен у животных длиной более 1 мм и весом более 30—50 мкг. Интенсивность обмена микрозоопланктона, который играет существенную роль в сообществах, не может быть измерена этим методом.

Применение оригинальной аппаратуры, разработанной нашими польскими коллегами, позволило получить большое количество определений обмена у животных весом до 0,01 мг (мелкие науплии, инфузории), т. е. на три порядка мельче, чем исследовавшиеся ранее. Удалось четко показать, что обмен науплиев описывается иным уравнением, чем копеподитов и взрослых особей, и его расчет по регрессиям, рассчитанным для более крупных животных, приводит к существенным ошибкам.

10. Расчет продукции зоопланктона, выполненный на основании определения физиологических параметров и учета биомассы и размерного состава каждой из групп (физиологический метод) и экспериментов *in situ* со 140-литровым батометром, показал, что наибольшую долю в суммарной продукции зоопланктона ($\sim 20\text{—}50\%$) дают мелкие фитофаги и мелкие хищники, биомасса которых составляет $15\text{—}25\%$ от общей. Продукция простейших примерно равна продукции зоопланктона. Чистая продукция зоопланктона без учета простейших отрицательна даже на наиболее богатых полигонах.

Учет продукции простейших дает реальные величины чистой продукции зооцена и показывает, что $40\text{—}50\%$ его суммарной продукции остается свободной и может быть потреблена животными высших трофических уровней, в том числе рыбами.

Эти же эксперименты позволили оценить величину суточного коэффициента P/V для различных групп зоопланктона (включая простейших) и его суммарную величину, которая для исследованных сообществ составляла $5\text{—}9\%$.

11. Процессы накопления и трансформации органического вещества в восточной части экваториальной зоны океана существенно отличны от наблюдающихся в его западных олиготрофных тропических районах. Это приводит к различию в содержании растворенного органического углерода в толще воды. Для познания использования и трансформации растворенного органического вещества существенны полученные в рейсе данные о его молекулярном составе. В нем содержалось около 40% соединений с молекулярным весом менее 2 тыс., 40% с молекулярным весом $2\text{—}10$ тыс. и 20% соединений с более крупными молекулами.

Интересно обнаружение в морской воде ферментной активности, что указывает на возможность трансформации органических соединений под действием ферментов, растворенных в морской воде, а не только находящихся внутри живых клеток.

Таким образом, в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» получены важные материалы по проблеме изучения структуры и функционирования систем океанской пелагиали. Они восполняют пробелы, имевшиеся в прежних исследованиях и касающиеся прежде всего начальных стадий формирования экосистем и некоторых низших уровней сообществ — простейших и микрозоопланктона. Кроме того, получены существенно новые данные о взаимодействии живого компонента экосистемы с физическими и химическими параметрами внешней среды.

В результате работ 44, 50 и 52-го рейсов «Витязя» и 17-го рейса «Академика Курчатова» создано целостное представление о функционировании экосистем пелагиали тропических районов океана и процессах создания ими биологической продукции. Полученные данные заставили пересмотреть многие традиционные представления об экологии сообществ океанской пелагиали, позволили создать математические модели их функционирования. В то же время они показали необходимость разработки целого ряда новых проблем и новых направлений исследований. Пожалуй, наиболее важно сейчас исследовать сообщества районов океана с резко выраженным годовым циклом функционирования.

Приложение I
Координаты экваториальных полигонов

Номер станции и полигона	Дата	Глубина, м	Координаты				
			северная точка	буй	южная точка	западная точка	восточная точка
1454 (I)	14—19.I	3220	00°44'5 ю. ш. 97°19'0 з. д.	01°02'5 ю. ш. 97°03'0 з. д.	01°05'5 ю. ш. 97°01'5 з. д.	00°44'5 ю. ш. 97°19'0 з. д.	00°55'3 ю. ш. 96°55'9 з. д.
1456 (II)	23—25.I	4470	00°15'0 с. ш. 122°01'5 з. д.	00°00'3 ю. ш. 122°04'6 з. д.	00°04'2 ю. ш. 122°34'6 з. д.	00°02'6 ю. ш. 122°34'9 з. д.	00°15'0 с. ш. 122°00'8 з. д.
1458 (III)	30—31.I	4360	00°14'8 с. ш. 139°28'6 з. д.	00°01'3 ю. ш. 139°41'0 з. д.	00°01'6 ю. ш. 139°41'3 з. д.	00°02'2 с. ш. 139°42'6 з. д.	00°03'4 с. ш. 138°50'0 з. д.
1461 (IV)	3—7.II	4700	00°07'8 с. ш. 154°47'5 з. д.	00°00'1 ю. ш. 154°46'7 з. д.	00°55'4 ю. ш. 155°01'6 з. д.	00°00'5 ю. ш. 155°06'9 з. д.	00°19'0 ю. ш. 154°18'0 з. д.

Приложение II
Координаты станций с комплексом биологических исследований

Номер станции	Дата, время	Координаты	
		начало	конец
1455	20.I, 10.50—17.35	00°03'1 ю. ш. 104°02'0 з. д.	00°01'1 ю. ш. 103°58'5 з. д.
1457	27.I, 11.45—17.45	00°00'1 ю. ш. 131°21'5 з. д.	00°03'6 ю. ш. 131°26'4 з. д.
1459	31.I, 19.07—23.22	00°10'0 с. ш. 142°12'0 з. д.	00°12'5 с. ш. 142°25'7 з. д.
1460	1.II, 12.25—17.45	00°44'3 с. ш. 145°03'8 з. д.	00°46'0 с. ш. 146°04'9 з. д.
1463	21—22.II, 16.13—02.40	12°40'1 ю. ш. 83°35'9 з. д.	12°34'0 ю. ш. 82°26'4 з. д.
1465	27.II, 23.13—24.00	07°28'6 ю. ш. 79°37'3 з. д.	07°28'8 ю. ш. 79°37'6 з. д.
1466	28.II—1.III, 23.15—03.45	07°36'8 ю. ш. 79°41'5 з. д.	07°32'7 ю. ш. 79°46'5 з. д.
467	1.III, 10.00—13.20	07°39'2 ю. ш. 80°02'5 з. д.	07°40'2 ю. ш. 80°03'8 з. д.
1468	1—2.III, 20.35—04.00	07°50'5 ю. ш. 80°35'7 з. д.	07°51'2 ю. ш. 80°36'5 з. д.
1469	02.III, 07.00—17.15	08°03'9 ю. ш. 81°13'7 з. д.	08°04'0 ю. ш. 81°14'2 з. д.
1470	2—3.III, 18.30—10.39	08°07'2 ю. ш. 81°23'3 з. д.	08°00'0 ю. ш. 81°39'3 з. д.
1471	3.III, 15.06—18.40	07°50'8 ю. ш. 80°59'0 з. д.	07°50'4 ю. ш. 80°58'7 з. д.
1472	3—4.III, 19.04—05.07	07°49'0 ю. ш. 80°58'3 з. д.	07°44'2 ю. ш. 80°41'8 з. д.
1473	4.III, 07.32—13.00	07°38'2 ю. ш. 80°16'0 з. д.	07°30'9 ю. ш. 80°10'1 з. д.
1474	4.III, 15.35—16.27	07°27'8 ю. ш. 79°41'8 з. д.	07°28'4 ю. ш. 79°37'0 з. д.
1475	4.III, 16.42—17.20	07°28'3 ю. ш. 79°38'5 з. д.	07°24'2 ю. ш. 79°44'3 з. д.

ЛИТЕРАТУРА

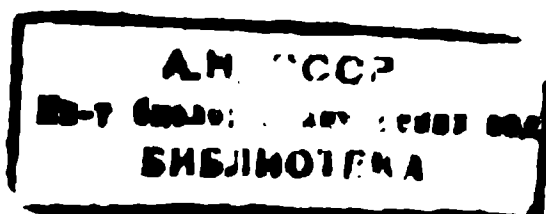
- Виноградов М. Е. (ред.) 1971. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Виноградов М. Е. 1972. 50-й рейс «Витязя» — работы по проблеме управления в биологических системах пелагиали океана. — Океанология, 12, № 1.
- Виноградов М. Е., Крапивин В. Ф., Флейшман Б. С., Шушкина Э. А. 1975. Исследование поведения экосистемы океанской пелагиали на основании изменений в ее математической модели. — Океанология, 15.
- Пастернак Ф. А., Шушкина Э. А. 1973. Биологические исследования в 50-м рейсе «Витязя». — Океанология, 13, № 4.

THE STUDY OF ECOSYSTEMS IN THE PELAGIC ZONE OF THE EASTERN PACIFIC UPWELLINGS DURING 17th CRUISE OF THE R/V «AKADEMIK KURCHATOV»

M. E. Vinogradov

Summary

To develop and to master the methods for governing the biological productivity of the ocean is today the most urgent task facing marine biology. During 17th cruise of the «Akademik Kurchatov» research was centered on the early stages of succession, extremely important for the understanding of the development of communities and typical for the areas of strong water ascent, in the eastern equatorial Pacific Ocean. The investigations encompassed a wide scope of problems, including the hydrophysical structure of the habitat, the distribution of solar energy and various forms of nutrients in the water column, the photosynthesis of phytoplankton, the processes of formation of primary and bacterial production and its incorporation into the food chains of the pelagic zone, the composition, distribution, energy balance and production of different size and trophic groups of zooplankton, the species composition, spatial and trophic structure of the community, and a number of other problems. New methods were developed and new instrumental complexes were devised for these investigations. As a result of the research work done on this cruise and on previous specialized plankton cruises of the R/V «Vityaz», an integral conception was created of the functioning of ecosystems in the pelagic zone of tropical oceanic regions and of the processes of biological production. In the light of the obtained data we were compelled to revise many traditional concepts of the ecology of pelagic communities in the ocean; they also made possible the developing of mathematical models of the functioning of these ecosystems, and faced us with many new problems and new trends of research.



ГИДРОФИЗИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ НА ЭКВАТОРИАЛЬНОМ И ПЕРУАНСКОМ АПВЕЛЛИНГАХ

МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В РАЙОНЕ ВОСТОЧНО-ТИХООКЕАНСКИХ АПВЕЛЛИНГОВ

Ю. А. Романов

Прибрежная зона Тихого океана у берегов Перу и особенно экваториальный район восточной части Тихого океана отличаются весьма специфическими метеорологическими условиями. Вдоль экватора круглый год дуют юго-восточные и восточные пассатные ветры. Если в Индийском и на западе Тихого океана внутритропическая зона конвергенции перемещается в разные сезоны из одного полушария в другое, то на востоке Тихого океана она весь год находится в северном полушарии между 3 и 12° с. ш., лишь незначительно перемещаясь от зимы к лету.

В результате смены знака силы Кориолиса при переходе от южного полушария к северному в восточном ветровом потоке на экваторе происходит дивергенция поля ветра, а вследствие этого оседание воздушных масс. Оседание воздуха препятствует развитию кучевых облаков. Небо здесь часто бывает безоблачным и осадков почти не выпадает, хотя всего в 150—200 милях к северу от экватора, во внутритропической зоне конвергенции, они выпадают в изобилии. Засушливая зона вдоль экватора, где испарение существенно превышает количество атмосферных осадков, тянется от берегов Южной Америки до о-вов Гильберта.

В последние годы, благодаря работам Бьеркнеса (Bjerknes, 1966, 1972), к этому району привлечено особое внимание метеорологов. Бьеркнесу удалось показать, что усиление и ослабление восточного пассата на экваторе, а вследствие этого усиление или ослабление экваториального апвеллинга, может приводить к интенсификации или затуханию атмосферной циркуляции над большей частью северного полушария, включая Атлантический океан.

Метеорологические условия в районе перуанского апвеллинга также весьма интересны. Для этого района характерна сильная инверсия температуры в нижних слоях атмосферы, которая ослабляет вертикальный турбулентный обмен, обуславливает образование тумана, низкой слоисто-кучевой облачности и отсутствие осадков.

Метеорологическая характеристика экваториального разреза. На пути от Панамского канала к первому полигону (ст. 1454) в районе внутритропической зоны конвергенции, между 8 и

5° с. ш., были зафиксированы частые тропические ливни, довольно сильный (7—9 м/сек) южный ветер, рост атмосферного давления с 1008 до 1013 мб и постепенное понижение температуры воды и воздуха с 25—26° С на 5° с. ш. до 22—23° С на 1° ю. ш.

На всем экваториальном разрезе погода удивительно строго соответствовала имеющимся представлениям. Небо здесь довольно часто было безоблачным, а когда облака появлялись, то это были *Si hit* или *Si fr* и очень редко *Si med*. Мощные кучевые облака совершенно отсутствовали между 97 и 135° з. д., и начали появляться лишь к западу от 135° з. д., где заметно повысилась температура воды. Облака среднего и верхнего ярусов, случайно отмечавшиеся в этом районе, приносились сюда, скорее всего, с севера, из зоны конвергенции. Дождей практически не было. Низкой для экваториальных широт была и влажность воздуха как относительная (50—70%), так и абсолютная (20—25 мб). На закате довольно часто наблюдался зеленый луч.

Наименьшая средняя суточная температура поверхности воды на экваториальном разрезе 21,5° наблюдалась на 105° з. д. (рис. 1). К западу от этой долготы температура воды постепенно увеличивалась до 25,5° на крайнем западном полигоне.

Для суждения об относительной интенсивности экваториального апвеллинга в 1974 г. на рис. 1 показаны также величины температуры воды на поверхности, наблюдавшиеся в этом районе в X—XII 1955 г. (Bulletin, 1963) и XI 1964—II 1965 г. (Rotschi, 1967), когда температура воды на востоке Тихого океана была ниже средней (Bulletin, 1963; Bjerknes, 1972). Наблюдавшиеся нами средние и даже минимальные значения температур, в восточной части разреза обычно на 2—3° превышают величины, зарегистрированные в 1955 г., и несколько превосходят отмеченные в 1964—1965 гг. Обратная картина наблюдается на западе разреза, где температура воды в 1964—1965 гг. была на 0,5—1,0° выше величин, полученных нами.

Сопоставление со средними многолетними данными (Добровольский, 1968) показывает, что между 95 и 140° з. д. климатические величины, отмеченные в 17-м рейсе, несколько выше, а западнее 140° з. д. ниже средних многолетних. Таким образом, понижение или повышение температуры поверхностной воды вдоль экватора происходит не одновременно по всей длине экватора, так что участки относительно теплой воды могут перемежаться с районами, где температура оказывается ниже средней. Интенсивность экваториального апвеллинга в январе—феврале 1974 г. в районе I и II полигонов (ст. 1454, 1456) была ниже средней, на III полигоне близка к средней, а на IV несколько превышала среднюю интенсивность апвеллинга для данной долготы.

Сопоставляя кривые изменения температуры поверхности воды и скорости ветра вдоль экватора (рис. 1), легко увидеть, что они изменяются в противофазе. На поверхности океана наблюдалась более холодная вода, когда скорость ветра была больше, и наоборот. Такая закономерность отвечает физическим представлениям о механизме экваториального апвеллинга. На эту зависимость, однако, накладывается зональный градиент температуры (потепление с востока на запад), поэтому при одной и той же скорости ветра температура воды на западе разреза была выше, чем на востоке.

Стоит отметить, что среднее суточное значение атмосферного давления, равное 1012 мб, почти не менялось от 100 до 140° з. д. Анализ синоптических карт показал, что близкий к нулю зональный градиент давления наблюдался вдоль экватора не только в среднем за месяц работы, но и ежедневно, следовательно, не градиент давления управляет

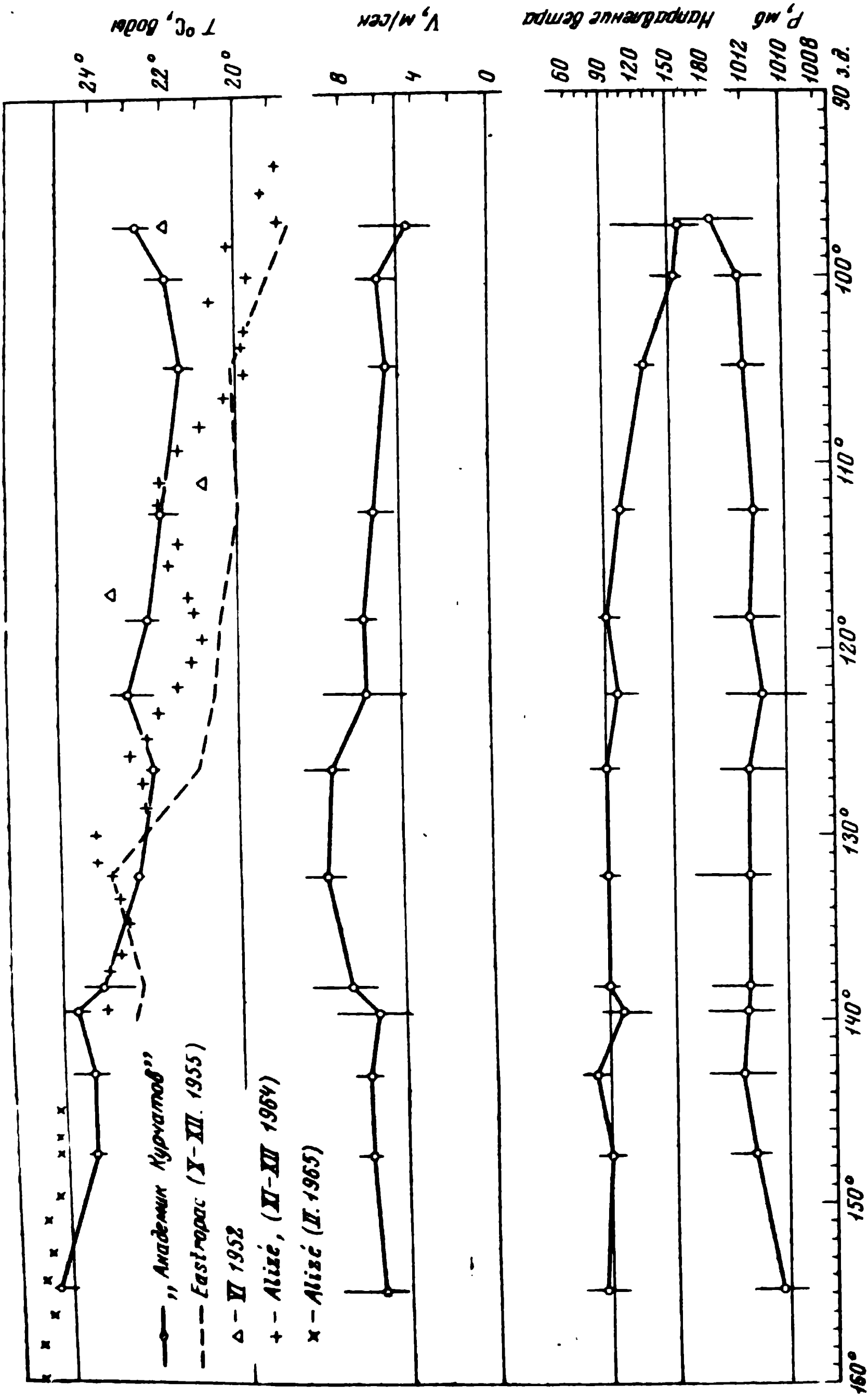


Рис. 1. Изменение температуры поверхности воды, скорости и направления ветра и давления вдоль экватора

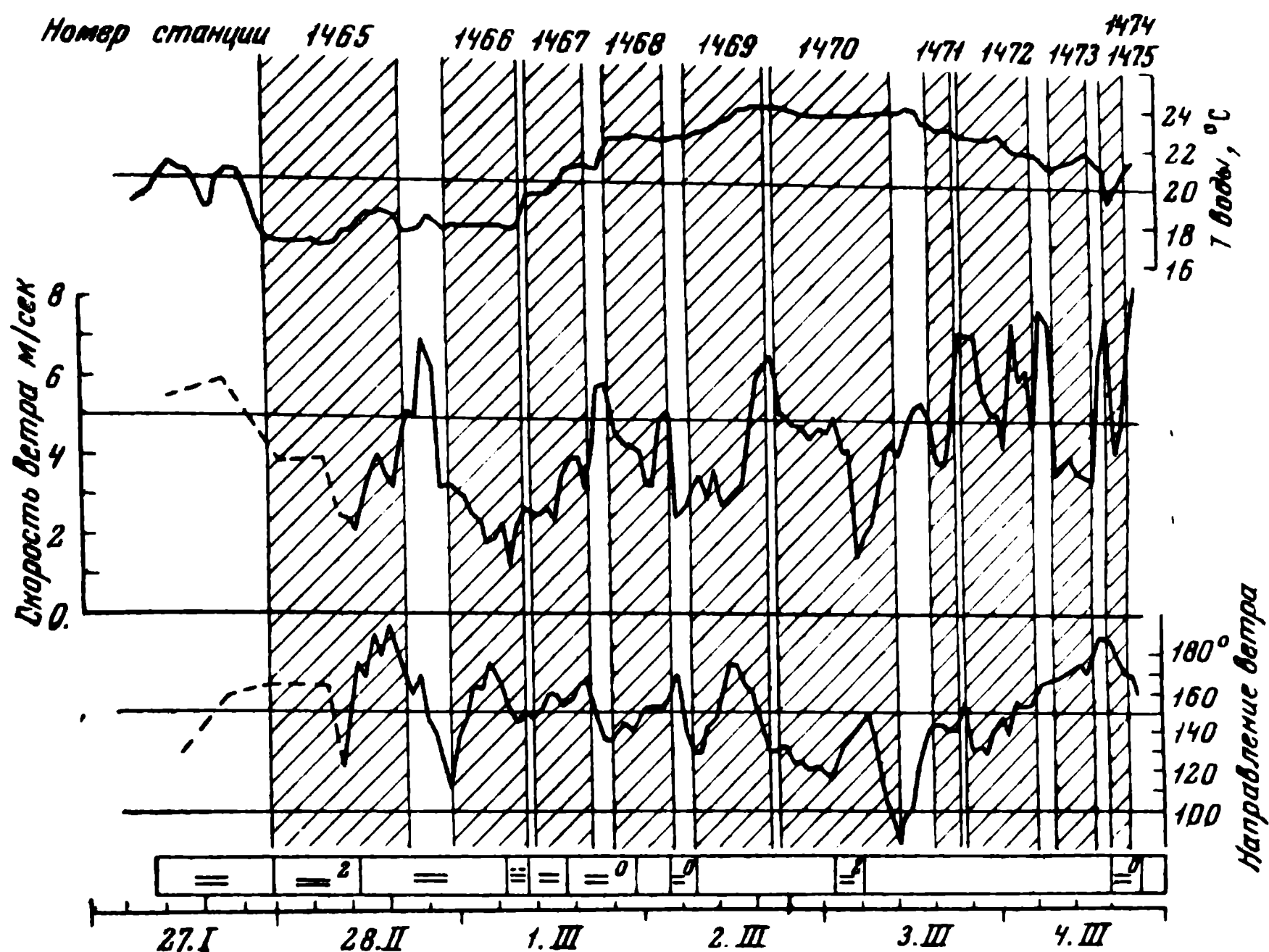


Рис. 2. Ежечасные значения температуры поверхности воды, скорости и направления ветра в период работы на перуанском апвеллинге

потоками воздуха вдоль экватора, направленными на большом протяжении почти строго с востока на запад.

Распределение и изменение интенсивности ветрового потока в районе экватора, а следовательно усиление или ослабление экваториального апвеллинга, определяется, по-видимому, интенсивностью южно-тихоокеанского субтропического антициклона.

Метеорологическая характеристика перуанского разреза. В сентябре — ноябре 1968 г. у берегов Чили и Перу работала 4-я экспедиция нис «Академик Курчатов». По материалам метеорологических наблюдений, В. С. Самойленко (1970) разбил акваторию холодных прибрежных вод в этом районе на три меридиональные зоны: прибрежную, шириной 30—40 миль, с ночными туманами и бризовыми ветрами; зону открытых вод Перуанского течения, шириной 400—500 миль, с юго-восточными ветрами и сплошным покровом плотных слоисто-кучевых облаков; внешнюю океаническую зону, где конвекция разрушает слоисто-кучевые облака.

Разрез от м. Пакасмай, выполненный в начале марта 1974 г., попадает по этой классификации в бризовую зону и частично в зону Перуанского течения. Однако мы работали в другой сезон и наблюдали другие условия (рис. 2).

При следовании от берега в сторону моря мы наблюдали туман и дымку примерно в 50-мильной береговой зоне, где воздух был теплее воды. На обратном пути, через три дня, температура воды у м. Пакасмай повысилась на 3°, воздух на расстоянии до 2,5 миль от берега,

стал холоднее воды, а дымка сохранилась лишь у самого берега. Скорость юго-восточного ветра у м. Пакасмайо за эти три дня увеличилась с 3,9 до 5,5 м/сек, так что изменение локального сгонного ветра не могло быть причиной ослабления апвеллинга. Бризовая циркуляция ветра прослеживалась на всем 130-мильном разрезе; в конце дня юго-восточный ветер усиливался до 5—6 м/сек, а к утру ослабевал до 1,5—2,5 м/сек, продолжая дуть в том же направлении. В зоне открытых вод мы не обнаружили сплошного покрова плотных слоистых облаков, как в сентябре 1968 г. Чаще всего наблюдались высоко-кучевые облака, отмечались и слоисто-кучевые, в основном вечером и ночью, днем облака рассеивались. Нередко образовывались кучевые облака хорошей погоды. В среднем дневная облачность составляла 4—6 баллов.

Эти отличия объясняются тем, что в марте, в конце лета южного полушария, прибрежные воды оказываются более прогретыми, чем весной, в октябре — ноябре.

При ежечасных наблюдениях над ветром, которые проводились с 28.II по 4.III одновременно ручным анемометром с верхнего мостика (высота 13 м, осреднение за 100 сек.) и с помощью анеморумбометра на клотике кормовой мачты (высота 30 м, осреднение за 10 мин.), было установлено, что вертикальный градиент скорости ветра существенно меняется в зависимости от расстояния от берега. Вблизи берега наблюдается очень сильное ослабление ветра с уменьшением высоты, на большем же расстоянии градиент мал. Достоверность такого распределения подтверждается наблюдениями над развитием волнения. В 10-мильной береговой зоне, где скорость ветра на высоте 30 м была немного больше, чем в 130 милях от берега, поверхность моря нередко была зеркально гладкой с небольшой рябью, тогда как мористее волнение составляло в среднем 2 балла. Такое различие нельзя объяснить разной величиной разгона, поскольку ветер был направлен вдоль берега. Средние суточные значения скорости ветра на высоте 13 и 30 м, разности температур воды и воздуха, параметр шероховатости z_0 и расстояние до берега представлены ниже.

Показатель	28.II	1.III	2.III	3.III	4.III
Скорость ветра на высоте 13 м, м/сек	3,9	3,2	4,2	4,4	5,5
То же, 30 м	6,2	4,8	5,3	5,2	6,9
Разность скоростей ветра на 30 и 13 м	2,3	1,6	1,1	0,8	1,4
Разность температур воды и воздуха	—1,4	—0,3	0,8	0,8	0,3
Параметр шероховатости z_0 , см	153	133	15	1,8	14
Расстояние от берега, мили	2,5—15	15—60	60—110	105—130	130—2,5

Эти факты говорят об ослаблении в прибрежной зоне вертикального турбулентного обмена на границе вода — атмосфера. В какой-то степени его можно объяснить инверсией температуры воздуха, однако большую роль, как нам представляется, играет чрезвычайно интенсивное развитие фитопланктона, которое создает на поверхности высокомолекулярную пленку, наподобие нефтяной, препятствующую развитию турбулентного обмена. С удалением от берега продуктивность уменьшается, и вертикальный турбулентный обмен увеличивается.

ЛИТЕРАТУРА

- Гидрология Тихого океана 1966. Тихий океан, т. 2. М., «Наука».
- Самойленко В. С. 1970. Океан под воздействием ветра и солнца.— Океанология, 10, № 1.
- Bjerknes J. 1966. A possible response of the atmospheric Hadley circulation to equatorial anomalous temperature.— *Tellus*, 18, N 14.
- Bjerknes J. 1972. Large-scale atmospheric response to 1964-65 Pacific equatorial warming.— *J. Phys. Oceanogr.*, 2, N 3.
- Bulletin of the Inter-American Tropical Tuna Commission, 1963, 8, N 2.
- Rotschi H., Hisard Ph., Lemasson L., Magnie Y., Noel J., Piton B. 1967. Resultats des observations physico — chimiques de la croisiere «Alizé» du N. O. «Coriolis».— ORSTOM., Centre de Nouméa, Sert. Océanogr. Rapp. Sci. N 2.

METEOROLOGICAL CONDITIONS IN THE EASTERN EQUATORIAL PACIFIC

Yu. A. Romanov

Summary

An analysis is given of the meteorological conditions in the Eastern Equatorial Pacific and off the Peruvian coast, where biological investigations were carried out during 17th cruise of the R/V «Akademik Kurchatov» (December, 1973 to March, 1974). The water temperature in January-February 1974 was found to be lower in the eastern part of the equatorial section, and slightly higher in its western part, as compared with long-term average temperatures. To an increase in the speed of eastward winds corresponded a drop of surface water temperature at the Equator, and vice versa. It is suggested that in the region of the Peruvian upwelling a surface film of biological origin may substantially affect the intensity of turbulent exchange with the lower layers of the atmosphere.

ТЕРМОХАЛИННАЯ МЕЗОСТРУКТУРА ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ТЕЧЕНИЙ В ВОСТОЧНОЙ ПОЛОВИНЕ ТИХОГО ОКЕАНА

К. Н. Федоров, В. И. Прохоров, В. А. Бубнов

В 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» проводилось вертикальное зондирование температуры и солености зондом «АИСТ» в слое 0—450 м на станциях, расположенных вдоль экватора, от 97° до 155° з. д. Столь широких работ зондирующей аппаратурой в этом районе Мирового океана, насколько нам известно, еще не было. Жесткий бюджет времени экспедиции, к сожалению, не позволил провести ни одной пространственной микросъемки, не говоря уже о повторных съемках. Невозможно получить длительные ряды зондирований в фиксированной точке или в дрейфе.

Полученные результаты позволили установить лишь общий характер изменения наиболее важных особенностей вертикальной T, S -структуры вдоль экватора. Характер вертикальных профилей температуры существенно меняется по мере продвижения с востока на запад (рис. 1). В направлении на запад все более четко прослеживается поверхностный квазиоднородный слой, который практически отсутствует на востоке. Глубина залегания изотермы 21°, более или менее объективно характеризующая толщу поверхностного слоя, возрастает с востока на запад (рис. 2). Аналогично ведет себя и глубина залегания слоя наивысшего вертикального градиента плотности. Подобная тенденция в том же сезоне была обнаружена экспедицией «Ализе» зимой 1964—65 г. (Lemasson, Piton, 1969). Совпадение данных двух экспедиций указывает на закономерный характер наблюдаемой картины. Ее связь с положением по глубине верхней границы течения Кромвелла подтверждается инструментальными наблюдениями за течениями, выполненными в 17-м рейсе «Академика Курчатова». Об этой связи можно, однако, говорить лишь в самой общей форме. Верхняя граница течения Кромвелла действительно приближается к поверхности океана в направлении на восток, к о-вам Галапагос, но она не связана однозначно со слоем максимального вертикального градиента плотности. В ряде случаев эти слои совпадают, но местами например на ст. 1458 (8) (рис. 3), верхняя граница течения Кромвелла приходится на однородную ступеньку, образованную на вертикальных профилях температуры, солености и плотности вертикальным турбулентным перемешиванием. Последнее развивается прежде всего в тех слоях, где вертикальный градиент скорости велик, а вертикальный градиент плотности понижен. Заметим, что типичная вертикальная эпюра зональной скорости на экваторе такова, что слой максимального сдвига скорости приходится, как правило, на верхнюю границу течения Кромвелла. Это дает принципиальную возможность возникновения перемешанных по вертикали слоев на верхней границе течения. Некоторые примеры возникновения перемешанных слоев в результате возрастания вертикального сдвига скорости будут приведены ниже.

Распределение плотности по вертикали в экваториальной восточной части Тихого океана определяется, главным образом, термической стратификацией, так как изменения солености в пределах верхней тысячи метров не превышают 0,5—1,0‰. Зондирования подтвердили существование слабого подповерхностного максимума солености в верхней части течения Кромвелла между горизонтами 50 и 150 м (ORSTOM, 1967; Rotschi, 1970). Наши измерения показали, что соленость в этом максимуме в общем возрастает с востока на запад с 34,9—35,0 до 35,5—35,6‰. Однако данные вертикального зондирования показывают, что этот максимум, по-видимому, не носит непрерывного характера. Глубина его залегания существенно различна на разных полигонах и даже в пре-

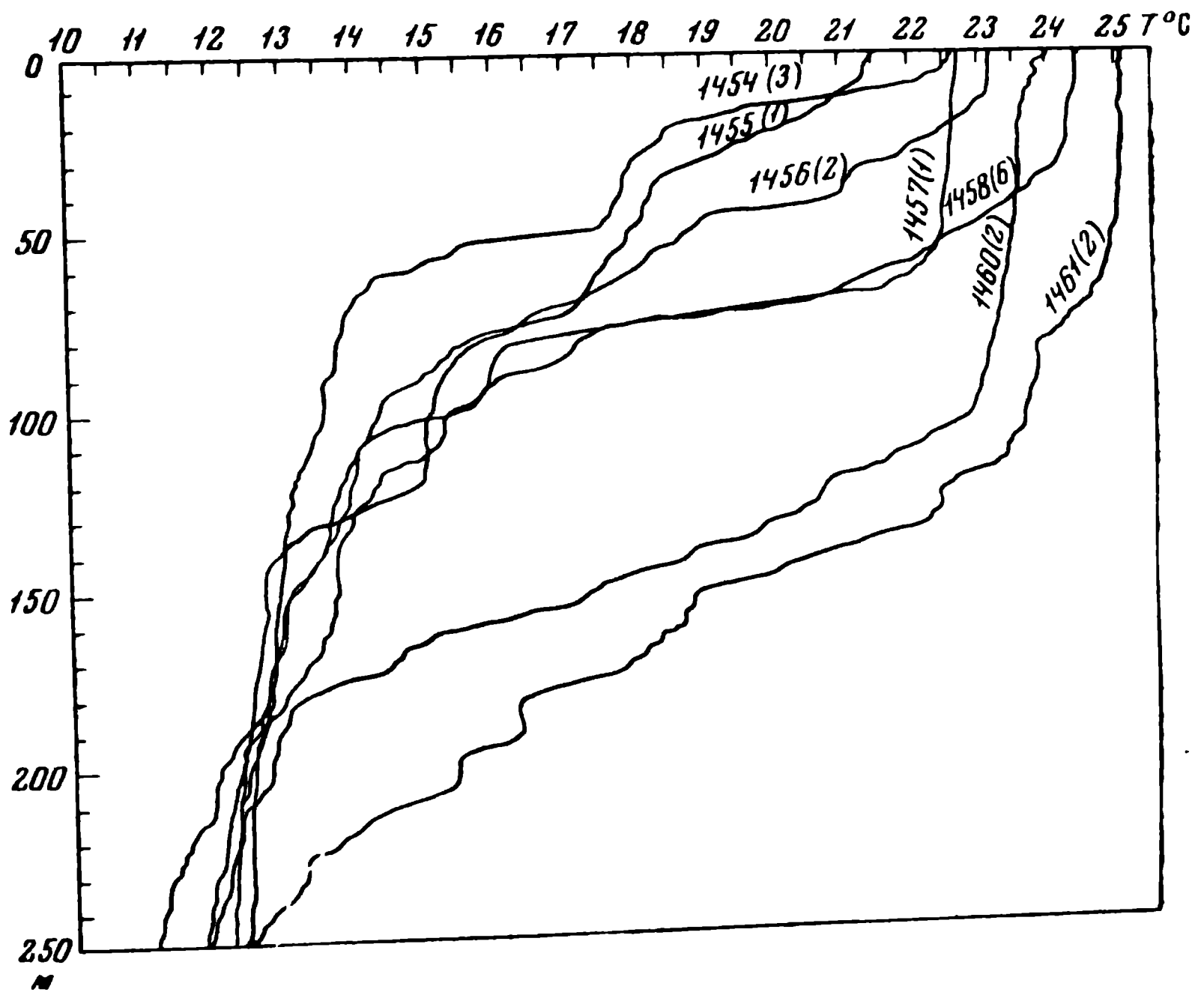
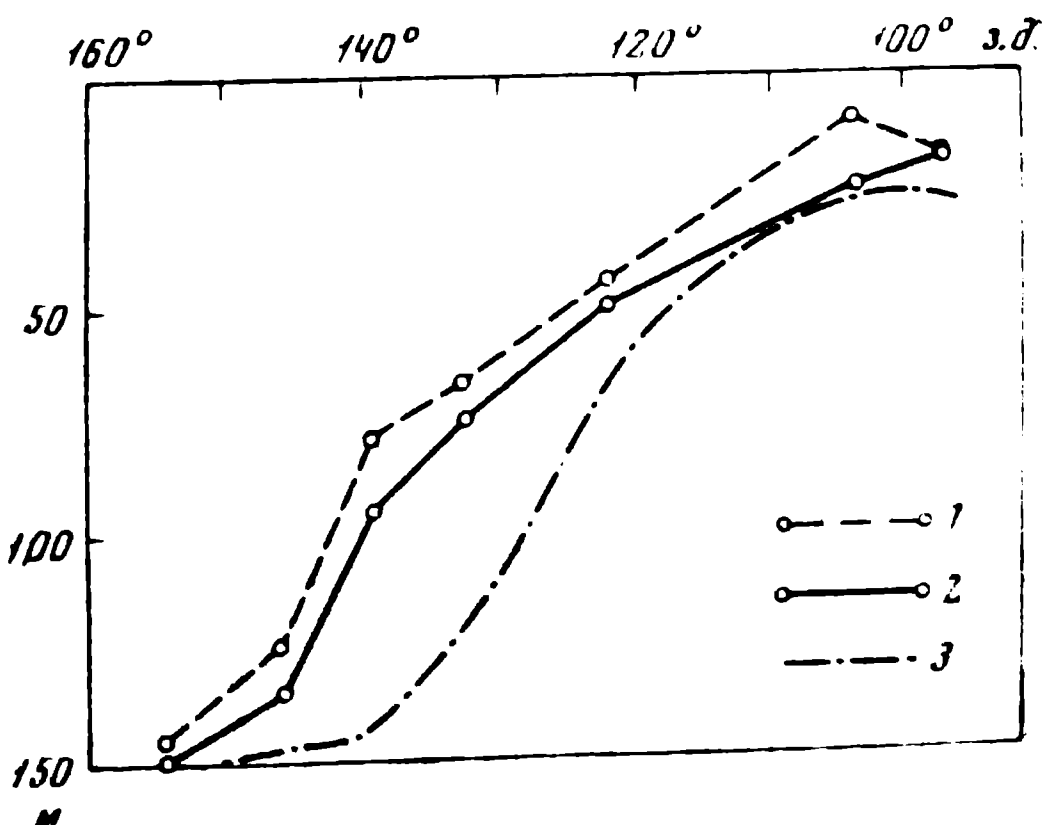


Рис. 1. Вертикальные профили температуры в слое 0—250 м на семи станциях вдоль экватора

Рис. 2. Изменение вдоль экватора глубины залегания изотермы 21° (1) и слоя максимального вертикального градиента плотности по нашим наблюдениям (2) и данным экспедиции «Ali-zé» (3)



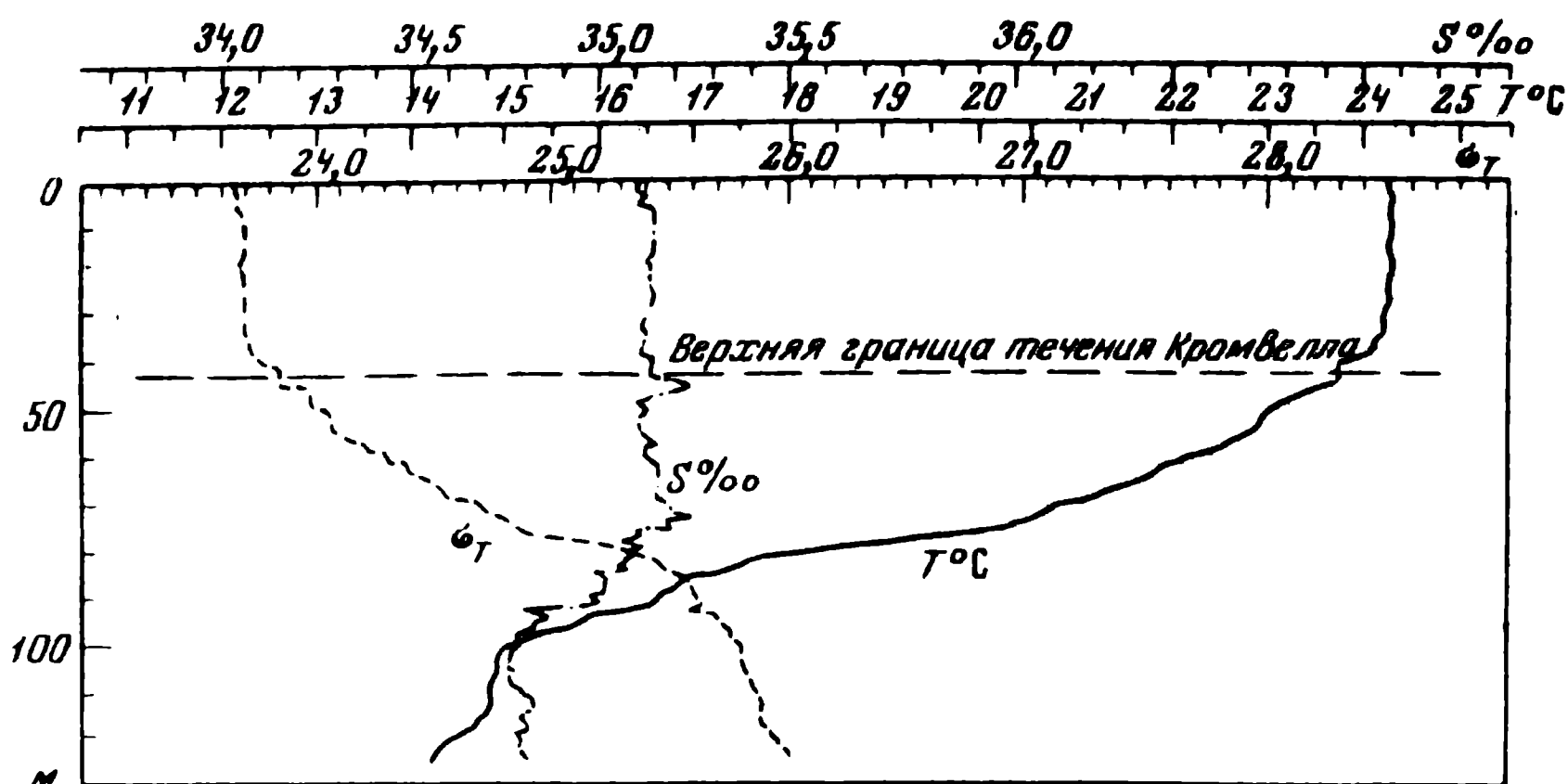


Рис. 3. Изотермическая ступенька в нижней части верхнего квазигомогенного слоя, совпадающая с верхней границей течения Кромвелла

делах одного полигона, причем эти различия зачастую больше оцененного нами эффекта внутренних волн. Изменение вдоль экватора абсолютной величины максимума солености также не носит монотонного характера. Профиль слоя повышенной солености сильно расчленен по вертикали, на разных горизонтах многократно возникали и исчезали дополнительные экстремумы.

Нам представляется, что высокая степень изменчивости термохалинной структуры является одной из наиболее важных особенностей системы экваториальных течений Тихого океана, прежде всего течения Кромвелла. Поскольку обнаруженная нами изменчивость наблюдалась при измерениях в дрейфе и при сопоставлении вертикальных профилей в пределах каждого полигона, имевшего поперечник до 20—60 миль, трудно сказать, о пространственной или временной изменчивости идет речь в каждом конкретном случае. Однако, учитывая типичную скорость течения Кромвелла (1—4 узла), а также характерные расстояния (3—10 миль) и промежутки времени (3—24 часа) между отдельными зондированиями в пределах одного полигона, можно говорить, что течение Кромвелла переносит объемы воды, сильно различающиеся по температуре и солености и плохо смешивающиеся между собой. Рочи (Rotschi, 1970) предположил, что источниками вод, переносимых течением Кромвелла, являются воды южной тропической и субтропической зон Тихого океана (в верхней части течения) и воды Северного экваториального противотечения и Кораллового моря (в ядре и нижней части течения). Возникает вопрос, вовлекаются ли эти воды в струю течения Кромвелла в западной части Тихого океана и затем переносятся через весь океан в восточную его часть, или же это происходит вдоль южной и северной периферии течения Кромвелла на всем пути его следования? Наша точка зрения, основанная на наблюдениях за структурой и изменчивостью термохалинного поля в струе течения Кромвелла, складывается в пользу непрерывного периферийного вовлечения. Веским аргументом в ее поддержку являются оценки типичного времени пребывания индивидуального объема воды, вовлеченного в струю течения Кромвелла. Если считать, что воды выносятся из верхней части струи в результате экваториального апвеллинга, то при умеренной скорости подъема вод на ее верхней границе — 10^{-3} см/сек, или около 86 см/сутки (см. ниже) — объем,

вовлеченный на уровне ядра потока, поднимется до его верхней границы и перейдет в дрейфовый поток западного направления примерно за 50 суток. Этот период, по-видимому, можно считать типичным временем пребывания индивидуального объема воды в верхней части течения Кромвелла при умеренных скоростях экваториального подъема вод. При сильном апвеллинге ($w = 10^{-2}$ см/сек) это время может сократиться до 5—10 суток. Интересно отметить, что Кнаусс (Knauss, 1966) получил из нескольких иных предпосылок типичное время пребывания, равное 18 суткам. Объем воды, который остается в струе течения Кромвелла от 5 до 50 суток, пройдет за это время на восток (при средней скорости 1 узел) от 200 до 2000 км. В нижней части течения Кромвелла (ниже ядра), где вынос вовлеченных вод скорее всего осуществляется в результате опускания к нижней границе, типичное время пребывания может быть более длительным за счет меньших скоростей движения и большего пути по вертикали. Однако длина горизонтальной траектории объема внутри течения Кромвелла здесь не может быть много больше, чем в верхней части, так как средняя скорость движения на восток в нижней части течения не превышает 0,25 узла.

Сказанное заставляет усомниться в возможности переноса вод Кораллового моря в нижней части течения Кромвелла в восточную часть Тихого океана, как предполагал Рочи. Пожалуй, можно говорить только о некоторой примеси вод Кораллового моря в нижней части течения, толща которого состоит в основном из недавно вовлеченных вод, которые лишь в нескольких сотнях километров к западу от любой рассматриваемой точки находились еще на северной и южной перифериях течения. Именно малым временем пребывания вод в струе течения Кромвелла можно объяснить пестроту пространственного распределения и высокую степень изменчивости температуры и солености в струе и особенно верхней части течения. Только такое объяснение дает возможность примирить имеющееся представление о высокой степени турбулизованности потока в струе течения Кромвелла, подкрепленное прямыми измерениями (Gibson, Williams, 1972), с тем, что там наблюдается большое число разнородных объемов воды, плохо смешивающихся между собой. Похоже, что в течении Кромвелла мы всюду имеем возможность наблюдать лишь начальную фазу процесса перемешивания — «размешивание» (Eskart, 1948). Фаза «смешения» так и не успевает наступить, так как перемешивающиеся объемы оказываются вынесенными из течения.

В свете сказанного неудивительно, что вертикальные профили потенциальной или условной удельной плотности, полученные с помощью зонда «АИСТ», обнаруживают много мелкомасштабных инверсий и весьма изменчивы по времени. На рис. 4 изображены вертикальные профили температуры, солености и плотности, полученные в результате двух зондирований с интервалом в 3,5 часа на расстоянии 0,6 мили. Температурные профили различаются незначительно, главным образом за счет внутренних волн в слое 100—180 м, соленость же в слоях 0—240 м и 275—450 м повысилась за время между двумя зондированиями на 0,2—0,3‰, а в слое 240—275 м понизилась примерно на 0,1‰. На других станциях наблюдались еще более пестрые и многочисленные флуктуации солености на близких профилях. Эти сведения позволяют оценить характерный размер разнородных объемов воды в струе течения Кромвелла в 10—30 миль, что совпадает с подобными оценками для других частей Мирового океана.

Как и следовало ожидать исходя из характера процесса перемешивания, перенос этих объемов течением Кромвелла далек от квазиизотопического. Об этом можно судить по существенным изменениям профиля

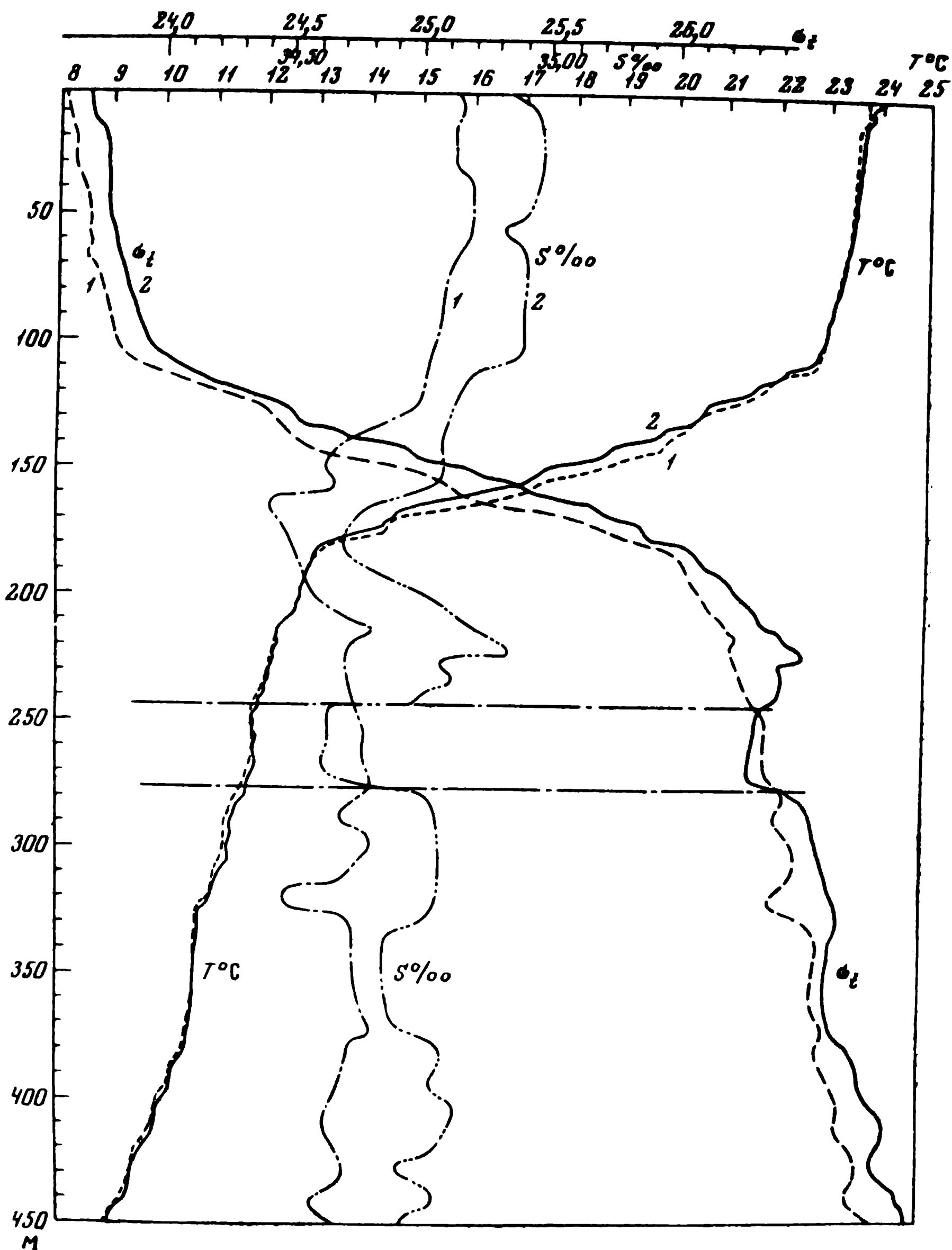


Рис. 4. Изменения температуры, солёности и плотности за 3,5 часа на ст. 1460 в 12 ч. 30 м. (1) в 16 ч (2) 1 II 1974

температуры за двое суток на ст. 1456 в самом ядре течения Кромвелла (рис. 5). Эти изменения носили явно адвективный характер, однако не сопровождались изопикнически компенсирующими изменениями солёности, как это неизбежно имело бы место в других удалённых от берегов частях океана (Федоров, Плахин, 1975). В этом и многих других случаях

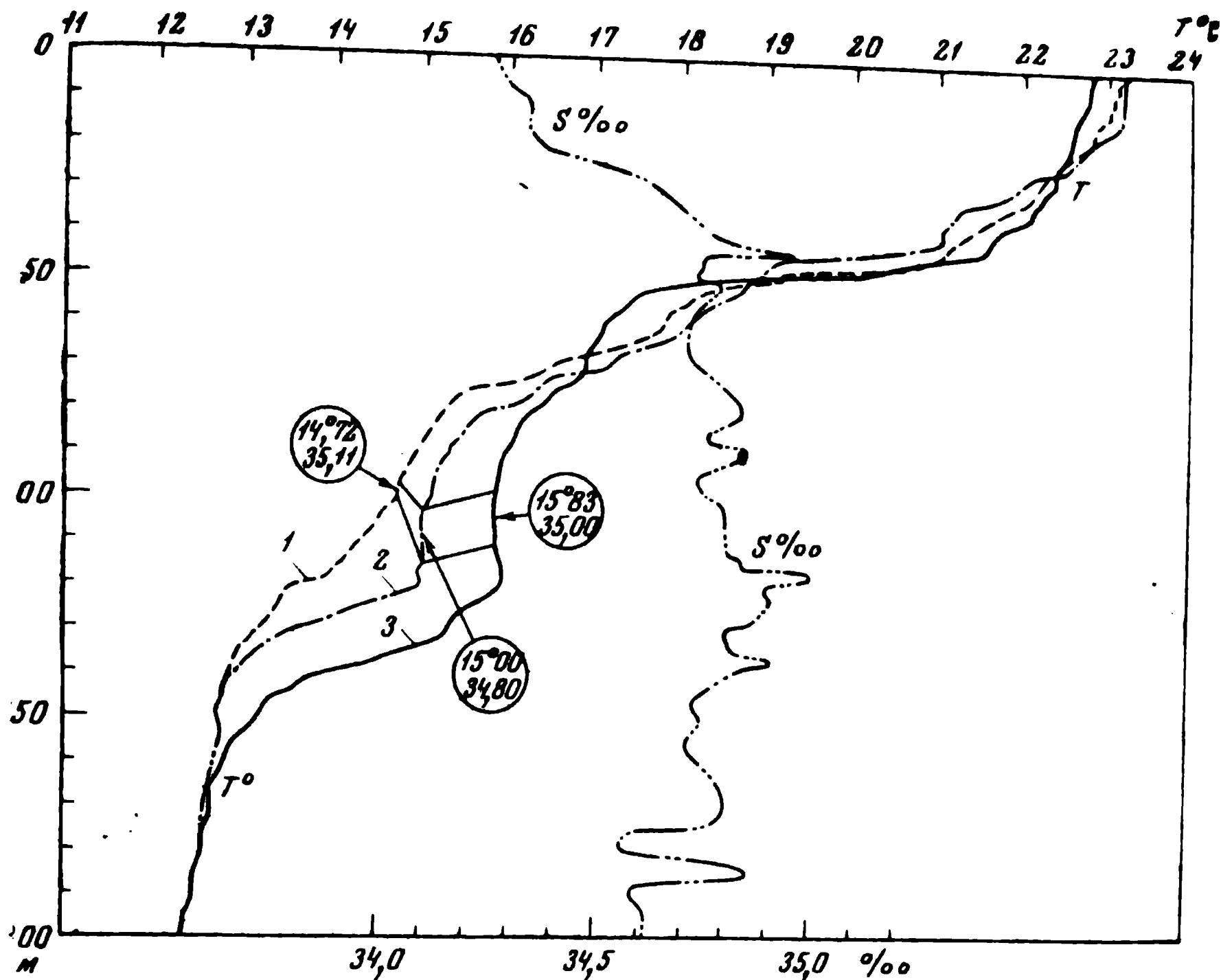


Рис. 5. Изменения вертикального профиля температуры за двое суток на ст. 1456

Кривая 1: 23.I 1974, 13.40—14.00, 0°02',6 ю. ш., 122°12',3 з. д.; кривая 2: 24.I, 16.18—16.34, 0°01',0 с. ш. 122°09',8 з. д.; кривая 3 — 25.I 14.02.—14.18, 0°03',6 ю. ш., 122°34',8 з. д.

изменения солёности также совершенно не были скоррелированы с изменениями температуры.

Внутренние гравитационные волны вносили свой вклад во временную изменчивость термохалинной структуры. Это хорошо видно по изменению глубин залегания слоев с наиболее резкими скачками температуры (рис. 6) и по соответствующему изменению глубин залегания изотерм (рис. 7) на суточной ст. 1454. Сравнение амплитуд колебаний за сутки (а) и за час (б) показывает, что последние заметно меньше первых, хотя находятся в пределах одного порядка величин (1—10 м).

Как показывают результаты нашего зондирования (рис. 6), на крайнем восточном полигоне (97° з. д.) слои 25—50 и 70—200 м, включая так называемый термостатический слой с температурой около 13°, разбиты на большое число квазиизотермических ступенек. Эти ступеньки не были стационарными. Зондирования с интервалом в 4 часа на суточной ст. 1454 и многократные зондирования с интервалом в 3—5 мин. в течение 1—1,5 часа показали, что отдельные ступеньки, несмотря на их эволюцию, можно опознать в течение 1—2 час., но за 4 часа некоторые ступеньки успевают исчезнуть и формируются новые. Иногда в этих ступеньках изотермия сопровождается изохалинностью, но часто наблюдаются существенные вертикальные неоднородности в распределении солёности в пределах квазиизотермических слоев. Последовательные

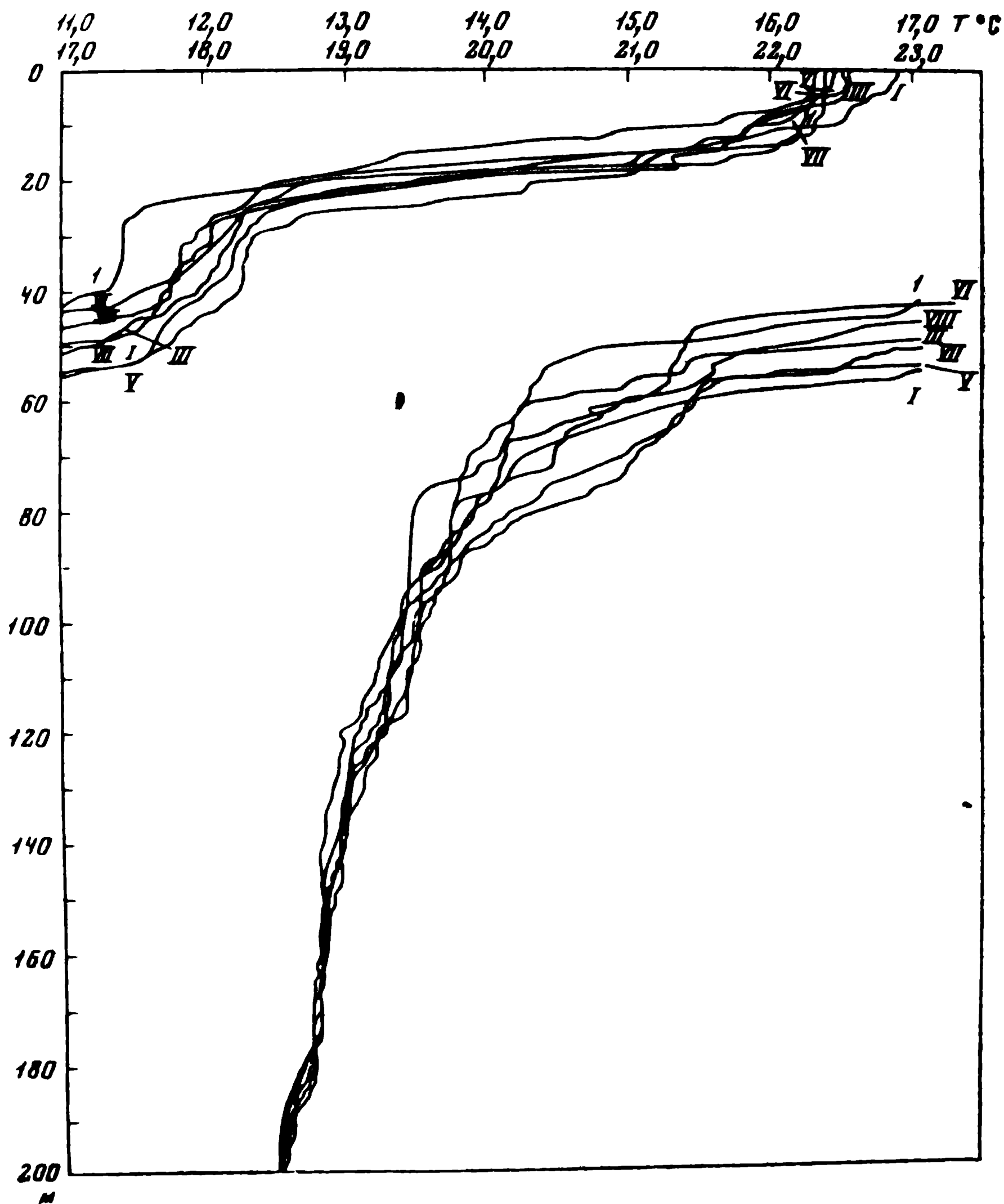


Рис. 6 Температурные профили, полученные в разное время на ст 1454 14, 16 и 17.1 1974 г

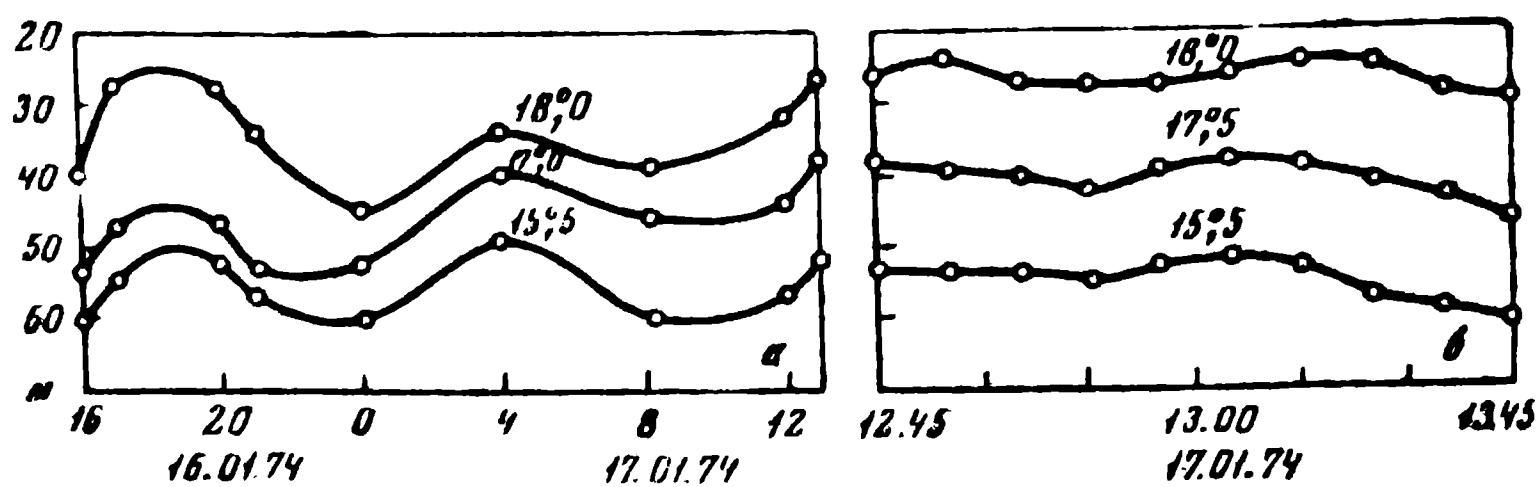


Рис. 7. Суточные (а) и кратковременные (б) колебания глубин залегания изотерм на ст 1454

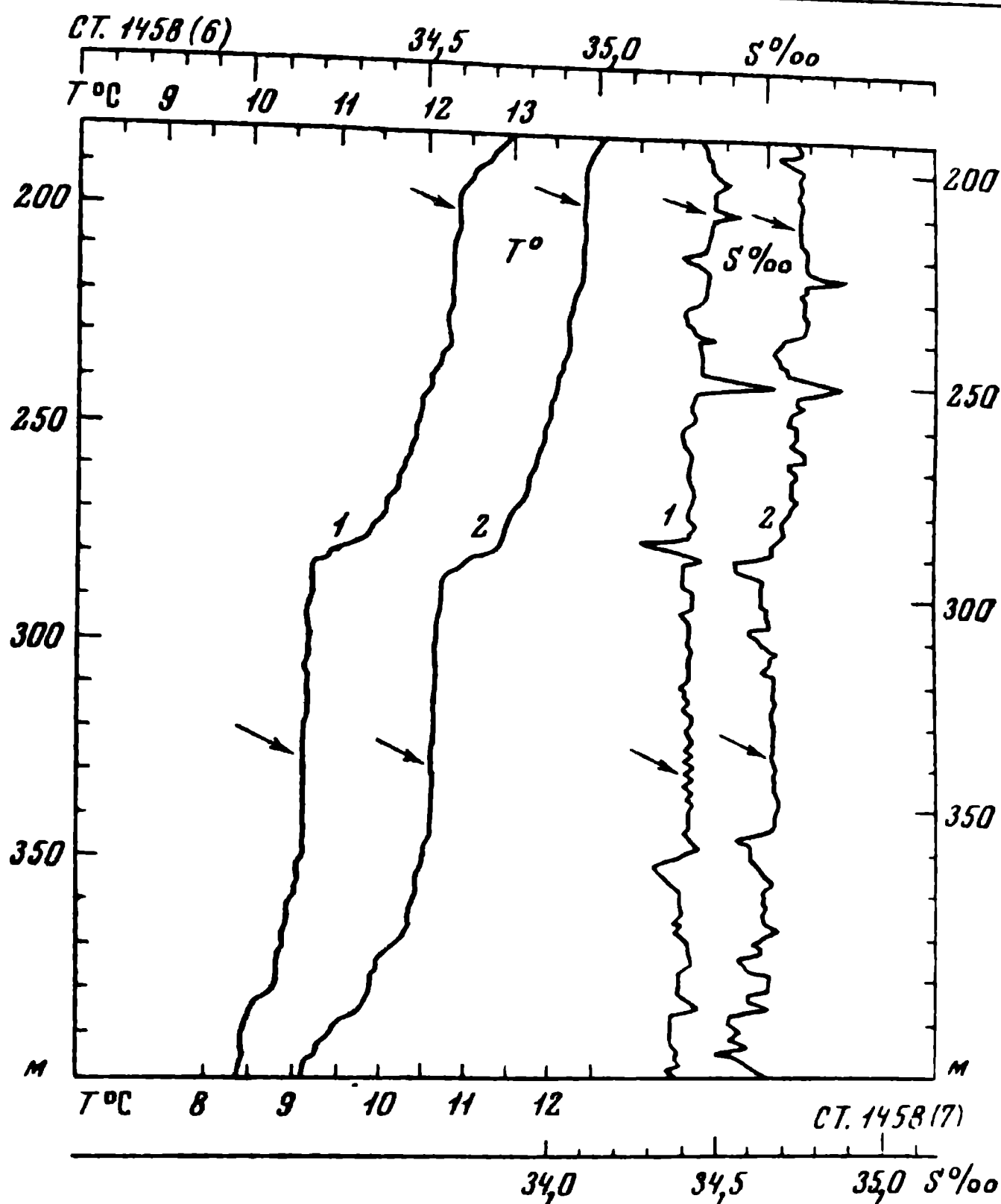


Рис. 8. Неоднородности вертикального распределения солёности в квазизотермических слоях

1 — ст. 1458 (6), 11.45—12.00; 2 — ст. 1458 (7), 18.03—18.20 30.1 1974 г.

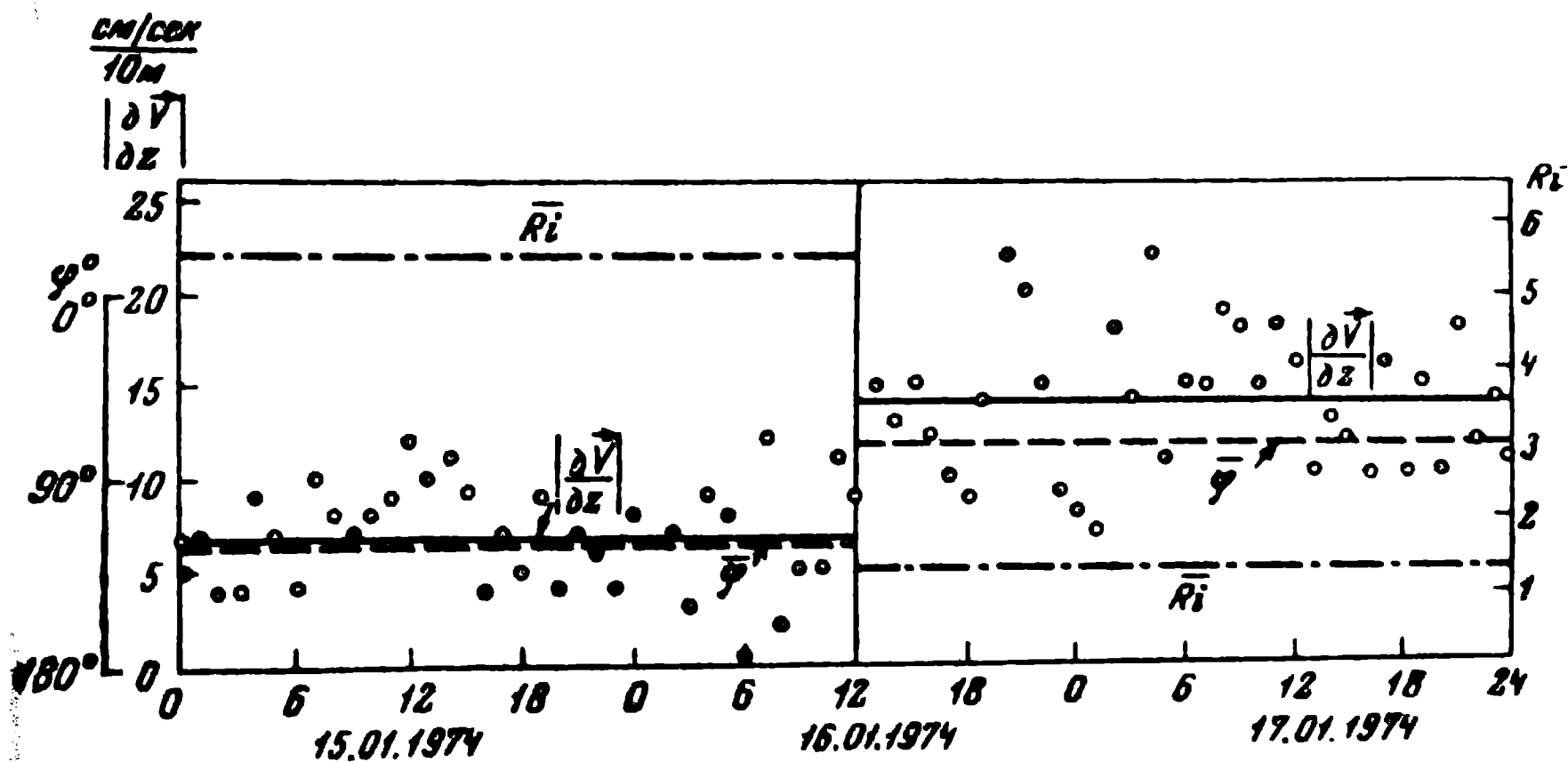


Рис. 9. Изменение вертикального градиента скорости течений и числа Ричардсона в слое 62—82 м на ст. 1454

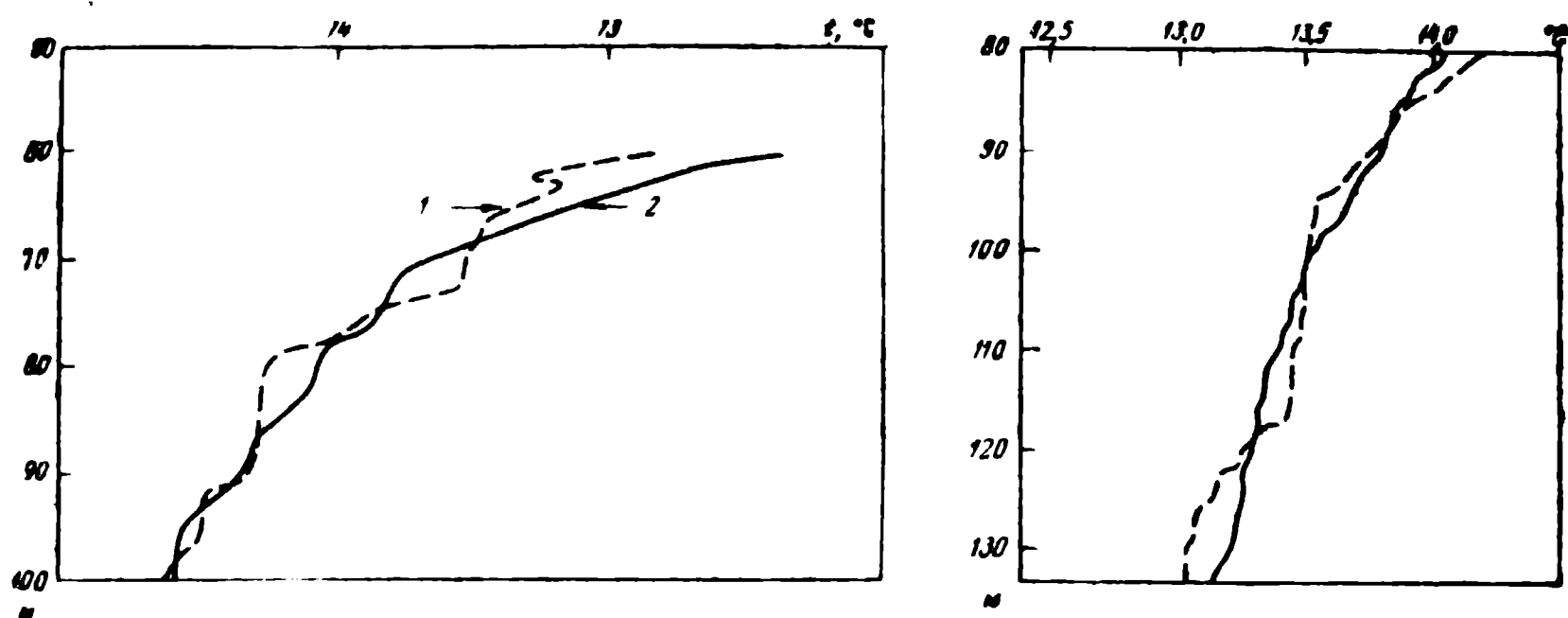


Рис. 10. Изменения вертикального профиля температуры, соответствующие изменениям вертикального сдвига скорости, изображенным на рис. 9

1 — 17.I 1974, 12 час; 2 — 16.I, 16 час.

Рис. 11. Образование ступенек на вертикальном профиле температуры на ст. 1454, слой 94—130 м

1 — 14.I 1974, 14 час; 2 — 17.I, 00 час.

зондирования в дрейфе с промежутком 4—6 час. показали, что неоднородности солёности в изотермических слоях имеют тенденцию сглаживаться (рис. 8), что можно объяснить вертикальным перемешиванием. Так, на ст. 1458 в 12 час. (зондирование 6) температура в нижнем изотермическом слое (рис. 8) между 320 и 342 м была $10,59^\circ$, солёность $34,68—34,72\text{‰}$. В 18 час. того же дня на расстоянии 2 мили от предыдущей точки в том же слое была зарегистрирована температура $10,62^\circ$ и почти однородная солёность $34,66—34,67\text{‰}$. Аналогичная картина наблюдалась и на профилях ст. 1460 (1 и 2), разделённых интервалом 4 часа. Выравнивание солёности по вертикали при наличии горизонтальных неоднородностей температуры и солёности даёт основания предполагать, что вертикальное перемешивание за счёт сдвиговой неустойчивости в течении Кромвелла сопровождается боковой конвекцией между различными по термохалинным характеристикам объёмами. При этом термические неоднородности имеют тенденцию исчезать быстрее вследствие более быстрой молекулярной теплопроводности.

Эти и другие особенности квазиизотермических ступенек дают основания считать, что они возникают в результате вертикального турбулентного перемешивания за счёт сдвиговой неустойчивости, спорадически возникающей на различных уровнях в течении Кромвелла. Не случайно, что эти ступеньки, как правило, наблюдаются выше и ниже максимума зональной скорости, т. е. там, где вертикальные градиенты скорости особенно велики. Сопоставление флуктуаций течения, зарегистрированных с буя, и одновременных изменений вертикального профиля температуры в слоях, где часто появляются и исчезают ступеньки, показывает, что, например, на ст. 1454 в середине суток 16.I.1974 г. возрастание среднего вертикального градиента скорости в слое 62—82 м примерно вдвое и изменение направления сдвига сопровождались уже к полудню 17.I появлением трёх хорошо выраженных ступенек и одной инверсии на температурном профиле (рис. 9, 10). Среднее мезомасштабное число Ричардсона при этом уменьшилось с 5,5 до 1,2 (рис. 9). Аналогичная ситуация наблюдалась в слое 104—130 м (рис. 11), где появление изотермических ступенек последовало за изменением вертикального градиента скорости с 0,4 до 0,8 см/сек на 1 м. Эти наблюдения качественно подтверждают вывод

(Gibson, Williams, 1972), что в течении Кромвелла наблюдается самая большая в Мировом океане скорость диссипации кинетической энергии турбулентности. Этот вывод был получен на основе непосредственных измерений турбулентности в течении Кромвелла восточной части Тихого океана.

Авторы выражают глубокую благодарность А. А. Гайдюкову, Л. И. Лаврищевой и В. Д. Егорихину, а также другим членам экспедиции, участвовавшим в обработке данных, калибровки зонда и палубных работах.

ЛИТЕРАТУРА

- Федоров К. Н., Плахин Е. А. 1975. О термохалинных возмущениях, сопровождающих интрузионный процесс в океане.— Океанология, 15.
- Eckart C. 1948. An analysis of the stirring and mixing processes in incompressible fluids.— J. Mar. Res., 7, No. 3.
- Gibson C. H., Williams R. B. 1972. Measurements of turbulence and turbulent mixing in the Pacific Equatorial Undercurrent.— Oceanography of the South Pacific. N. Z. Nat. Commn. UNESCO.
- Knauss J. A. 1966. Further measurements and observations on the Cromwell Current.— J. Mar. Res., 24, No. 2.
- Lemasson L., Piton B. 1969. Le contrecourant Cromwell et la distribution verticale de quelques propriétés physico-chimiques des eaux équatoriales.— Cah. ORSTOM., 7, No. 1.
- ORSTOM, Centre de Nouméa. 1967. Croisière «Alizé», Océanographie physique.— Rapport. Sci., No. 2.
- Rotschi H. 1970. Variations of Equatorial Currents.— Scientific Exploration of the South Pacific. Nat. Acad. Sci., Washington, D. C.

THERMOHALINE MESOSTRUCTURE OF THE EQUATORIAL CURRENT SYSTEM IN THE EASTERN HALF OF THE PACIFIC OCEAN

K. N. Fedorov, V. I. Prokhokov, V. A. Bubnov

Summary

Detailed studies of the thermohaline mesostructure were conducted during the 17th cruise of R/V «Akademik Kurchatov» on 4 polygons and 3 intermediate stations along the Equator from 97 to 155° W with the aid of digital CTD probe «AIST». The main features of the general temperature and salinity distribution along the Equator proved to be largely the same as was found from previous investigations (e. g. Expedition «Alizé», 1964—1965). Some limited correlation was found between these features and the depth of the upper boundary of the Cromwell current which slopes up towards the east. The most important aspect of the observed mesoscale thermohaline structure is its very high degree of variability. The variability is the highest in the layer occupied by the Cromwell Current, particularly in its upper and lower parts, i. e. above and below the core. The great number of isothermal layers which are not always accompanied by the homogeneity in salinity and considerable changes in mesostructure over relatively short periods of time indicate important roles played by the shear instability of the current and by lateral convection. The situation gives some grounds to believe that the water entrained into the Cromwell from both the south and the north has rather short residence time there and therefore does not get mixed to a complete homogeneity remaining steady in the form of relatively small parcels with different *T*, *S*-characteristics.

СТРУКТУРА ТЕЧЕНИЙ НА ЭКВАТОРЕ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

В. А. Бубнов, В. Д. Егорихин

В январе-феврале 1974 г. в ходе 17-го рейса нис «Академик Курчатов» на четырех экваториальных полигонах были произведены измерения течений. На каждом полигоне выставлялась автономная якорная буйковая станция с 12 измерителями течений типа БПВ-2 в верхнем 500-метровом слое. Продолжительность наблюдений составляла 1—5 сут. (табл. 1).

Обработка данных измерений выполнена на судовой ЭВМ «Минск-2». Рассчитаны средние параметры течений и некоторые характеристики их изменчивости. Динамическая структура верхнего 500-метрового слоя в восточной части экваториальной Пацифики определяется взаимодействием по вертикали трех разнонаправленных потоков: Южного пассатного течения, экваториального подповерхностного противотечения Кромвелла и глубинного течения с преобладанием южных и юго-западных составляющих (рис. 1).

Как показали наблюдения на автономных буйковых станциях и дополнительные детальные измерения с борта дрейфующего судна, в пограничных слоях между разнонаправленными потоками вектор течения изменяется не скачкообразно, а постепенно. При переходе от поверхностного течения к течению Кромвелла, как правило, наблюдается поворот вектора скорости с глубиной влево, против часовой стрелки (рис. 1, в), в нижнем пограничном слое течения Кромвелла — как влево (рис. 1, в), так и вправо (рис. 1, б, г).

Южное пассатное течение с преобладанием западной составляющей и скоростями менее 50 см/сек наблюдается в пределах верхнего однородного слоя, его толщина в районе исследования не превышает 30—35 м (рис. 1, б, в). На крайнем западном полигоне оно, по-видимому, не достигает экватора (рис. 1, а).

Противотечение Кромвелла хорошо выражено на всех экваториальных полигонах как чрезвычайно устойчивый зональный поток восточного

Таблица 1

Экваториальные полигоны, на которых производилось измерение течений

Показатель	Номер станции и полигона			
	1454 (I)	1456 (II)	1458 (III)	1461 (IV)
Широта южн.	01°01'4	00°00'2	00°01'2	00°00'1
Долгота зап.	97°02'8	122°05'0	139°41'0	154°46'6
Глубина, м	3220	4470	4360	4700
Начало станции	05.30 14.1	11.30 23.1	05.00 30.1	16.00 3.11
Конец станции	07.50 19.1	18.30 25.1	08.00 31.1	16.30 7.11
Часовой пояс	18	17	15	14

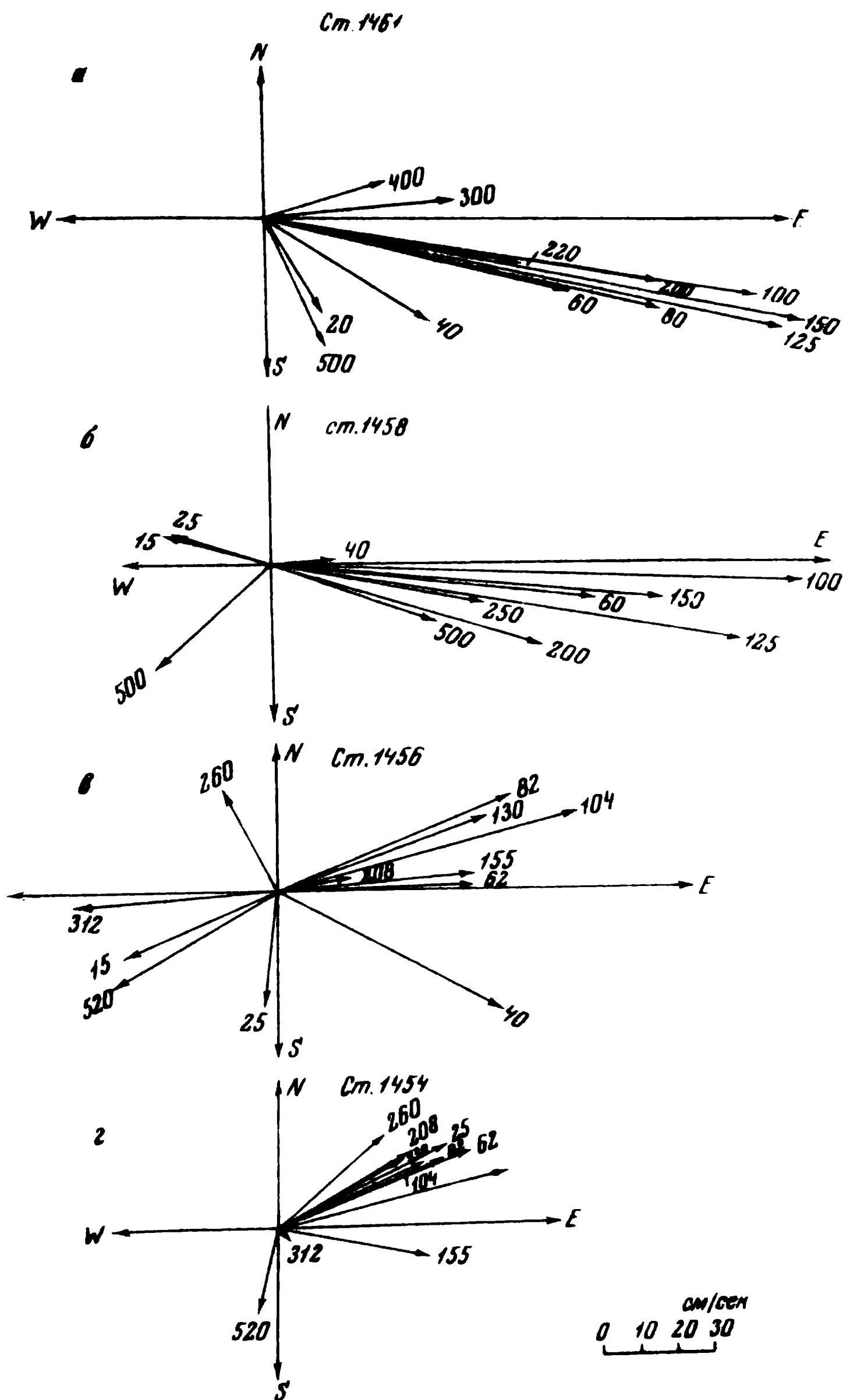


Рис. 1. Векторные диаграммы средних течений по измерениям на автономных буйковых станциях

Цифры у стрелок обозначены горизонты измерений

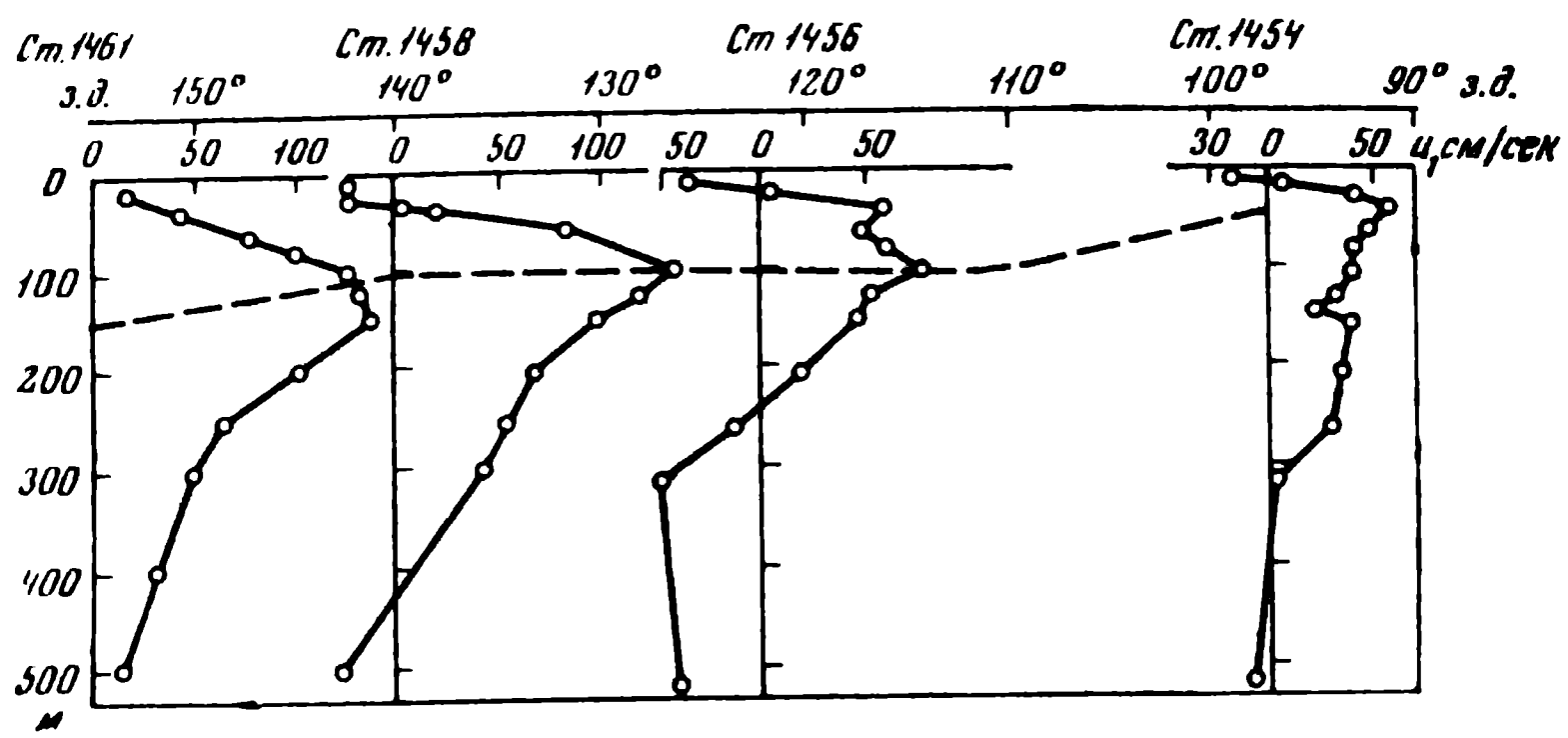


Рис. 2. Вертикальные профили зональной составляющей течения вдоль экватора
Пунктирная линия — глубина залегания максимума скорости течения Кромвелла

направления (рис. 1, 2) со скоростью до ≥ 150 см/сек. Вследствие зональной ориентации течения Кромвелла логично принять за его вертикальные границы глубины равенства зональной и меридиональной составляющих вектора скорости. В соответствии с этим вертикальная мощность течения в районе исследований колеблется от 180 до 440 м. Данными предшествующих измерений (Knauss, 1960, 1966) установлено, что в восточной части экваториальной области его скорость уменьшается, а стрежневая часть потока поднимается к поверхности вплоть до выхода течения на поверхность вблизи о-вов Галапагос (Jones, 1973). Нашими наблюдениями выход течения Кромвелла на поверхность не обнаружен, однако уменьшение его скорости и подъем стрежня от западных полигонов к восточным прослежены весьма четко (табл. 2). На двух западных полигонах (рис. 1, а, б) течение Кромвелла имеет некоторую южную составляющую, на двух восточных (рис. 1, в, г) — северную. Такое различие знаков меридиональных составляющих может отражать макромасштабное меандрирование течения. Глубже экваториального подповерхностного течения доминирует перенос вод в южном и юго-западном направлении со скоростями до 40—45 см/сек.

Синхронные наблюдения над вертикальным распределением плотности и скоростей течения позволяют оценить вертикальные градиенты плотности и скорости течений и рассчитать числа Ричардсона. Для каждого полигона в расчетах использованы данные, осредненные по часовому интервалу, соответствующему времени выполнения гидрологической серии

Таблица 2
Характеристика течения Кромвелла в восточной части Тихого океана

Показатель	Номер станции и полигона			
	1454 (I)	1456 (II)	1458 (III)	1461 (IV)
Глубина верхней границы, м	10—15	40	35	30
Глубина нижней границы, м	310	220	370	470
Вертикальная мощность, м	300	180	335	440
Глубина максимальной скорости, м	40	104	100	150
Максимальная скорость, см/сек	77	108	≥ 150	147

Таблица 3

Мезомасштабные параметры статической и динамической стратификации вод в восточной части экваториальной зоны Тихого океана $\frac{\Delta U}{\Delta Z}$, сек⁻¹, $\frac{\Delta \rho}{\Delta Z}$, г·см⁻⁴

Ст. 1454 (полигон I)				Ст. 1456 (полигон II)			Ст. 1458 (полигон V)				Ст. 1461 (полигон IV)			
глубина, м	$\left \frac{\Delta U}{\Delta Z} \right \times 10^{-3}$	$\frac{\Delta \rho}{\Delta Z} \times 10^{-7}$	Ri	$\left \frac{\Delta U}{\Delta Z} \right \times 10^{-3}$	$\frac{\Delta \rho}{\Delta Z} \times 10^{-7}$	Ri	глубина, м	$\left \frac{\Delta U}{\Delta Z} \right \times 10^{-3}$	$\frac{\Delta \rho}{\Delta Z} \times 10^{-7}$	Ri	глубина, м	$\left \frac{\Delta U}{\Delta Z} \right \times 10^{-3}$	$\frac{\Delta \rho}{\Delta Z} \times 10^{-7}$	Ri
15	3,90	7,90	0,51	3,70	1,60	0,11	15	0,10	0,40	39,2	20	1,40	0,15	0,08
25	1,13	4,27	3,26	4,00	3,13	0,19	25	2,87	0,87	0,10	40	1,80	0,25	0,08
40	0,50	3,09	12,12	1,50	2,95	1,29	40	3,25	2,55	0,24	60	1,20	0,40	0,27
62	0,35	1,55	12,41	1,25	2,60	1,63	60	1,35	3,80	2,04	80	1,35	1,10	0,59
82	0,18	0,23	6,75	0,82	2,27	3,33	100	0,92	0,80	0,93	100	0,40	1,12	6,86
104	0,31	0,15	1,59	1,00	0,88	0,87	125	0,92	0,68	0,79	125	0,28	2,24	38,11
130	1,00	0,12	0,33	0,64	0,72	1,72	150	0,66	0,40	0,90	150	0,76	2,40	4,07
155	0,49	0,09	0,38	0,57	0,13	0,40	200	0,36	0,06	0,45	200	0,74	1,00	1,79
208	0,13	0,04	2,08	0,77	0,19	0,32	250	0,26	0,18	2,61	250	0,44	0,36	1,82
260	0,69	0,10	0,17	0,86	0,23	0,30	300	0,35	0,22	17,60	300	0,18	0,17	5,14
312	0,10	0,23	24,44	0,11	0,16	12,72	500				400	0,44	0,27	1,36
520											500			

Данные расчетов (табл. 3) свидетельствуют, что наибольший сдвиг скорости наблюдается в верхнем слое течения Кромвелла, затем он уменьшается (исключая ст. 1458) до промежуточного минимума в стрессовом слое течения, а ниже стресса имеется второй, более слабый, максимум вертикального градиента скорости.

Вертикальные градиенты скорости в охваченном наблюдениями слое довольно велики. Вследствие этого, несмотря на довольно резкую плотностную стратификацию, числа Ричардсона не достигают больших величин, а в ряде случаев принимают значения ниже критических ($Ri < 0,25$), что характеризует условия развития турбулентности. Такие условия обычно имеют место в пределах верхнего однородного слоя, а также ниже стресса течения Кромвелла. Любопытно, что на ст. 1458, вследствие крайне высокого сдвига скорости, в пределах верхней части пикноклина (слой 25—60 м) получены числа Ричардсона, меньшие критических. При сохранении подобных условий следует ожидать возрастания мощности поверхностного квазиоднородного слоя за счет размывания верхней части пикноклина или образования дополнительной однородной ступеньки под слоем ветрового перемешивания.

Вопрос о временной изменчивости течений в экваториальной области слабо освещен в литературе. Представляется интересным получить некоторые статистические данные об изменчивости течений. Были рассчитаны отношения средних квадратичных отклонений σ модуля скорости и ее проекций на параллель и меридиан к абсолютной величине их среднего значения за период наблюдений (табл. 4).

Обращает на себя внимание исключительная стабильность течения по модулю: в большинстве случаев стандартное отклонение модуля не превышает 25% среднего значения. Чем больше средняя скорость переноса вод, тем меньше их относительная изменчивость. Так, на ст. 1458 и 1461, где скорости в стрессе течения Кромвелла достигают ≥ 100 см/сек, их относительная изменчивость не превышает 5—6% средней скорости

Таблица 4

Показатели изменчивости течений на экваториальных полигонах

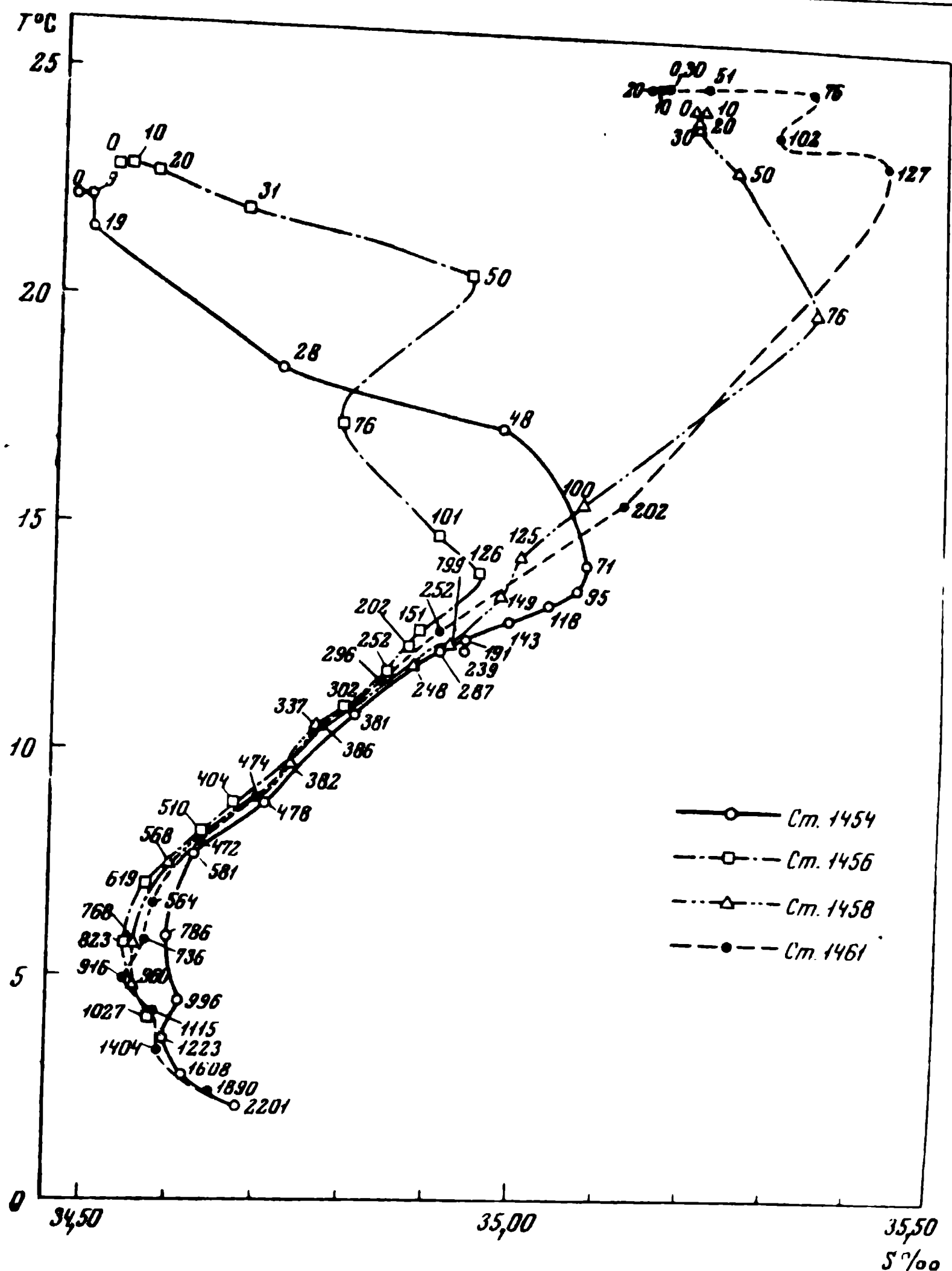
Ст. 1454				Ст. 1456				Ст. 1458				Ст. 1461			
Н, м	$\frac{\sigma_{\vec{v}}}{ \vec{v} }$	$\frac{\sigma_u}{ \vec{u} }$	$\frac{\sigma_v}{ \vec{v} }$	Н, м	$\frac{\sigma_{\vec{v}}}{ \vec{v} }$	$\frac{\sigma_u}{ \vec{u} }$	$\frac{\sigma_v}{ \vec{v} }$	Н, м	$\frac{\sigma_{\vec{v}}}{ \vec{v} }$	$\frac{\sigma_u}{ \vec{u} }$	$\frac{\sigma_v}{ \vec{v} }$	Н, м	$\frac{\sigma_{\vec{v}}}{ \vec{v} }$	$\frac{\sigma_u}{ \vec{u} }$	$\frac{\sigma_v}{ \vec{v} }$
15	0,39	2,80	3,05	15	0,23	0,33	0,99	15	0,23	0,26	1,64	20	0,22	1,00	0,40
25	0,14	0,15	0,52	25	0,24	5,45	0,37	25	0,24	0,26	2,07	40	0,20	0,39	0,33
40	0,14	0,16	0,71	40	0,10	0,13	0,33	40	0,33	1,30	15,80	60	0,16	0,15	0,65
62	0,21	0,27	0,40	62	0,18	0,26	13,21	60	0,18	0,30	2,07	80	0,11	0,10	1,23
82	0,27	0,35	0,64	82	0,17	0,24	0,80	100	0,05	0,10	2,43	100	0,06	0,05	1,25
104	0,21	0,27	0,63	104	0,07	0,03	0,57	125	0,03	0,04	0,79	125	0,05	0,06	0,52
130	0,21	0,33	0,51	130	0,12	0,12	0,89	150	0,05	0,05	0,77	150	0,05	0,05	1,25
155	0,03	0,10	0,16	155	0,11	0,16	4,45	200	0,03	0,03	0,29	200	0,11	0,10	0,68
208	0,03	0,20	0,41	203	0,30	0,52	3,39	250	0,03	0,05	0,65	250	0,15	0,17	1,08
260	0,15	0,30	0,34	260	0,35	0,67	0,47	300	0,05	0,03	0,45	300	0,12	0,14	1,24
312	0,61	0,42	3,73	312	0,07	0,03	4,33	500	0,03	0,21	0,25	400	0,39	0,60	0,53
520	0,54	1,25	0,60	520	0,03	0,14	0,23	—	—	—	—	500	0,22	2,15	0,32

При малых же скоростях (20—25 см/сек) наблюдается их большая относительная изменчивость (на ст. 1454 до 39—61 %).

Преобладающая компонента вектора течения, как правило, более стабильна. В соответствии с этим в слое течения Кромвелла, где преобладает зональный перенос вод, зональная компонента скорости в мезомасштабном временном интервале мало изменчива. Меридиональная же компонента, существенно уступающая зональной, по абсолютной величине испытывает значительные относительные вариации, которые отражают либо смещения потока относительно плоскости экватора, либо внутреннюю поперечную циркуляцию винтообразного характера.

В соответствии с трехслойной динамической структурой в восточной экваториальной Пацифике наблюдается и трехслойная структура водных масс, которую формируют поверхностные экваториальные воды, воды течения Кромвелла и антарктические промежуточные воды (табл. 5). Поверхностная экваториальная водная масса сосредоточена в пределах верхнего квазиоднородного слоя выше границы течения Кромвелла и имеет существенно различные характеристики в восточной и западной частях района исследования (рис. 3). Восточная модификация (ст. 1454, 1456) характеризуется низкой температурой (несколько выше 22°) и соленостью около 34,5‰, что связано, во-первых, с восходящим движением в зоне экваториальной дивергенции, которая лучше выражена на востоке, во-вторых, с распресняющим влиянием поверхностных вод у берегов Центральной Америки. На западе (ст. 1458, 1461) температура и соленость поверхностных вод повышаются (24,5—25,0° и 35,16—35,19‰), что обусловлено местными условиями тепло- и влагообмена с атмосферой и влиянием поверхностных вод южной тропической области.

Воды течения Кромвелла простираются от нижней границы поверхностного квазиоднородного слоя (на востоке) или от некоторого промежуточного уровня в этом слое (на западе) до глубинного максимума градиента плотности. В пределах этой водной массы выделяется два типа вод: южная тропическая вода, формирующая высокосоленное ядро экваториального глубинного противотечения и сосредоточенная в пределах

Рис. 3. T , S -кривые на экваториальных полигонах

пикноклина (Tsuchiya, 1968) и экваториальная 13-градусная вода (Montgomery, Stroup, 1962). Южная тропическая вода переносится в стрессе противотечения из района его зарождения в западной части экваториальной Пацифики на восток и по мере движения к востоку постепенно распресняется. Экваториальная 13-градусная вода — продукт трансформации вод в пределах самого течения Кромвелла ниже его стресса. Ниже термоклина течение Кромвелла питается за счет подсоса вод из пограничных тропических областей. Как показал Джонс (Jones, 1973), вертикальный сдвиг скорости ниже стресса противотечения приводит к развитию вертикального турбулентного обмена, под действием которого характеристики подсосанных вод постепенно выравниваются и формируется малоградиентный слой с температурой $12-14^{\circ}$ и соле-

Т а б л и ц а 5
Основные водные массы восточной экваториальной Пацифики

Водная масса	Номер станции	Глубина, м		Температура в ядре, °С	Соленость в ядре, ‰
		ядра	нижней границы		
Поверхностная экваториальная	1454	0	10	22,2	34,48
	1456	0	20	22,8	34,52
	1458	0	30	24,5	35,19
	1461	0	75	25,0	35,16
Течения Кромвелла	1454	75	400	14,2	35,09
	1456	125	350	14,1	34,95
	1458	75	350	20,3	35,34
	1461	125	450	23,5	35,40
Антарктическая промежуточная	1454	800	1800	5,7	34,60
	1456	800	—	5,8	34,55
	1458	800	—	5,6	34,56
	1461	900	1900	4,9	34,55

ностью 34,8—34,9‰. Толщина этого слоя возрастает от 50 м на ст. 1461 до 240 м на ст. 1454.

Авторы весьма признательны С. Т. Михайлову за помощь в выполнении измерений.

ЛИТЕРАТУРА

Jones J. H. 1973. Vertical mixing in the Equatorial Undercurrent.— J. Phys. Oceanogr., 3, № 3.
Knauss J. 1960. Measurements of the Cromwell Current.— Deep-Sea Res., 6, № 4.
Knauss J. A. 1966. Further measurements and observations on the Cromwell Current.— J. Mar. Res., 24, № 2.
Montgomery R. B., Stroup E. D. 1962. Equatorial waters and currents at 150° W in July-August 1952.— Johns Hopkins Oceanogr. Studies, N 1.
Tsuchiya M. 1968. Upper waters of the Intertropical Pacific Ocean.— Johns Hopkins Oceanogr. Studies, № 4.

STRUCTURE OF CURRENTS AT THE EQUATOR
IN THE EASTERN PART OF THE PACIFIC OCEAN

V. A. Bubnov, V. D. Egorikhin

Summary

Measurements of currents were carried out at four polygons at the Equator, in the eastern Pacific, in January — February 1974, during 17th cruise of the R/V «Akademik Kurchatov». The dynamic structure of the upper 500 m layer of the ocean is influenced by the interaction of three currents: the South Equatorial Current, the subsurface Equatorial (Cromwell) Undercurrent, and a deep current with predominating southern and southwestern components. The Cromwell Current is, at all the 4 polygons, extremely steady, flowing eastwards with a velocity up to 150 cm/sec in the central part of the ocean. Maximum velocities decrease in an eastern direction, down to 70—80 cm/sec at 97° W. The core of the current rises from a depth of 150 m in the central part of the ocean, to 40—50 m in its eastern part. Estimates of mesoscale Richardson numbers, based on the results of observations conducted at the equatorial polygons, showed that, owing to the high vertical gradients of current velocity, conditions of developed turbulence ($Ri < 0,25$) are observed in a number of cases in the upper part of the thermocline and in the sub-core layer of the Cromwell Current.

ОЦЕНКА СКОРОСТИ ПОДЪЕМА ВОД НА ЭКВАТОРЕ

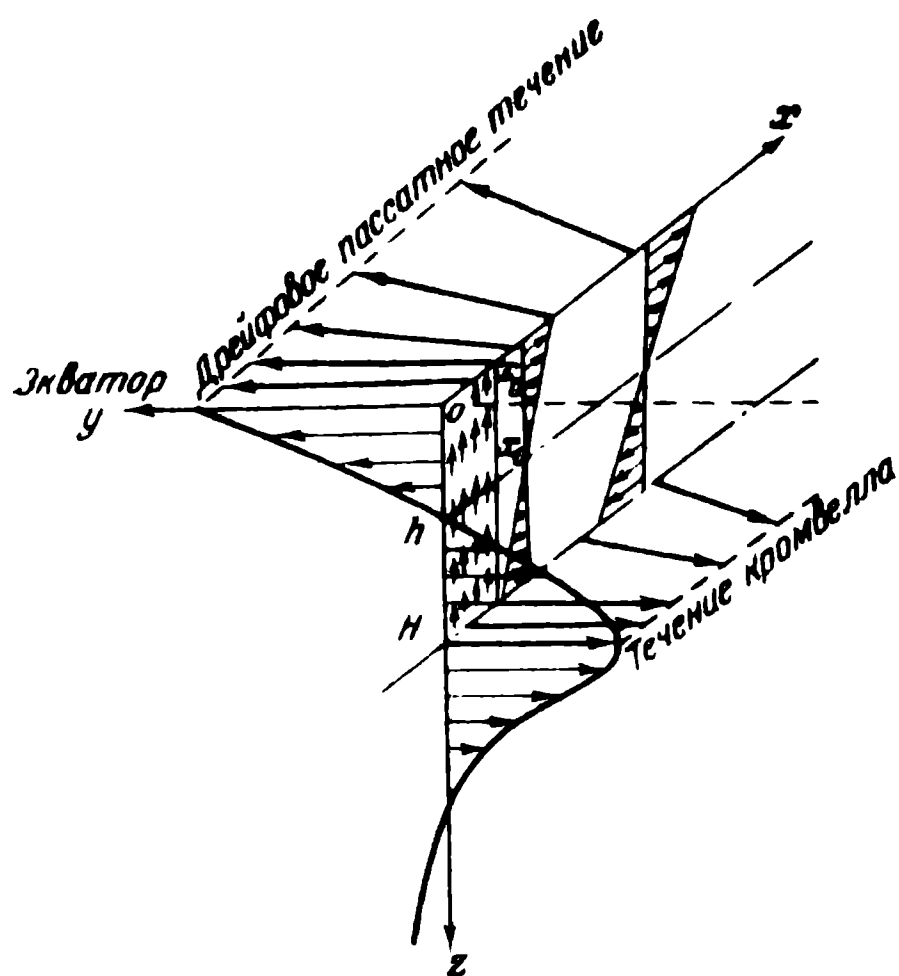
К. Н. Федоров

Исследование подъема вод в узкой экваториальной зоне океанов интересно с нескольких точек зрения. Этот подъем вод — интегральная часть необычной системы экваториальных течений, физика которой еще не до конца выяснена. Нет и точного представления о характерных величинах скоростей экваториального апвеллинга. Хотя теоретические модели (Hidaka, 1960, 1972; Yoshida, 1967) предсказывали для стационарного случая величины порядка 10^{-2} — 10^{-3} см/сек, а иногда даже до 10^{-1} см/сек, наибольшие величины считались неоправданно завышенными (Smith, 1968). Недавние наблюдения французских ученых (Rotschi, Jargige, 1968) показали, что в нестационарных условиях скорость подъема вод на экваторе в Тихом океане может достигать в слое 0—60 м 10^{-2} и даже 10^{-1} см/сек. Такие большие вертикальные скорости, несомненно, должны представлять интерес для биологов, изучающих продуктивность экваториальной зоны. Отсюда вытекает реальная потребность в умении оценивать вертикальную составляющую скорости в экваториальной системе течений по измерениям, которые можно было бы сочетать с биологической программой.

Эту потребность трудно удовлетворить путем прямых измерений вертикальной скорости, так как методы ее измерения еще недостаточно разработаны. Вычисление вертикальной составляющей движения по измеренным горизонтальным, например, методом Виртки (Wyrтки, 1963) в принципе возможно, но сами измерения при этом оказываются довольно трудоемкими, кроме того, этот метод чреват серьезными погрешностями и, как показали недавние проверки (Johnson, 1973), не может считаться достаточно достоверным.

Исходя из того, что экваториальный подъем вод создается дивергенцией направленного на запад поверхностного дрейфового течения в сочетании с подпором воды снизу, вызванным конвергенцией в верхней части течения Кромвелла, можно предполагать, что скорость подъема вод в слое выше максимума подповерхностного противотечения должна быть прямо пропорциональна абсолютной величине вертикального градиента зональной скорости в этом слое. Поскольку вертикальный градиент скорости сильных квазистационарных течений сравнительно легко может быть измерен с дрейфующего судна, вертушками, отмеченная зависимость открывает заманчивые возможности быстрой оценки скорости экваториального подъема вод.

Путем несложных выкладок можно найти вид зависимости между вертикальным градиентом зональной скорости и вертикальной скоростью на экваторе. Рассмотрим упрощенную кинематическую модель в ортогональной системе координат, где ось y направлена вдоль экватора на запад, ось x — вдоль меридиана положительным концом на север, а ось z — вертикально вниз (рис. 1). В этой модели экваториальный подъем



Схематизированное представление структуры течений на экваторе

вод является замыкающей ветвью меридиональной циркуляции в плоскости xOz в слое между поверхностью ($z=0$) и максимумом скорости подповерхностного противотечения, направленного на восток ($z=H$). Примем, что зональное движение на экваторе и вблизи него меняет знак на глубине h , где зональная составляющая скорости переходит через 0. Будем считать, что меридиональное изменение зональной составляющей скорости движения v на всех уровнях симметрично относительно экватора, поэтому в узкой приэкваториальной зоне производные уровня, зональной скорости и давления по x обращаются в нуль. Логично рассматривать эту узкую зону в качестве некоего приэкваториального пограничного слоя, в котором, помимо соблюдения указанного выше условия, существенно важными становятся силы инерции и трения. Эффект Кориолисова ускорения за пределами этой зоны обуславливает меридиональную циркуляцию, которая, как видно из рисунка, также симметрична относительно экватора. Производными всех составляющих движения по y (вдоль экватора) можно пренебречь.

Запишем следующую систему уравнений движения для узкой приэкваториальной зоны

$$w \frac{\partial v}{\partial z} + \beta x u = -k v - \frac{1}{\rho_0} \frac{\partial P}{\partial y}, \quad (1)$$

$$w \frac{\partial u}{\partial z} - \beta x v = -k u, \quad (2)$$

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0, \quad (3)$$

где u , v и w — меридиональная, зональная и вертикальная составляющие скорости движения, β — изменение Кориолисова параметра с широтой, k — коэффициент трения, P — давление. Эта система из трех уравнений содержит четыре неизвестных: u , v , w и P . Если мы можем определить из наблюдений величины $\frac{\partial v}{\partial z}$ и $\frac{\partial u}{\partial z}$ либо в виде функций глубины $A(z)$ и $B(z)$, либо в виде средних по слоям величин \bar{A} и \bar{B} , то для нахождения зависимости w от $\frac{dv}{dz}$ нам не потребуется решать всю систему, и мы мо-

жем ограничиться уравнениями (2) и (3), которые описывают циркуляцию в меридиональной плоскости, включающую вертикальное движение как следствие условия неразрывности (3). Последнее при интегрировании по z от 0 до h или от h до H дает:

$$\omega_h = -\frac{\partial S_x^{(1)}}{\partial x} = \frac{\partial S_x^{(2)}}{\partial x}, \quad (4)$$

где индексы ⁽¹⁾ и ⁽²⁾ обозначают соответственно верхний и нижний слои, а индекс h указывает, что вертикальная скорость ω получается при этом для горизонта h . Если теперь проинтегрировать (4) по x от 0 до x_0 , т. е. в пределах половины приэкваториальной пограничной зоны шириной $2x_0$, считая при этом, что ω_h не меняется по x в пределах этой узкой зоны или рассматривается в качестве некоторой средней величины в пределах $-x_0 \leq x \leq x_0$, получим:

$$\omega_h x_0 = S_x^{(2)}(x_0) = -S_x^{(1)}(x_0). \quad (5)$$

Интегрирование по z от 0 до h и от h до H уравнения (2) дает:

$$\frac{1}{2} \omega_h \bar{B}^{(1)} h - \beta x S_y^{(1)} = -k S_x^{(1)}, \quad (6)$$

$$\frac{1}{2} \omega_h \bar{B}^{(2)} (H - h) - \beta x S_y^{(2)} = -k S_x^{(2)}, \quad (7)$$

где $\frac{\omega_h}{2}$ считается средней величиной вертикальной скорости в пределах интегрирования. В свою очередь полные потоки в зональном направлении $S_y^{(1)}$ и $S_y^{(2)}$ могут быть с достаточным приближением определены из соотношений вида:

$$S_y^{(1)} \approx -\frac{\bar{A}^{(1)} h^2}{2}; \quad S_y^{(2)} \approx \frac{\bar{A}^{(2)} (H - h)^2}{2}, \quad (8)$$

подразумевающих близкое к линейной изменение зональной компоненты скорости с глубиной. Известные из наблюдений вертикальные эпюры зональной скорости на экваторе в Тихом и Атлантическом океанах подтверждают справедливость сделанного допущения по крайней мере для верхнего слоя от 0 до h м.

Подставив (5) и (8) соответственно в (6) и (7), можно получить два независимых определения ω_h по данным измерений \bar{A} и \bar{B} в пределах расстояний $\pm x_0$ от экватора:

$$\omega_h = \frac{\beta x_0 \bar{A}^{(1)} h^2}{2 \left(k x_0 - \frac{\bar{B}^{(1)} h}{2} \right)} = \frac{\beta x_0 \bar{A}^{(2)} (H - h)^2}{2 \left(k x_0 - \frac{\bar{B}^{(2)} (H - h)}{2} \right)}, \quad (9)$$

которые позволяют найти произведение $k x_0$, если оба определения дают одну и ту же величину ω_h . Это произведение определяется из выражения:

$$k x_0 = \frac{h (H - h) [\bar{A}^{(2)} \bar{B}^{(1)} (H - h) - \bar{A}^{(1)} \bar{B}^{(2)} h]}{2 [\bar{A}^{(2)} (H - h)^2 - \bar{A}^{(1)} h^2]}, \quad (10)$$

или

$$k x_0 = \frac{h}{2} \cdot \frac{\bar{A}^{(2)} \cdot \bar{B}^{(1)} - \bar{A}^{(1)} \cdot \bar{B}^{(2)}}{\bar{A}^{(2)} - \bar{A}^{(1)}}, \quad (11)$$

если $h = H - h = h_*$.

Оценки, выполненные нами по вертикальным профилям зональной составляющей движения на экваторе (Knauss, 1960, 1966; Jones, 1973),

дают величину произведения kx_0 порядка 1—10, а максимальную величину вертикальной скорости экваториального апвеллинга на горизонте w_h порядка 10^{-3} см/сек. Такой порядок величины w_h является вполне реалистичным, а если принять коэффициент трения k равным 10^{-6} ед. CGS, то ширина пограничной приэкваториальной зоны оказывается равной нескольким десяткам км (27 км в одном из примеров).

Задача еще более упрощается, если величина \bar{B} настолько мала, что вторым членом в знаменателе выражений (9) можно пренебречь. Тогда выражения для оценки w_h становятся

$$w_h = \frac{\beta}{2k} \bar{A}^{(1)} h^2 = \frac{\beta}{2k} \bar{A}^{(2)} (H - h)^2. \quad (12)$$

Сделанное упрощение равносильно пренебрежению инерционным членом $w(\partial u / \partial z)$ в (2).

Использование полученных выше выражений (9) для оценки w_h по результатам измерений, выполненных на экваторе в Тихом океане во время 17-го рейса нис «Академик Курчатов», оказалось затруднительным в связи с тем, что поведение меридиональной составляющей скорости движения u на деле не укладывалось в рамки принятой идеализированной схемы (рис. 1), что могло быть связано, например, с меандрированием течения Кромвелла. Это тем более вероятно, что оценка порядка меридиональной составляющей скорости, вызванной дивергенцией дрейфового потока в поверхностном слое, дает из выражения (5) при $w_h = 10^{-3}$ см/сек, $x_0 = 30$ км и $h = 50$ м среднюю величину \bar{u} в слое $0-h$ м около 1 см/сек. Измеренные же нами величины меридиональной составляющей скорости u имели, как правило, модуль порядка 10—20 см/сек и направление, зачастую не соответствующее принятой схеме (рис. 1). На аналогичное несоответствие указывал и Кнаусс (Knauss, 1966). Поэтому при расчетах мы предпочли использовать выражения (12), полностью пренебрегая величинами \bar{B} . Результаты расчетов приведены в таблице.

Выполненные оценки показывают, что на поверхности раздела между поверхностным дрейфовым течением и течением Кромвелла величина скорости подъема вод w_h колебалась между 10^{-3} и 10^{-2} см/сек, причем имела некоторая тенденция к возрастанию этой величины с востока на запад по мере заглубления поверхности раздела h . Величина вертикальной скорости w_{10} , рассчитанная для горизонта 10 м в предположении линейного убывания w по направлению к поверхности океана, оказалась примерно постоянной, незначительно колеблющейся около 10^{-3} см/сек вдоль экватора от 97° до 155° з. д. Оценки, выполненные по результатам измерений гирляндами вертушек с борта дрейфующего корабля и по результатам регистрации течений на буйковых станциях, дали очень близкие величины, что подтверждает принципиальную возможность пользоваться для указанной цели относительными измерениями течений с борта судна. Желательно, однако, при этом проводить в каждой точке серию многократных измерений \bar{A} , чтобы иметь возможность пользоваться средними величинами и знать пределы изменчивости измеряемых и оцениваемых величин. В этом отношении регистрация течений с буйковых станций, даже одиночных, имеет неоспоримые преимущества. Выборочный просмотр первичных данных измерений течений с буйков на ст. 1454, 1458 и 1461 показал, что величина A , характеризующая вертикальный градиент зональной скорости в слоях $0-h$ и $h-H$, как правило, весьма консервативна и колеблется в пределах $\pm 13-15\%$ от средней величины за период 1—4 часа. В отдельные часы имели место заметные повышения и понижения величины A по отношению к значениям, указанным в табл. 1. Эти колебания могли бы изменить оценку величины w_h .

Расчет скорости подъема вод на экваторе

Показатель	Ст. 1454		Ст. 1455	Ст. 1456	
	борт	буй	борт	борт	буй
Широта	00°58' ю.	01°01' ю.	00°01' ю.	00°00' ю.	00°00' ю.
Долгота	97°00' з.	97°03' з.	104°00' з.	122°20' з.	122°05' з.
Дата	15.I	14—19.I	20.I	24—25.I	23—25.I
h, м	15	13	30	30	27
H, м	30+40	40	?	?	100
$A^{(1)} \times 10^3 \text{ сек}^{-1}$	—4,0	—4,0	—3,0	—3,3	—2,0
$A^{(2)} \times 10^3 \text{ сек}^{-1}$	—3,0	?	?	?	—1,5
$W_h \times 10^3 \text{ см/сек}$	0,9÷1,9	0,9	2,7	3,0	1,5÷8,0
$W_{10} \times 10^3 \text{ см/сек}$	0,6÷1,2	0,7	0,9	1,0	0,6÷3,0

Показатель	Ст. 1458		Ст. 1461
	борт	буй	борт
Широта	00°03' с.	00°01' ю.	00°45' ю
Долгота	139°31' з.	139°41' з.	154°55' з.
Дата	30.I	29—31.I	6—7.II
h, м	34	34	80
H, м	74	100	180
$A^{(1)} \times 10^3 \text{ сек}^{-1}$	3	—1,5÷—3,0	?
$A^{(2)} \times 10^3 \text{ сек}^{-1}$	—3,0	—2,1	—1,1
$W_h \times 10^3 \text{ см/сек}$	4,8	1,7÷9,2	7,0
$W_{10} \times 10^3 \text{ см/сек}$	1,4	0,5÷2,7	0,9

Примечание. Снос буй на ст. 1461 и нечеткость верхней границы течения Кромвелла в этом районе делают оценку ненадежной.

примерно вдвое. Даже если абсолютные значения w_h можно поставить под сомнение, особенно в связи с произвольностью выбора значения коэффициента трения k , простота метода позволяет проводить сравнительные оценки в разных точках вдоль экватора и в разные моменты времени.

ЛИТЕРАТУРА

Hidaka K. 1960. On the equatorial upwelling.— Mem. Kobe Mar. Observ., 14.
Hidaka K. 1972. Physical oceanography of upwelling.— Geoforum, 11.
Johnson D. 1973. Vertical motions determined from mass balances: a negative report — CUEA Newsletter, 2, № 7.
Jones J. H. 1973. Vertical mixing in the Equatorial Undercurrent.— J. Phys. Oceanogr., 3, № 3.
Knauss J. A. 1960. Measurements of the Cromwell Current.— Deep-Sea Res., 6, № 4
Knauss J. A. 1966 Further measurements and observations on the Cromwell Current.— J. Mar. Res., 24, № 2
Rotschi H., Jarrige F. 1968. Sur le renforcement d'un upwelling equatorial.— Cah O. R. S. T. O. M., Ser. Océanogr., 6, № 3—4.
Smith R. L. 1968 Upwelling.—Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 6.
Wyrtki K. 1963. The Horizontal and Vertical field of motion in the Peru Current.— Bull. Scripps Inst. Oceanogr., 8, № 4.
Yoshida K. 1967. Circulation in the Eastern Tropical Oceans with special references to upwelling and undercurrents.— Jap. J. Geophys., 4.

ESTIMATION OF VERTICAL VELOCITY IN EQUATORIAL UPWELLING

K. N. Fedorov

Summary

On the basis of a simple kinematic model a relationship is established between the vertical velocity of Equatorial upwelling and the vertical shear of zonal velocity between the surface drift current and subsurface Equatorial Undercurrent. In this simplified model the latter as well as the meridional circulation is considered fully symmetrical relative to the Equator. Measurements of the vertical shear of zonal velocity were made both from aboard ship and from anchored buoys at the Equator during the 17th cruise of R/V «Akademik Kurchatov» to the Eastern Pacific. Estimates of the Equatorial upwelling velocity at several station along the Equator (from 97 to 155° W) gave values of the order 10^{-3} to 10^{-2} cm/sec. If correctness of absolute values may be questioned, comparison of the results obtained at different localities can still be useful in indicating areas of more intensive upwelling.

ВЕРТИКАЛЬНЫЙ ТУРБУЛЕНТНЫЙ ОБМЕН В ОКЕАНЕ ВБЛИЗИ ЭКВАТОРА

В. А. Бубнов

Известно, что в стратифицированном потоке со сдвигом действие напряжений Рейнольдса трансформирует энергию среднего движения в энергию турбулентности. Интенсивность этого процесса зависит от масштаба и типа движения и степени устойчивости среды. Весьма существенную роль в динамике океана и формировании распределения физико-химических характеристик его вод играет вертикальная турбулентность. Представляется интересным оценить параметры турбулентного обмена в экваториальной области, где система течений представляет собой яркий пример движения стратифицированной жидкости с большими вертикальными градиентами скорости.

С этой целью 15.I 1974 г. во время 17-го рейса нис «Академик Курчатов» вблизи экватора примерно в 300 милях к западу от о-вов Галапагос (ст. 1454, $\sim 1^\circ$ ю. ш., 97° з. д.) были выполнены измерения вертикальных профилей скорости течения и плотности. Измерение течений осуществлялось с борта дрейфующего судна с последующим введением поправок на дрейф по показаниям судовой системы спутниковой навигации типа NNSS «MAGNAVOX». Серия из 5 самописцев течений БПВ-2 с расстоянием между приборами 10 м и дискретностью регистрации 5 мин. выдерживалась на горизонтах в течение 1 часа. Таким образом, в три приема (с дублированием граничных горизонтов между сериями) были измерены течения в слое 10—130 м. В начале и конце измерений произведено зондирование вертикального распределения плотности цифровым термосолезондом «АИСТ».

На рис. 1 приведены осредненные за 1 час векторы течений, вертикальные профили их зональной и меридиональной составляющих и кривая распределения плотности по результатам измерений в конце эксперимента (в начале эксперимента она имела аналогичный вид). Из векторной диаграммы следует, что измерения охватили слой Южного пассатного течения (10 м) и стрежневую часть течения Кромвелла, максимальная скорость которого составила 71 см/сек на горизонте 110 м. Граница между течениями Южным пассатным и Кромвелла проходит на глубине около 15 м. Для Южного пассатного течения характерно квазиоднородное распределение плотности и начало ее роста в верхней части пикноклина, стрежень течения Кромвелла располагается в слое пикноклина.

Полученные экспериментальные данные позволили оценить характеристики стратификации, устойчивости и вертикального турбулентного обмена в мезомасштабном пространственно-временном интервале. К числу таких характеристик относятся вертикальный градиент плотности $\partial\rho/\partial z$, вертикальный сдвиг скорости, $\partial u/\partial z$, число Ричардсона Ri , характеризующее отношение эффекта плавучести к эффекту продукции турбулентности, а также коэффициенты обмена количеством движения K_m и различными свойствами (например, теплопроводностью K_t)

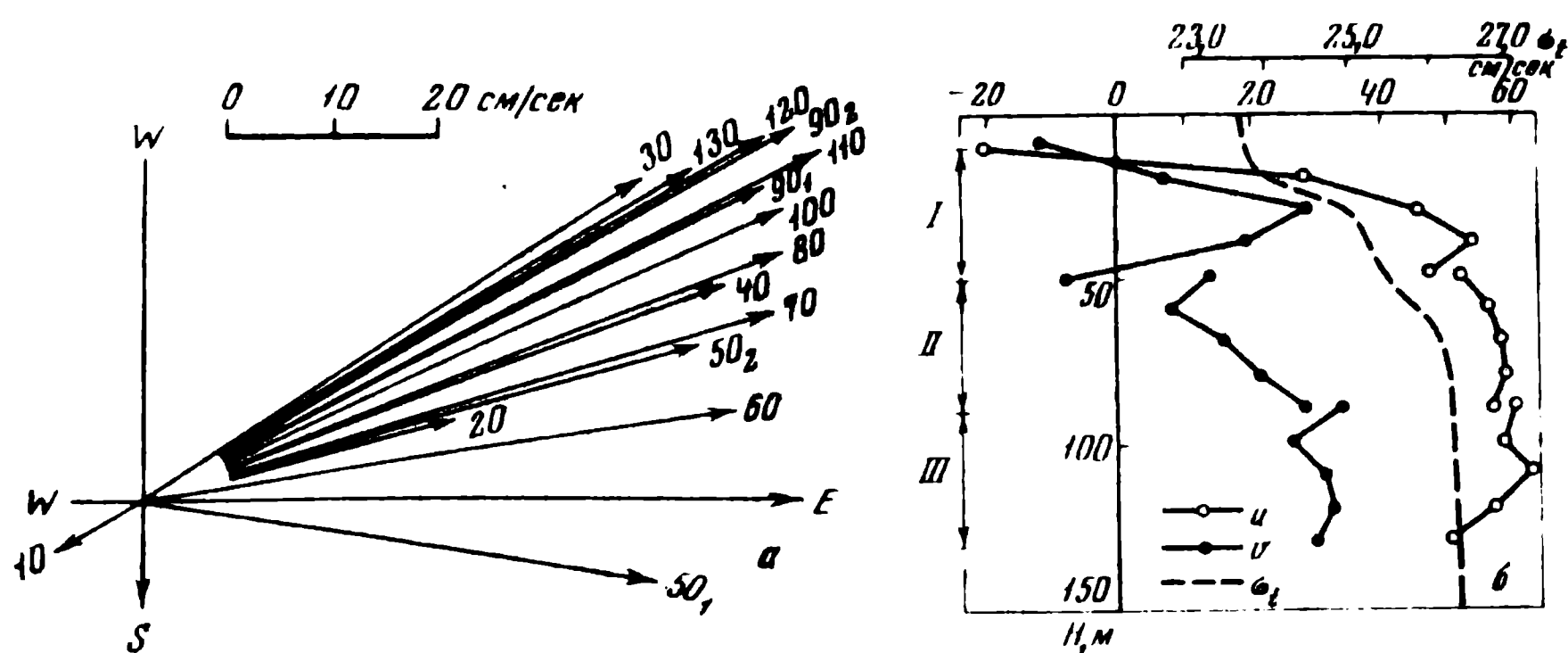


Рис. 1. Векторная диаграмма течений на ст. 1454 (а), вертикальные профили их зональной U и меридиональной V составляющих и условной плотности σ_t (б)

Арабскими цифрами у стрелок обозначены горизонты измерения течений, римскими вдоль шкалы глубин — номера серий измерений

В общем виде зависимость коэффициента вертикального турбулентного обмена от стратификации среды может быть описана выражением:

$$K = K_0(1 + \sigma Ri)^n, \quad (1)$$

где K_0 — коэффициент обмена при безразличной стратификации ($Ri=0$). Для случая обмена количеством движения, согласно Пристли (1964) и Монину и Яглому (1965), имеем:

$$K_0 = \kappa \cdot U_* \cdot z, \quad (2)$$

где $\kappa=0,4$ — постоянная Кармана, U_* — скорость трения. Если в (1) вместе с Робинсоном (Robinson, 1966) параметры σ и n принять равными соответственно 5 и -1 , то с учетом (2) для коэффициента турбулентного обмена количеством движения в устойчиво стратифицированной среде получим выражение:

$$K_m = \frac{\kappa \cdot U_* \cdot z}{1 - 5Ri}, \quad (3)$$

которое и использовалось в расчетах.

Для расчета U_* использовано выражение (Jones, 1973):

$$U_* = \frac{\kappa \cdot \Delta U}{\ln(z/\xi)} \quad (4)$$

(ΔU — наблюдаемый сдвиг скорости; z — расстояние между соседними измерителями течений; ξ — масштаб движения, при котором эффект вязкости становится существенным, принимаемый равным 0,1 см). Наконец, отношение K_m/K_t рассчитано по эмпирической формуле (Jones, 1973)

$$\frac{K_m}{K_t} = \frac{1 + 5Ri}{(1 + 5,77Ri)^2}. \quad (5)$$

Результаты расчетов с использованием соотношений (3--5) приведены в таблице, из данных которой видно, что, несмотря на довольно резкую стратификацию плотности в слое пикноклина (10--80 м), наличие больших сдвиговых напряжений в верхнем слое течения Кромвелла создает в общем благоприятные условия для вертикального турбулентного обмена: число Ричардсона во всей исследуемой толще вод не превышает

Характеристика мезомасштабной стратификации и турбулентности
в восточноэкваториальной области Тихого океана

Н, м	$\frac{\Delta \rho}{\Delta Z} \times 10^{-3} \text{ г·см}^{-4}$	$\frac{\Delta U}{\Delta Z} \times 10^{-3} \text{ см·с}^{-1}$	Ri	$K_m \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$	$K_t \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$
10	2,90	52	0,11	578,1	335,0
20	9,70	28	1,24	6,7	0,7
30	2,30	12	1,60	23,1	2,0
40	2,20	28	0,23	200,0	70,0
50	3,80	7	7,76	3,0	0,1
60	2,80	9	3,45	8,5	0,3
70	0,90	5	3,60	4,6	0,2
80	0,30	7	0,61	29,6	6,5
90	0,30	8	0,47	40,6	9,7
100	0,10	7	0,20	60,0	25,8
110	0,30	6	0,83	20,1	3,0
120	0,10	7	0,20	60,0	25,8
130					

10, а на некоторых глубинах близко или меньше критических значений ($Ri < 0,25$). Последнее относится к верхней части пикноклина (10—20 м), к слою 40—50 м, в котором температурное зондирование свидетельствует о наличии ступеньки с однородной температурой (рис. 2), а также к нижней части исследуемого слоя (100—110, 120—130 м). Соответственно, на указанных глубинах наблюдаются максимальные значения коэффициентов турбулентного перемешивания (см. таблицу). При этом прослеживается довольно тесная корреляция между структурой термического поля и вертикальным распределением коэффициента турбулентного обмена K_t (рис. 2). Наибольшей величины K_t достигает вблизи нижней границы термически квазиоднородного слоя, что позволяет думать о возможности дальнейшего роста мощности этого слоя или о формировании со временем температурной ступеньки в верхней части термоклина. В слое термоклина K_t принимает минимальные значения, затем образует максимум на глубине термической ступеньки, снова понижается до минимума в нижней части термоклина и, наконец, существенно возрастает на глубинах формирования так называемой экваториальной 13-градусной воды (Montgomery, Stroup, 1967).

Несомненна также связь вертикального хода K_t со структурой кислородного поля в районе исследования (рис. 2). Совпадение глубины минимальных концентраций кислорода с положением слоя минимальных значений K_t свидетельствует, что турбулентный обмен играет не последнюю роль в формировании этой особенности вертикального распределения кислорода.

Интересно отметить, что наши оценки интенсивности турбулентного обмена на экваторе находятся в согласии с оценками Джонса (Jones, 1973), основанными на наблюдениях 1968 г в том же районе, несмотря на существенные различия в динамике вод (в апреле 1968 г. течение Кромвелла несколько западнее о-вов Галапагос прослеживалось на поверхности океана, а максимальная его скорость достигала 150 см/сек).

Расчеты, аналогичные описанным выше, произведены по наблюдениям в 17-м рейсе «Академика Курчатова» еще в четырех пунктах восточной экваториальной Пацифики. Понимая, что подобные расчеты следует рассматривать лишь как попытку оценки порядка некоторых параметров

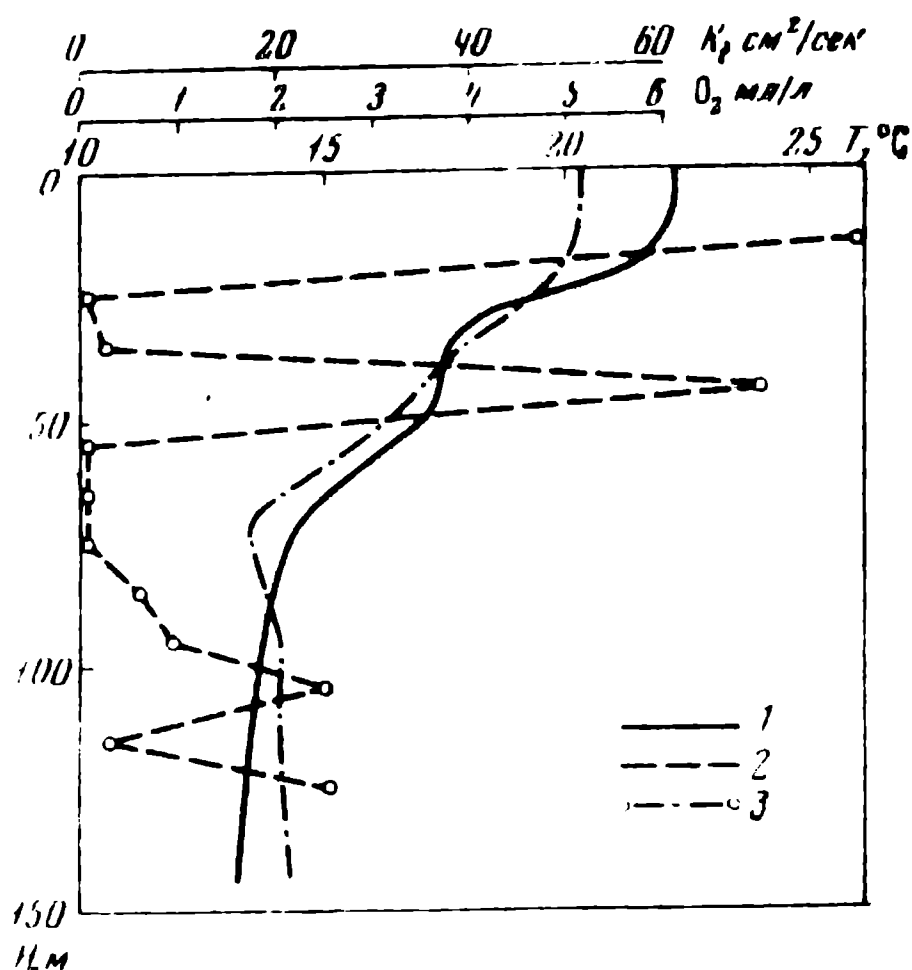


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры T° (1), кислорода O_2 (2) и коэффициента вертикального турбулентного обмена K_1 (3)

турбулентного обмена на экваторе, мы не останавливаемся на подробном анализе результатов расчетов, а приведем лишь обобщенные данные.

Характерные значения коэффициентов обмена количеством движения K_m в восточной экваториальной области Тихого океана приведены ниже.

Для переходного слоя между течениями Южным пассатным и Кромвелла и верхней части течения Кромвелла (верхний квазиоднородный слой, начало термоклина)

$10^2 \text{ см}^2/\text{сек}$

Для стержня течения Кромвелла (слой термоклина)

$10^0 - 10^1 \text{ см}^2/\text{сек}$

Для подстречневоего слоя течения Кромвелла (13-градусная вода)

$10^1 - 10^2 \text{ см}^2/\text{сек}$

Для нестационарных термических ступенек в пределах термоклина, связанных с флуктуациями вертикального сдвига скорости

$10^2 \text{ см}^2/\text{сек}$

ЛИТЕРАТУРА

- Мокин А. С., Яглом А. М. 1965. Статистическая гидромеханика. Ч. 1. М., «Наука».
- Пристан С. Х. Б. 1964 Турбулентный перенос в приземном слое атмосферы. Л.
- Jones J. H. 1973. Vertical mixing in the Equatorial Undercurrent.— J. Phys. Oceanogr., 3, № 3.
- Montgomery R. B., Stroup E. D. 1962. Equatorial waters and currents at 150° W in July-August 1952.— Johns Hopkins Oceanogr. Stud., № 1.
- Robinson A. R. 1966. An investigation into the wind as cause of Equatorial Undercurrent.— J. Mar. Res., 24, № 2.

VERTICAL TURBULENT EXCHANGE IN THE OCEAN NEAR THE EQUATOR

V. A. Bubnov

Summary

Vertical profiles of velocity and density were measured from shipboard during 17th cruise of the R/V «Akademik Kurchatov», in the equatorial region, some 300 miles west of the Galápagos Islands (January, 1974), using formulae of the semi-empirical theory of turbulence. From these measurements were computed the mesoscale coefficients of vertical turbulent exchange in momentum and heat in the upper 130 m layer of the ocean. Typical values of the coefficients of momentum exchange are as follows: $10^2 \text{ cm}^2/\text{sec}$ for the transition layer from the South Equatorial Current to the Cromwell Current, $10^0 - 10^1 \text{ cm}^2/\text{sec}$ for the core of the Cromwell Current and $10 - 10^2 \text{ cm}^2/\text{sec}$ for the subcore layer of the Cromwell Current.

ГИДРОФИЗИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В ПЕРУАНСКОМ ПРИБРЕЖНОМ РАЙОНЕ

К. Н. Федоров, В. А. Бубнов, В. И. Прохоров,
А. С. Осадчий

Перуанский прибрежный район характерен тем, что сезонный подъем вод климатического характера происходит в нем на квазиперманентной основе. Этот подъем связан с особенностями общей циркуляции Тихого океана, а его динамика определяется в основном крупномасштабной ветровой системой, приводящей воды океана в движение, конфигурацией берегов и вращением Земли. В последние годы среди специалистов укрепилось мнение (Smith a. oth., 1971; SCOR, 1973), что в ряде прибрежных районов океана и, в частности в Перуанском, на квазиперманентный подъем вод климатического характера накладывается еще и интенсивный локальный апвеллинг, связанный с местными ветровыми условиями. Последний носит перемежающийся характер, зависящий от изменчивости местных условий. По имеющимся данным, интенсивный локальный апвеллинг обычно происходит в виде хорошо локализованных пятен диаметром 5–15 миль, физическая эволюция которых протекает в масштабе нескольких суток. Сравнительно кратковременные исследования, проведенные нис «Академик Курчатов» 27.II—4.III 1974 г. между 7 и 8° ю ш., подтвердили сложившееся представление о локализованности и перемежающемся характере интенсивного апвеллинга. Рекогносцировочный промер температуры поверхностного слоя воды с помощью бортового автоматического термометра позволил в течение нескольких часов обнаружить и оконтурить пятно недавно поднявшихся вод в прибрежном районе между Чикама и Пакасмайо (рис. 1). Минимальная температура на поверхности воды в этом пятне была $< 16,5^\circ$, что примерно на $4,5^\circ$ ниже среднего многолетнего значения для этого района за 1928—1969 гг. (Zuta, Urquizo, 1972; Zuta, Urquizo, Liendo, 1973). Заметим, что при подходе к Кальяо 23.II нами также была измерена чрезвычайно низкая температура поверхностной воды в бухте Кальяо — около $14,5^\circ$, на $5,5^\circ$ ниже среднего многолетнего. Пятна интенсивного подъема холодных вод у Чикамы и Кальяо сопровождалась плотным туманом в приповерхностном слое воздуха. По границам зоны тумана можно было хорошо определить примерные размеры пятна холодной воды. При переходе от Кальяо до Чикамы на расстоянии 5—10 миль от берега судно прошло через несколько аналогичных пятен тумана.

По данным перуанских исследователей, столь интенсивные подъемы холодных вод в феврале — марте наблюдались за последние 35 лет лишь дважды: в 1950 и 1970 гг. Интенсивный апвеллинг 1974 г. являлся, таким образом, аномально сильным. Интересно, что он наблюдался непосредственно после аномально сильного Эль-Ниньо 1972 года, которое закончилось практически только в январе 1973 г. Между 15.II и 13.III 1972 г., то есть за два года до наших исследований, температура воды на

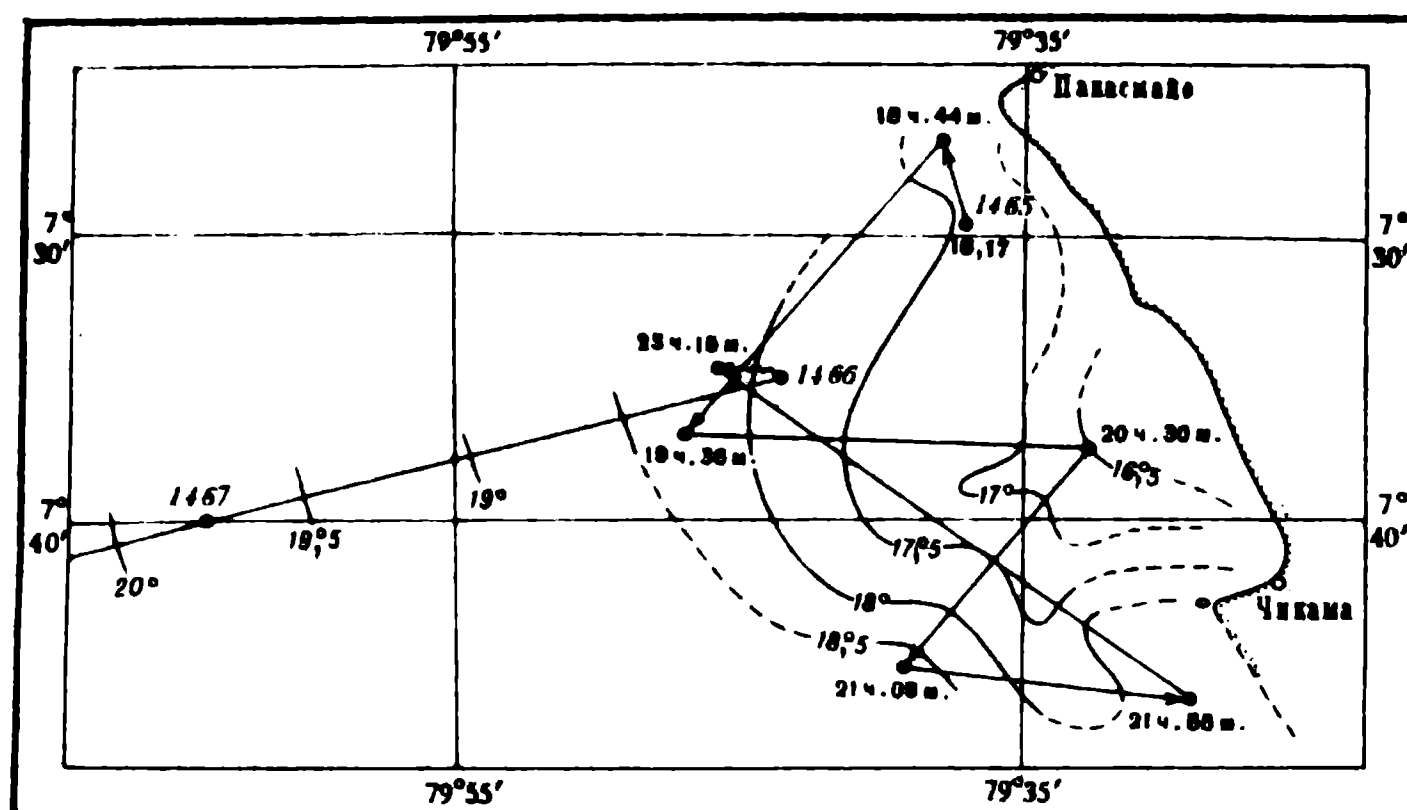


Рис. 1. Распределение температуры воды на поверхности 28.11 1974 г.

поверхности в районе Чикама — Пакасмайю достигала 22—25°, а в отдельных местах у побережья Перу даже 29°.

Наблюдавшийся нами интенсивный подъем вод в районе Чикама — Пакасмайю проходил при очень слабых местных ветрах. Хотя направление ветра в течение наблюдений было благоприятным для развития апвеллинга, скорость ветра редко превышала 6 м/сек (Романов, 1975, рис. 1). Однако за 1—2 недели до наших работ в этом районе дули устойчивые юго-восточные ветры со скоростью 10—12 м/сек (личное сообщение С. Сута, Институт моря Перу). Видимо, с предшествовавшими более сильными ветрами и было связано наблюдавшееся нами в тонком поверхностном слое (0—6 м) слабое течение на северо-запад со скоростью ≤ 20 см/сек на расстоянии около 3 миль от берега. Весь остальной слой от 6—7 м до дна двигался на юго-восток со скоростью того же порядка. В целом ситуация оказалась очень похожей на ту, что наблюдалась в 1969 г. у м. Наска, 15° ю. ш. (Smith a. oth., 1971).

Можно предполагать, что в период наших наблюдений имели место особенно благоприятные условия для климатического (фоновое) апвеллинга. В самом деле, температурный разрез (рис. 2а), выполненный нами по данным зонда «АИСТ» на запад-юго-запад от холодного пятна (см. рис. 1), показал устойчивый подъем к берегу пучка изотерм 16°—22°, составляющих на расстоянии примерно 100 миль от берега основной термоклин. Подъем наблюдается таким образом далеко за пределами пятна интенсивного прибрежного апвеллинга. Если бы не наличие подобных пятен, то у самого берега изотермы на поверхности были бы вытянуты параллельно береговой черте, как это имеет место на средних многолетних картах (Zufu, Urquiza, 1972). Однако, на средней многолетней карте за март изотерма 20° появляется лишь у самого берега на участке между Чимботе и Салаверри. По нашим же наблюдениям, она оконтуривает прибрежный район на расстоянии почти в 40 миль от побережья. Можно полагать, что крупномасштабный фоновый апвеллинг 1974 г. был по меньшей мере на 1,5° холоднее среднего многолетнего. Причиной этого могла быть общая интенсификация горизонтальной циркуляции южной части Тихого океана, включая течения Гумбольдта и Южное пассатное.

Обращает внимание, что пятна холодной воды, которые опознавались вдоль пути судна по записи бортового термографа и сопровождавшим

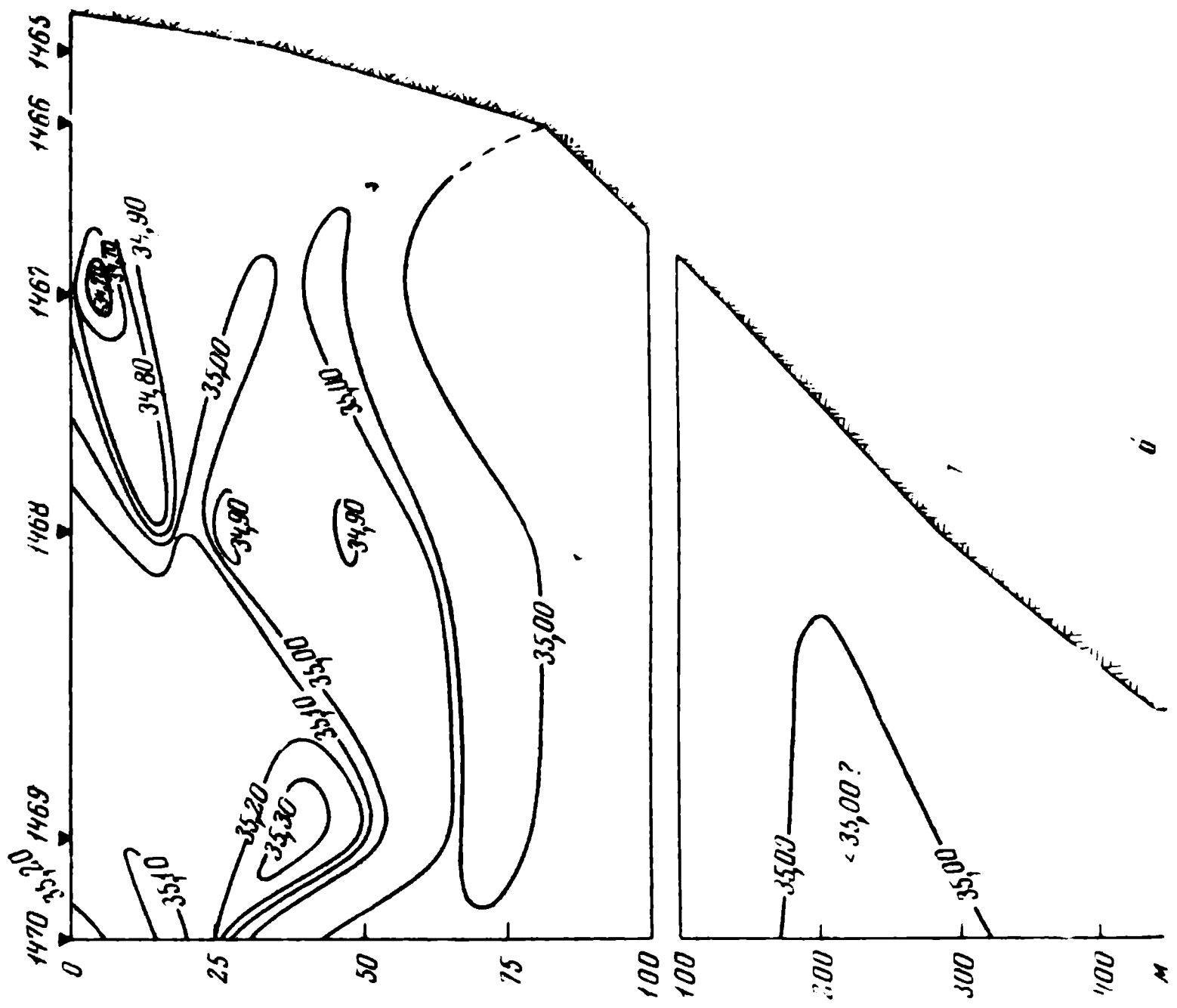
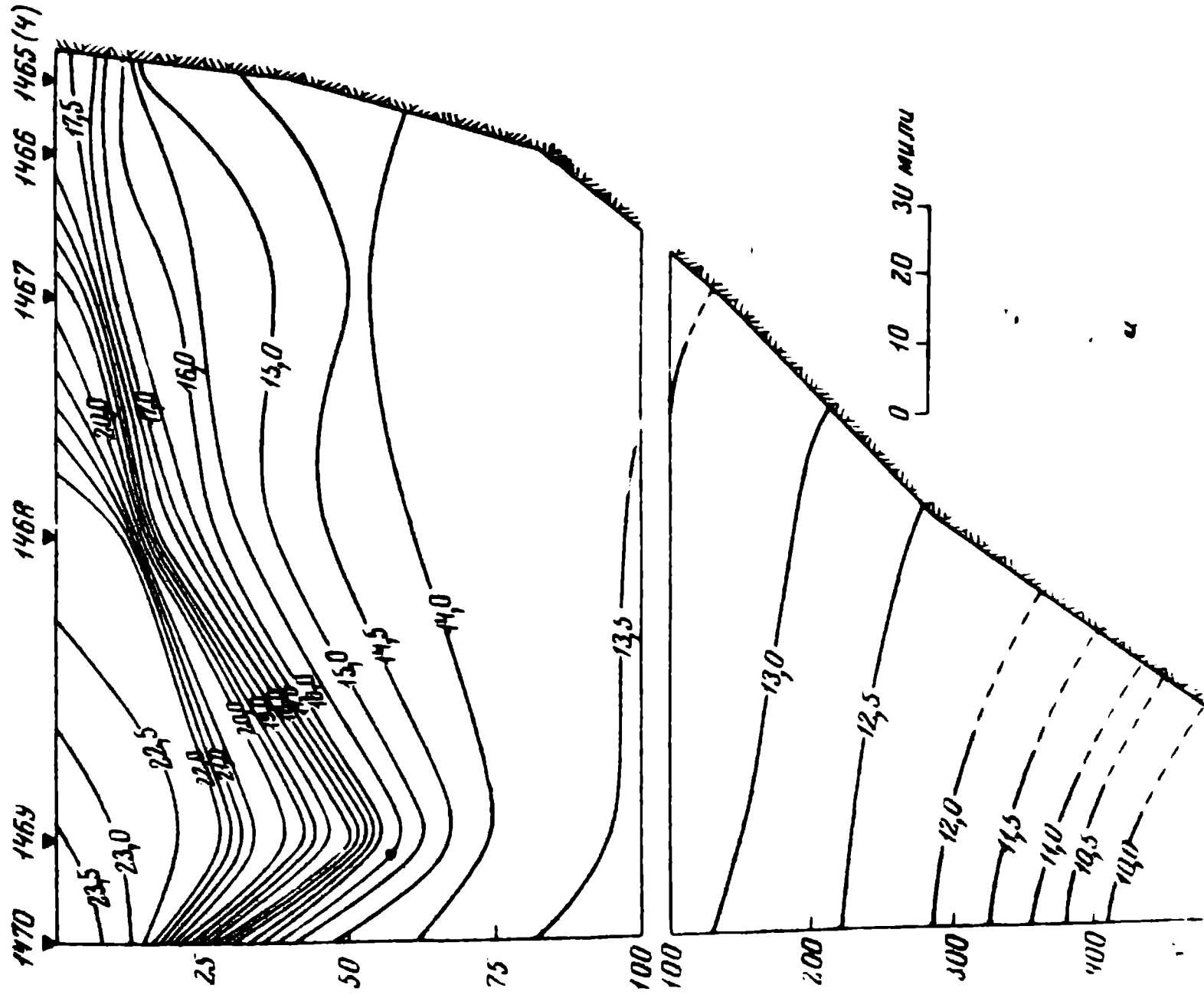


Рис. 2. Разрез в поле температуры (а) и солёности (б) на ЗЮЗ от района Чикма — Пакасмайо

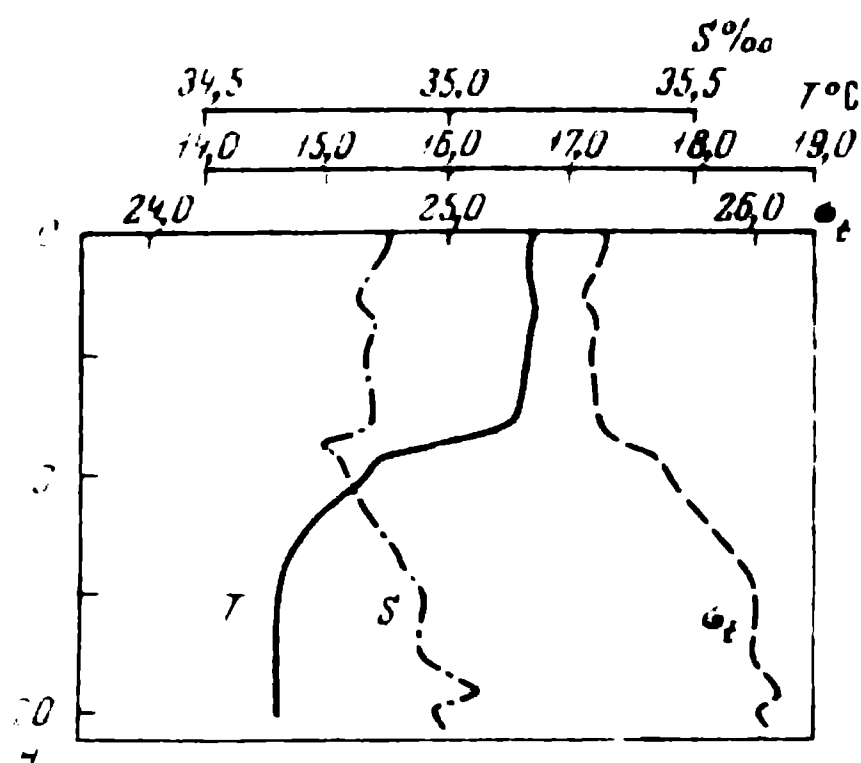


Рис. 3. Вертикальные профили температуры T , солёности S и условной удельной плотности σ_t на ст. 1465, 27.11 1974 г

их пятнам тумана, как кажется, преимущественно приурочены к заливам, располагающимся к северу от наиболее выдающихся мысов. Если это впечатление не обманчиво, очевидно, мы имеем дело с совместным эффектом конфигурации берега и топографии дна, который может усиливать прибрежный фоновый апвеллинг, даже при слабом локальном ветре. Северо-западный подводный склон каждого мыса может служить наклонной плоскостью, вдоль которой набегающий глубинный поток юго-западного направления поднимается к поверхности. В то же время у северной стороны мыса в слабом поверхностном течении северо-западного направления создается пристеночная дивергенция. Поверхностные воды отходят на северо-запад от мыса, уступая место поднимающимся по склону придонным водам. Любое усиление юго-восточного ветра будет лишь усиливать этот эффект. Высказанное предположение находит свое подтверждение в недавних результатах численного моделирования эффектов конфигурации берегов и донной топографии в системах прибрежной циркуляции (Hurlburt, 1974). Результаты Харльбурта показывают также, что дополнительный апвеллинг может возникать близ мысов после прекращения действия ветра за счет волн Кельвина, распространяющихся из района начального возмущения.

Температурный разрез (рис. 2а) показывает, что усиление местных юго-восточных ветров могло бы понизить температуру прибрежных вод в районе Чикама — Пакасмайо до 15 — $15,5^\circ$. По-видимому, при наблюдавшейся структуре термоклина эти значения явились бы нижним пределом понижения, вызванного свежим интенсивным апвеллингом. На ст. 1465 (1) 27.11 в 23.50 на северной периферии холодного пятна у самого берега (глубина 25 м) температура у дна была $14,70^\circ$, на поверхности $16,71^\circ$. При этом поверхностные и глубинные воды были разделены резким слоем скачка температуры на глубине лишь 8—9 м (рис. 3). В 05.30 28.11 температура воды на поверхности в той же точке достигла минимума — $16,58^\circ$. Вероятно, в наиболее холодной центральной части пятна температура в этот момент могла быть ниже 16° . Однако изотерма $14,5^\circ$ едва ли могла выйти на поверхность даже при экстремальных условиях. Съёмка, проведенная Институтом моря Перу 11—19.11 1974 г., за 1—2 недели до наших работ, показала, что изотерма 16° в районе Чикама — Пакасмайо проходила в 3—5 милях от берега, а у самого берега температура опускалась до $15,8^\circ$. Таким образом, в предшествующие две недели прибрежный апвеллинг в районе наших работ был еще интенсивнее, благодаря более сильным (до 10—12 м/сек) местным ветрам.

Следовательно, работы в холодном пятне на ст. 1465 были начаты в недавно поднявшихся водах при температуре, близкой к минимальной.

Ввиду малых перепадов солености в районе работ (34,70—35,30‰), поле плотности в основном определялось полем температуры. Разрез в поле солености (рис. 2б) не обнаруживает особо примечательных черт, которые заслуживали бы специальной интерпретации. На температурном разрезе, однако, наклон основного термоклина (рис. 2с), который полностью определяет и наклон пикноклина, соответствует наблюдавшемуся движению глубинных слоев прибрежных вод параллельно берегу на юго-восток. Это Перуано-Чилийское противотечение (Wooster, Gilmartin, 1961) способствует подъему глубинных холодных вод по шельфу к берегу и является неотъемлемой частью циркуляции, образующей апвеллинг.

Наши наблюдения показали, что интенсивный апвеллинг и связанное с ним пятно холодной воды просуществовали в районе Чикама — Пакасмайо лишь около 4 дней после начала наших работ. По возвращении в точку ст. 1465 (1) 4.III мы обнаружили там (ст. 1474) температуру воды на поверхности 18,43°, на дне (23 м) 15,93°. Туман исчез. Трудно сказать, была ли унесена поднявшаяся ранее вода поверхностным течением на северо-запад или она трансформировалась на месте. По-видимому, местная трансформация за счет дневного прогрева и ослабления апвеллинга также имела место, ибо уже за первые сутки наблюдений (к вечеру 28.II) температура в тонком слое воды на поверхности на ст. 1465 повысилась с 16,71 до 17,77°. Слабое поверхностное течение за это время не могло сместить воду более чем на 5 миль.

ЛИТЕРАТУРА

- Романов Ю. А. 1975. Метеорологические условия в районе работ. Наст. сб.
 Hurlburt H. E. 1974. The influence of coastline geometry and bottom topography on the Eastern Ocean Circulation.— Mesoscale Air-Sea Interaction Group, Techn. Rept. Dept. Meteorol., Florida Sta. Univ.
 Smith R. L., Mooers C. N. K., Enfield D. B. 1971. Mesoscale studies of the physical oceanography in two coastal upwelling regions: Oregon and Peru.— Fertility of the Sea, vol. 2. New York, London, Paris.
 Zuta S., Urquiza W. 1972. Temperatura promedio de la superficie del mar frente a la costa peruana, periodo 1928—1969.— Bol. Inst. Mar. Peru, 2, № 8.
 Zuta S., Urquiza W., Liendo V. 1973. Informe del crucero UNANUE 7202. Condiciones oceanograficas anormales frente al Peru en el verano de 1972.— Inst. Mar. Peru. Ser. Inform. Espec., IM-142.
 Wooster W. S., Gilmartin M. 1961. The Peru-Chile Undercurrent.— J. Mar. Res., 19, № 3

HYDROPHYSICAL CONDITIONS IN THE PERUVIAN COASTAL AREA

K. N. Fedorov, V. A. Bubnov, V. I. Prokhorov, A. S. Osadchy

Summary

During 17th cruise of R/V «Akademik Kurchatov» detailed investigations of physical conditions were conducted in the Peruvian coastal area between Chikama and Pakasmaio (from 7 to 8° S). A patch of cold water with surface temperature of less than 16,5°C was found and charted in this area. From general distribution of temperature and salinity along a section perpendicular to the coastline it was inferred that the patch was associated with a recent intensive upwelling event. It is not entirely clear whether this event was due to local reinforcement of SSE winds prior to the ship's arrival to the area or due to effect of coastal geometry and bottom topography upon unusually strong climatological upwelling of 1974. The observed temperatures both in the Pakasmaio — Chikama area and in the vicinity of Callao (14,5°C) were 4 to 6°C colder than long-term average values for these regions. The observed system of currents near the coast consisted of a very weak surface drift current to NNW in the upper layer 0—8 m and of a stronger SSE subsurface current generally known as Peru-Chile Undercurrent. The general T.S.-field was consistent with this current system.

ОПТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВОД ТИХООКЕАНСКОГО ЭКВАТОРИАЛЬНОГО И ПЕРУАНСКОГО АПВЕЛЛИНГОВ

В. Н. Пелевин, В. М. Гринберг, Ю. Л. Маштаков,
М. А. Шматко

Воды восточной части Тихого океана в оптическом отношении изучены недостаточно. Особый интерес представляют характеристики вод высокой продуктивности, не типичные для широких акваторий океана. В 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» были проведены измерения собственных оптических характеристик (СОХ) вод экваториального и перуанского апвеллингов в слое 0—100 м, их спектрального распределения и изменений по вертикали. Полученные нами значения СОХ не могут быть рассматриваемы как средние по районам, а могут быть отнесены только к определенным точкам указанных апвеллингов.

Для измерения СОХ воды были использованы зондирующий измеритель рассеяния под углом 6° «Посейдон» (Копелевич, Маштаков, 1974), измеритель подводной облученности ЛЮПО (Карелин, Пелевин, 1970) и спектрогидронефелометр СГН (Козлянинов, 1961). Методика забортовых измерений была общепринятой, методика обработки результатов была несколько изменена. По данным измерений с ЛЮПО подводной облученности сверху, снизу и пространственной облученности проводился расчет спектрального показателя поглощения κ_λ в выбранном слое (Пелевин, 1965). Вертикальное распределение показателя рассеяния σ_λ в относительных единицах определялось по показаниям «Посейдона», поскольку значения интенсивности рассеяния под углом 6° , измеряемой «Посейдоном», хорошо коррелируют с общим показателем рассеяния (Копелевич, Буренков, 1971). Привязка этих относительных распределений к абсолютным значениям σ проводилась следующим образом: абсолютный показатель рассеяния σ_λ определяли из равенства $\sigma_\lambda = \epsilon_\lambda - \kappa_\lambda$, где ϵ_λ определялся с помощью СГН, а κ_λ по показаниям ЛЮПО.

Нас интересовали, в основном, оптические характеристики вод в зоне фотосинтеза, ограниченной уровнем 1% ФАР, поэтому глубже 100—120 м исследования не проводились.

Анализ профилей интенсивности рассеяния, полученных на полигонах с «Посейдоном» в течение нескольких суток днем и ночью, позволил выбрать типичные профили для каждого полигона и разделить воды по оптическим характеристикам на несколько слоев по глубине. На полигоне I, проведенном в эвтрофных водах, равномерно перемешанный слой располагался на глубинах 0—6 м; ниже находился мощный слой повышенной мутности — 6—30 м; далее наблюдалось постепенное уменьшение мутности, и глубже 70 м располагался оптически однородный слой относительно чистой воды. На полигоне II в мезотрофных водах толщина равномерно перемешанного слоя достигала 15 м; на глубинах от 15 до 20—23 м располагался устойчивый слой небольшого повышения

Первичные оптические характеристики вод, осредненные однородным слоем

Длина волны, нм	Полигон I, ст. 1454									
	0—6 м					6—30 м				
	α	κ	ε	σ	Λ	α	κ	ε	σ	Λ
473	0,033	0,036	0,298	0,252	0,88	0,054	0,045	0,352	0,307	0,82
520	0,038	0,030	0,302	0,272	0,89	0,049	0,041	0,353	0,317	0,88
546	0,036	0,029	0,291	0,262	0,89	0,048	0,033	0,344	0,305	0,89
568	0,046	0,037	0,238	0,251	0,87	0,053	0,045	0,346	0,301	0,87
595	0,077	0,070	0,347	0,277	0,80	0,037	0,074	0,390	0,316	0,81
649	0,140	0,133	0,390	0,257	0,66	0,145	0,132	0,422	0,23	0,70

30—70 м					70—90 м				
473	0,045	0,037			0,039	0,032			
520	0,041	0,034			0,037	0,031			
546	0,041	0,033			0,039	0,032			
568	0,046	0,037			0,046	0,037			
595	0,070	0,059			0,070	0,053			
649	0,130	0,110			0,130	0,110			

Полигон II, ст. 1456

Длина волны, нм	0—15 м					15—22 м				
	α	κ	ε	σ	Λ	α	κ	ε	σ	Λ
473	0,014	0,011	0,035	0,034	0,88	0,021	0,017	0,176	0,16	0,91
520	0,018	0,014	0,032	0,068	0,83	0,025	0,020	0,157	0,137	0,83
546	0,030	0,025	0,103	0,078	0,75	0,034	0,028	0,167	0,139	0,83
568	0,045	0,038	0,035	0,057	0,60	0,050	0,043	0,170	0,127	0,75
595	0,12	0,105	0,151	0,046	0,31	0,13	0,11	0,201	0,031	0,45
649	0,185	0,166	0,215	0,049	0,23	0,185	0,169	0,26	0,031	0,35

22—45 м									
473	0,023	0,018	0,176	0,153	0,90				
520	0,031	0,025	0,157	0,132	0,84				
546	0,045	0,035	0,167	0,132	0,79				
568	0,055	0,047	0,170	0,123	0,72				
595	0,13	0,11	0,201	0,031	0,45				
649	0,24	0,218	0,308	0,090	0,29				

Полигон III, ст. 1458

Длина волны, нм	0—18 м					18—60 м				
	α	κ	ε	σ	Λ	α	κ	ε	σ	Λ
473	0,017	0,014	0,053	0,044	0,76	0,017	0,014	0,057	0,053	0,79
520	0,021	0,017	0,053	0,041	0,71	0,021	0,017	0,064	0,047	0,73
546	0,027	0,023	0,055	0,032	0,58	0,027	0,023	0,053	0,035	0,60
568	0,042	0,039	0,072	0,033	0,48	0,045	0,040	0,076	0,036	0,48
595	0,073	0,062	0,039	0,027	0,31	0,073	0,062	0,104	0,042	0,40
649	0,17	0,15	0,185	0,035	0,19	0,17	0,15	0,185	0,035	0,19

Окончание таблицы

Полигон IV, ст. 1461

Длина волны, м	0—12 м					12—60 м				
	α	κ	ε	σ	Λ	α	κ	ε	σ	Λ
473	0,018	0,014	0,067	0,053	0,79	0,020	0,016	0,076	0,060	0,79
520	0,021	0,017	0,054	0,047	0,74	0,024	0,019	0,070	0,051	0,73
546	0,025	0,023	0,070	0,047	0,67	0,032	0,026	0,036	0,060	0,70
568	0,040	0,034	0,084	0,050	0,60	0,052	0,040	0,084	0,044	0,52
595	0,076	0,065	0,038	0,033	0,34	0,038	0,075	0,015	0,040	0,35
649	0,162	0,147	0,180	0,033	0,18	0,16	0,146	0,180	0,034	0,19
60—100 м										
473	0,018	0,014	0,067	0,053	0,79					
520	0,020	0,016	0,058	0,042	0,73					
546	0,026	0,023	0,072	0,049	0,67					
568	0,040	0,034	0,075	0,041	0,55					
595	0,076	0,035	0,036	0,031	0,32					
649	0,162	0,147	0,180	0,033	0,18					

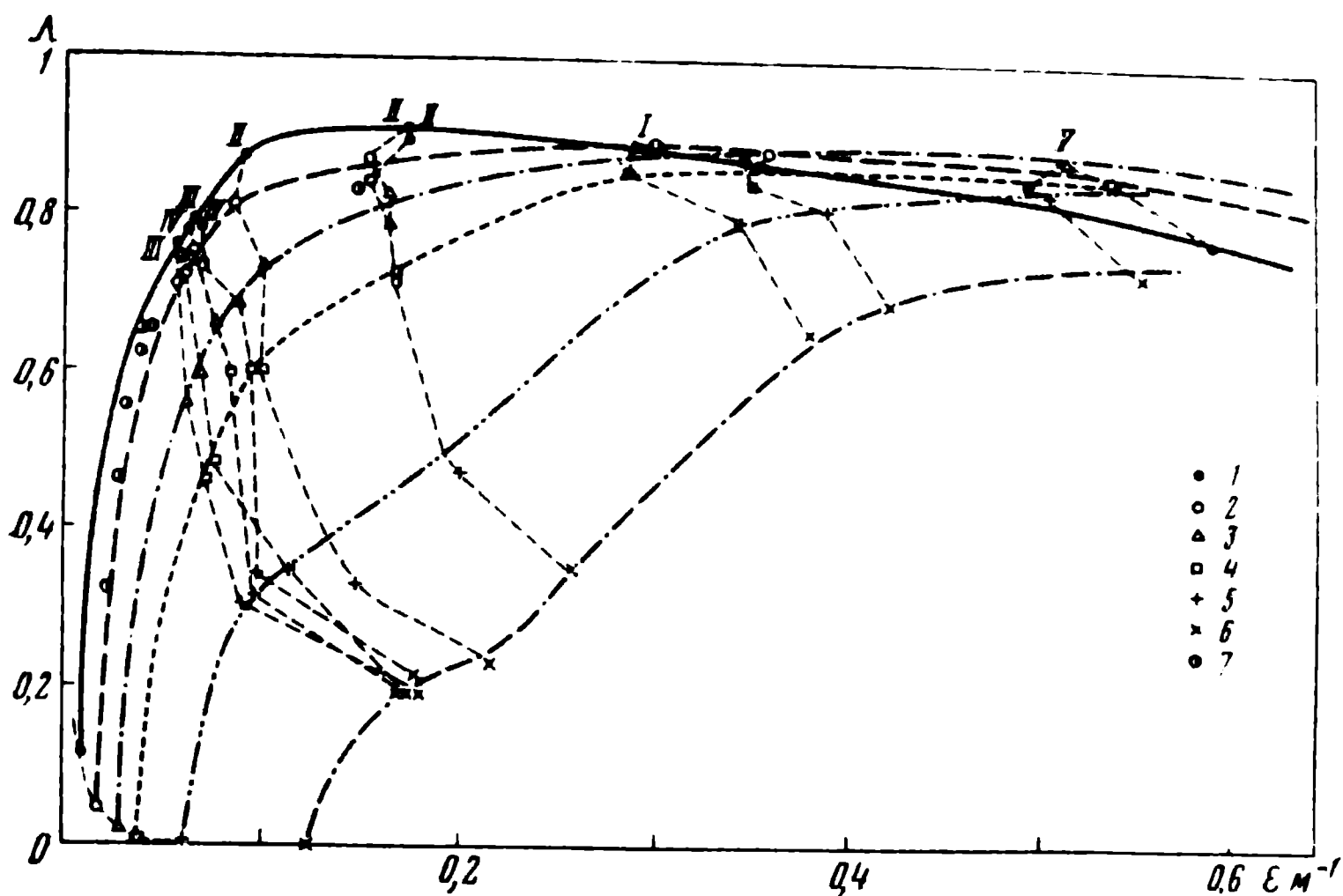
Полигон V, перуанский апвеллинг

Длина волны, м	0—14 м					30—60 м				
	α	κ	ε	σ	Λ	α	κ	ε	σ	Λ
473	0,135	0,125	0,535	0,470	0,79	0,057	0,052			
520	0,097	0,083	0,540	0,457	0,84	0,046	0,033			
546	0,030	0,067	0,517	0,45	0,87	0,039	0,031			
568	0,085	0,063	0,495	0,427	0,86	0,043	0,033			
595	0,032	0,078	0,505	0,427	0,85	0,079	0,067			
649	0,170	0,153	0,555	0,403	0,72	0,170	0,153			

мутности; ниже — слой сложной структуры с дополнительными максимумами, постепенно просветляющийся с глубиной, глубже 60 м — однородная вода. Полигон III, выполненный в еще более бедных водах, характеризовался слоем ветрового перемешивания до 18—20 м; на глубинах 20—30 м располагался слабо выраженный, неустойчивый, иногда исчезающий слой повышенной мутности; на 30—70 м — сложный переходный режим; глубже 70 м — однородная вода. В водах IV полигона, несколько более продуктивных, чем на III, перемешанный слой имел толщину 12—15 м; на 15—30 м наблюдался четко выраженный слой небольшого повышения мутности на 30—70 м — переходный режим, иногда с дополнительным небольшим пиком на 40—55 м; глубже 70 м — приблизительно однородная вода.

В чрезвычайно продуктивных водах перуанского апвеллинга слой повышенной мутности выходит на поверхность; воды с чрезвычайно высокими значениями β₀ равномерно перемешаны до глубин 12—14 м; ниже наблюдается понижение мутности, иногда на 30—40 м небольшой дополнительный пик рассеяния; глубже 40 м — приблизительно однородный слой.

Таким образом, приповерхностный равномерно перемешанный слой относительно чистых вод, лежащих над слоем скачка, в районе апвеллин-



Спектральный параметр выживания фотона Λ и показатель ослабления ϵ для вод экваториального и перуанского апвеллингов в разных спектральных диапазонах

В левом нижнем углу рисунка — оптические свойства чистой воды. Спектральные характеристики одной пробы воды соединены пунктиром.

Римские цифры — номера полигонов.

Длина волн (нм): 1 — 473, 2 — 520, 3 — 546, 4 — 568, 5 — 595, 6 — 649, 7 — 495. Данные для волны 495 нм по Прокудиной, Пелевину, 1972

гов становится тем тоньше, чем выше биологическая продуктивность вод, и в перуанском апвеллинге отсутствует совсем. По-видимому, толщина этого слоя уменьшается с ростом вертикальной скорости апвеллинга, которая, в свою очередь, хорошо коррелирует с трофностью вод. По указанным слоям были осреднены первичные оптические характеристики вод (табл. 1).

Значения параметра выживания фотона Λ и показателя ослабления ϵ в шести спектральных участках для исследованных вод приведены на рис. 1. Точки в левом нижнем углу рисунка отражают свойства абсолютно чистой воды (молекулярное поглощение и рэлеевское рассеяние на молекулярных флуктуациях плотности). По совокупностям точек, относящихся к одной и той же длине волны излучения, проведены линии регрессии. Как видно, зависимости Λ от ϵ при разных λ в рассматриваемых водах представляют собой стройное семейство кривых. Данные, полученные нами ранее в океанических водах разного типа (Прокудина, Пелевин, 1972), удовлетворительно совпадают с найденными здесь закономерностями.

Анализ материалов показывает, что

1) значения Λ для высокопродуктивных океанских вод, полученные в широком диапазоне ϵ вплоть до $0,6 \text{ м}^{-1}$, ни в каком участке спектра не превышают 0,91; 2) в относительно чистых водах наибольшие значения Λ находятся в синей области спектра, с ростом ϵ они сдвигаются на большие длины волн — 520 и даже 546 нм. 3) В мутных водах ($\epsilon \geq 0,2 - 0,3$) с увеличением ϵ значения Λ в сине-зеленой области спектра уменьшаются.

Причиной этих особенностей является то, что в высокопродуктивных водах апвеллингов отмечаются высокие концентрации пигментов фито-

планктона и продуктов разложения органического вещества. С увеличением количества рассеивающей взвеси и ростом пропорционального этому количеству показателя рассеяния σ еще быстрее растут обусловливаемые ими значения κ . В результате значение параметра выживания фотона Λ понижается, особенно быстро в синей области спектра, где, в основном, поглощают свет и пигменты, и растворенная органика.

Ход линий регрессии $\Lambda(\sigma)$ при малых σ свидетельствует, что чистые океанские воды отличаются от идеально очищенной воды присутствием в основном рассеивающей, но не поглощающей в исследованном спектральном диапазоне взвеси.

Эти данные, во многом новые и неожиданные, позволяют увидеть ряд закономерностей в формировании оптических свойств океанских вод, и намечают некоторые возможности разработки модели собственных оптических характеристик океана.

ЛИТЕРАТУРА

- Карелин А. К., Пелевин В. Н. 1970. Морской измеритель подводной облученности и его применение в гидрооптических исследованиях.— Океанология, 10, № 2.
- Козлянинов М. В. 1961. Руководство по гидрооптическим измерениям в море.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 47.
- Копелевич О. В., Маштаков Ю. Л. 1974. Методика исследования рассеивающих свойств морской воды.— Гидрофизические и гидрооптические исследования в Атлантическом и Тихом океанах, гл. 7, § 3. М., «Наука».
- Копелевич О. В., Буренков В. И. 1971. О нефелометрическом методе определения общего показателя рассеяния света морской водой.— Изв. АН СССР, физ. атмосф. и океана, 7, № 12.
- Пелевин В. Н. 1965. Об измерении показателя истинного поглощения света в море.— Изв. АН СССР, физ. атмосф. и океана, 1, № 5.
- Прокудина Т. М., Пелевин В. Н. 1972. Определение величины параметра выживания кванта света по характеристикам световых полей в море.— В сб.: Оптика океана и атмосферы. Л., «Наука».

OPTICAL CHARACTERISTICS OF THE WATERS IN THE PACIFIC EQUATORIAL AND PERUVIAN UPWELLINGS

V. N. Pelevin, V. M. Grinberg, Yu. L. Mashtakov,
M. A. Shmatko

Summary

A general characterization is given of the optical properties of the waters of Equatorial and Peruvian upwellings in the Pacific Ocean. The relation curves of the major optical characteristics — index of total attenuation σ and the parameter of photon survival Λ for 6 spectral bands from 473 to 649 nm form a close family. In the waters investigated Λ does not exceed 0,91. In relatively pure water maximum values of Λ were discovered in the blue part of the spectrum, with increasing σ the maximum of Λ shifts to 520 and even 546 nm. In highly productive water ($\sigma > 0,2-0,3 \text{ m}^{-1}$) the values of Λ in the blue-green part of the spectrum decrease with increasing σ .

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ, ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И ВЗВЕСИ

ТРАНСФОРМАЦИЯ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА В ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ПАЦИФИКЕ

В. В. Сапожников

В 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» определялись все формы связанного азота. Одновременное определение нитратов, нитритов аммиака и валового азота позволяло непрерывно следить за всеми трансформациями соединений азота и вычислять количество азота в составе органических соединений.

Наблюдения проводились на четырех полигонах вдоль экватора. Полигон I (ст. 1454, 97° з. д.) характеризовался максимальными скоростями подъема глубинных вод. Слой скачка температуры состоял из двух ступенек. Экстремумы вертикальных градиентов температуры и плотности наблюдались на глубинах 20 и 50 м. Над этими зонами высокой устойчивости вод отмечены максимальные величины биомассы сестона. На горизонте 50 м максимум сестона устойчиво сохраняется в течение суток, но величина его в ночное время уменьшается по сравнению с дневным почти вдвое. В приповерхностных горизонтах (до 20 м), напротив, ночные величины биомассы сестона почти вдвое превышают его количество в светлое время. Вертикальное распределение первичной продукции имеет также бимодальный характер, нижний максимум значительно больше верхнего.

Вертикальное распределение в зоне фотосинтеза аммиака и органического азота тоже бимодально (рис. 1). Вертикальное распределение нитратного азота обнаруживает две ступеньки с повышенным вертикальным градиентом нитратов на тех же глубинах, где наблюдаются ступеньки температуры. Максимум азота, связанного с органическими соединениями, находится на глубине 20 м, основной максимум аммонийного азота (большой по величине и более устойчивый по времени) — на 50 м, максимум нитритов — на 65 м, максимальные концентрации нитратов отмечаются на 800 м. Таким образом, наблюдается классическое распределение по вертикали всех этапов регенерации соединений азота. Аммонификация протекает очень быстро и максимум аммиака лежит всего на 15 м глубже максимума первичной продукции. Максимум нитритов расположен на 15 м глубже максимума аммиака, но наибольшие количества нитритов почти в два раза меньше, чем аммонийного азота. Окисление аммиака до нитритов происходит во всем фотическом слое, однако наибольшей интенсивности достигает в зоне главного термоклина. Глубже 200 м концентрация нитритов обычно равна нулю, но резко возрастает

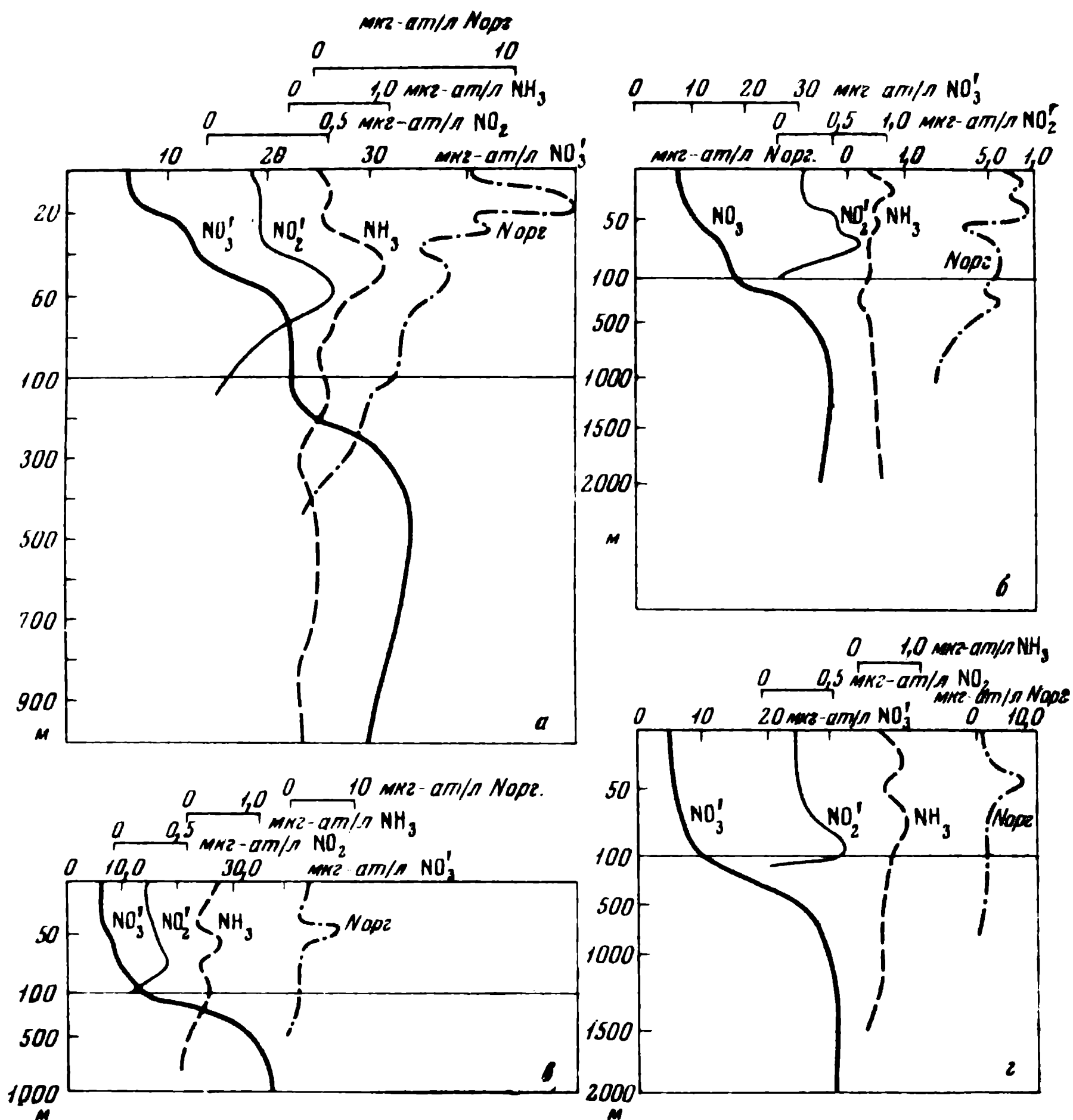


Рис. 1. Вертикальное распределение нитратов, нитритов, аммонийного азота и органического азота на ст. 1454 (I полигон, а), ст. 1456 (II полигон, б), ст. 1458 (III полигон, в) и ст. 1461 (IV полигон, г)

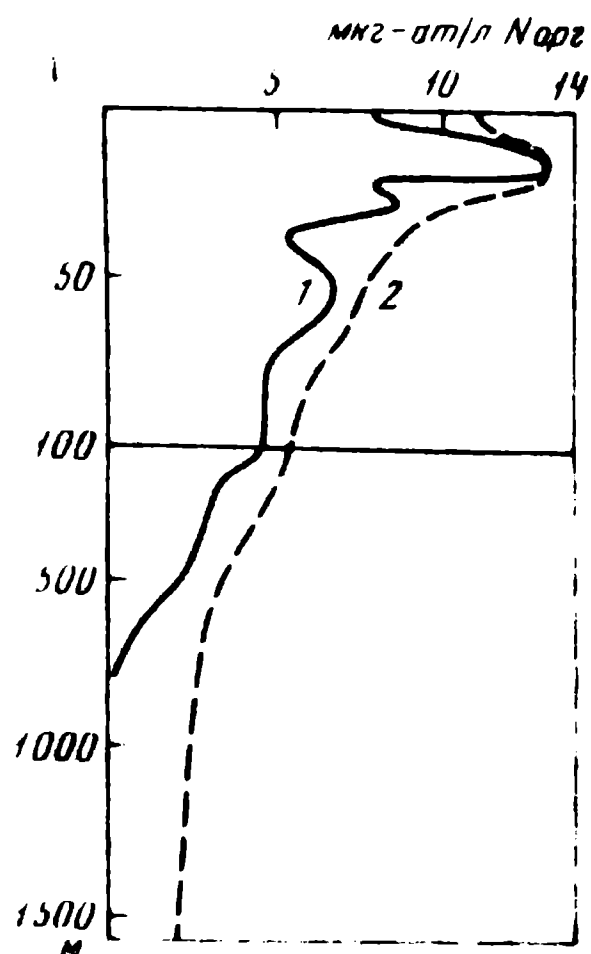


Рис. 2. Вертикальное распределение органического азота, определенного по методу Ф. Королева (1) и методом автоклавирования (2) на ст. 1454

концентрация нитратов. Максимум вертикального градиента нитратов отмечается на глубинах 250—400 м, на нижней границе течения Кромвелла.

В глубинных водах, глубже 1000 м, доминируют нитраты (99,7% валового азота). Глубже 750 м минерализация соединений азота практически заканчивается. Безусловно, азот, связанный с органическими соединениями, присутствует и в глубинных водах, но он не определяется при персульфатном сжигании по методу Ф. Королева. Использование автоклавирования проб с персульфатом калия позволило определить весь азот, связанный с органическими соединениями (рис. 2). Метод автоклавирования свежих проб дает существенно большие величины валового азота. Полученные этим методом величины органического азота только в зоне максимума фотосинтеза (~ 35 м) близки к результатам, полученным по методу Ф. Королева. Очевидно, в этом слое максимальна концентрация свежего, легко окисляющегося органического вещества, содержащего аминокислоты и другие азотсодержащие соединения. В глубинных водах, где преобладает стойкое органическое вещество, его концентрация, определенная методом автоклавирования, составляет примерно 4,0 мкг-ат/л органического азота. Расчет отношения C/N в мкг-атомной форме дает для этих глубин величину 14:1, лишь незначительно отличающуюся от стехиометрического соотношения Ричардса.

В поверхностных водах отношение C/N уменьшается до 11:1. Поскольку отношение C/N в белках равно 6,25, следует признать, что его уменьшение в зоне фотосинтеза связано с увеличением доли белков в суммарном составе органического вещества. По мере разложения белковых соединений богатые азотом аминокислоты быстро разрушаются и доля азота в органическом веществе падает.

На II полигоне (ст. 1456, 122° з. д.) бимодальность в распределении сестона практически отсутствует. В светлое время суток максимум сестона наблюдается на глубине 60 м, ночью — от поверхности до 40 м. Среднесуточные величины биомассы сестона почти втрое ниже, чем на I полигоне. Не обнаруживается бимодальность и в вертикальном распределении первичной продукции. Максимум фотосинтеза отмечен на глубине 15 м, а на 45 м продукция практически равна деструкции. Суммарная величина первичной продукции 0,99 гС/м²/сут. Подъем глубинных вод на этом полигоне произошел относительно недавно, о чем свидетельствуют высокие концентрации фосфатов и нитратов и некоторое недонасыщение вод поверхностного слоя кислородом ($\leq 99\%$).

Осредненное распределение различных форм азота имеет бимодальный характер (рис. 1б), причем верхний максимум аммиака и органического азота совпадают с ночным максимумом биомассы сестона на 15 м, а нижний максимум приурочен к 45 м и отражает накопление продуктов жизнедеятельности зоопланктона в светлое время суток. Горизонт 45 м характеризуется максимальными величинами вертикального градиента плотности, таким образом, здесь наиболее вероятно скопление детрита. Именно в слое 40—50 м резко уменьшается концентрация кислорода и в особенности величина его насыщения, за счет резкого скачка температуры.

Концентрация нитритов на II полигоне выше, чем на I, и достигает в слое максимума до 0,8 мкг-ат/л. Максимум нитритов лежит на глубине 70 м, существенно ниже слоя термо- и пикноклина, совпадая со слоем максимума вертикального градиента нитратов. Возрастание концентрации нитратов идет скачками, первый скачок находится под верхним максимумом аммиака и органического азота, второй подстилает нижний максимум этих характеристик.

Вертикальное распределение нитратов глубже фотического слоя характеризуется полной гомогенностью в зоне стрежня течения Кромвелла, где концентрация нитратов равна 16 мкг-атл/л . На нижней границе течения Кромвелла (200—400 м) она возрастает до 30 мкг-атл/л и достигает максимума в слое 600—800 м, в ядре промежуточной антарктической водной массы.

На III полигоне (ст. 1458, 139° з. д.) эвфотический слой распространяется до глубины 100 м. Первичная продукция составляет 1,1 $\text{гС/м}^2/\text{сут}$, немного больше, чем на II полигоне, в основном, за счет большей толщины фотического слоя, так как первичная продукция в 1 м³ (14 $\text{мгС/м}^3/\text{сут}$) на III полигоне ниже, чем на II (19 $\text{мгС/м}^3/\text{сут}$). Распределение фитопланктона и первичной продукции по вертикали и здесь бимодально: верхний, основной максимум первичной продукции находится на глубине 25 м, нижний, вдвое меньший, — на 60—70 м. Распределение биомассы сестона в фотическом слое также бимодально, максимумы находятся на глубинах 20—40 и 80—100 м.

Вертикальное распределение биогенных элементов в поверхностном слое на III полигоне значительно более однородно, чем на I и II (рис. 10). Нарастание концентрации фосфатов, нитратов и кремнекислоты происходит только глубже 100 м. Резкие максимумы органического азота (до 9,0 мкг-атл/л) и аммиака (до 0,7 мкг-атл/л) наблюдаются на глубине 60 м, совпадают с нижним максимумом первичной продукции и лежат на слое скачка температуры и плотности. По-видимому, накопление там органического азота и аммиака вызвано аккумуляцией детрита в зоне пикноклина и прижизненными выделениями зоопланктона. Верхний максимум первичной продукции практически не отражается в распределении даже самых лабильных форм азота.

Максимум нитритного азота (0,4 мкг-атл/л) расположен на глубине 70 м, чуть глубже максимума аммиака и органического азота. Нарастание концентрации нитратов происходит более плавно и начинается с глубины 70 м. Слой с нулевыми градиентами нитратов и фосфатов, который был характерен для стрежня течения Кромвелла, здесь практически не наблюдается. Максимум нитратов (39 мкг-атл/л) расположен выше ядра промежуточной антарктической водной массы на глубинах 600—800 м.

Биохимическая обстановка на IV полигоне (ст. 1461, 155° з. д.) характеризуется большой однородностью по вертикали, максимальной толщиной зоны фотосинтеза (110 м) и самыми низкими величинами первичной продукции (8 $\text{мгС/м}^3/\text{сут}$ и 0,7 $\text{гС/м}^2/\text{сут}$). Биомасса сестона днем и ночью приблизительно одинакова и постепенно уменьшается с глубиной. Максимум фитопланктона и первичной продукции устойчиво сохраняется в слое 20—30 м. К этому же слою приурочено некоторое увеличение биомассы сестона в дневные и ночные часы. Верхний максимум аммиака также расположен на 25—30 м и отражает повышенную биологическую активность в этом слое.

Максимум органического азота (6,5 мкг-атл/л) находится на 45 м, нижний максимум аммиачного азота (до 0,7 мкг-атл/л) — на 60—80 м, максимум нитритов (0,6 мкг-атл/л) — на 90 м: классическая последовательность экстремумов по глубине при минерализации соединений азота (рис. 12). Чередование экстремумов наиболее лабильных форм азота происходит на фоне практически гомогенного распределения нитратов, фосфатов и кремнекислоты.

Глубже слоя скачка температуры на 125 м начинается постепенное возрастание минеральных форм биогенных элементов (P, Si и NO₃). Максимальные концентрации фосфатов и нитратов наблюдаются здесь значительно глубже, чем на I—III полигонах, на горизонте 1200 м.

Концентрация биогенных элементов (в $\mu\text{г-ат/л}$) на экваториальных полигонах

Биогенные элементы	Ст. 1454, полигон I, 97° з. д.	Ст. 1456, полигон II, 122° з. д.	Ст. 1458, полигон III, 139° з. д.	Ст. 1461, полигон IV, 155° з. д.
Фосфаты, поверхность	0,62	0,66	0,68	0,60
Фосфаты, средняя концентрация в слое 0—100 м	1,31	1,13	0,83	0,69
Нитраты, поверхность	7,0	6,3	6,2	5,5
Нитраты, средняя концентрация в слое 0—100 м	14,9	11,0	8,1	6,1
Максимальная концентрация нитритов	0,6	0,75	0,4	0,6
Глубина залегания максимума нитритов, м	60	72	80	90

Влияния течения Кромвелла на перераспределение гидрохимических характеристик в промежуточном слое не обнаружено.

На протяжении всего экваториального разреза концентрация нитратов на поверхности меняется очень мало (таблица), но средневзвешенная концентрация нитратов в слое 0—100 м весьма ощутимо уменьшается от I полигона к IV. В этом же направлении происходит последовательное уменьшение запасов органического азота в фотическом слое.

TRANSFORMATION OF NITROGEN COMPOUNDS IN THE EQUATORIAL PACIFIC

V. V. Sapozhnikov

Summary

An array of polygons along the Equator, between 97 and 155° W, made it possible to trace a successive decrease of organic nitrogen concentration in the photic layer of the ocean. Two maxima were observed in the vertical distribution of ammonium nitrogen: a lower one (below the layer of maximum primary production), associated with the decomposition of organic matter from dying-off phytoplankton and the products of its vital activity, and an upper maximum, mainly at night, associated with the decomposition and ammonification of the excretions of live zooplankton. Minimum concentrations of ammonium nitrogen are noted in the Cromwell Current, because here the oxidation of ammonia to nitrites is completed at the upper boundary of the current, in the zone of maximum density gradients. In the entire surface layer relatively high nitrite concentrations are observed associated with a intensive vertical turbulence in the zone of equatorial divergence and/or with highly active processes of bacterial destruction. The weighted average nitrate concentration in the upper 0—100 m layer decreases with advance along the Equator in a westward direction. In the same direction the maxima of nitrite and organic nitrogen shiftes to greater depths.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ФОСФОРА

В. В. Сапожников

Концентрация любого биогенного элемента в данной точке океана определяется сложным взаимодействием биохимических и динамических процессов. Форма кривой вертикального распределения фосфатов является результатом суперпозиции этих процессов. После работы Редфилда (Redfield, 1942) появилась возможность разделить наблюдаемую величину концентрации фосфатов на генетические компоненты. В данной статье предлагаются результаты расчетов генетических компонентов фосфора по материалам 17-го рейса нис «Академик Курчатов». Основные принципы и техника подобного расчета изложены ранее (Сапожников, 1971).

В 17-м рейсе был выполнен большой комплекс биологических и гидрохимических исследований в зоне экваториальной дивергенции. Работа велась на 4 полигонах вдоль экватора на 97, 122, 139 и 154° з. д. На каждом полигоне обычно брались две гидрологические серии до 2000 м, 1—2 серии 140-литровым батометром из органического стекла и ряд серий проб погружным батифотометром «Ромашка», на котором укреплены 6 батометров, захлопывающихся по команде в экстремальных точках вертикального распределения биолюминесценции. Осредненные кривые вертикального распределения фосфатов и расчетные кривые его компонентов для каждого полигона представлены на рис. 1.

Принцип расчетов таков. Определяется величина дефицита кислорода на каждом горизонте. Используя линейную зависимость между потреблением кислорода на окисление органического вещества и количеством высвобождаемых при этом фосфатов, находят концентрацию фосфатов окислительного происхождения. Вычитая ее из общего содержания фосфатов, получаем величину преформ-фосфатов. Зная отношение преформ-фосфатов к валовому фосфору для каждой условной плотности (рис. 2) в районах формирования глубинных и промежуточных вод, можно разделить фосфаты окислительного происхождения на: фосфаты, регенерированные из органического вещества, падающего сверху, и фосфаты, образованные из органического вещества, содержащегося в водной массе в момент ее формирования.

Анализ полученных кривых (см. рис. 1) показал, что в вертикальном распределении фосфатов, преформ-фосфатов и фосфатов окислительного происхождения наблюдаются закономерные изменения по мере движения вдоль экватора с востока на запад. Поверхностная концентрация фосфатов практически не меняется, оставаясь в пределах 0,60—0,75 мкг-ат/л, но средневзвешенные концентрации фосфатов в слое 0—100 м уменьшаются почти в 2,5 раза. На I полигоне средневзвешенная концентрация фосфатов в слое 0—100 м равна 1,31 мкг-ат/л, на II —

1,13, на III — 0,84, на IV — 0,69 мкг-ат/л. Это показывает, что роль адвекции по вертикали снижается с востока на запад.

Количество фосфатов окислительного происхождения, регенерированных из падающих сверху органических соединений, непрерывно уменьшается от I полигона (1050 мкг-ат/м²) к IV (250 мкг-ат/м²). Характерным образом изменяется и глубина проникновения фосфатов, регенерированных падающей сверху из органики. На I полигоне, в зоне интенсивного подъема глубинных вод и наибольшей первичной продукции (2,7 гС/м²/сут) влияние органического вещества, опускающегося из фотического слоя, сказывается до глубины 1200 м. На II полигоне, где величина первичной продукции снижается до 1,3 гС/м²/сут, влияние поверхностной органики также сказывается до 1200 м, но уже на 1000 м содержание фосфатов окислительного происхождения составляет всего 0,2 мкг-ат/л. На III полигоне фосфаты окислительного происхождения из поверхностной органики проникают до 1000 м, а на самом западном IV полигоне — только до 600 м. Получается парадокс: органическое вещество, падающее сверху, проникает на большие глубины именно там, где подъем глубинных вод наиболее интенсивен. На самом деле, никакого парадокса нет — просто подъем глубинных вод вызывает бурную вспышку жизни, а «дождь трупов» из всех звеньев пищевой цепи опускается с несколько большими скоростями, чем вертикальная составляющая скорости течения (порядка 10^{-3} см/сек).

Подобный механизм противотока биогенных элементов, поднимающихся в поверхностный слой с глубинной водой, и опускающегося органического вещества, в котором ассимилированы эти биогенные элементы, наиболее ярко проявляется в зонах интенсивного апвеллинга (особенно у берегов Перу). Именно этот противоток глубинных вод и детрита создает систему «биологического фильтра» в толще воды, которая позволяет биогенным элементам в некоторых районах накапливаться и устойчиво сохраняться, несмотря на динамические процессы.

Можно прийти к заключению, что пространственные неоднородности в распределении биогенных элементов не только по вертикали, но и по горизонтали являются следствием биологических процессов. Динамика вод (подъем глубинных вод в зонах апвеллинга или опускание поверхностных вод в зонах конвергенций) — только пусковой механизм для начала работы «биологического фильтра».

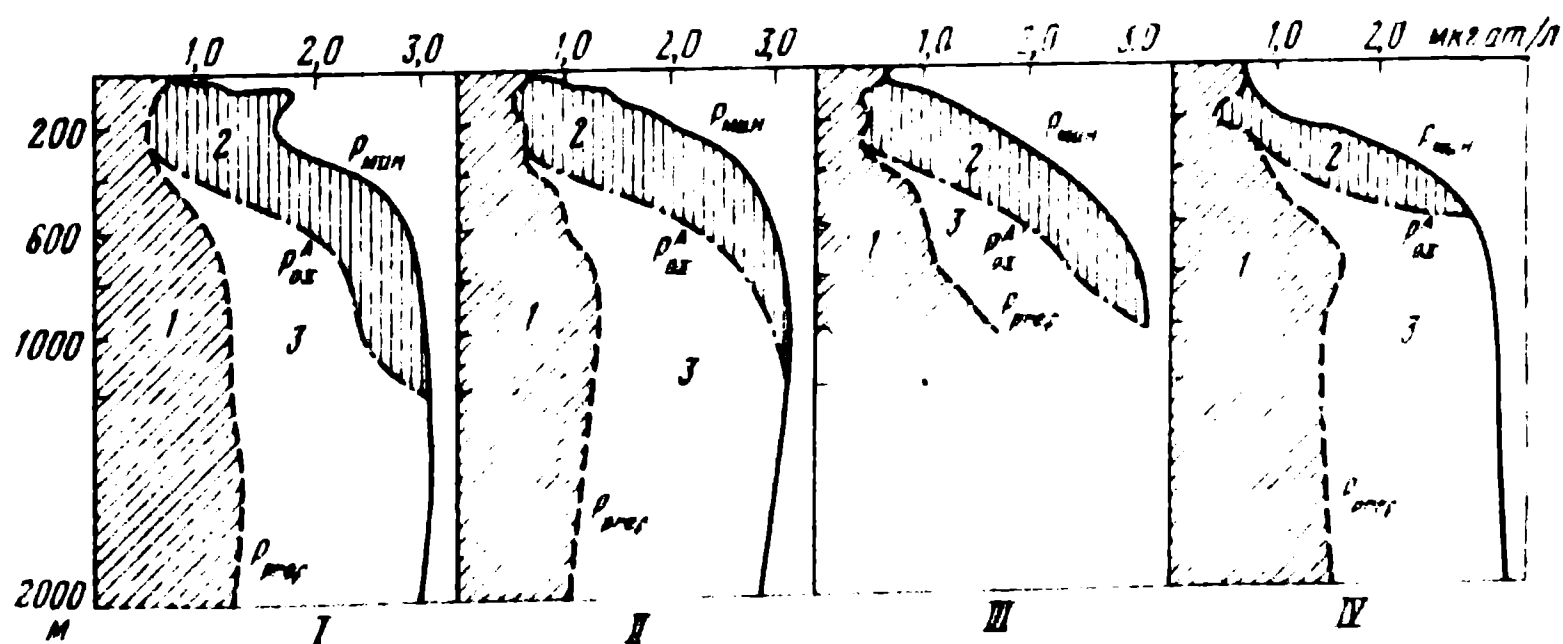


Рис. 1. Распределение по вертикали генетических компонентов фосфора на I–IV полигонах

1 — область, занятая преформ-фосфатами; 2 — область, занятая фосфатами окислительного происхождения из органического вещества, падающего сверху; 3 — область, занятая фосфатами окислительного происхождения из органики, первоначально содержавшейся в данной водной массе

На больших глубинах (более 600—1200 м на разных полигонах) встречаются только фосфаты окислительного происхождения, которые образовались при окислении органического вещества, захваченного данным объемом воды во время опускания в подповерхностные слои на антарктической конвергенции. Верхняя граница проникновения фосфатов, минерализованных из органического вещества, принесенного из Антарктики, на всех полигонах не превышает 300 м. Это глубина нижней границы течения Кромвелла и проникнуть выше промежуточные субантарктические воды не могут.

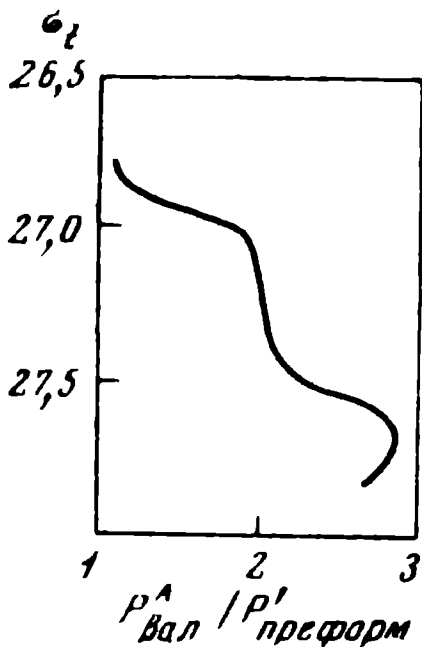


Рис. 2. Зависимость отношения $P^A_{вал}/P^I_{преформ}$ от условной плотности $P^A_{вал}$ — содержание валового фосфора в зоне антарктической конвергенции; $P^I_{преформ}$ — содержание преформ-фосфатов в зоне антарктической конвергенции

Верхняя граница фосфатов, регенерированных из органического вещества фотического слоя, понижается от 10 м на I полигоне до 15 м на II, 60 м на III и, 80 м на IV полигоне. Это заглубление верхней границы

Содержание различных составляющих фосфорного баланса

Глубина, м	Неорганический фосфор						Фосфор			
	преформ-фосфаты		фосфаты окислительного происхождения				органический		валовой	
	мкг-ат/л	%	из органического вещества, первоначально содержавшегося в данной массе		из органического вещества, падающего сверху					
			мкг-ат/л	%	мкг-ат/л	%	мкг-ат/л	%	мкг-ат/л	%
0	0,60	88	0	0	0	0	0,08	12	0,68	100
10	0,63	83	0	0	0	0	0,13	17	0,76	100
25	0,65	49	0	0	0,55	40	0,12	10	1,32	100
50	0,60	45	0	0	0,55	42	0,18	13	1,33	100
75	0,55	29	0	0	1,25	67	0,08	4	1,88	100
100	0,50	29	0	0	1,20	67	0,08	5	1,78	100
150	0,49	29	0	0	1,11	65	0,03	6	1,68	100
200	0,50	30	0	0	1,10	65	0,08	5	1,68	100
300	0,55	27	0	0	1,35	67	0,12	6	2,02	100
400	0,67	26	0,35	13	1,50	58	0,08	3	2,60	100
500	0,91	33	0,65	23	1,15	41	0,08	3	2,79	100
600	1,10	37	0,90	30	0,90	30	0,08	3	2,98	100
750	1,21	40	1,07	35	0,71	23	0,07	2	3,05	100
1000	1,25	41	1,22	40	0,50	16	0,08	3	3,05	100
1200	1,28	41	1,76	57	0	0	0,06	2	3,10	100
1500	1,33	42	1,76	57	0	0	0,02	1	3,11	100
2000	1,28	42	1,75	57	0	0	0,02	1	3,05	100

начала регенерации фосфора, вернее, границы, где регенерация начинает преобладать над процессами утилизации фосфатов при синтезе органического вещества, закономерно связано с увеличением мощности эвфотического слоя при движении на запад, к олиготрофным районам. В этом же направлении заглубляется слой максимальных градиентов температуры и ослабляется подъем глубинных вод.

Расчет процентного содержания каждого генетического компонента (таблица) позволяет проследить, какие процессы и в какой мере формируют вертикальное распределение фосфора. Интересен факт выхода преформ-фосфатов на поверхность в зонах апвеллингов, где они представляют основную часть валового фосфора. В олиготрофных районах, где концентрация фосфатов в фотическом слое мала или нулевая, преформ-фосфаты не поднимаются выше 75—100 м. В районах подъема глубинных вод высокие концентрации фосфатов на поверхности почти нацело состоят из преформ-фосфатов. Это позволяет утверждать, что в данном случае вертикальная адвекция преобладает над биохимическими процессами потребления фосфатов при биосинтезе.

Следует подчеркнуть, что описанная последовательность преобразований соединений фосфора наблюдается не только при движении с востока на запад в зоне экваториальной дивергенции, но и по мере приближения от полярных районов Арктики и Антарктики к экватору. Можно полагать, что началом трансформации соединений фосфора в поверхностном слое являются зоны апвеллингов и зоны интенсивной зимней вертикальной циркуляции.

ЛИТЕРАТУРА

- Сапожников В. В. 1971. Роль адвекции и влияние биохимических процессов на вертикальное распределение фосфора в тропической зоне океана.— Океанология, 11, № 2.
- Redfield A. C. 1942. The processes determining the concentrations of oxygen, phosphate and other organic derivatives within the depth of the Atlantic Ocean.— Pap. Phys. Oceanogr. Meteor., 9, № 2.

GENETIC COMPONENTS OF VERTICAL DISTRIBUTION OF PHOSPHORUS

V. V. Sapozhnikov

Summary

The vertical distribution of phosphates is formed under the action of dynamic (turbulent mixing, advection) and biochemical processes (phosphate utilization in the process of photosynthesis, phosphorus regeneration during the mineralization of organic matter). The calculation of prephosphates permitted to single out the advective component, i. e. the part of phosphorus brought from the region of the Antarctic convergence by isopycnic transport. Phosphates of oxidative origin are identified and quantitative estimates are given of the organic matter sinking from the photic layer, and of the organic matter carried in a given water mass from the region of its formation. The quantity of phosphates of oxidative origin, regenerated from organic compounds sinking from the upper layers, decreases continuously with advance along the Equator in a westward direction from 97° W (1050 mg-at/m³) to 155° W (250 mg-at/m³). A characteristic change takes place in the depth of penetration of phosphates regenerated from sinking organic matter: at 97° W, where primary production is most abundant, the effect of surface organic matter can be traced to a depth of 1200 m, at 122° W — to 1000 m and at 155° W — to 600 m. Thus the organic matter falling from the upper layers penetrates to greater depth just in the areas of most intensive ascent of deep waters.

РАСТВОРЕННЫЙ ОРГАНИЧЕСКИЙ УГЛЕРОД И ФОСФОР В ВОДАХ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЭКВАТОРИАЛЬНОГО РАЙОНА ТИХОГО ОКЕАНА

С. В. Люцарев, С. Д. Миркина, Е. А. Романкевич,
А. В. Сметанкин

Органическое вещество, растворенное и взвешенное в морской воде, оказывает существенное влияние на геохимические и биологические процессы в океане. Современные данные о распределении органических веществ в толще вод, могут быть полезны также для решения вопросов циркуляции вод. Из обзорных работ по распределению органического углерода (Сконинцев, 1971; Люцарев, 1972) следует, что во многих районах океана до сих пор не выполнены надежные измерения содержания органического углерода (ОУ), обобщающей характеристики концентрации органического вещества.

Представления о распределении органического вещества в океане могут быть в общих чертах сведены к следующему. Растворенное органическое вещество (РОВ) составляет основной запас органического вещества (ОВ) в толще вод, концентрация растворенного органического углерода (РОУ) в среднем составляет 1,0—1,5 мгС/л. В верхнем слое океана, особенно в зоне фотосинтеза, содержание РОВ на 20—50% выше, чем в подстиляющем слое и глубинных горизонтах. Количество РОВ в глубинных водах всего Мирового океана относительно постоянно. РОВ глубинной воды биохимически устойчив и содержит более или менее стабильные продукты распада ОВ, синтезируемого и трансформируемого в фотической зоне и подстиляющих ее слоях воды. Взвешенное органическое вещество (ВОВ), образующееся в процессе фотосинтеза в поверхностном фотическом слое и преобразуемое зоо- и бактериопланктоном, опускаясь в нижележащие слои, довольно быстро разлагается, растворяется и минерализуется в пределах верхних 200—400 м. Концентрации взвешенного органического углерода (ВОУ) весьма изменчивы и в продуктивных зонах могут достигать сотен мкгС/л. В глубинных водах, ниже 400 м, его содержание составляет обычно 5—15 мкгС/л. Взвешенное вещество поверхностных слоев не оказывает заметного влияния на концентрацию РОУ и ВОУ в глубинных слоях того же района.

Хотя большинство этих положений подтверждено наблюдениями, однако в разных районах при различных климатических и гидрологических условиях можно ожидать разные картины распределения органического вещества в столбе воды и по акватории.

Нами получены сведения о содержании РОУ в водах Японского моря (Люцарев, Романкевич, 1975) и западной части тропической зоны Тихого океана (Люцарев, Романкевич и др., 1972). В данной статье сообщаются результаты анализа вод восточной части тропической зоны Ти-

хого океана. Анализ проводился на борту судна по методике, использовавшейся и в предыдущих исследованиях, поэтому материалы всех трех экспедиций сопоставимы.

МЕТОДЫ СБОРА И АНАЛИЗА ПРОБ

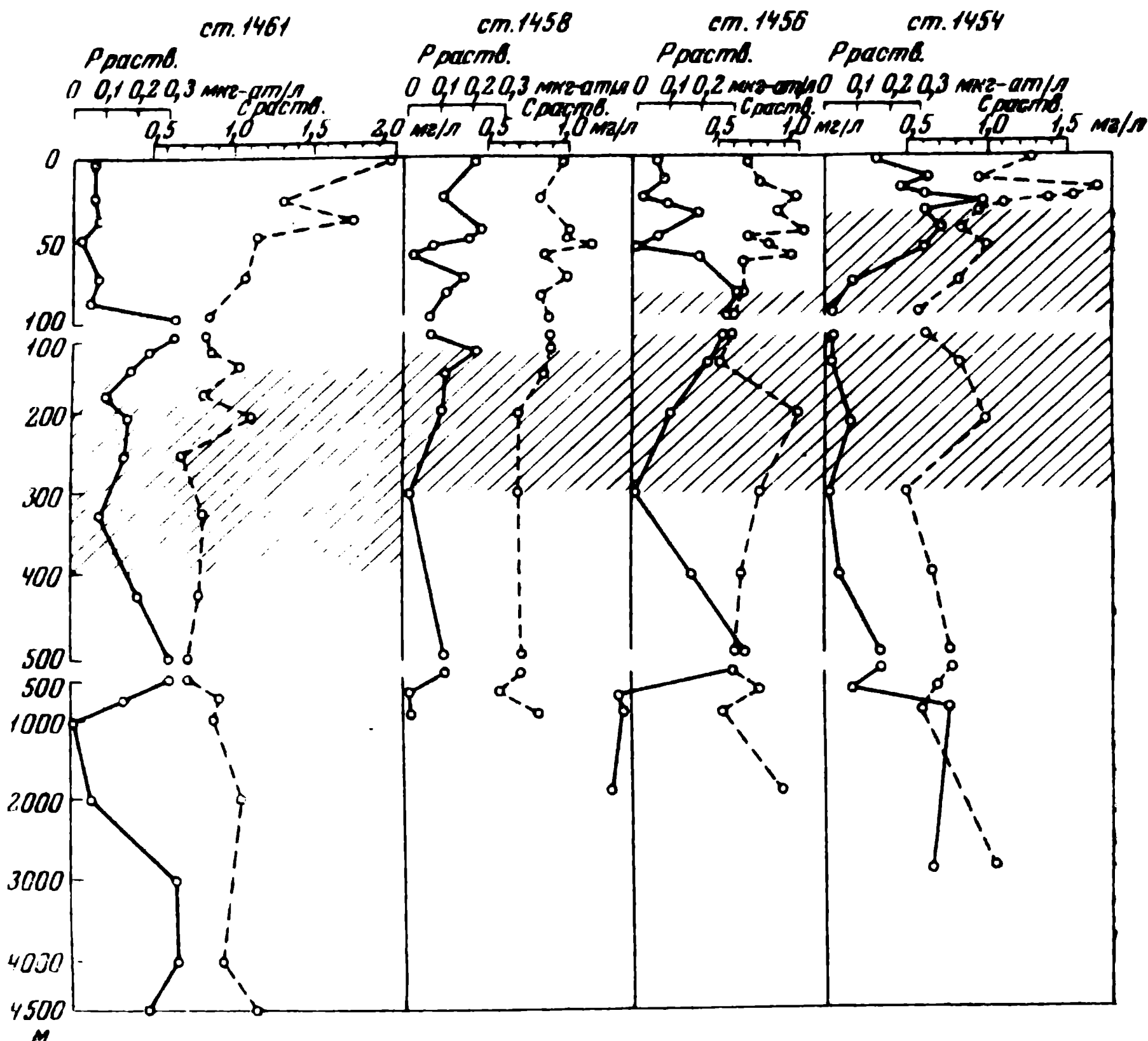
Пробы воды из поверхностных горизонтов до глубины 250 м получали плексигласовым батометром объемом 140 л. Перед каждой серией спусков батометр тщательно отмывали этиловым спиртом от загрязнений посторонними органическими веществами. Столь же тщательно отмывался большой батометр из нержавеющей стали объемом 180 л, использовавшийся для получения проб глубже 250 м.

На борту проба воды объемом 50—100 л сливалась в 50-литровые полиэтиленовые флаги через воронку, покрытую чистой капроновой сеткой с ячейки 60 мкм. Таким образом, организмы и частицы взвеси крупнее 60 мкм отсутствовали в пробах. Одновременно в стеклянные бутылки по 1—2 л отбирались пробы для определения концентрации органического углерода, органического фосфора, гидрохимических анализов, определения АТФ и др.

Растворенный органический углерод определялся методом «мокрого сжжения» в сернохромовой смеси при 130°С (Люцарев, 1968, 1973). В этом методе углекислый газ, который выделяется при окислении органического вещества пробы, переносится потоком чистого воздуха в автоматическую кулонометрическую ячейку, где поглощается в растворе гидроокиси бария. Для анализа использовался специально разработанный прибор. Проба морской воды (15 мл) непосредственно в приборе подкисляется соляной кислотой для разрушения карбонатов. Неорганический углерод удаляется продувкой воздухом. При этом основная масса летучих соединений остается в растворе, поскольку отгонка карбонатного углерода производится из неупаренной пробы в очень мягких температурных условиях. Сернохромовая смесь готовится непосредственно в приборе, в нижнем отделении стеклянного реактора. Здесь концентрированная серная кислота (15 мл) нагревается до 130° с порошкообразным бихроматом серебра (0,5 г) и бихроматом калия (0,5 г). При этом окисляются возможные примеси органических веществ в реактивах. Контроль за полнотой очистки сернохромовой смеси производится по показаниям автоматического кулонометра. По завершении очистки окислителя прибор полностью герметизируется и с помощью воздуха проба морской воды смешивается с очищенной сернохромовой смесью. В момент смешения возможно выделение некоторого количества Cl_2 и других окисляющих газов, поэтому перед кулонометрической ячейкой установлены газопромывные сосуды с поглотительной жидкостью на основе гипофосфита и иодида калия. После прохождения кулонометрической ячейки воздух, мембранным компрессором вновь направляется в реактор и, непрерывно циркулируя внутри прибора, обеспечивает полноту поглощения двуокиси углерода в кулонометрической ячейке. Точность анализа составляет $\pm 0,1$ мгС/л при объеме пробы 15 мл.

Поскольку проба морской воды для анализа предварительно не фильтровалась, то полученные значения относятся к валовому органическому углероду. Однако в океанских водах содержание взвеси крупнее 1 мкм обычно не превышает 0,05 мгС/л, что близко к точности анализа. Поэтому наши данные с указанной точностью можно считать относящимися к растворенному органическому углероду.

Те же замечания касаются данных по растворенному органическому фосфору, который также определялся из нефiltroванных проб. Его



Вертикальное распределение органического углерода (пунктир) и органического фосфора (сплошная линия)

Зона вод течения Кромвелла заштрихована

содержание рассчитывалось по разнице между валовым количеством «растворенного» фосфора и количеством минерального «растворенного» фосфора. Количество валового фосфора определялось после облучения пробы ультрафиолетовым по традиционной методике (Strickland, 1968), несколько модифицированной нами (Люцарев и др., 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные нами результаты для четырех полигонных станций на экваторе приведены в табл. 1 и на рисунке.

Зубчатые кривые вертикального распределения растворенного органического углерода и фосфора, очевидно, определяются взаимосвязью биологических и гидрологических условий. Гидрологическая обстановка в районе исследований обусловлена поверхностным пассатным течением и подповерхностным течением Кромвелла, направленным на восток и постепенно поднимающимся (верхняя граница) со 150—170 м на ст. 1461 до 40—60 м на ст. 1456 и 30—40 м на ст. 1454. Необычные для тропической зоны гидрохимические условия, при которых даже в поверхностных

Таблица 1

Содержание растворенного углерода $C_{орг}$ (в $мгС/л$) и органического фосфора $P_{орг}$ (в $мкг-ат/л$) на разных горизонтах экваториального разреза

Ст. 1454, 01°03' ю. ш., 97°00' з. д.			Ст. 1456, 00°02' ю. ш., 122°01' з. д.			Ст. 1458, 00°03' с. ш. 139°02' з. д.			Ст. 1461, 00°01' ю. ш., 154°43' з. д.		
глубина, м	$C_{орг}$	$P_{орг}$	глубина, м	$C_{орг}$	$P_{орг}$	глубина, м	$C_{орг}$	$P_{орг}$	глубина, м	$C_{орг}$	$P_{орг}$
3	1,25	0,15	3	0,69	0,07	3	0,96	0,22	3	1,96	0,07
15	0,92	0,31	17	0,75	0,09	25	0,82	0,11	20	1,30	0,07
20	1,63	0,23	26	0,99	0,02	45	1,00	0,23	38	1,70	0,03
25	1,55	0,30	34	0,87	0,20	50	0,98	0,19	50	1,15	0,03
30	1,03	0,50	48	1,03	0,32	55	1,14	0,03	75	1,07	0,03
35	0,32	0,30	49	0,69	0,07	65	0,84	0,02	90	0,96	0,06
45	0,81	0,36	52	0,81	0,00	75	0,98	0,18	100	0,88	0,33
56	0,98	0,31	63	0,99	0,21	85	0,81	0,12	120	0,87	0,23
78	0,81	0,08	75	0,67	0,02	100	0,87	0,07	140	1,07	0,18
100	0,54	0,03	100	0,67	0,65	120	0,87	0,21	173	0,83	0,10
150	0,81	0,03	150	0,52	0,23	150	0,82	0,11	200	1,15	0,18
250	0,93	0,08	200	1,03	0,12	200	0,67	0,10	250	0,70	0,17
300	0,49	0,00	300	0,78	0,00	300	0,67	0,00	320	0,83	0,09
400	0,65	0,05	400	0,67	0,19	500	0,71	0,12	420	0,80	0,21
500	0,76	0,17	500	0,67	0,35	750	0,58	0,00	500	0,74	0,30
750	0,70	0,09	750	0,81	0,00	1000	0,82	0,00	750	0,93	0,02
1000	0,60	0,33	1000	0,59	0,00	—	—	—	1000	0,90	0,00
3000	1,03	0,33	2000	0,95	0,00	—	—	—	2000	1,08	0,07
									3000	—	0,33
									4000	0,95	0,34
									4500	1,15	0,30

слоях воды присутствуют заметные количества минеральных форм биогенных элементов, несомненно, влияют на биомассу и продукцию фито- и бактериопланктона. Соответственно распределяются и параметры органического вещества.

На I полигоне (ст. 1454, 97° з. д.) распределение температуры и солености воды обуславливает наличие двух скачков плотности, каждому из которых соответствует зубец на кривых РОУ и РОФ. Они различны по величине и знаку, но обнаруживаются вполне четко. На II полигоне (ст. 1456, 122° з. д.) можно выделить по крайней мере три скачка плотности и соответственно три экстремума в распределении РОУ и РОФ.

Иная картина наблюдается на III и IV полигонах, где верхняя граница течения Кромвелла находилась вблизи или ниже границы фотической зоны, в пределах которой вертикальный градиент плотности был незначительным, а температурный скачок располагался на глубине 70—80 м.

На III полигоне (ст. 1458, 139° з. д.) максимум флуоресценции хлорофилла отмечен на самом верхнем участке скачка плотности — 55—60 м. Здесь же располагался верхний максимум численности бактерий. Для растворенного органического фосфора здесь был отмечен минимум, а для растворенного органического углерода — небольшой максимум.

Растворенный органический фосфор на IV полигоне (ст. 1461, 155° з. д.) содержался в относительно малом количестве ($<0,1 \text{ мкг-ат/л}$)

и был распределен довольно равномерно по вертикали вплоть до 100 м, где его количество увеличивалось до 0,33 мкг-ат/л, а еще глубже постепенно уменьшалось. Растворенный органический углерод, напротив, в самых верхних слоях давал весьма высокие концентрации — до 1,4—1,9 мгС/л, глубже его содержание уменьшалось до обычных значений, около 1,0 мгС/л.

Наши данные (табл. 1) показывают, что одномоментные наблюдения не выявляют всех особенностей распределения органического вещества по большой акватории, но после осреднения концентраций РОУ и РОФ по характерным стандартным слоям (табл. 2) можно обнаружить интересные тенденции.

Таблица 2

Средневзвешенные концентрации растворенного органического углерода $C_{орг}$ (в мгС/л) и органического фосфора $P_{орг}$ (в мкг-ат/л) по слоям

Слой воды, м	Ст. 1454			Ст. 1456			Ст. 1458			Ст. 1461			Среднее		
	кол-во горизонтов	$C_{орг}$	$P_{орг}$	кол-во горизонтов	$C_{орг}$	$P_{орг}$	кол-во горизонтов	$C_{орг}$	$P_{орг}$	кол-во горизонтов	$C_{орг}$	$P_{орг}$	кол-во горизонтов	$C_{орг}$	$P_{орг}$
0—100	10	0,97	0,22	10	0,81	0,17	9	0,96	0,13	7	1,3	0,08	35	0,99	0,15
100—200	1	0,76	0,036	2	0,63	0,23	3	0,80	0,13	4	1,02	0,18	11	0,81	0,16
200—1000	6	0,70	0,14	5	0,75	0,11	4	0,73	0,04	6	0,85	0,12	21	0,76	0,10
1000—макс.	1	0,82	0,33	1	0,77	0,00	—	—	—	4	1,02	0,21	6	0,87	0,20
0—макс.	18	0,79	0,31	18	0,76	0,06	16	0,76	0,06	21	0,99	0,19	—	—	—

С востока на запад вдоль экватора растворенный органический фосфор в фотическом слое 0—100 м постепенно исчезает, его средняя концентрация уменьшается 0,22 мкг-ат/л на ст. 1454 до 0,08 мкг-ат/л на ст. 1461. Одновременно отношение Р : С уменьшается от 0,7% до 0,19%, так как для растворенного органического углерода намечается тенденция к возрастанию. Этот факт может говорить о неоднозначной биологической ценности растворенного органического вещества. Вероятно, гумификация уменьшает содержание растворенного органического фосфора.

Полученные нами величины содержания растворенного органического углерода в глубинных водах близки к значениям для Калифорнийского района Тихого океана (Holm-Hansen a. oth., 1966), измерения же в западной части тропической зоны Тихого океана и в Японском море (Люцарев, Романкевич и др., 1972; Люцарев, Романкевич, 1974) обнаружили более высокие концентрации РОУ на глубинах — около 1,5 мгС/л. Одинаковость методики и достаточное число измерений позволяет уверенно говорить о неравномерном распределении органического вещества в глубинных водах по акватории Тихого океана. Вероятно, это связано с движением глубинных вод. Можно предположить генеральное направление движения от района Антарктиды к северу вдоль Южной и Северной Америки на север, далее на запад вдоль северо-восточного побережья Азии, в район Японского моря и на юг до берегов Новой Гвинеи. За время этого движения влияние континентального стока может проявиться в накоплении растворенного и в особенности коллоидного органического вещества в глубинных водах.

ЛИТЕРАТУРА

- Люцарев С. В. 1968. Метод и прибор для определения органического углерода в морской воде.— Методы рыбохозяйственных химико-океанографических исследований, ч. 2. ОНТИ, ВНИРО. М.
- Люцарев С. В. 1972. О содержании вещества в океанической воде и взвеси.— Труды ВНИРО, 65.
- Люцарев С. В. 1973. Низкофоновый метод определения органического углерода в морской воде.— Современные методы рыбохозяйственных морских гидрохимических исследований. М., «Пищевая промышл.».
- Люцарев С. В., Романкевич Е. А., Семенов А. Д., Финенко З. З. 1972. Предварительные результаты исследования органического вещества морской воды.— Экспресс-информ. ЦНИИТЭИРХ, сер. 9, № 3.
- Люцарев С. В., Романкевич Е. А. 1975. Органический углерод, азот, фосфор в водах Японского моря.— Океанология, 15.
- Люцарев С. В., Сапожников В. В., Селифонова, Е. П. 1973. Использование ультрафиолетового облучателя для определения валового фосфора в экспедиционных условиях.— Океанология, 13, № 5.
- Скопinceв Б. А. 1971. Современные достижения в изучении органического вещества вод океанов.— Океанология, 11, 9, № 6.
- Holm-Hansen O., Strickland Y. D. H., Williams P. M. 1966. A detailed analysis of biologically important substances in a profile off Southern California.— Limnol. and Oceanogr., 11, № 4.
- Strickland Y. D. H., Parsons T. R. 1968. A practical handbook of seawater analysis.— Bull. Fish. Res. Board Canada, № 167.

DISSOLVED ORGANIC CARBON
AND PHOSPHORUS IN THE WATERS
OF THE EASTERN PART
OF THE EQUATORIAL PACIFIC OCEAN

S. V. Ljutsarev, S. D. Mirkina, E. A. Romankevich,
A. V. Smetankin

Summary

Data are given on the content of dissolved organic carbon and organic phosphorus at four stations on the Equator, in the eastern part of the Pacific. The vertical distribution of organic carbon and organic phosphorus in the upper water layers is accounted for by their hydrological and biological structure. The concentrations of dissolved organic carbon in deep water are near to 0.8 mg C/l, almost twice less than in the deep water of the Western Pacific. A hypothesis is advanced about the accumulation of dissolved organic substances with the movement of deep waters from Antarctic along the continental slopes towards the northern and western parts of the Pacific.

ФРАКЦИОНИРОВАНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА МОРСКОЙ ВОДЫ МЕТОДОМ УЛЬТРАФИЛЬТРАЦИИ

М. В. Батурина, С. В. Люцарев, Е. А. Романкевич

Концентрация растворенного органического вещества (РОВ) в водах океана на порядок выше, чем концентрация взвешенного органического вещества, и составляет в среднем около 1 мгС/л (Duursma, 1965; Menzel, Ryther, 1968; Sharp, 1973; Ogura, 1974). В его составе присутствуют вещества белковой природы, углеводы, органические кислоты, азотистые основания, витамины, гормоны, антибиотики и ряд других соединений, обладающих высокой биологической активностью (Хайлов, 1964, 1965; Коуата, 1962).

Для исследования состава и структуры РОВ необходимо его предварительное концентрирование и выделение. С этой целью в природных водах применялись методы жидкостной экстракции, соосаждения на гидроокисях металлов, гельфильтрации, ультрафильтрации. При использовании жидкостной экстракции и гельфильтрации возможна денатурация высокополимерных белков и неполное извлечение их из воды. Поэтому в последнее время для выделения, очистки и концентрирования различных биологических жидкостей все чаще применяется метод ультрафильтрации.

В этом методе используются полупроницаемые мембраны, пропускающие растворитель и растворенное вещество низкого молекулярного веса, но удерживающие растворенные вещества с большим молекулярным весом. Сама мембрана является биологически инертным анизотропным полимером с диаметром пор от 0,2 до 10 нм. Впервые их использовал Блатт с сотрудниками для концентрирования, фракционирования и очистки белков (Blatt *a. oth.*, 1965). Позднее метод ультрафильтрации был применен для концентрирования органического вещества из морской воды: проверялось потребление микроорганизмами концентрированного РОВ (Barber, 1968); выделялись окрашенные продукты природного гумуса (Gjessing, 1970); фракционировались различные фракции РОВ в Мексиканском заливе (Mauger, 1971), в Атлантическом океане (Sharp, 1973), в Токийском заливе (Ogura, 1974). Фракционирования методом ультрафильтрации растворенного органического вещества из вод открытого океана до сего времени не проводилось.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования служила морская вода из экваториальной части Тихого океана и побережья Перу. Пробы воды отбирались стерильными 140- и 180-литровыми батометрами с горизонтов максимальной продуктивности и с глубин 1000 и 3000 м. Для отделения крупных фито- и зоопланктона вода пропускалась вначале через сито

№ 76 (размер пор 60 мкм), затем фильтровалась через мембранный фильтр с диаметром пор 0,4 мкм («Синпор», ЧССР), который непосредственно перед использованием кипятился в нескольких порциях дистиллированной воды.

Обработанные таким образом пробы морской воды содержали органическое вещество как в истинном растворе, так и в виде коллоидного тонкодисперсного материала размером меньше 0,4 мкм. Для фракционирования по молекулярному весу использовались мембранные ультрафильтры Diaflo, позволяющие концентрировать и делить растворенное органическое вещество на ряд фракций с различным молекулярным весом. Характеристика ультрафильтров и условия опыта приведены в табл. 1.

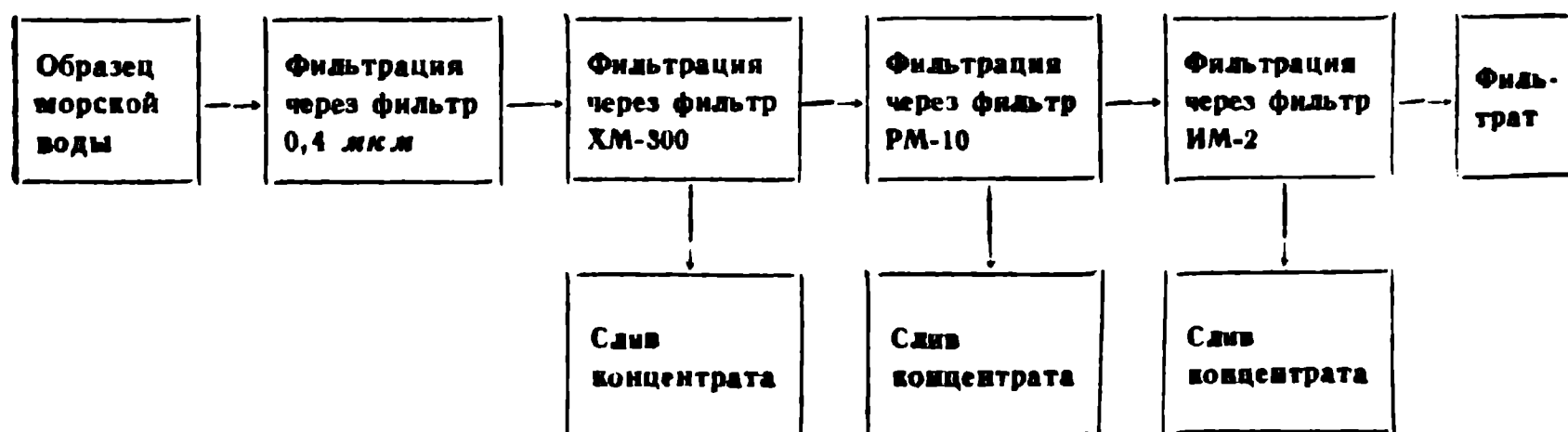
Таблица 1

Параметры ультрафильтров по данным фирмы Amicon и скорость протекания

Фильтр	Кажущийся размер пор, мм	Молекулярный вес веществ, задерживаемых фильтром	Скорость протекания, мл/мин (наши данные)	
			дистиллированная вода	морская вода
ХМ-300	10	300 000	500	10
РМ-10	2	10 000	45	10
ИМ-2	0,5	1 000	2	1
ИМ-05	0,2	500	1	0,5

Перед пропуском морской воды через фильтровальную установку Diaflo Amicon, модель TCF-10, фильтры вымачивались несколько часов в постоянно обновляемой дистиллированной воде. Промытые фильтры закладывались в фильтровальную установку, и через них поочередно пропускалась бидистиллированная вода. Для проверки чистоты фильтров в воде над фильтром и в фильтрате определялся $C_{орг}$ методом мокрого сжигания (Люцарев, 1968). Точность метода $\pm 0,1$ мгС/л.

Обработанные чистые фильтры вновь закладывались в прибор Amicon TCF-10, и через них поочередно пропускалась исследуемая проба морской воды объемом 2—4 л. Фильтрация шла согласно схеме.



Фракции концентрировались в 10—30 раз, объем концентрата составлял 100—150 мл. В каждой фракции содержание органического вещества определялось по $C_{орг}$. Исходя из объема пропускаемой пробы и полученного концентрата, рассчитано процентное и весовое содержание РОВ в различных фракциях (табл. 2).

В отличие от предыдущих исследователей (Mauger, 1971; Sharp, 1973; Ogura, 1974) мы последовательно, без потерь пропускали каждую пробу воды через соответствующий фильтр (ХМ-300, РМ-10, ИМ-2, ИМ-05). Благодаря этому получен полный баланс распределения молекулярных фракций в общем составе органического вещества.

Т а б л и ц а 2
Распределение растворенного $C_{орг}$ по молекулярным фракциям

Номер станции	Координаты	Глубина взятия проб, м	Исходная проба		Размер пор фильтра 10^{-4} мм	Коэффициент концентрирования		Относительное содержание $C_{орг}$ (% от общего)
			Объем, л	$C_{орг}$, мг/л		расчетный (по объему)	реальный (по $C_{орг}$)	
1454	01°04' ю. ш. 97°00' з. д.	30	1,33	1,08	100	11,1	1,83	8,7
					20	10,1	1,56	5,8
					5	6,4	3,38	19,3
					< 5	—	—	65,8
		3000	4,20	1,03	100	28,0	1,03	1,1
					20	19,5	1,72	3,7
					5	18,5	9,18	42,1
					< 5	—	—	52,0
1456	00°03' ю. ш. 122°05' з. д.	45	4,27	1,13	100	28,4	1,77	3,4
					20	20,3	1,03	9,0
					5	12,9	5,45	22,2
					< 5	—	—	65,5
		1000	2,91	1,00	100	14,6	1,10	0,7
					20	13,6	1,00	0,0
					5	11,3	8,90	48,0
					< 5	—	—	50,0
1453	00°04' ю. ш. 139°02' з. д.	23	3,73	1,20	100	24,8	1,83	5,0
					20	25,9	1,20	1,0
					5	14,6	4,90	25,3
					< 5	—	—	70,4

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исходная морская вода содержала в среднем 1,0—1,2 мгС/л. Степень концентрации РОВ зависела от объема пропускаемой воды. В зонах максимальной продуктивности (ст. 1454, 30 м; ст. 1456, 45 м; ст. 1458, 23 м) фракция веществ с молекулярным весом больше 300 000 составляет 3,4—8,7%, в глубинных водах (ст. 1454, 3000 м; ст. 1456, 1000 м) — 0,7—1,1%. Фракция веществ с молекулярным весом от 10 000 до 300 000 в зонах максимальной продуктивности составляет 1—9%, в глубинных водах — 0—3%, с молекулярным весом от 1000 до 10 000 — соответственно 19,3—25,3 и 42—48%, с молекулярным весом < 1000 — соответственно — 65—70 и 50—52%.

Таким образом, состав РОВ изменяется с глубиной, в основном, за счет изменения относительного содержания фракций с молекулярным весом до 10 000.

Тенденция к увеличению в глубинных водах относительного содержания веществ с молекулярным весом от 1000 до 10 000 объясняется, видимо, тем, что более высокомолекулярные фракции органического вещества морской воды являются наиболее лабильными и легче подвергаются разложению микроорганизмами.

ЛИТЕРАТУРА

- Люцарев С. В. 1968. Прибор и метод для определения органического углерода в морской воде.—Методы рыбохозяйственных химико-океанографических исследований, ч. 2. ОНТИ, ВНИРО. М.
- Хайлов К. М. 1964. Новые аспекты исследования органического вещества морской воды.—Труды Мурманск. морск. биол. ин-та АН СССР, 5 (9).
- Хайлов К. М. 1965. Перспективы динамической биохимии моря.—Океанология, 5, № 1.
- Barber R. T. 1968. Dissolved organic carbon from deep sea waters resists microbial oxidation. *Nature*, 220, № 5164.
- Blatt W. F., Feinberg M. P., Hopfenberg H. P., Saravis C. A. 1965. Protein solutions: concentration by a rapid method.—*Science*, 150, № 3693.
- Duursma E. K. 1965. The dissolved organic constituents of sea water.—*Chemical oceanography*, 1. London—N. Y.
- Gjessing E. T. 1970. Ultrafiltration of aquatic humus.—*Environ. Sci. Technol.* 4, № 5.
- Koyama T. 1962. Organic compounds of sea water.—*J. Oceanogr. Soc. Japan*, 20th Anniversary volume.
- Maurer L. G. 1971. The near-shore distribution and macromolecular contents of the dissolved organic matter of Texas estuarine and Gulf of Mexico waters. Ph. D. Thesis, Univ. Texas, Austin.
- Menzel D. W., Ryther I. H. 1968. Organic carbon and oxygen minimum in the South Atlantic ocean.—*Deep-Sea Res.*, 15, № 3.
- Ogura N. 1974. Molecular weight fractionation of dissolved organic matter in coastal sea water by ultrafiltration.—*Mar. Biol.*, 24, № 4.
- Sharp I. H. 1973. Size classes of organic carbon in sea water.—*Limnol. and Oceanogr.*, 18, № 3.

FRACTIONATION OF ORGANIC MATTER
IN THE SEA WATER BY ULTRAFILTRATION

M. V. Baturina, S. V. Ljutsarev, E. A. Romankevich

Summary

Molecular weight fractionation of dissolved organic matter from surface and deep water was carried out in the eastern equatorial region of the Pacific, using the ultrafiltration method. The relative content of high molecular (>10000) fractions decreases with depth, the content of medium molecular fractions ($1000-10000$) increases. The main part of dissolved matter ($>50\%$) is contained in the fraction with a molecular weight <1000 .

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЗВЕСИ В ВОСТОЧНОЙ ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ПАЦИФИКЕ

Я. Фишер

Вертикальное распределение взвеси в морской воде определяется, наряду с другими факторами, соотношением скорости опускания частиц и скорости подъема вод. Повышенные концентрации частиц создаются на глубинах с пониженными скоростями опускания. Скорость опускания взвеси определяется формулой Уэддела:

$$V = \frac{v^2 g}{7\eta} |\rho - \rho_0|,$$

где V — скорость опускания, $см/сек$; v — радиус частицы, $см$; g — ускорение силы тяжести, $980 см/сек^2$; ρ — плотность частицы, $г/см^3$; ρ_0 — плотность воды; η — молекулярная вязкость воды. Из уравнения (1) следует, что накопление взвешенных частиц должно происходить на глубинах резкого изменения плотности, которые в океане обычно совпадают с глубиной термоклина или галоклина. В районах наших исследований профиль взвеси в большой степени зависит от скорости восходящего движения вод — апвеллинга.

Цель настоящей работы — исследование вертикального распределения взвеси в зависимости от гидрологических условий.

Исследования выполнены в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» 15.I—3.III 1974 г. на пяти полигонах на экваторе от 97 до 155° з. д. и у берегов Перу ($7^\circ 30'$ — $8^\circ 00'$ ю. ш., $79^\circ 40'$ — $81^\circ 40'$ з. д.).

Пробы отбирали от поверхности до 4600 м, преимущественно в слоях наибольших градиентов температуры и солености.

В эвфотической зоне отбор проб производили 140-литровым батометром из плексигласа, в глубинных слоях — металлическим батометром объемом 180 л. Дополнительно в верхней части эвфотической зоны брались контрольные пробы пластмассовыми батометрами емкостью 6 и 20 л. На экваториальных полигонах I—IV батометры большой емкости опускали вблизи реперного буя, дополнительные пробы — на расстояниях до 30 миль от него. На V полигоне пробы брали по разрезу.

Из батометров емкостью 6 , 20 и 140 л пробы набирались непосредственно в стеклянные колбы объемом $0,5$ л, из 180 -литрового батометра вода предварительно сливалась в очищенные 50 -литровые полиэтиленовые баки, а оттуда в колбы. Используемые для отбора проб колбы предварительно обрабатывались детергентом, а затем промывались морской водой, профильтрованной через фильтр с диаметром пор $0,45$ мкм. Перед взятием проб колбы дважды споласкивались водой из батометров.

Для определения концентрации и размерного спектра взвеси в пробах объемом $0,5$ мл использовался счетчик Каултера модели FN. На экваториальных полигонах употреблялся капилляр диаметром 100 мкм (интервал размеров измеряемых частиц 2 — 52 мкм), на перуанском —

диаметром 200 мкм, при этом интервал размеров измеряемых частиц удваивался. Применение на перуанском апвеллинге более крупного капилляра вызвано увеличением размера частиц взвеси. Калибровка капилляров выполнена по полиэтиленовой взвеси диаметром 12,65 мкм. Измерение в каждой пробе выполнялось дважды, а при низких концентрациях — четырежды. Суммарный объем взвеси в каждом размерном интервале находили путем умножения количества частиц данного класса на их средний объем, а общий объем взвеси в пробе — суммированием объемов всех классов.

Распределение взвеси по вертикали в экваториальном районе характеризуется подповерхностными максимумами, ярко выраженными на I—III, и размытыми на IV полигоне. Концентрация взвеси в этих максимумах колебалась от 0,3 до 1,0 см³/м³ (рис. 1). Минимальная измеренная концентрация взвеси составляла 0,02 см³/м³. Спектры распределения массы частиц по классам не выявляют четкого максимума какого-либо класса (рис. 2). Исследования на экваториальных полигонах показали стабильность глубинного положения слоев максимальной концентрации взвеси в разное время суток, но абсолютные величины максимальных концентраций существенно менялись (таблица).

Максимальные концентрации взвеси в экваториальной зоне Тихого океана и перуанском апвеллинге

Номера полигонов и станций	Координаты	Дата	Время, часы	Объем батометра, л	Максимальная концентрация взвеси, см ³ /м ³	Глубина слоя максимальной концентрации, м
I, 1454	01°02' ю. ш. 97°03' з. д.	14. I	16—17	20	0,986	25
		15. I	4—5	20	0,710	20
			8.30—12	140	1,045	25
		17. I	3—5	20	0,729	20
II, 1456	00°00' ю. ш. 122°05' з. д.	23. I	16—19	140	0,300	25
		25. I	4—5	20	0,233	30
III, 1458	00°01' ю. ш. 139°41' з. д.	30. I	16—19	140	0,300	25
		31. I	4—5	20	0,288	30
IV, 1461	00°00' ю. ш. 154°47' з. д.	4. II	9—12	140	0,248	3
			16—17	6	0,526	25
			20—21	6	0,585	50
		5. II	0—1	6	0,393	100
			4—5	20	0,175	50
			8—9	20	0,179	50
			12—13	20	0,187	45
		6. II	4—5	20	0,207	5
			14—15	20	0,322	10
V, 1465	79°38' з. д. 07°28' ю. ш.	27. II	4—5	20	6,556	7
			7—9	140	9,566	0
			13—14	20	7,077	15
			15—16	20	6,803	20
		28. II	23—24	140	5,973	3
		1. III	15—18	140	10,143	0
			21—23	140	21,044	15
		2. III	10—12	140	1,122	3
		3. III	8—10	140	2,019	17
		4. III	8—9	20	2,195	10
1466	79°35' ю. ш.	28. II	23—24	140	5,973	3
1467	80°02' ю. ш.	1. III	15—18	140	10,143	0
1468	80°36' ю. ш.		21—23	140	21,044	15
1469	81°07' ю. ш.	2. III	10—12	140	1,122	3
1470	81°37' ю. ш.	3. III	8—10	140	2,019	17
1473	80°15' ю. ш.	4. III	8—9	20	2,195	10

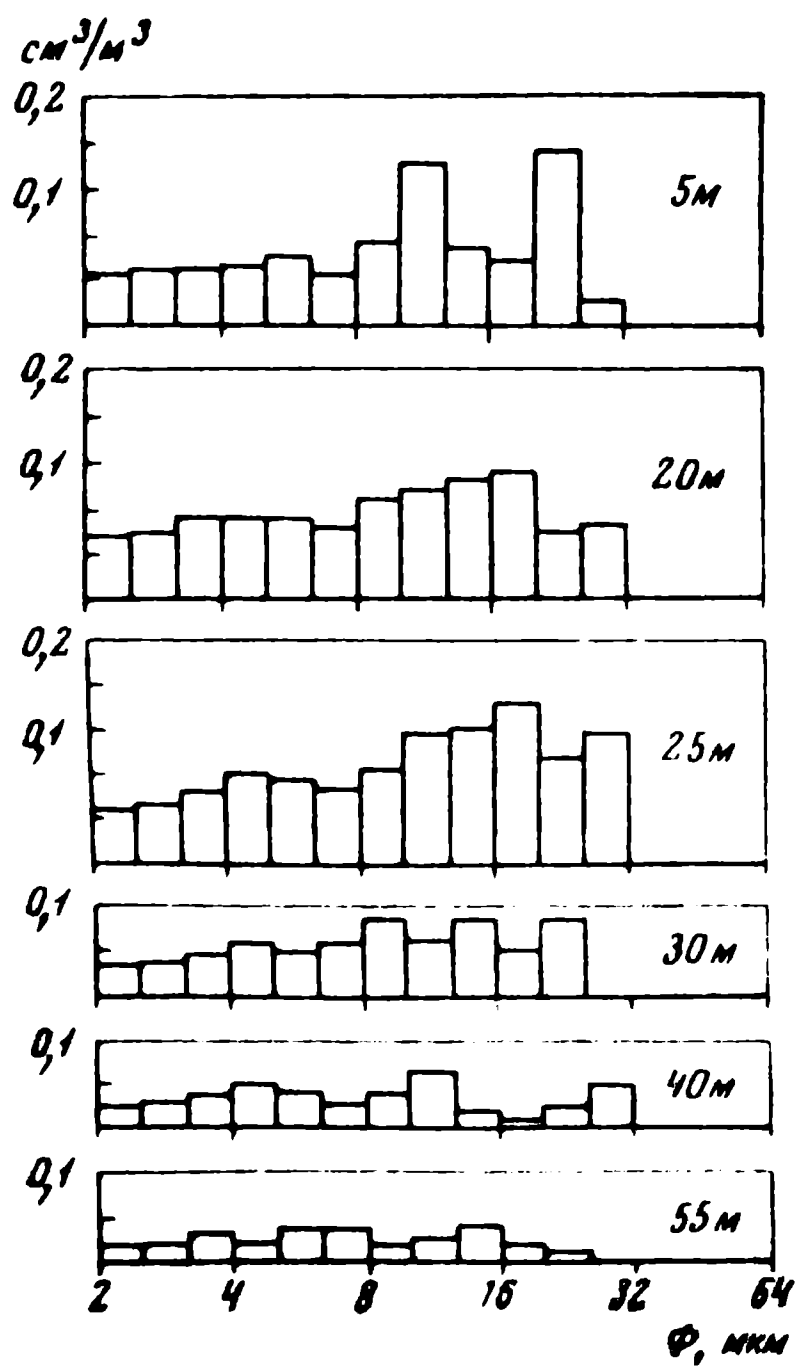
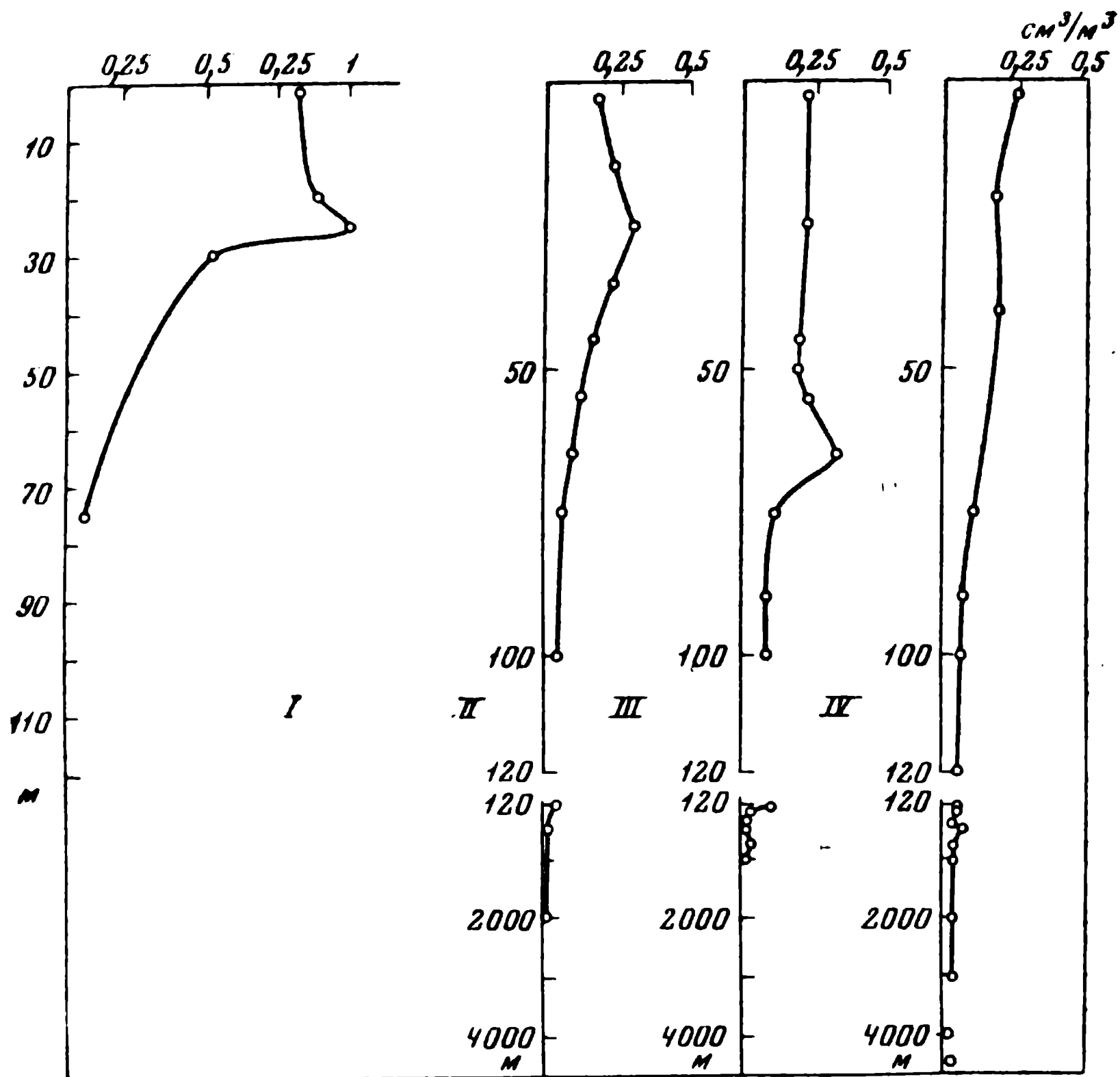


Рис. 1. Вертикальное распределение взвеси на I—IV полигонах в экваториальном районе

Рис. 2. Размерный спектр взвеси (ϕ , мкм) на разных глубинах на ст. 1454

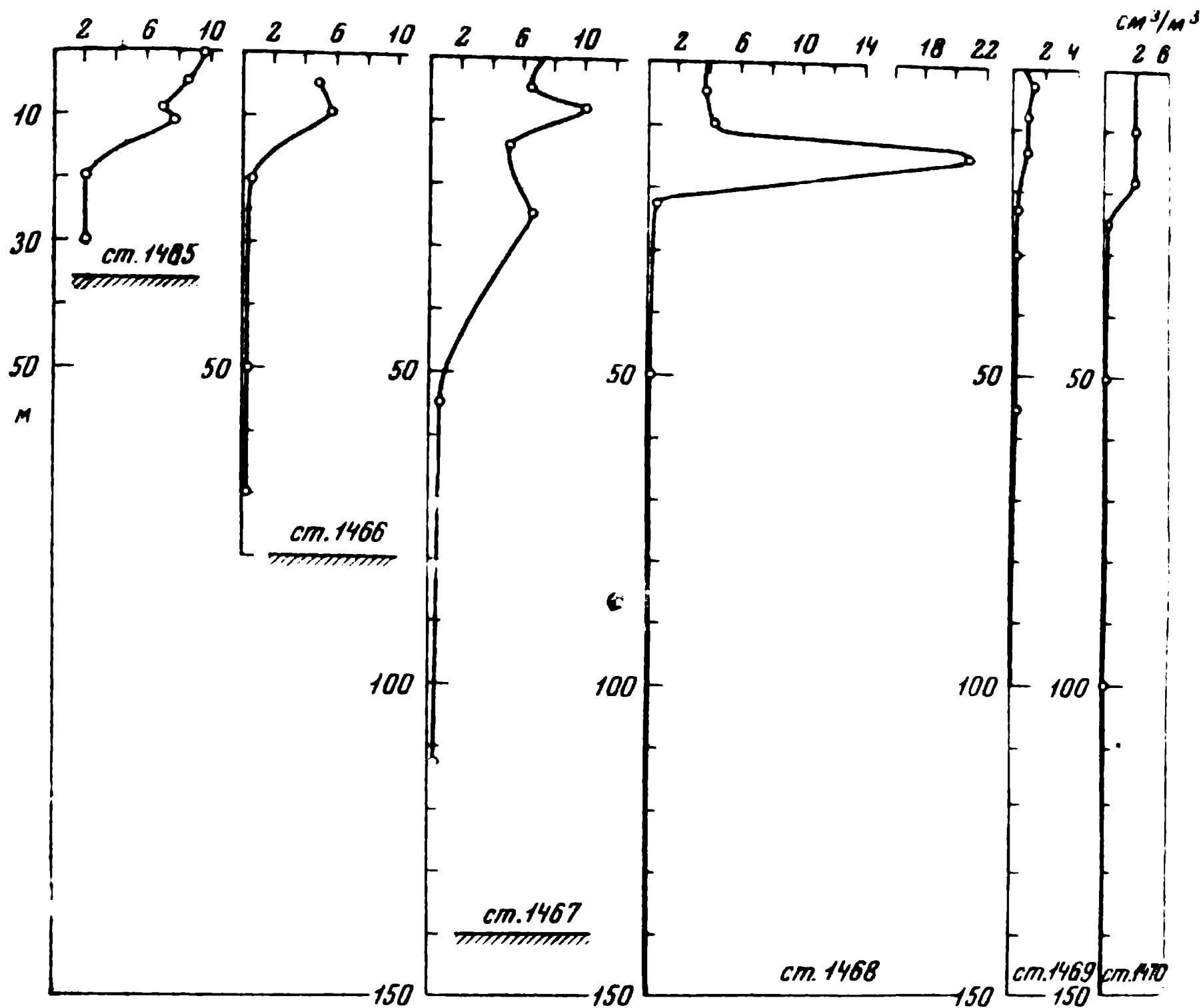


Рис. 3. Вертикальное распределение взвеси в водах перуанского апвеллинга

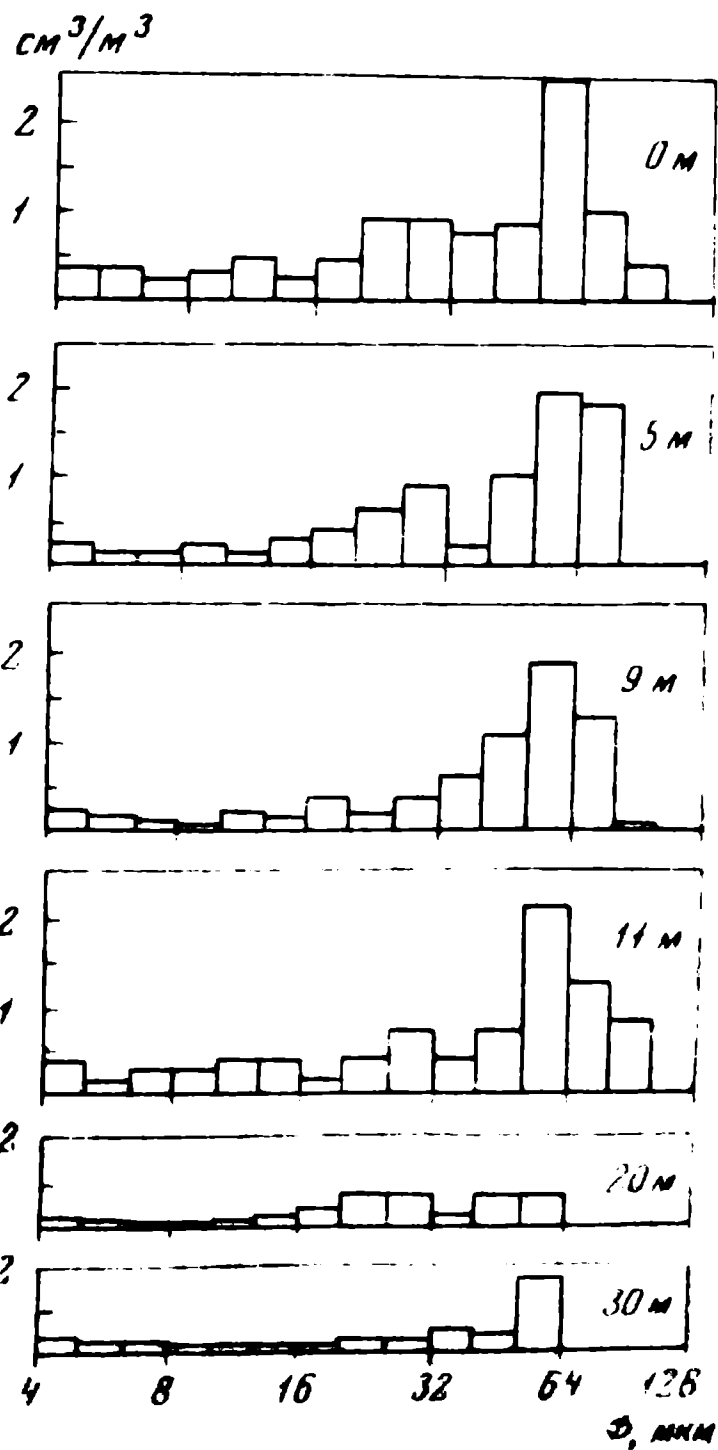


Рис. 4. Размерный спектр взвеси (ϕ , мм) на разных глубинах на ст. 1465 у Перу

Для перуанского полигона характерно резкое падение концентраций взвеси глубже 20—25 м. В поверхностном слое (выше 20—25 м) профили вертикального распределения сильно варьируют (рис. 3). Максимальные концентрации в перуанском прибрежном районе на порядок превышают таковые для экваториального района и достигают $21,0 \text{ см}^3/\text{м}^3$ (рис. 4). В спектре взвеси преобладают частицы диаметром 20—80 мкм.

Сравнение полученных данных по взвеси с гидрологическими данными (Федоров и др., 1975) свидетельствуют о совпадении глубины максимальных концентраций взвеси с глубиной пикноклина. Это в равной мере справедливо как для экваториального района, так и для прибрежных перуанских вод.

Расчеты по формуле показали, что скорость опускания самых крупных из обнаруженных счетчиком Каултера частиц (предполагая, что их плотность равна $1,1 \text{ г/см}^3$) на экваториальных полигонах составляет 10^{-3} см/сек . Оценки скоростей подъема вод в поверхностном слое экваториального района дали величину того же порядка (Федоров, 1975). Можно предположить, что в районах подъема вод размер самых крупных взвешенных частиц определяется скоростью восходящего движения воды. Это предположение качественно подтверждают наши измерения на перуанском прибрежном апвеллинге: в соответствии с уменьшением скорости подъема вод в холодном пятне от центра к периферии уменьшается и максимальный диаметр взвешенных частиц.

Результаты наших исследований позволяют предположить, что информация о спектральном составе взвеси в районах апвеллингов может служить для определения порядка скоростей восходящего движения вод.

ЛИТЕРАТУРА

- Федоров К. Н. 1975. Оценка скорости подъема вод на экваторе. Наст. сб.
Федоров К. Н., Прохоров В. И., Бубнов В. А. 1975. Термохалинная мезоструктура экваториальной системы течений в восточной половине Тихого океана. Наст. сб.

DISTRIBUTION OF PARTICULATE MATTER IN THE EASTERN EQUATORIAL PACIFIC

J. Filscher

Summary

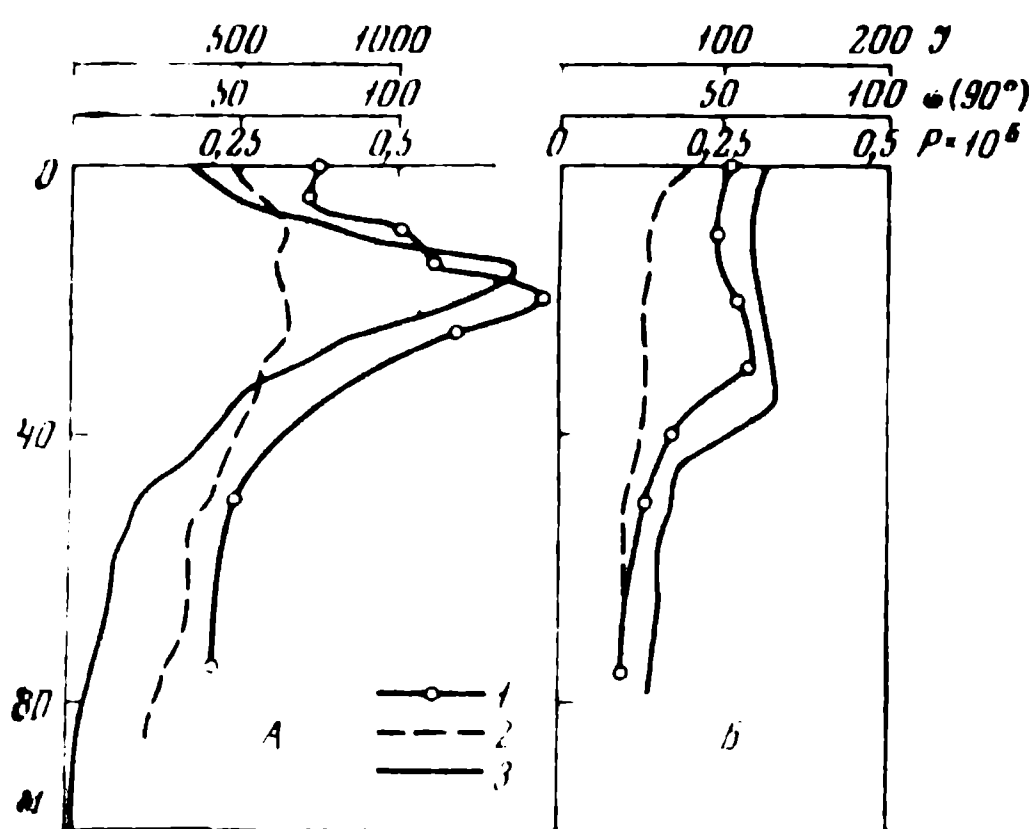
The volume and size spectrum of particulate matter were measured using a Coulter counter at 6 polygons in the Equatorial Eastern Pacific and off the coast of Peru. The distribution of particulate matter in the equatorial region is characterised by the presence of two subsurface maxima at the depth of the pycnocline, where the concentration of particulate matter varies between 0,3 and $1,0 \text{ cm}^3/\text{m}^3$. In the Peruvian region the concentration reaches $21 \text{ cm}^3/\text{m}^3$ in the surface layer and decreases-sharply below 20—25 m. The size of the largest particles depends on the velocity of the upward water movement.

СРАВНЕНИЕ ДАННЫХ КОНДУКТОМЕТРИЧЕСКОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ КРУПНОСТИ ВЗВЕСИ И ИЗМЕРЕНИЯ ЕЕ ОПТИЧЕСКИХ СВОЙСТВ

Я. Фишер, Г. С. Карабашев

Трудности прямого счета частиц под микроскопом и необходимость получения массовой информации о пространственно-временной изменчивости морской взвеси при эколого-физиологических исследованиях в океане делают своевременной разработку косвенных способов определения количества и состава материала, взвешенного в морской воде. В настоящее время наибольшее развитие получили кондуктометрические (Sheldon a. oth., 1972) и нефелометрические (Шифрин и др., 1972) способы оценки количества и гранулометрического состава морской взвеси, но они не позволяют отличать живые частицы от полностью минерализованных, и потому представляется целесообразным использование флуориметрических определений пигментов в клетках фитопланктона как источника дополнительных сведений о характере взвеси. В этом случае процедура экспресс-анализа взвеси должна включать определение концентрации частиц и их размерного распределения кондуктометрическим или нефелометрическим методами и оценку доли живой взвеси по относительной изменчивости количества частиц и люминесценции пигментов. Однако пока что эти методы неспособны дать картину распределения и состава взвеси с требуемой полнотой, как в силу принципиальных ограничений, так и вследствие недостаточности опыта их применения, к анализу морской взвеси (Шифрин и др., 1972; Sheldon a. oth., 1972). Поэтому продолжают оставаться актуальными попытки решения более узких задач, связанных с разработкой методов анализа взвеси.

Такая попытка была предпринята нами во время 17-го рейса нис «Академик Курчатов» в экваториальной зоне Тихого океана и заключалась в сопоставлении изменчивости трех величин — объемной концентрации взвеси разных размеров P , интенсивности рассеяния света под углом 90° — $\sigma(90^\circ)$ — как индикатора содержания взвеси и интенсивности люминесценции пигментов фитопланктона I . Для измерения P использовался коммерческий лабораторный кондуктометрический счетчик частиц Каултера Coulter Counter, пригодный для определения спектра частиц в диапазоне 2—100 мкм. Пробы воды для измерения брались винипластовыми батометрами с глубин до 100 м. Погружаемый импульсный флуориметр ИПФ-70 (Карабашев, Соловьев, 1973) применялся для измерения профилей $\sigma(90^\circ)$ и I на тех же станциях, что и P . При этом люминесценция пигментов возбуждалась в полосе Сорэ и измерялась в далекой красной области спектра, а интенсивность рассеяния света на частицах взвеси регистрировалась при длинах волн более 700 нм. Последнее позволило существенно уменьшить влияние рэлеевского рассеяния на флуктуациях плотности воды на величину $\sigma(90^\circ)$. Измерения $\sigma(90^\circ)$



Вертикальное распределение объемной концентрации частиц взвеси с размерами 2—100 мкм, P (1), интенсивности рассеяния света под углом 90° , $\sigma(90^\circ)$ (2) и интенсивности люминесценции пигментов I (3) на ст. 1454 (А) и 1456 (Б)

$\sigma(90^\circ)$ и I — в условных единицах, P — в долях от объема морской воды

играли, впрочем, вспомогательную роль, т. к. показатель рассеяния под углом 90° может служить мерой содержания взвеси лишь в случае преобладания частиц с размерами $< 1-2$ мкм (Копелевич, Буренков, 1971), что маловероятно в условиях экваториального апвеллинга. Из всего массива данных были выбраны лишь ночные серии измерений на ст. 1454 и 1456, поскольку здесь наблюдалась сильная вертикальная изменчивость интересующих нас величин, а различия океанологической обстановки были наибольшими. Данные, относящиеся к светлоте дна, намеренно исключались из рассмотрения, так как днем люминесценция пигментов зависит не только от концентрации клеток фитопланктона в морской воде, но и от световой адаптации самой пигментной системы фитопланктона (см. след. статью).

Вертикальное распределение объемной концентрации частиц P с размерами 2—100 мкм, интенсивность рассеяния под углом 90° и люминесценция пигментов фитопланктона приведены на рисунке. На ст. 1454 эти величины изменялись сходным образом и достигали максимума на 15—25 м, на верхней границе термоклина, где экваториальная составляющая скорости течения меняла знак. На ст. 1456 значения P и I были практически постоянными до 30—35 м, на глубине 35—45 м они снижались приблизительно вдвое и глубже оставались почти неизменными. Распределение $\sigma(90^\circ)$ имело слабый максимум на поверхности, но в целом в слое 0—80 м размах изменений $\sigma(90^\circ)$ был меньше, нежели P и I .

Чтобы оценить степень соответствия вертикальной изменчивости P , I и $\sigma(90^\circ)$, были рассчитаны коэффициенты парной корреляции r между профилями этих величин. При этом наряду с суммарной объемной концентрацией частиц P были использованы вертикальные профили объемной концентрации частиц с размерами 2—4 мкм P_m («мелкая» взвесь) и 5—20 мкм P_v («крупная» взвесь).

Мы воздержались от расчета корреляции I и $\sigma(90^\circ)$ с более крупной взвесью, так как в этом случае погрешности определения взвеси могут быть слишком велики из-за малости рабочего объема пробы, анализируемой прибором. Каждый коэффициент корреляции был найден по 8 парам значений величин на ст. 1454 и 7 парам — на ст. 1456 в соответствии с числом горизонтов, с которых отбирались пробы воды на взвесь. Как видно (см. таблицу), несмотря на сравнительно небольшой объем данных, большая часть r оказалась статистически достоверной при 95% уровне значимости. Это позволяет нам сопоставить тенденцию поведе-

ния r , не обращая внимания на сравнительно низкую точность оценки их абсолютных значений.

На ст. 1454 профили σ (90°) лучше коррелированы с профилями P , P_k и I нежели с P_m , тогда как на ст. 1456 наблюдалась обратная картина. Концентрация «крупной» взвеси и люминесценция пигментов на обеих станциях были скоррелированы приблизительно одинаково, а суммарная концентрация взвеси и, в особенности, концентрация «мелких» частиц были теснее связаны с люминесценцией пигментов на ст. 1456.

Учитывая физический смысл измеренных величин и различия в океанологической ситуации на ст. 1454 и 1456, можно предложить следующую интерпретацию наших результатов. На ст. 1454, где экваториальный апвеллинг особенно интенсивен, создаются благоприятные условия для существования сравнительно крупных форм фитопланктона, которые служат основным поставщиком взвеси, ответственной за уровень σ (90°) и люминесценции пигментов. Поэтому здесь доля «мелких» частиц в общей массе взвеси не столь велика и сами они в значительной степени минерализованы, чем и объясняется довольно слабая корреляция этой фракции взвеси как с мутностью σ (90°), так и с прижизненной люминесценцией пигментов I . Заметное ослабление подъема вод в районе ст. 1456 приводит, видимо, к уменьшению содержания и доли «крупных» форм фитопланктона в фотической зоне. Отсутствие источников больших частиц влечет за собой падение вклада «крупной» взвеси в рассеяние света под углом 90° и возрастание доли частиц с размерами < 2 мкм (нижней границы рабочего диапазона счетчика частиц). Этим мы объясняем, что на ст. 1456 коэффициент корреляции между взвесью и σ (90°) растет с уменьшением размеров частиц (см. таблицу). Коэффициенты

Коэффициенты корреляции r между объемной концентрацией взвеси P , «крупной» и «мелкой» взвеси P_k , P_m интенсивностью рассеяния под углом 90° σ (90°) и люминесценцией пигментов I

Коррелируемые величины	Ст. 1454	Ст. 1456	Коррелируемые величины	Ст. 1454	Ст. 1456
$P-\sigma$ (90°)	0,86	0,63*	$P-I$	0,90	0,97
$P_k-\sigma$ (90°)	0,87	0,43*	P_k-I	0,84	0,82
$P_m-\sigma$ (90°)	0,51*	0,74	P_m-I	0,68*	0,93
$I-\sigma$ (90°)	0,92	0,65*			

* r , уровень значимости которых $< 95\%$

корреляции между люминесценцией пигментов и содержанием «крупной» и «мелкой» взвеси имели здесь довольно большую величину, причем тонкая фракция несколько лучше коррелировала с люминесценцией пигментов, чем грубая. Это подтверждает предположение об «измельчании» источников частиц — фитопланктона — на ст. 1456 по сравнению со ст. 1454. В то же время основная масса частиц, рассеивающих свет под углом 90° , на ст. 1456 минерализована в гораздо большей степени, чем на ст. 1454, на что указывает заметное падение r между σ (90°) и I при переходе от ст. 1454 к ст. 1456.

Изложенные результаты измерений и их интерпретация носят предварительный характер и нуждаются в проверке на более полном мате-

риале. Все же мы полагаем, что нам удалось показать практическую ценность совместных измерений и анализа таких свойств взвешенного в море вещества, как гранулометрический состав, рассеяние света и люминесценция пигментов фитопланктона.

ЛИТЕРАТУРА

- Карабашев Г. С., Соловьев А. Н. 1973. Импульсный погружаемый флуориметр ИПФ-70 для морских исследований.— *Океанология*, 13, № 2.
- Карабашев Г. С., Соловьев А. Н. 1975. Закономерности пространственно-временной изменчивости интенсивности флуоресценции пигментов в клетках живого фитопланктона. Наст. сб.
- Копелевич О. В., Буренков В. И. 1971. О нефелометрическом методе определения общего показателя рассеяния света морской водой.— *Изв. АН СССР, физ. атмосф. и океана*, 7, № 12.
- Шифрин К. С., Копелевич О. В., Буренков В. И., Маштаков Ю. Л. 1972. Использование индикатрисс рассеяния света для исследования морской взвеси.— *Оптика океана и атмосферы*. М., «Наука».
- Sheldon R. W., Prakash A., Sutcliffe W. H., Jr. 1972. The size distribution of particles in the ocean.— *Limnol. and Oceanogr.*, 18, № 3.

A COMPARISON OF CONDUCTOMETRIC DATA ON THE SIZES OF PARTICULATE MATTER WITH MEASUREMENTS OF ITS OPTICAL PROPERTIES

J. Fischer, G. S. Karabashev

Summary

Coefficients of correlation between the intensity of light scattering and luminescence of phytoplankton pigments and the total content of particulate matter, concentration of «coarse» and «fine» particles in the waters of the equatorial divergence in the Pacific Ocean, were calculated using data on the size distribution and content of particulate matter, obtained with a Coulter counter, and on optical properties obtained with an underwater fluorimeter. It is shown that the analysis of the common variability of light scattering, luminescence of phytoplankton pigments, and size distribution of particulate matter, provides valuable information on the content and qualitative composition of biogenic detritus in the ocean.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ РАСТВОРЕННЫХ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В ДЕЯТЕЛЬНОМ СЛОЕ ОКЕАНА

Г. С. Карабашев, А. Н. Соловьев

В работе авторов (Карабашева, Соловьева, 1974) на материалах измерений в Атлантике было показано, что вертикальное распределение интенсивности флуоресценции растворенной органики (ФРО) в малопродуктивных водах низких и умеренных широт формируется под действием двух процессов — оседания биогенной взвеси и ее биохимического разложения — и хорошо аппроксимируется логистической кривой с минимумом на поверхности, максимальным градиентом вблизи термоклина и максимумом во внутреннем однородном слое. Продолжение подобных исследований летом 1973 г. в Индийском океане во время 10-го рейса нис «Дмитрий Менделеев» подтвердило эти результаты и вновь показало, что с ростом продуктивности вод на профилях ФРО уменьшается разница между минимумом и максимумом, тогда как величина максимума меняется мало. Работа в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» в Тихом океане в районе экватора и близ побережья Перу позволила не только проверить справедливость представлений о закономерностях формирования профилей ФРО в еще одном океане, но и впервые выполнить измерения ФРО в зоне с экстремально высокой продуктивностью — перуанском апвеллинге.

Как и ранее, ФРО измерялась погружаемым флуориметром ИПФ-70 (Карабашев, Соловьев, 1973) в области длин волн 450—550 нм при возбуждении в ближней УФ-области спектра. Всего в экваториальном и перуанском апвеллингах было получено 35 профилей ФРО, причем на каждом полигоне на экваторе зондирования делались по несколько раз. Коэффициенты вариации «мгновенных» значений ФРО составляли обычно 6—8% от среднесуточных, возрастая до 15—30% в поверхностном слое или на горизонтах, где наблюдались внутренние волны. Сравнительно слабая изменчивость профилей ФРО на данной станции позволяет нам рассматривать особенности распределения измеряемой величины в разных районах океана, ограничиваясь сопоставлением «мгновенных» профилей.

Наименьшие значения ФРО в поверхностном слое наблюдались на ст. 1461 (рис. 1). Здесь толщина верхнего однородного по ФРО слоя была максимальной и практически совпадала с толщиной квазиоднородного слоя по плотности. Рост ФРО и плотности начинались приблизительно на горизонте 120—125 м. Такая же картина наблюдалась нами в малопродуктивных водах и ранее. По мере движения с запада на восток ФРО на поверхности растет быстрее, чем под пикноклином, вследствие чего вертикальные градиенты ФРО уменьшаются (рис. 1, кривые 3 и 4). Направленность этих тенденций совпадает с ростом продуктивности вод

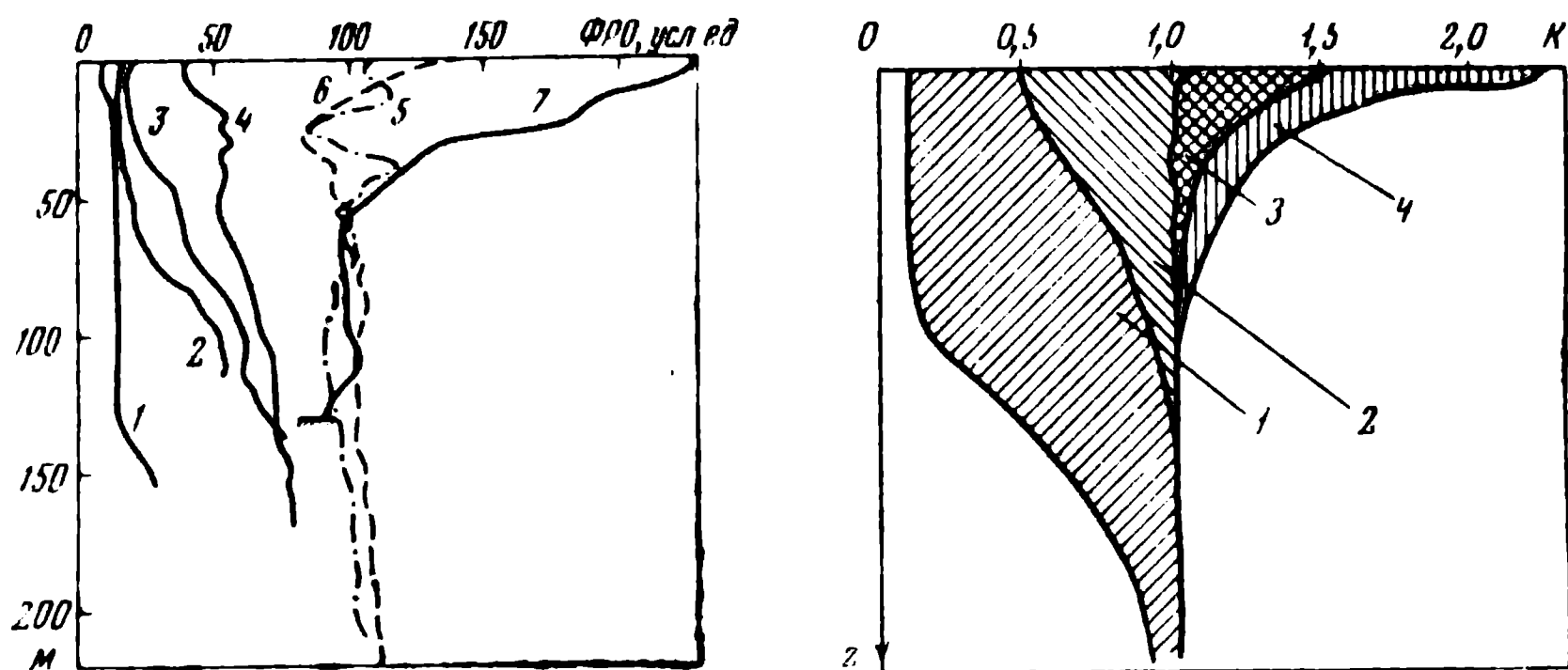


Рис. 1. Вертикальное распределение ФРО на станциях 1461 (1), 1458 (2), 1456 (3), 1454 (4), 1470 (5), 1469 (6) и 1473 (7)

Рис. 2. Типы профилей ФРО, отвечающие олиготрофным и мезотрофным водам (1), апвеллингам в открытом океане (2), прибрежным апвеллингам (3) и предельно продуктивным районам океана (4) вне зоны влияния континентального стока

K — отношение ФРО на поверхности к ФРО во внутреннем однородном слое океана, z — глубина

вдоль экватора на восток. Еще большую изменчивость ФРО на поверхности и меньшую под пикноклином мы наблюдали на разрезе в перуанском апвеллинге (рис. 1, кривые 5—7). Здесь на океанической периферии апвеллинга профиль ФРО представлял собой кривую сложной формы с несколькими экстремумами, однако средние значения ФРО на поверхности и ниже пикноклина мало отличались друг от друга (кривая 5). Ближе к центру зоны максимальной продуктивности на поверхности появляется максимум ФРО (кривая 6), а в самом центре значения ФРО в подповерхностном слое более чем вдвое превышали ФРО под пикноклином от 60 м и глубже (кривая 7). Измерения ФРО с помощью того же прибора в пробах воды с нескольких горизонтов от 300 до 4500 м подтвердили слабую изменчивость ФРО на больших глубинах; значения ФРО на II и III полигонах на глубинах от 300 до 2000 м лежали в пределах 70—100 усл. ед. Приблизительно та же интенсивность ФРО наблюдалась нами и в глубинных слоях Индийского океана.

Общую тенденцию изменения ФРО в океане вне зоны влияния континентального стока можно описать следующим образом. В слое над пикноклином ФРО следует за продуктивностью фотической зоны и меняется более чем на порядок. Ниже пикноклина изменения ФРО сравнительно невелики, а значения ее лежат приблизительно в средней части диапазона изменчивости ФРО в подповерхностном слое. Поэтому форма профилей ФРО в деятельном слое существенно меняется при переходе от олиготрофных вод к высокопродуктивным водам апвеллингов. В связи с этим можно ориентировочно указать следующие ситуации (рис. 2). В олиготрофных и мезотрофных водах океана ФРО меняется с глубиной в несколько раз в диапазоне глубин от 0 до 300—400 м, а вертикальные градиенты ее положительные (рис. 2, зона 1). В продуктивных районах открытого океана типа экваториального апвеллинга значения ФРО на поверхности возрастают, тогда как вертикальные градиенты уменьшаются, но остаются положительными (зона 2). В прибрежных апвеллингах ФРО поверхностного слоя больше ФРО глубинных горизонтов,

а вертикальные градиенты ФРО становятся отрицательными (зона 3). Наконец, в предельно продуктивных районах типа перуанского апвеллинга вертикальные градиенты ФРО, оставаясь отрицательными, по модулю превосходят градиенты прочих групп профилей (зона 4).

До выяснения природы и идентификации растворенных органических веществ, ответственных за флуоресценцию морской воды, однозначная интерпретация описанной тенденции вряд ли возможна. Тем не менее, попытка истолкования этой закономерности на основании косвенных данных представляется вполне своевременной, так как сведения о слабой изменчивости растворенной органики в океане ($1-2 \text{ гС/м}^3$ на всех широтах и глубинах) не согласуются с фактами, обнаруженными по флуориметрическим наблюдениям. Если не подвергать сомнению достоверность химических определений содержания органики в морской воде, придется допустить, что флуоресцирующие соединения в среднем составляют около 0,1% от общего количества РОВ в океане. Поэтому целесообразность исследования флуоресцирующих РОВ определяется не столько потребностями химии океана, сколько их непосредственной связью с процессами преобразования живого материала в море и влиянием на формирование оптической структуры вод океана по одной из важнейших гидрооптических характеристик — показателю истинного поглощения (известно, что поглощение света в море также следует за продуктивностью вод и, кроме того, флуоресценция без поглощения невозможна).

Интенсивность флуоресценции растворенных веществ обычно пропорциональна их концентрации, причем при низких значениях последней пропорциональность соблюдается особенно хорошо. На связь между флуоресценцией и содержанием РОВ могут влиять температура, pH, наличие гасящих примесей и т. д., однако изменчивость подобных факторов в океане недостаточно велика, чтобы существенно воздействовать на изменчивость ФРО (Карабашев, Соловьев, 1974). Если качественный состав флуоресцирующих РОВ меняется параллельно продуктивности вод и при этом меняются спектральные характеристики ФРО, то можно обнаружить изменчивость интенсивности ФРО при постоянном содержании флуорогенов в морской воде. Однако данные о спектральном составе ФРО вод самого разного происхождения — Каспийское, Северное и Балтийское моря, Центральная Атлантика и Пацифика, желоб Тонга и т. д. (Люцарев, 1968; Карабашев, Соловьев, Зангалис, 1974) свидетельствуют об отсутствии (в пределах погрешностей) заметных изменений спектров флуоресценции в водах Мирового океана. Поэтому резонно считать, что наблюдавшаяся нами изменчивость профилей ФРО обусловлена преимущественно вариациями содержания флуоресцирующих РОВ.

Зависимость горизонтальной макромасштабной изменчивости ФРО от продуктивности вод и наличие максимума ФРО в поверхностном слое в районе апвеллинга указывает, что флуоресцирующие РОВ могут образовываться непосредственно в слое фотосинтеза, а не только поступать туда из нижележащих слоев. Единственный источник этих веществ в открытом океане — частицы биогенной взвеси (Скопинцев, 1971). Поэтому количество флуоресцирующих РОВ на некотором горизонте должно зависеть от времени пребывания там частиц взвеси и скорости ее биохимического разложения. Среднее время пребывания частиц на некоторой глубине, в свою очередь, определяется соотношением скорости оседания частиц и вертикальной составляющей скорости течения.

Ранее (Карабашев, Соловьев, 1974) нам удалось аппроксимировать профили ФРО в олиготрофном районе Атлантики выражением

логистической функции вида

$$I = \frac{A}{1 + 10^{a-bz}} + B, \quad (1)$$

где I — интенсивность ФРО на глубине z , B — асимптота, с которой начинается рост функции, A — разность асимптот, a и b — параметры. Было показано, что размерность, знак и смысл параметра b позволяют записать

$$b = P/V, \quad (2)$$

где V — скорость оседания частиц, P — константа простейшего кинетического уравнения, описывающего разложение взвеси $dm/dt = -pm$. Из (1) с учетом (2) следует, что чем медленнее оседают частицы и чем быстрее они разлагаются, тем ближе к поверхности должен начинаться рост ФРО. Определив параметр b по измеренному профилю ФРО и взяв из литературных источников $p = 0,03 \div 0,04$ сут $^{-1}$, мы нашли $v \simeq 3$ м/сут. Такая скорость оседания отвечает частицам диаметром 10—20 мк (Smauda, 1970), что вполне вероятно для океанического фитопланктона. Когда вертикальная составляющая скорости течения $|W| \neq 0$, вместо (2) можно приравнять

$$b = \frac{P}{V + W}. \quad (3)$$

Из (1) и (3) следует, что, если W направлена в надир (зона конвергенции), то толщина верхнего однородного слоя с минимальными отсчетами будет наибольшей (частицы проходят верхний слой столь быстро, что не успевают «надымиться» растворенными веществами). Такой случай соответствует левой части семейства профилей зоны 1 (рис. 2). Если $|W| > |V|$ и направлена в зенит (апвеллинг), частицы будут прижаты к поверхности моря все время своего существования и в подповерхностном слое отдадут весь запас веществ, из которых образуются флуоресцирующие РОВ. Здесь должны наблюдаться профили типа зоны 4 (рис. 2). Косвенным подтверждением справедливости наших соображений может служить наблюдавшееся в рейсе увеличение доли крупных частиц в поверхностном слое перуанского апвеллинга по сравнению с экваториальным. Когда $|W| = |V|$ и противоположны по знаку, $I \neq f(z)$ — ситуация, наблюдавшаяся на ст. 1470 на океанической периферии перуанского апвеллинга (зона 5, рис. 2). Здесь преобладали мелкие формы фитопланктона размером 5—20 мк, так что $|V| \simeq |W| \approx 10^{-3} \div 10^2$ см/сек. Таким образом, основные черты изменчивости профилей ФРО в океане удастся удовлетворительно объяснить, исходя из влияния на поступление флуоресцирующих РОВ в морскую воду двух процессов — осаждения частиц фитопланктона и их биохимического преобразования, что полностью отвечает современным представлениям о происхождении люминесценции морской воды (Kalle, 1963).

Тесная связь формы профилей ФРО с вертикальной составляющей скорости течения и техническая простота, с которой измеряется профиль ФРО, делают чрезвычайно соблазнительной постановку обратной задачи об оценке вертикальной скорости течения по профилям ФРО. Ведь океанология до сих пор не знает прямых методов измерения W . Определение порядка величины W по форме профиля ФРО представляется вполне возможным, так как диапазон размеров клеток наиболее массовых форм планктона и, следовательно, их скоростей оседания (Smauda, 1970) составляет приблизительно 1 порядок, а величину P можно считать известной и постоянной. Однако для повышения точности метода

требуется более подробная информация как раз о тех величинах в уравнении (3) — P и V , которые трудно поддаются измерениям. Другое препятствие состоит в том, что форма измеренного «мгновенного» профиля будет зависеть от всей совокупности процессов, влияющих на распределение веществ в океане — течений, внутренних волн, турбулентности и т. д. Наконец, сама гипотеза о происхождении флуоресцирующих РОВ разработана еще лишь в общих чертах. По-видимому, во многих случаях эффективность оценки W по профилям ФРО удастся повысить, если наряду с ФРО измерять и распределение биогенной взвеси по размерам и пользоваться более точными соотношениями между ФРО и скоростью оседания частиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Карабашев Г. С., Соловьев А. Н. 1973. Импульсный погружаемый флуориметр ИПФ-70 для морских исследований.— Океанология, 13, № 2.
- Карабашев Г. С., Соловьев А. Н. 1974. Закономерности пространственного распределения интенсивности фотолюминесценции морской воды в деятельном слое океана.— Изв. АН СССР, физ. атмосф. и океана, 10, № 8.
- Карабашев Г. С., Соловьев А. Н., Зангалис К. П. 1974. Фотолюминесценция вод Атлантического и Тихого океанов.— Гидрофизические и гидрооптические исследования в Атлантическом и Тихом океанах, гл. 9, М., «Наука».
- Люцарев С. В. 1968. Методика исследования свойств флуоресцирующих соединений морской воды.— «Методы рыбохоз. химико-океанол. исследований», ч. 2. М., ОНТИ, ВНИРО.
- Скопинцев Б. А. 1971. Современные достижения в изучении органического вещества вод океанов.— Океанология, 11, № 6.
- Kalle K. 1963. Über das Verhalten und die Herkunft der in der Gewässern und in der Atmosphäre vorhandenen himmelblauen Fluoreszenz.— Dtsch. Hydrogr. Ztschr., 16, № 4.
- Smyda T. J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea.— Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 8.

VERTICAL DISTRIBUTION OF THE FLUORESCENCE INTENSITY OF DISSOLVED ORGANIC MATTER IN THE ACTIVE LAYER OF THE OCEAN

G. S. Karabashev, A. N. Solovyev

Summary

The fluorescence intensity of dissolved organic matter (FDO) was measured in the equatorial and Peruvian upwellings in the Pacific Ocean, using an underwater fluorimeter. The pattern of vertical FDO distribution was found to be closely related to the productivity of the water. FDO is minimal in the surface layer of oligotrophic waters, rises smoothly near the pycnocline and changes but little below it. In eutrophic waters FDO maxima are confined to the surface layer and the vertical FDO gradients are negative. This tendency may be explained by the hypothesis that the FDO profiles are formed under the conjoint action of biochemical decomposition and precipitation of particulate matter — this provider of organic matter in the sea. The form of FDO profiles is well approximated by a logistic function with one dimensional parameter which depends on the rate of biochemical decomposition of particulate matter, the rate of the settling of particles V and the rate of vertical water advection W . When V and W are directed to the nadir (convergence zone, oligotrophic waters) FDO is minimal at the surface. When W is directed to the zenith (upwelling) and $V < W$, the particles do not leave the surface layer and dissolve there. Owing to this the eutrophic waters are characterized by a maximum FDO on the surface.

БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ ПЛАНКТОНА

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ
БИОЛЮМИНЕСЦЕНТНОГО ПОЛЯ
В ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Л. А. Левин, Р. Н. Утюшев, А. С. Артемкин

В работах, посвященных исследованиям морской биолюминесценции (Гительзон и др., 1969, 1971, 1973), было показано, что измерения интенсивности биолюминесцентного поля характеризуют распределение концентрации жизни в океане. Методика прицельного отбора проб (Гительзон и др., 1971) позволила установить, что зона максимума биолюминесценции одновременно — зона скопления жизни и резкого изменения концентраций основных биогенных элементов (Виноградов и др., 1971).

Основным недостатком измерений интенсивности биолюминесцентного поля и полей коррелирующих с ним параметров среды было то, что измерения проводились только в ночное время. Это не позволяло сколько-нибудь достоверно оценить суточный ход интенсивности биолюминесцентного поля и тем более разделить вектор его интенсивности на составляющие, ответственные за суточную ритмику биолюминесценции и за миграцию организмов.

Кроме того, применявшаяся ранее методика прицельного отбора проб предусматривала их взятие батометром только на одном горизонте. Такая методика позволяла характеризовать «одномоментное» распределение интенсивности биолюминесцентного поля вектором состояния физико-химических и биологических показателей только на каком-то одном горизонте. Для получения вертикального распределения векторов состояний параметров среды и интенсивности биолюминесценции необходимо было проводить многократные зондирования, что растягивало проводимые измерения во времени и, естественно, в пространстве. Эти обстоятельства привели нас к необходимости разработки погружной части аппаратуры, лишенной указанных недостатков (рис. 1).

Основное отличие новой батифотометрической установки от использовавшихся ранее конструкций, предназначенных для исследования характеристик биолюминесцентного поля, — существенно больший размер рабочей камеры прибора (230 мм), что позволяет проводить регистрацию биолюминесцентного сигнала в сравнительно бедных районах океана. На входе и выходе рабочей камеры прибора установлены роторные затемнители конструкции Шевырногова и Загороднего, одновременно создающие перед иллюминатором батифотометра зону максимально возбужденной биолюминесценции. Основное достоинство этих затемни-

телей в том, что они, оказывая некоторое сопротивление движению жидкости, практически полностью экранируют фотоприемник от воздействия астрономической освещенности (ослабление светового потока, направленного на вход затемняющего устройства, составляет 140 дб).

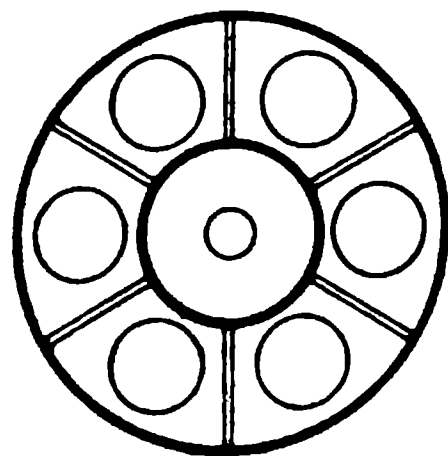
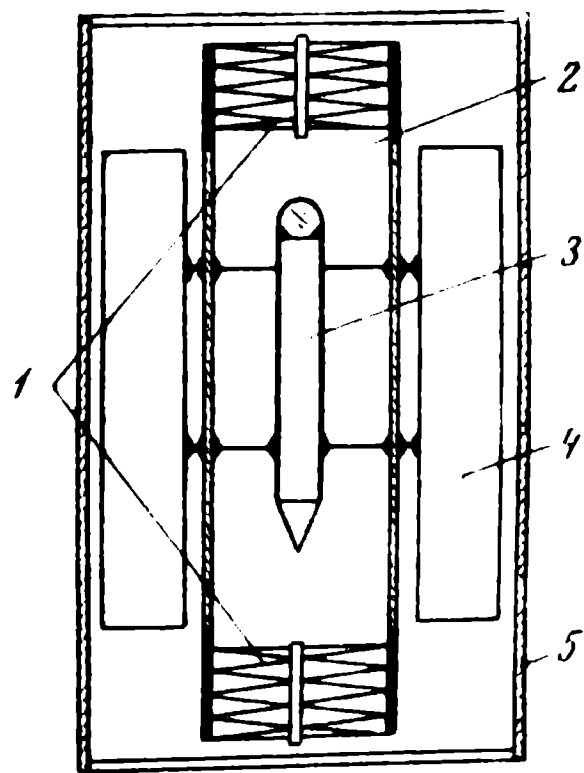
При движении датчика биолюминесценции поток воды проходит через роторные затемнители и попадает в рабочую камеру датчика. Такая конструкция датчика позволяет регистрировать максимально возбужденную биолюминесценцию при движении прибора и вверх, и вниз. Недостатком конструкции является неодинаковость условий регистрации интенсивности биолюминесценции при движении прибора вверх и вниз. При движении вниз часть биолюминесцентных, имеющих суммарное время латентного периода и длительности вспышки менее 0,5 сек., не могут быть зарегистрированы фотоприемником. При движении же прибора вверх часть организмов, имеющих латентные периоды больше 0,3 сек., высвечиваются за пределами рабочей камеры. Этот недостаток может быть учтен при анализе батифотограмм, записанных при различных направлениях движения прибора, и в ряде случаев стать полезным, давая возможность при исследованиях структуры биоценоза отсеять часть организмов, входящих в его состав.

Для отбора проб в характерных точках вертикального распределения интенсивности биолюминесцентного поля в батифотометрическую установку включен комплект батометров, управляемых оператором с борта судна. Комплект состоит из шести батометров системы ЧЭНИС, у которых привод управления замыкателем заменен на электромагнитный. Цилиндр батометра выполнен из АМГ-6. Внутренняя поверхность цилиндра после тщательной шлифовки покрывалась электрохимическим покрытием. Опыт работы с этими батометрами показал, что они надежны и не вносят каких-либо искажений в распределение анализируемых параметров. Время от момента подачи управляющего сигнала до полного закрытия батометра составляет 0,2—0,4 сек. За это время установка при скорости зондирования 1,25 м/сек успевает сместиться на расстояние 0,25—0,5 м. Такая ошибка вряд ли может внести существенные искажения в оценку распределения параметров. Каждый момент посылки управляющего импульса фиксируется на батифотограмме, что позволяет сопоставить пробу с наблюдавшейся в этот момент интенсивностью биолюминесцентного поля.

Бортовая аппаратура, предназначенная для регистрации сигналов, поступающих от датчиков и с пульта управления батометрами, принципиально не отличается от использованной нами ранее.

Рис. 1. Конструктивная схема погружной части батифотометрической установки (разрез и план)

1 — роторные затемнители; 2 — рабочая камера; 3 — датчик биолюминесценции; 4 — батометры; 5 — защитное ограждение



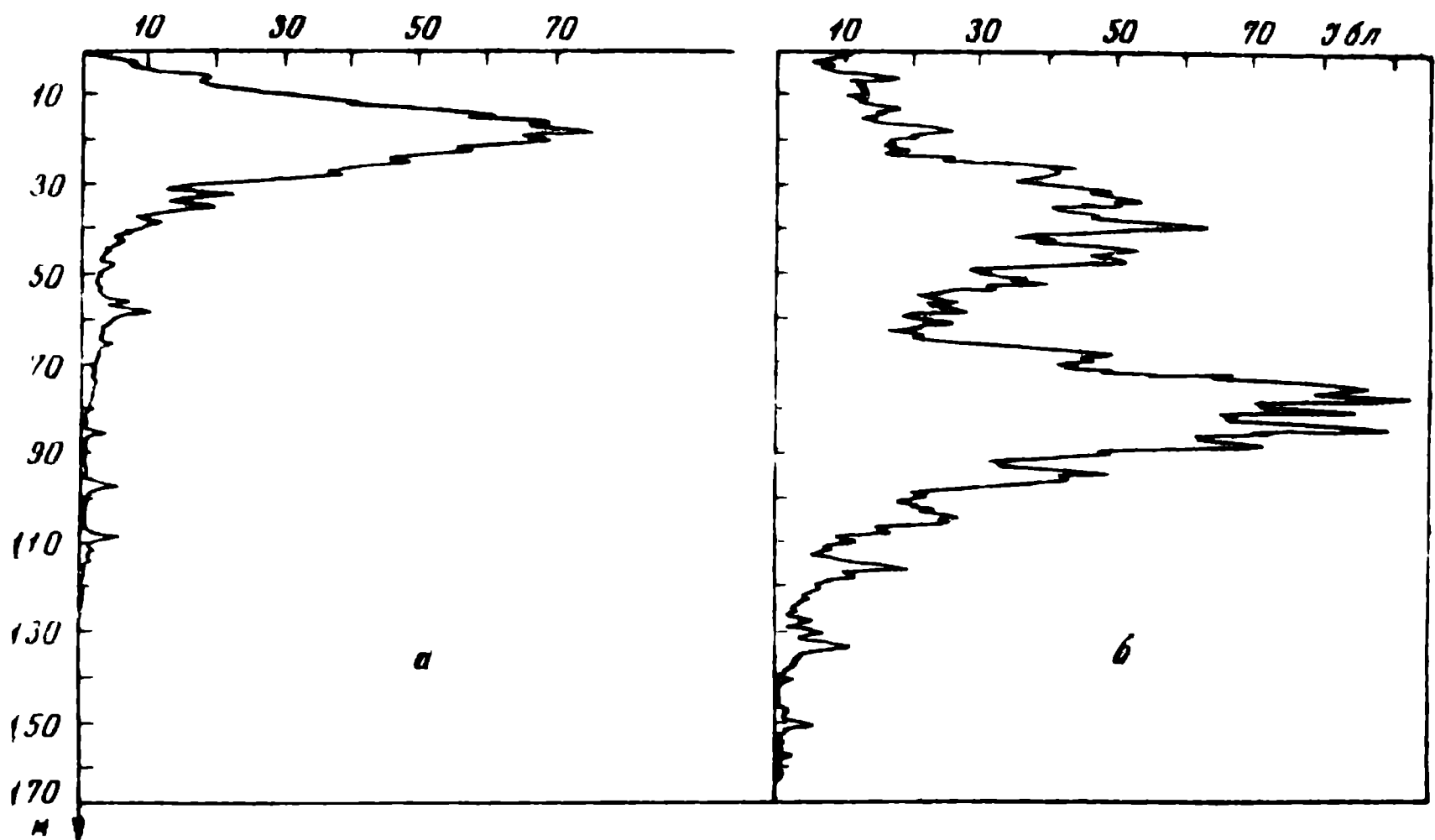


Рис. 2. Характерные вертикальные распределения интенсивности биолюминесцентного поля

а — ст. 1456; б — ст. 1461

С помощью описанной аппаратуры были проведены измерения интенсивности биолюминесцентного поля и полей коррелирующих с ним параметров среды в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» в экваториальной части Тихого океана. За время экспедиции было проведено 1700 зондирований верхнего 150-метрового слоя и взято около 300 батометрических проб в характерных точках. Большая часть работ была проведена на многосуточных полигонах, на экваторе (ст. 1454, 1456, 1458, 1461).

Общая закономерность вертикального распределения свечения в верхнем 150-метровом слое — его резкая стратификация. Основной максимум биолюминесценции лежит в зоне максимального градиента температуры и резкого изменения концентраций основных биогенных элементов. Его глубина практически не зависит от времени суток. Вариации положения максимума биолюминесценции по глубине составляют 20—25% во всем районе исследований. Характер вертикальной структуры биолюминесцентного поля существенно зависит от района измерений и времени суток. На ст. 1454 в районе интенсивного экваториального апвеллинга наблюдалась устойчивая одномокумная структура (рис. 2, а), тогда как для ст. 1461, находящейся на значительном удалении от района апвеллинга, характерна двумокумная структура (рис. 2, б). Границы 95%-ного доверительного интервала вариаций амплитуды и положения основного максимума при часовом наблюдении составляют соответственно, 25 и 7,8%, а для слоя первого максимума, приходящегося, как правило, на зону наибольшей первичной продукции, — 62 и 12,3%.

Глубина залегания подошвы основного максимума (горизонт, на котором интенсивность биолюминесценции составляет 10% от максимума), как правило, совпадает с верхней границей течения Кромвелла. Глубже регистрируются отдельные биолюминесцентные вспышки, амплитуда и положение которых носят случайный характер. На ст. 1455 и 1461 в течении Кромвелла наблюдались относительно устойчивые

скопления биолюминесцентов с горизонтальной протяженностью (по линии дрейфа судна) 500—1000 м. Интенсивность биолюминесценции в течении Кромвелла практически на всех станциях была на порядок ниже, чем в слое над верхней границей течения.

Суточные измерения интенсивности биолюминесцентного поля на ст. 1454, 1456, 1461 позволили установить, что интенсивность биолюминесценции в ночное время превышает дневную на два порядка (рис. 3). Ночные измерения, как правило, характеризуются резкой стратификацией и большой крутизной перехода от основного максимума к подошве. При дву максимумной структуре интенсивность биолюминесцентного поля в зоне между максимумами составляет 20—40% от величины нижнего, основного максимума. Для дневных измерений характерно более равномерное распределение биолюминесцентов по глубине и небольшое (до 10—15%) заглубление максимумов свечения. Иногда наблюдалось расслоение основного максимума. Интенсивность свечения в зоне между максимумами — 40—60% от величины нижнего максимума.

Основные различия в биомассе сестона днем и ночью заключаются не в изменении ее величины, а в перераспределении по глубине (Тимонин, Воронина, 1975). Анализ суточных измерений биолюминесцентного поля позволяет предположить, что различия в интенсивности свечения днем и ночью обусловлены, в основном, суточной ритмикой биолюминесценции. Предположение об активном избегании организмами встречи с батифотометром днем, на наш взгляд, маловероятно.

Суточный ход интенсивности биолюминесценции в различных слоях ст. 1456 (рис. 4) показывает, что максимальные значения интенсивности свечения наблюдаются с 23 до 4 часов (время поясное). С 2—4 часов, в зависимости от горизонта наблюдения, начинается угнетение световой реакции биолюминесцентов, хотя астрономическая освещенность поверхности моря остается практически неизменной до 5 час. Суточная ритмика выражена наиболее ярко в зоне основного максимума биолюминесценции, на 50—75 м.

Суточные изменения интенсивности биолюминесцентного поля в каждом из слоев могут быть описаны уравнением вида:

$$I = \frac{1}{2} A_0 + \sum_{j=1}^n \left(A_j \cos j \frac{2\pi x}{T} + B_j \sin j \frac{2\pi x}{T} \right),$$

где

$$A = \frac{2}{m} \sum_{k=0}^{m-1} y_k \cos j \frac{2\pi k}{m},$$

$$B = \frac{2}{m} \sum_{k=0}^{m-1} y_k \sin j \frac{2\pi k}{m},$$

m — число отсчетов функции, y_k — ордината функции.

Для слоя 50—75 м кривая суточного хода интенсивности биолюминесценции может быть аппроксимирована выражением

$$I = 42,75 (36,7 \cos 0,5233t + 7,8 \sin 0,5233t);$$

за начало отсчета времени принято 2 часа (время поясное), величина интенсивности биолюминесценции — в относительных единицах. Анализ уравнения показывает, что синусоида ответственна за 62%

$$I_x = 42,75 + 36,7 \cos 0,5233t$$

вариаций интенсивности биолюминесценции в слое.

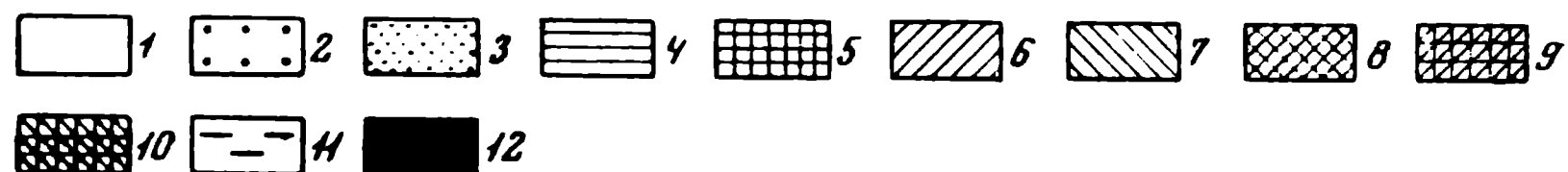
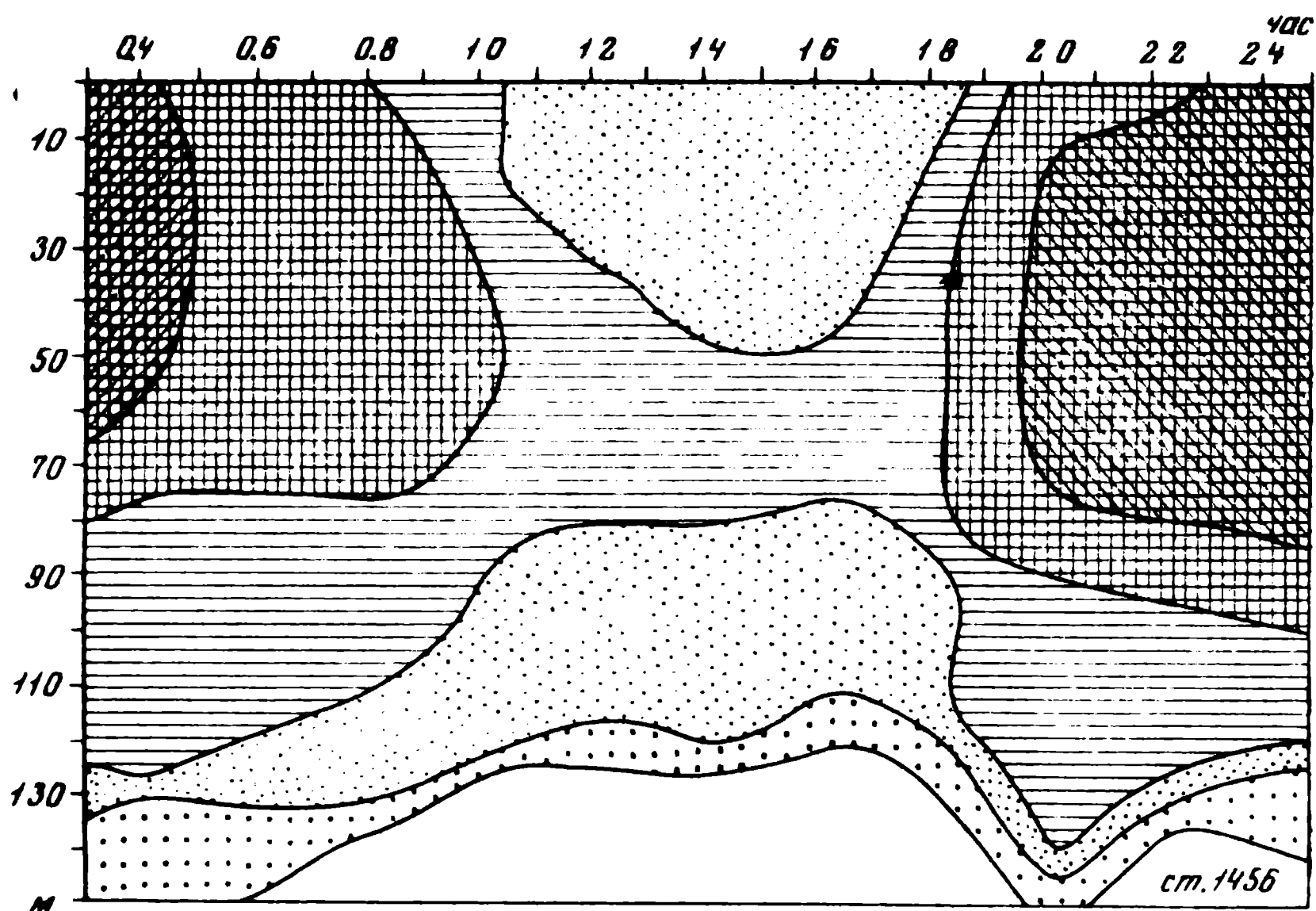


Рис. 3. Суточные изменения интенсивности биолюминесцентного процесса

Интенсивность биолюминесценции: 1 — 0—1; 2 — 1—3; 3 — 3—10; 4 — 10—30; 5 — 30—100; 6 — 100—200; 7 — 200—500 усл. ед.

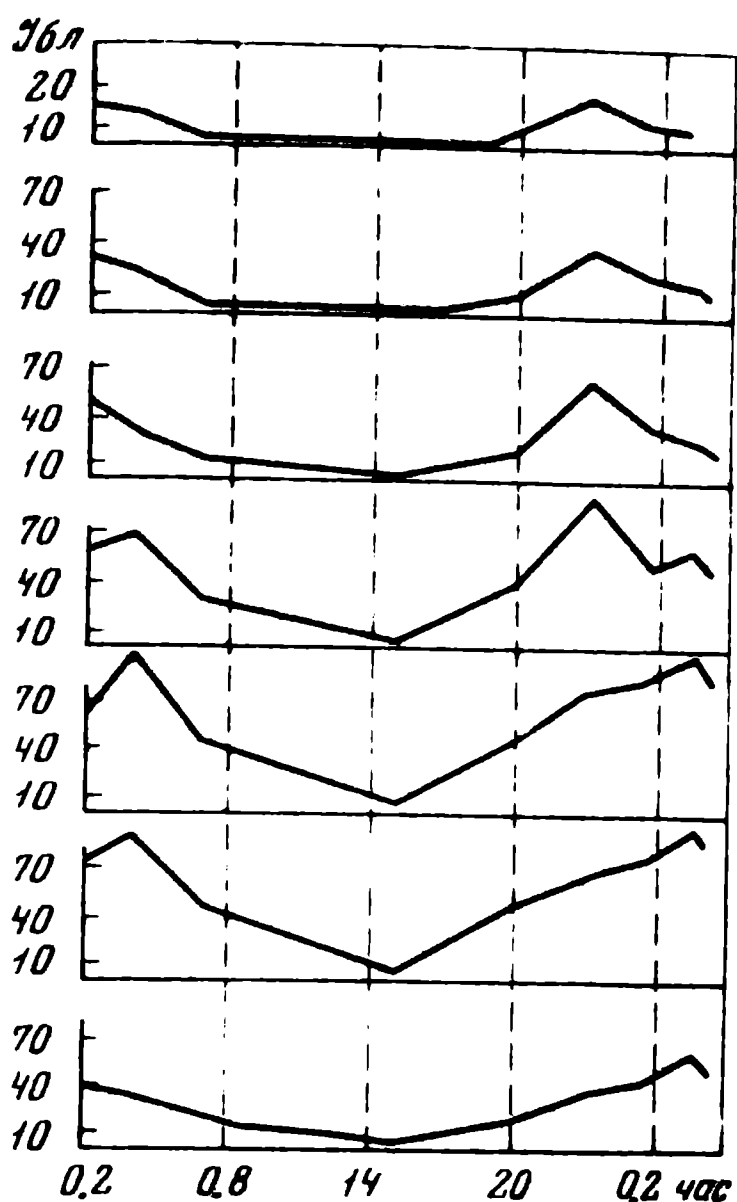
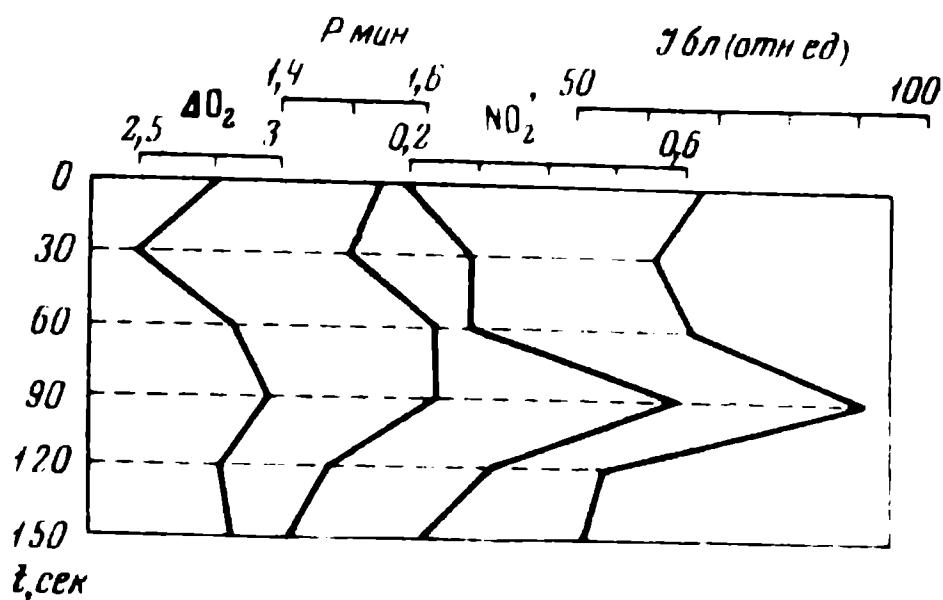


Рис. 4. Суточные изменения интенсивности биолуминесценции по отдельным слоям на ст. 1456

Рис. 5. Флуктуации интенсивности биолуминесценции и содержания кислорода, фосфатов ($P_{\text{мин}}$) и нитратов (NO_2^I) при шестикратном зондировании горизонта 60 м, ст. 1456



Наши материалы свидетельствуют, что любые значимые изменения интенсивности биолуминесцентного поля совпадают с изменениями гидробиологических показателей среды, а возможно и обусловлены ими. Наиболее показателен эксперимент, проведенный на ст. 1456. При дробном зондировании максимума биолуминесценции на горизонте 60 м каждые 30 сек замыкался один батометр. Таким образом, для горизонта 60 м было получено 6 значений вектора состояния основных элементов среды и соответствующие им значения интенсивности биолуминесценции (рис. 5). Видно, что флуктуации интенсивности биолуминесцентного поля совпадают с флуктуациями содержания кислорода и биогенных элементов (фосфаты, нитраты).

Из данных о вертикальном распределении интенсивности биолуминесцентного поля по ежечасным измерениям на ст. 1454 и 1461 (рис. 6) следует, что для ст. 1454 характерна устойчивая одномономная структура биолуминесцентного поля, а для ст. 1461 — «облачное» распределение планктона, особенно верхнего максимума биолуминесценции.

По результатам спектрального анализа интенсивности биолуминесценции, состав гармоник интенсивности биолуминесцентного поля на горизонте существенно зависит от близости к источнику биогенных элементов. Для зоны основного максимума биолуминесценции характерны крупномасштабные неоднородности, величиной порядка 10 км. Для зон, более удаленных от источника биогенов, типичны неоднородности с горизонтальным размером 50—300 м (нижняя граница определяется разрешающей способностью аппаратуры).

Очевидно, что для глубины залегания основного максимума биолуминесценции, расположенного в зоне резкого изменения концентрации биогенных элементов, вероятность выноса последних в близлежащие слои близка к единице, что, до известной степени, обуславливает относительно гомогенное распределение планктона в этом слое. Вероятность выноса биогенов в поверхностные слои, на глубины залегания верхнего

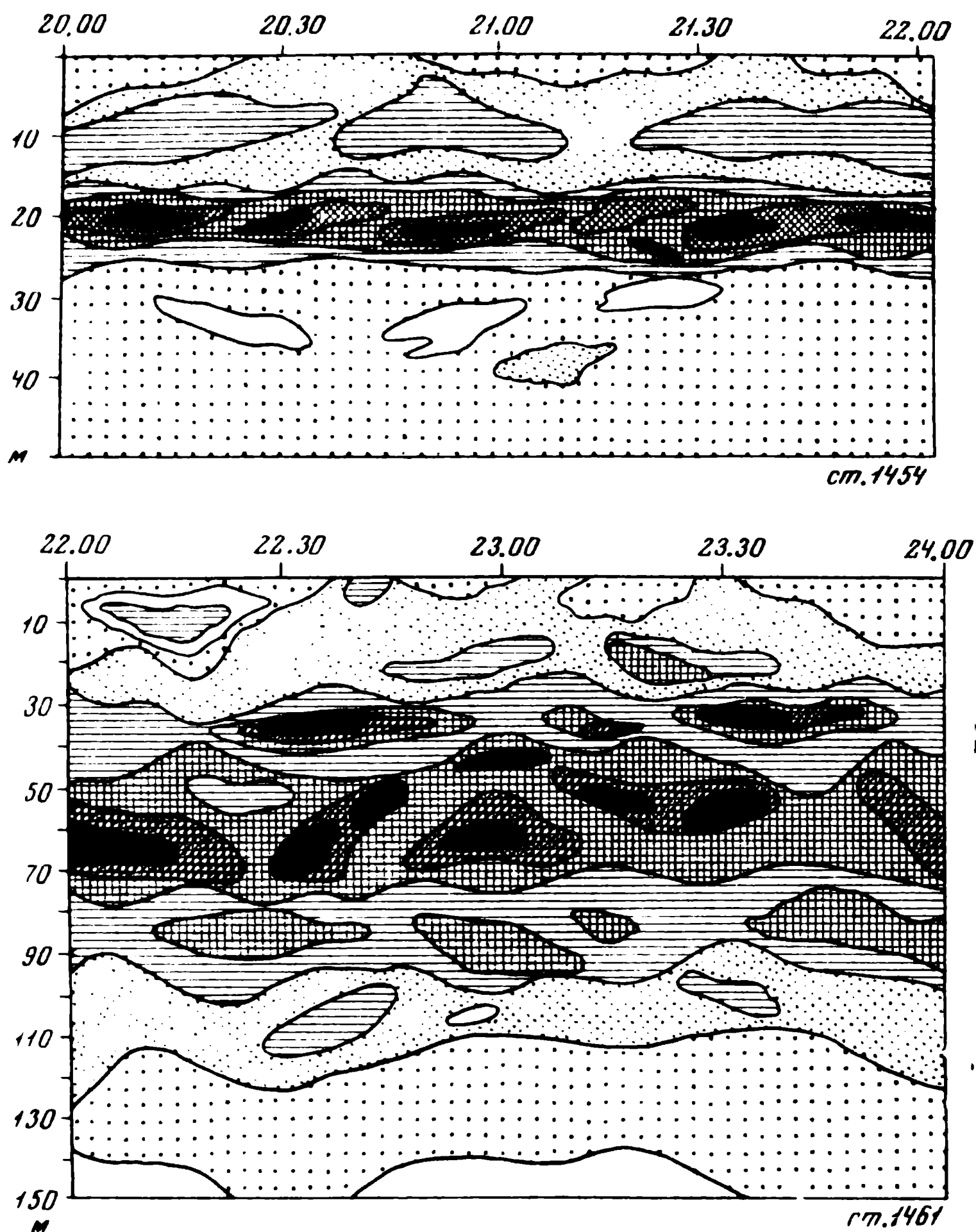


Рис. 6. Вертикальные распределения интенсивности биолюминесцентного поля для часовых измерений

Обозначения как и на рис. 3

максимума биолюминесценции, очевидно, значительно ниже, так как слой основного максимума служит своего рода фильтром, интенсивно поглощающим поступающие снизу биогены. Если энергоемкость турбулентных вихрей, обуславливающих вынос биогенов наверх, достаточна для стимулирования и первоначального поддерживания интенсивного развития фитопланктона, неизбежно образование «облачного» распределения планктона на этих глубинах.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов М. Е., Гительзон И. И., Сорокин Ю. И. 1971. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана.— Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука».
- Гительзон И. И., Левин Л. А., Артемкин А. С., Шевырнов А. П., Чумакова Р. Н. 1969. Зондирование как метод изучения неоднородностей биолюминесцентного поля.— Сверхслабые свечения в биологии. Изд-во МГУ.
- Гительзон И. И., Левин Л. А., Шевырнов А. П., Утюшев Р. Н., Артемкин А. С. 1971. Батифотометрическое зондирование эпипелагиали и возможности его применения для исследования пространственной структуры биоценоза.— Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука».
- Гительзон И. И., Левин Л. А., Филимонов В. С., Шевырнов А. П., Утюшев Р. Н., Артемкин А. С. 1973. Биолюминесценция тропического планктона и его роль в изучении структуры биологических сообществ.— Тропич. зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы. М., «Наука».
- Тимонин А. Г., Воронина Н. М. 1975. Распределение сетного зоопланктона вдоль экватора. Наст. сб.

INTENSITY OF THE FIELD OF BIOLUMINESCENCE
IN THE EQUATORIAL PART OF THE PACIFIC OCEAN

L. A. Levin, R. N. Utyushev, A. S. Artemkin

Summary

A special bathyphotometric unit was developed for simultaneous measurement of the luminescence of marine organisms and collection of six water samples from desired points, by command from shipboard. Using this unit the distribution of the intensity of the field of bioluminescence and the fields of correlating environment parameters were studied. These measurements were taken during 17th cruise of the R/V «Akademik Kurchatov» in the Equatorial Pacific. The depth of the main bioluminescence maximum, which is situated in the zone of temperature discontinuity and sharp change in the concentrations of nutrients, depends substantially on the study area and practically does not depend on the time. Bioluminescence intensity is, on the average, by two orders of magnitude higher at night than in day time. The harmonic composition of intensity of the field of bioluminescence at a given horizon depends substantially on the proximity of this horizon to the source of nutrients. A characteristic feature of the zone of the major bioluminescence maximum is the existence of horizontal heterogeneities of the order of 10 km, and in zones more distant from the source of nutrients — of the order of 50—300 m.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТНОГО ПОЛЯ В РАЙОНЕ ПЕРУАНСКОГО АПВЕЛЛИНГА

Л. А. Левин, Р. Н. Утюшев, А. С. Артемкин

Измерения интенсивности биолюминесценции были проведены в прибрежных водах Перу в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» в марте 1974 г. Работы начались в зоне подъема холодных вод у мыса Пакасмайо (ст. 1465) и продолжались на станциях 130-мильного разреза. По мере удаления от зоны подъема вод поверхностная температура воды повышалась от 17° до 24° на последней станции разреза (ст. 1470). Работы были проведены также на нескольких станциях обратного разреза с возвращением в исходную точку (ст. 1475).

На ст. 1465, в зоне подъема вод наблюдался один четко выраженный максимум свечения на глубинах 10—13 м. Отсутствие суточных миграций максимума биолюминесценции, очевидно, обусловлено подавляющим преобладанием фитопланктона. Ночью и утром (до 7 час.) ширина слоя максимума, измеренная на уровне 0,5 усл. ед., не превышает 4 м (рис. 1а). После 06.30 интенсивность биолюминесценции резко уменьшается, по-видимому, в результате подавления свечения фитопланктона при повышении астрономической освещенности. С 06.30 до 07.30 интенсивность уменьшилась на 2 порядка, с 1000 до 10 усл. ед. Около 15.00 она также не превышала 10. Можно предположить, что в течение всего дня интенсивность биолюминесценции остается в пределах 10—20 усл. ед. против 2000 в среднем за ночь. За счет ослабления биолюминесценции верхняя граница слоя максимума поднимается до поверхности, нижняя граница остается на прежнем уровне. В период резкого спада интенсивности (06.30—07.30) наблюдалось раздробление слоя свечения, в некоторых зондированиях число хорошо выраженных максимумов свечения достигало 8—9 (рис. 1б).

Интересной особенностью зоны подъема вод является резкое ослабление свечения с глубиной, вплоть до полного исчезновения. Иногда разница в положении максимума и границы исчезновения биолюминесценции не превышает 1 м. Граница свечения на ст. 1465 не опускается глубже 15 м.

На ст. 1466, в 10 милях от зоны подъема вод, слой максимума стал еще уже: 1—2 м (рис. 2). Его амплитуда и положение по глубине такие же, как на ст. 1465, но глубина резко колеблется. Колебания достигают 5 м за 2 мин. Граница свечения на ст. 1466 перемещается синхронно с колебаниями максимума свечения и опускается до 20 м. Колебания слоя максимума можно трактовать как тенденцию к его раздвоению.

Эта тенденция завершается на ст. 1467 (30 миль от зоны подъема вод), где наблюдались 2—3 максимума биолюминесценции. Граница исчезновения биолюминесценции, как и на ст. 1466, находится на 10—15 м.

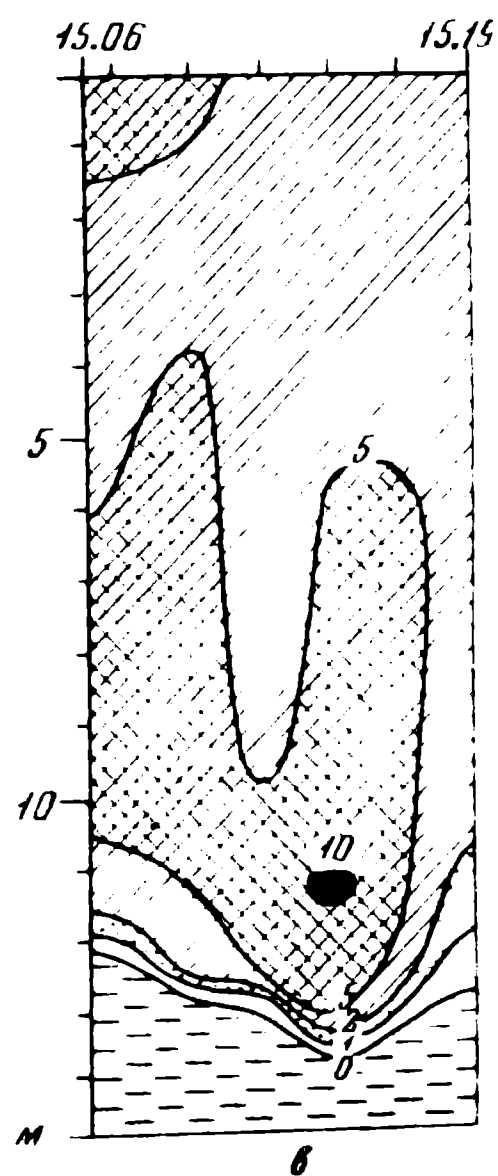
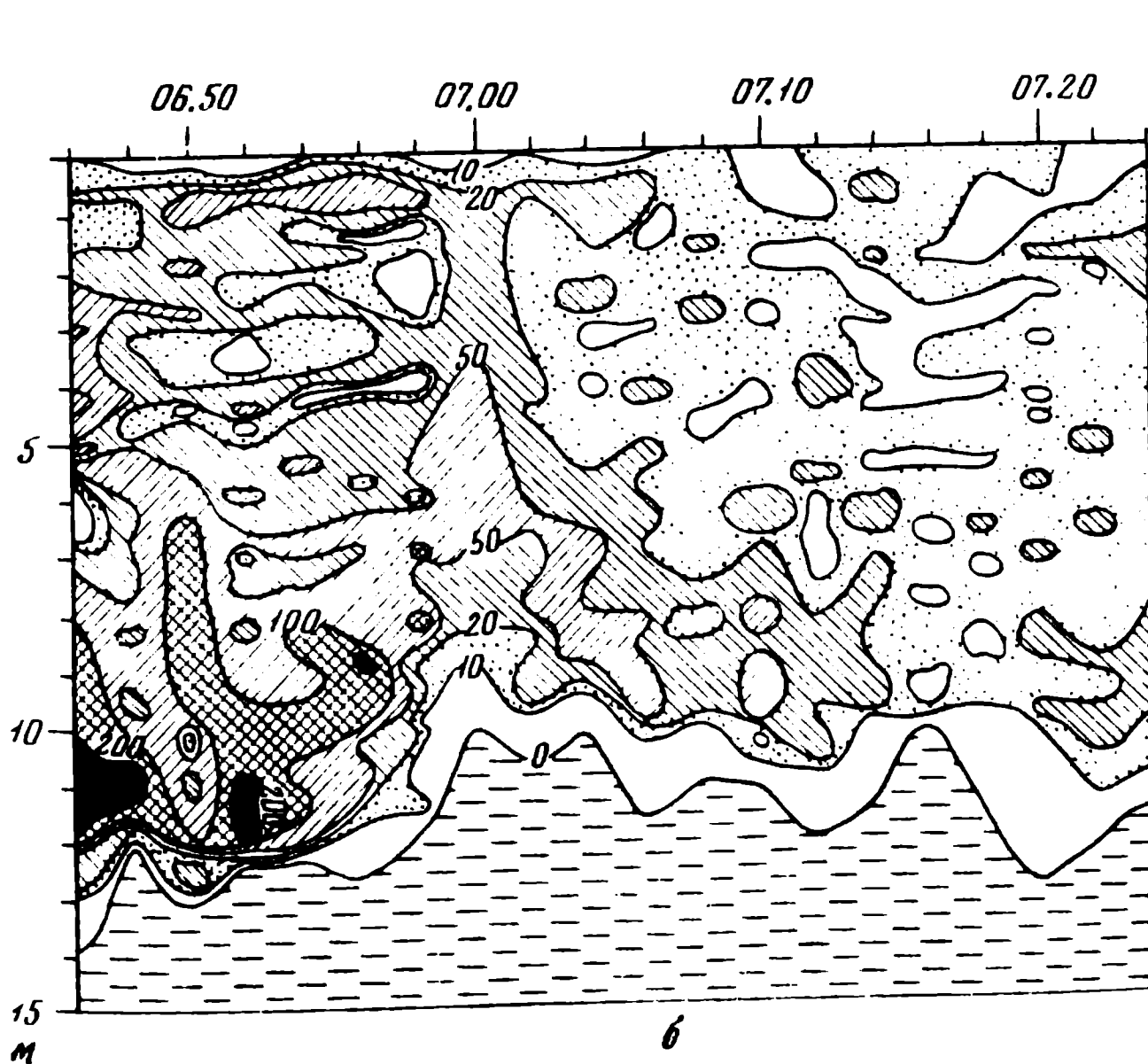
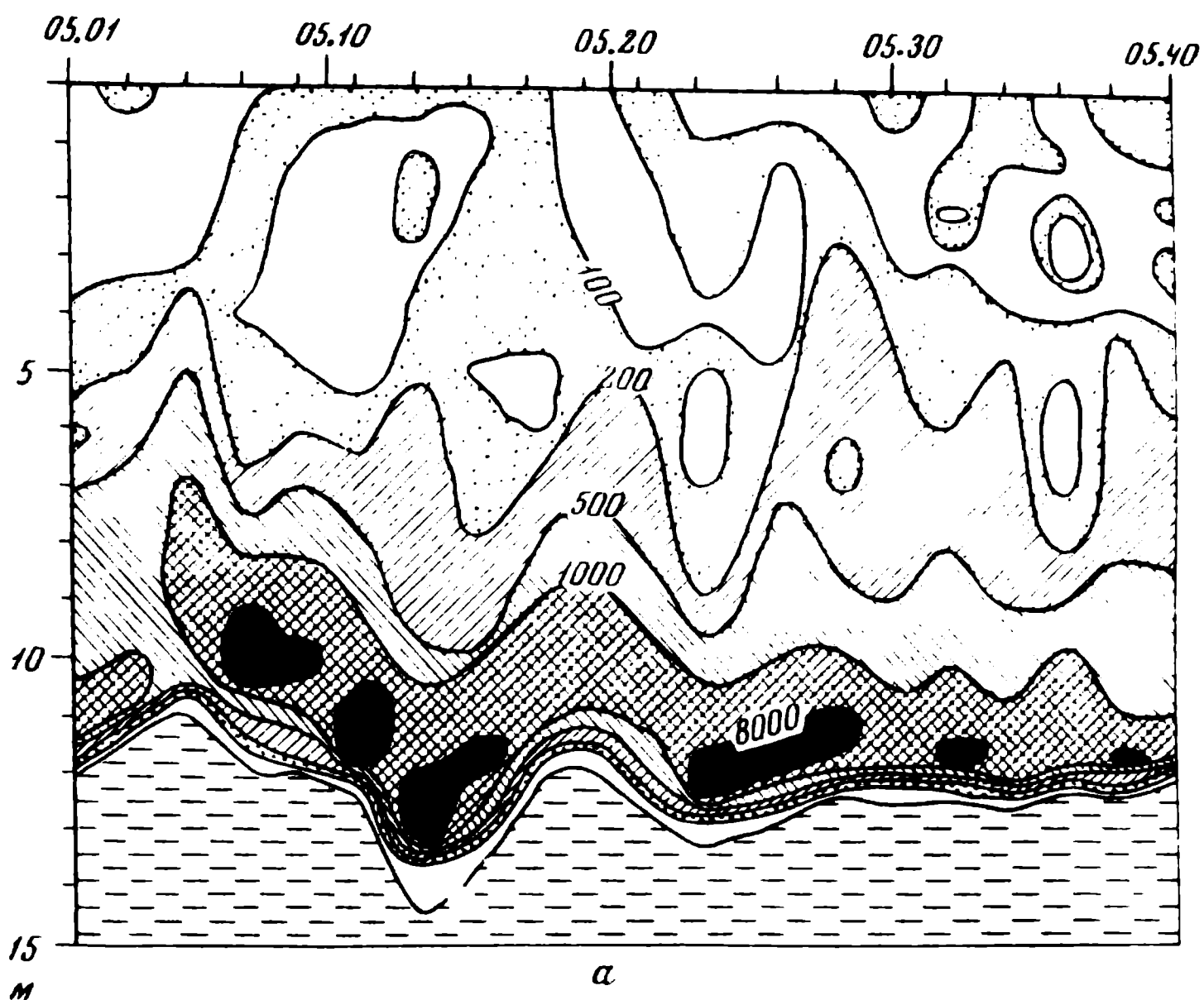


Рис. 1. Распределение интенсивности биолуминесценции (усл. ед.) на ст. 1465 ночью (а), утром (б) и днем (в)
Градации штриховки разные

лишь иногда опускаясь до 24 м. Среднее положение максимума биолюминесценции на ст. 1465—1467 около 11 м.

Распределение интенсивности биолюминесценции на ст. 1469 в 100 милях от зоны подъема вод, существенно отличается от наблюдавшегося на предыдущих станциях. Зона свечения расширилась до 40—50 м и приобрела четко выраженную многомаксимумную структуру, однако в отличие от обычной для океана все еще ограничена по глубине. Та же картина наблюдалась на ст. 1470, в 20 милях от ст. 1469.

При возвращении судна в зону подъема вод биолюминесценция была измерена на ст. 1473 и 1475. Ст. 1473 проведена вблизи ст. 1467 и также днем. За 3 суток со времени работ на ст. 1467 температура на поверхности воды повысилась на $1,5^{\circ}$. Намечившееся на ст. 1467 распределение слоев биолюминесценции на ст. 1473 завершилось: появились два четко выраженных слоя светящихся организмов с максимумами свечения на поверхности и на глубине 10—13 м, поверхностный максимум, ранее слабый, стал сравним, а иногда больше глубинного. Средняя амплитуда максимума уменьшилась вдвое. Свечение стало наблюдаться

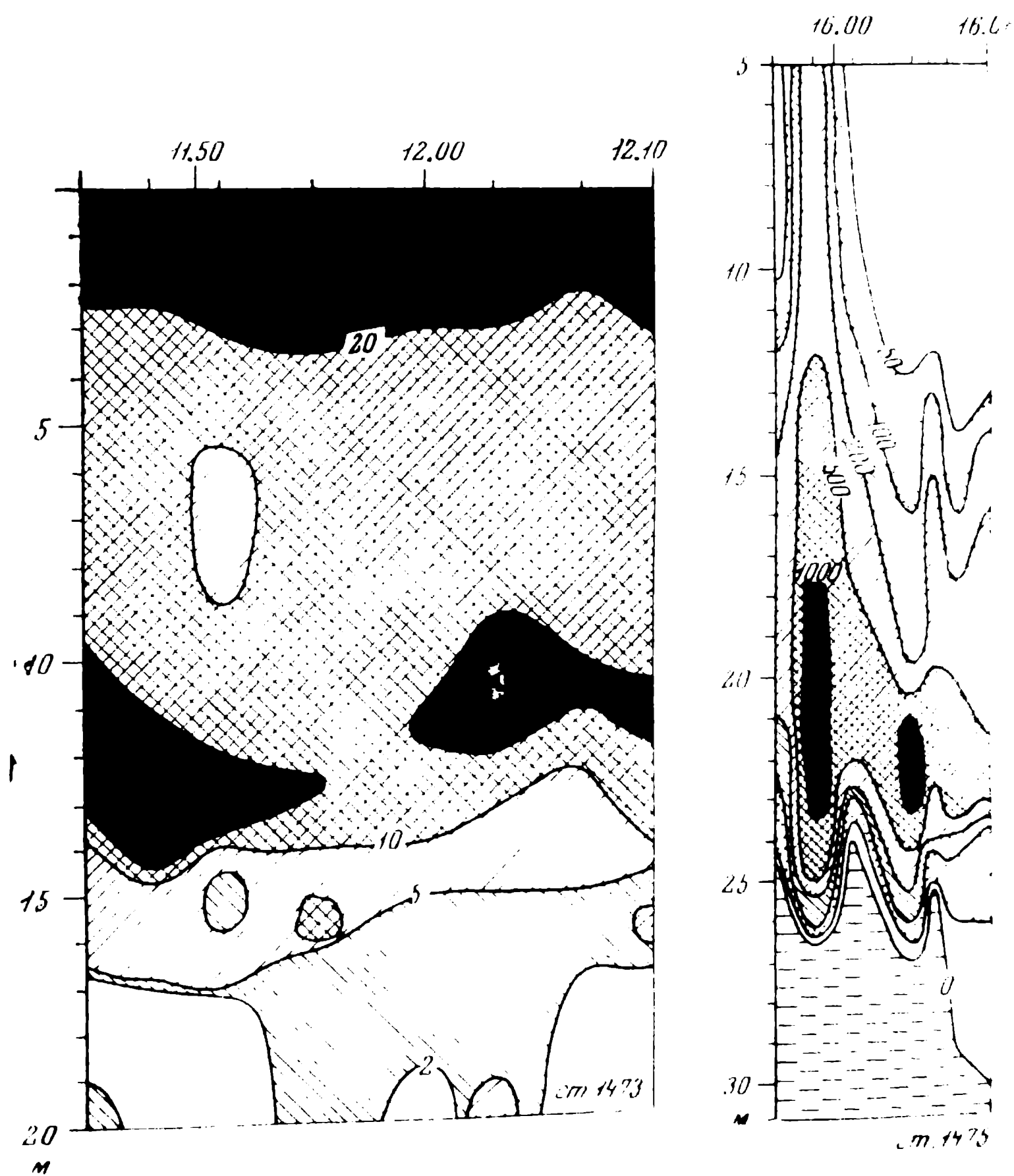


Рис. 2 (окончание)

до максимальной глубины погружения прибора (100 м), хотя глубже 22—27 м оно очень слабо и проявляется в виде коротких всплесков.

Ст. 1475 вновь сделана в зоне подъема вод. За 4 суток температура воды также повысилась на $1,5^\circ$. На этой станции сохраняется одномоксимумная структура распределения биолюминесценции, но свечение наблюдалось до глубины 26—27 м, иногда до 30 м, тогда как на ст. 1465 его граница не опускалась глубже 15 м. Ограничение свечения на ст. 1475 объясняется либо продолжающимся влиянием выноса холодных вод, либо влиянием дна (глубина во время работ была около 30—35 м). Увеличение амплитуды максимума свечения на ст. 1475 до 1000 усл. ед. и более по сравнению с очень низкой интенсивностью максимума на ст. 1465 (>10 усл. ед.), возможно, связано с вечерним «разгоранием» свечения: измерения на ст. 1475 проводились около 16 час, на ст. 1465 около 15 час.

Распределение интенсивности биолюминесценции по вертикали хорошо согласуется с данными по вертикальному распределению концентрации хлорофилла $I_{\text{хл}}$. На всех станциях полигона максимум свечения лежит в пределах основного, обычно приповерхностного максимума $I_{\text{хл}}$. На станциях, близких к зоне подъема вод, величина $I_{\text{хл}}$ на глубине максимума биолюминесценции отличается от максимальной не более чем на 5,5%. На ст. 1469 максимум свечения лежит на нижнем склоне максимума $I_{\text{хл}}$. Исчезновение биолюминесценции происходит на глубине нижней границы основного максимума $I_{\text{хл}}$. Второстепенные максимумы, расположенные глубже максимума $I_{\text{хл}}$, по-видимому, обусловлены несветящимися организмами. Только на ст. 1475 максимум биолюминесценции (на глубине 20—22 м) совпадает не с приповерхностным, а с придонным максимумом $I_{\text{хл}}$, впрочем тоже наиболее интенсивным.

На всех станциях, где измерялась интенсивность биолюминесценции, слой максимального свечения лежит в пределах слоя градиента плотности, оканчиваясь обычно в его нижней части. Полное исчезновение свечения наблюдается ниже слоя скачка плотности. На ст. 1465 и 1466 свечение исчезает при $\sigma_t = 25,8$, на ст. 1467 при 25,7, на ст. 1473 резкое ослабление свечения отмечается при $\sigma_t = 25,3—25,7$.

Очевидно, организмы, свечение которых регистрировалось в этом районе, не опускаются ниже слоя плотности воды 25,8.

Мы приходим к выводу, что район интенсивного подъема вод характеризуется четко выраженной одномоксимумной структурой вертикального распределения интенсивности биолюминесценции. Высокая устойчивость амплитуды и положения максимума биолюминесценции и малые времена накопления (усреднения), использовавшиеся при записи биолюминесцентных сигналов, позволяют говорить, что этот максимум образован пассивно парящими организмами.

По мере удаления от зоны подъема вод вертикальная структура свечения утрачивает устойчивость, появляется двух-, трехмаксимумное распределение, амплитуда и положение максимумом варьируют. По-видимому, на наиболее удаленных от района подъема вод станциях преобладают активно передвигающиеся формы биолюминесцентных организмов.

**VERTICAL DISTRIBUTION OF INTENSITY OF THE FIELD OF BIOLUMINESCENCE
IN THE PERUVIAN UPWELLING REGION**

L. A. Levin, R. N. Utyushev, A. S. Artemkin

S u m m a r y

The major features of the vertical distribution of intensity of the field of bioluminescence in a section starting in the region of intensive water ascent of Cape Pacasmayo, Peru, are discussed. The study area is characterized by a stable one-maximum structure of the field of bioluminescence formed by passively floating organisms. With increasing distance from this region the vertical structure of the field of bioluminescence loses its stability and displays 2—3 maxima. It is assumed that on the distant stations actively moving bioluminescent organisms are prevailing.

ФИТОПЛАНКТОН (РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ПРОДУКЦИЯ, ФОТОСИНТЕЗ)

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ФИТОПЛАНКТОН РАЙОНА ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Ю. И. Сорокин, И. Н. Суханова, Г. В. Коновалова,
Е. Б. Павельева

Проблема биологической продуктивности районов экваториальной дивергенции заслуживает тщательного изучения. Продукционные процессы, протекающие в этом обширном районе подъема вод, оказывают серьезное влияние на воспроизводство рыбных запасов тропической зоны и формирование химического состава поверхностных вод пассатной зоны (Blackburn *а. оth.*, 1970; Brandhorst, 1958; King, 1958). Специальные исследования процессов, протекающих в этой зоне, были выполнены американской экспедицией «Eastropic» в 1955—1957 гг. (Austin, 1960) и французской экспедицией «Alizé» в 1964—1965 гг. (Lemasson, Piton, 1969). Многолетние сезонные наблюдения в районе экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана были выполнены американской экспедицией «Eastropac» в 1967—1968 гг. (Owen, Zeitzschel, 1970). Эти исследования выявили интенсивный подъем вод вдоль экватора и, как следствие, постоянное существование здесь зоны низкой температуры поверхностных вод ($20\text{—}22^\circ$ в восточной части дивергенции), малую толщину верхнего перемешанного слоя (10—20 м), значительное обогащение вод верхнего перемешанного слоя биогенами (0,8—1,0 мкг-ат Р/л). В восточной части экваториальной зоны между 95 и 105° з. д. температура воды понижается до $18\text{—}19^\circ$. Одним из основных факторов динамики вод в районе дивергенции, оказывающим существенное влияние на экологию планктонного сообщества, является мощное экваториальное противотечение Кромвелла. Его верхняя граница находится в пределах эвфотической зоны на глубине 10—20 м, поэтому оно оказывает непосредственное воздействие на сообщество фитопланктона. Для района экваториальной дивергенции, особенно восточной его части, характерно богатство планктона, высокая первичная продукция: $16\text{—}25$ мкгС/м³, или $0,4\text{—}0,9$ гС/м³ в сутки у поверхности.

Несмотря на большой масштаб выполненных ранее работ, многие вопросы структуры и экологии планктонных сообществ остались нерешенными. Недоучет вертикальной структуры сообществ при измерениях первичной продукции приводил к занижению величин продукции под 1 м². Определения биомассы фитопланктона и его видового состава были сделаны на основании сетных или осадочных проб, в которых недо-

учитывались мелкие формы перидиней и жгутиковых. Важный вопрос о причинах недоиспользования биогенов, с очевидностью вытекающий из характера их распределения в поверхностном слое, оставался до сих пор вне внимания исследователей. Действительно, в восточной части приэкваториальной зоны верхний перемешанный слой постоянно обогащен биогенами, причем район, где концентрация фосфатов у поверхности превышает 0,6—0,8 мкг-ат Р/л, простирается вдоль экватора до 160° з. д. Если в районах берегового апвеллинга запас биогенов в перемешанном верхнем слое полностью потребляется фитопланктоном за считанные дни, то в районе дивергенции поверхностные воды движутся неделями, а концентрация биогенов в них мало меняется на протяжении сотен и даже тысяч миль (Сапожников, Мокиевская, 1966).

В свете изложенного необходимость углубленных исследований продуктивности района экваториальной дивергенции была вполне очевидна. Такого рода исследования выполнены в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования производились на 4 полигонах, расположенных вдоль экватора на 97°, 122°, 139° и 155° з. д., а также на трех промежуточных станциях на 110°, 130° и 150° з. д. Пробы основных серий отбирали из 140-литрового батометра в бутылки емкостью 20 л. Из этих же батометров отбирались пробы для химических анализов. Всего по вертикали брали 8—10 проб. Глубины отбора проб намечались после предварительного зондирования физической и биологической структур эвфотической зоны (температура — зондом АИСТ, прозрачность прозрачномером, концентрация хлорофилла — флуориметром ИПФ-70, биолюминесценция — батифотометрической установкой «Ромашка»). Из 20-литровых бутылей отбирали пробы для определений коэффициентов K_p , остаток воды (10—15 л) использовали для получения концентрированной пробы фитопланктона. На суточных станциях пробы для определения K_p отбирали из батометров, встроенных в зондирующий датчик биолюминесценции. Пробы брали в слоях минимумов и максимумов биолюминесценции, которые, как было показано ранее (Гительзон и др., 1971), характеризуют вертикальную структуру планктонного сообщества. В ряде случаев для отбора проб использовали серию пластмассовых батометров типа ЧЭНИС, выбирая горизонты по показаниям зонда АИСТ.

Первичную продукцию фитопланктона определяли с помощью радиоуглеродного метода в описанной ранее модификации (Сорокин, 1960, 1971). Расфасовку заводских препаратов карбоната C^{14} производили на борту судна. Для приготовления рабочих растворов из исходного заводского препарата производилась отгонка меченой углекислоты. Последнюю поглощали 0,05 N раствором КОН в 4%-ном растворе NaCl. Раствор щелочи перед использованием профильтровывали через многократно прокипяченные мембранные фильтры с размером пор 0,4 мк. Этот раствор (300 мл) наливали в колбу Бунзена емкостью 2 л. На дно колбы помещали стакан с заводским препаратом $Na_2C^{14}O_3$ (25—50 мкюри), растворенным в слабой щелочи. Колбу закрывали пробкой с пропущенной через нее стеклянной трубкой, достигавшей дна стакана. Из колбы откачивали воздух до 300 мм рт. ст. остаточного давления и в стакан с препаратом вводили через трубку по каплям 10% раствор H_2SO_4 до прекращения выделения газа. Через сутки стакан извлекали, и в растворе щелочи определяли радиоактивность отогнанной CO_2 . Затем раствор нейтрализовали слабой кислотой (HCl) до pH 10 и разводили до нужной исходной радиоактивности 4% раствором NaCl. Приго-

товленный таким путем рабочий раствор C^{14} карбоната фильтровали через мембранный фильтр с размерами пор 0,1—0,3 мк и расфасовывали в предварительно пропаренные ампулы, которые стерилизовали двукратным кипячением по 10 мин. через сутки. Таким способом были приготовлены рабочие растворы, содержавшие активности C^{14} (фактически учитываемые под счетчиком БФЛ-25) $8 \cdot 10^6$ и $3 \cdot 10^6$ имп/мл. При определениях фотосинтеза в богатых районах апвеллинга с высокой продукцией фитопланктона на 250 мл пробы добавляли 0,5 мл рабочего раствора с активностью $8 \cdot 10^6$ имп/мл. В средне- и малопродуктивных водах на экваториальных полигонах на 500 мл пробы добавляли 0,5 мл раствора с активностью $3 \cdot 10^6$ имп/мл.

Пробы с поверхности для определений суточного фотосинтеза экспонировали в аквариуме с проточной заборной водой, контролируя ее температуру. Пробы для определений коэффициентов распределения K_p экспонировали в аквариуме при умеренном освещении (под тремя слоями белой ткани на солнце или без экрана под навесом при освещенности 2—5 тыс. лк). Все определения делали в двойной повторности. В богатых и среднепродуктивных районах для расчета брали среднюю величину радиоактивности фильтров из параллельных проб. В бедных районах часто наблюдался большой разброс величин радиоактивности фильтров, вызванный, очевидно, неравномерным распределением фитопланктона в параллельных пробах из-за чрезвычайно малой его численности, и наличия в его составе крупных форм типа ризосолении. Поэтому в нескольких сериях на III и IV полигонах для расчетов фотосинтеза в пробах со значительным разбросом величин радиоактивности приходилось брать максимальные значения из двух параллельных, учитывая свойственную радиоуглеродному методу тенденцию к занижению результатов, проявляющуюся особенно сильно при низкой интенсивности фотосинтеза. Кривые зависимости фотосинтеза от света были измерены на I полигоне, для остальных были подобраны кривые K_T , соответствующие характеру проникновения света в толщу воды (Sogokin 1973).

Фильтрацию проб для определения абсолютных величин суточного фотосинтеза в пробах с поверхности производили на плотные мембранные фильтры советского производства с размером пор 0,9—1,2 мк. Фильтрацию проб для определений K_p и K_T производили на фильтры чешского производства с размером пор 1,5 мк. Фильтры обрабатывали тотчас после фильтрации прямо в воронке 0,5%-ным раствором HCl в морской воде и затем — нейтрализованной морской водой для удаления остатков радиоактивного карбоната.

Для учета численности и состава фитопланктона в рейсе был разработан новый быстрый метод концентрирования проб, позволивший провести обработку проб фитопланктона на борту. Метод, вероятно, обеспечивает более полный учет численности фитопланктона, чем осадочный (сравнение будет сделано после обработки параллельно взятых осадочных проб). Во всяком случае, в модельных опытах с концентрированием заранее просчитанных и разведенных в морской воде культур перидиней выявлена почти стопроцентная воспроизводимость результатов подсчета численности после концентрирования. Опыты с меченым естественным фитопланктоном (см. ниже) позволили определить поправку на потерю при концентрировании. Сущность метода состоит в концентрировании фито- и микрозоопланктона из значительного объема пробы (10–20 л) с помощью медленной обратной фильтрации на нейлоновое сито с ячеей 10–15 мк (швейцарское производство). Для фильтрации применяется специальная воронка (рис. 1). Пробы воды из больших бу-

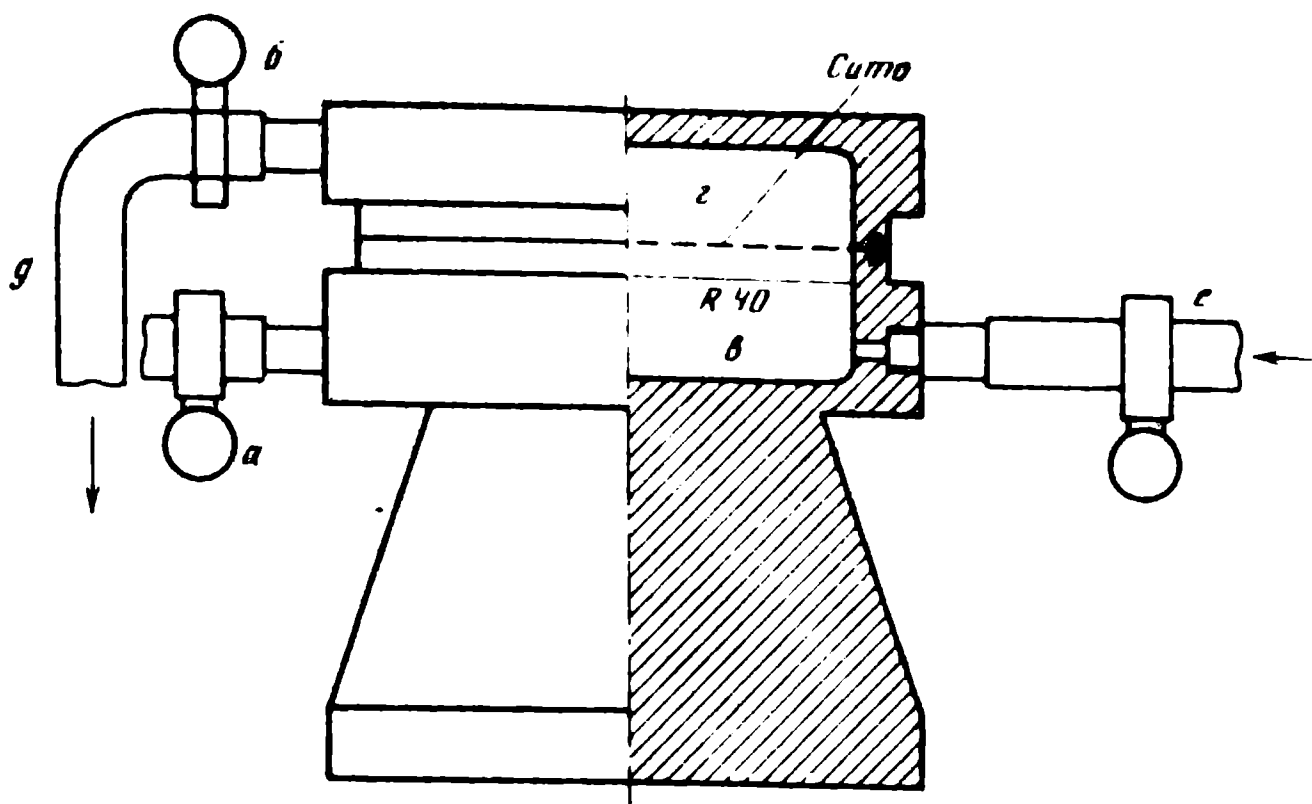


Рис. 1. Схема воронки для обратной фильтрации на нейлоновое сито

Объяснения в тексте

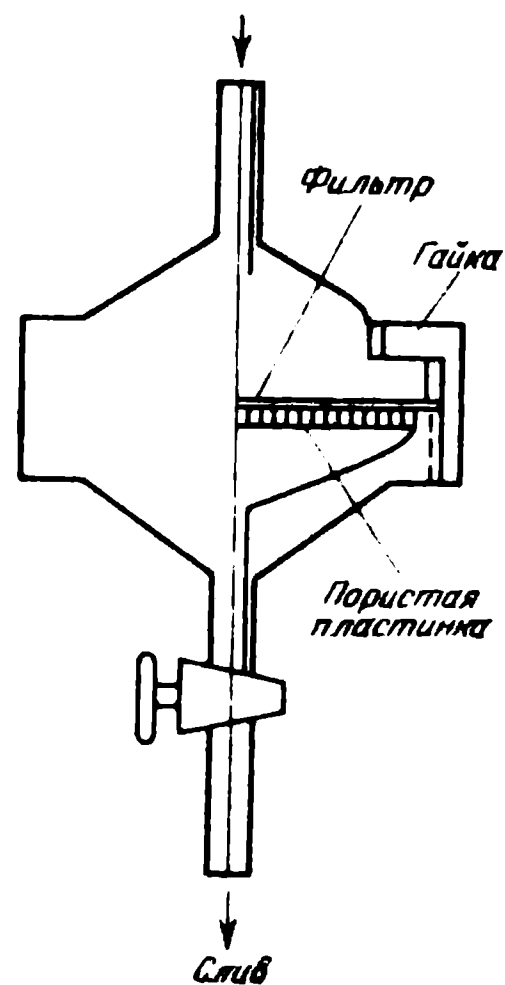


Рис. 2. Схема воронки для концентрирования наннофитопланктона на нуклеопоровых фильтрах

тылей концентрируются немедленно в нефиксированном виде. В бутылъ вставляется сифон, присоединяемый к трубке, через который заполняется без пузырька воздуха — нижняя камера в при открытом зажиме а и закрытом б. Затем зажим б открывается и заполняется верхняя камера г. Трубка д опускается на 1 см ниже уровня воды в бутылъ, в которую собирается профильтрованная вода. В этом фильтрате учитывали прошедший через сито наннопланктон. По окончании фильтрации — до того, как через входную трубку е пройдет последняя порция воды, — все зажимы закрывали и сифон отсоединяли от воронки. Часть воды, находившуюся в нижней камере, сливали при открытых зажимах а и е в стакан. Затем воду из верхней камеры перегоняли путем поддувания воздуха через трубку д из верхней камеры через сито в нижнюю камеру. При этом смывался приставший к сити фитопланктон. Камеру встряхивали несколько раз, и содержимое нижней камеры переливали через патрубок в банку для хранения пробы емкостью 100 мл. Сито вынимали из воронки и помещали рабочей поверхностью вверх в чашку Петри. Сверху на него выливали воду из стакана. Тонкой кисточкой, осторожно,

едва касаясь сита, снимали остатки фитопланктона. Содержимое из чашки Петри переливали в банку с пробой и повторно обмывали сито 10 мл морской воды. Полноту смыва фитопланктона контролировали, просматривая влажное сито под биноклем. Сконцентрированную таким путем до объема 50—70 мл пробу мезо- и макрофитопланктона фиксировали раствором Утермея и измеряли ее объем в мерном цилиндре. Пробы обрабатывали в максимально короткий срок, что обеспечивало хорошую сохранность клеток фитопланктона. Для количественного учета крупного фитопланктона применяли специально сделанную камеру типа пенала с выдвижным стеклом глубиной 2 мм и объемом 3 мл с нанесенными на дне продольными линиями, расстояние между которыми 1 мм. Для учета в той же пробе мезофитопланктона (15—30 мк) и части наннопланктона, задержанного ситом и попавшего в пробу, она повторно просчитывалась в камере типа Ножотта объемом 0,05 мл. При этом определялся также видовой и размерный состав фитопланктона.

Для учета наннопланктона прошедший через сито нефиксированный фильтрат тотчас же повторно фильтровали (также без применения вакуума) в специальной воронке (рис. 2) на нуклеопоровый фильтр диаметром 45 мм. Фильтр представляет собой тонкую пленку из термостойкой пластмассы с проделанными пучками нейтронов правильными отверстиями диаметром 5 мк. Фильтр имеет абсолютно гладкую поверхность, и клетки фитопланктона легко смываются с него кисточкой. Фильтрацию останавливали перекрытием крана, когда над фильтром оставался небольшой объем воды. Осторожным помешиванием тонкой кисточкой наннопланктон взмучивали с фильтра, взвесь переносили в пробирку и фиксировали раствором Утермея. Пробы наннопланктона обрабатывались в возможно короткий срок — через 3—5 суток после взятия, — чтобы избежать разрушения мелких форм жгутиковых. Подсчет производили в камере объемом 0,2 мл в объеме пробы 0,05—0,1 мл, учитывали групповой и размерный состав фитопланктона.

Для оценки вероятных потерь фитопланктона в процессе двойной концентрации проб были проведены проверочные опыты: описанным выше способом концентрировали предварительно просчитанные взвеси перидиней, выращенных в культурах и разведенных в 10 л профильтрованной морской воды, а также меченые C^{14} популяции естественного фитопланктона из 5 и 10 л воды. Опыты дали величину поправки 1,27 (табл. 1). Все результаты количественной обработки сконцентрированных проб фитопланктона были умножены на эту поправку.

Таблица 1

Расчет потерь меченого естественного фитопланктона при его концентрировании на ситах с диаметром пор 15 и 5 мк. Цифры в колонках 3—6 — суммарная радиоактивность водорослей (тыс. и.м.п.) в исходной пробе (R_1) и в последовательных концентратах (R_2 , R_3), измеренная на нуклеопоровых фильтрах

Номер опыта	Объем пробы, л	R_1	R_2 (сито 15 мк)	R_3 (сито 5 мк)	$\frac{R_1}{R_2+R_3}$
1-й	5	33,2	21,9	3,8	1,29
2-й	5	51,8	31,6	10,1	1,20
3-й	10	20,9	13,2	2,6	1,31

Примечание. Средняя поправка = 1,27.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Первый полигон экваториального разреза был выполнен на 97° з. д., где наблюдалась низкая поверхностная температура воды. В момент наблюдений толщина верхнего перемешанного слоя составляла всего около 10 м. Ввиду значительного развития фитопланктона прозрачность воды была пониженной, глубина проникновения 1% видимого света около 40 м. Измерение световой кривой K_T (рис. 3) показало, что интенсивность фотосинтеза резко снижается на глубине 25—35 м, ввиду значительного развития фитопланктона, сконцентрированного у верхней границы слоя скачка плотности на глубине 15 м (рис. 4). Биомасса достигала $1,5 \text{ г/м}^3$ при численности $10,4 \cdot 10^6 \text{ кл/м}^3$. По численности доминировала мелкая колониальная водоросль *Phaeocystis* с объемом одной клетки около 30 мк^3 (в колонию входит, как правило, несколько сот клеток, заключенных в слизь). Однако, в биомассу значительный вклад вносили диатомеи, среди которых встречалось большое число крупных форм *Rhizosolenia*, *Thalassiothrix*, *Tropidoneis*, *Asteromphalus* с объемом клеток более $5 \cdot 10^6 \text{ мк}^3$. Пик численности диатомей находился на глубине 30 м, где в слое скачка плотности располагался второй максимум фитопланктона (биомасса $1,7 \text{ г/м}^3$, численность $6,0 \cdot 10^6 \text{ кл/м}^3$). По численности доминировал *Phaeocystis*, однако их биомасса составляла лишь 15% биомассы диатомей, представленных, главным образом *Nitzschia*, *Thalassiosira* и *Thalassiothrix*. В этом же слое располагались максимумы кокколитин и жгутиковых. Обилием *Phaeocystis* во всех слоях объясняется незначительный средний размер клеток — 1450 мк^3 . Биомасса наннопланктона, прошедшего через сито 15 мк, составляла 28% от биомассы всего фитопланктона (табл. 2).

Величина суточной продукции у поверхности определялась 1—2 раза в сутки. За 5 суток работ на полигоне она сильно менялась с тенденцией к увеличению. Диапазон колебаний — от 0,4 до $3,5 \text{ гС/м}^2$ в сутки (рис. 5). Во время наблюдений 16—17 I 1974 г. средняя величина продукции в поверхностном слое составила $20—60 \text{ мгС/м}^3$ и $1—5 \text{ гС/м}^2$. Можно предположить, что в первый день работ на полигоне самый верхний слой был занят водами поверхностного дрейфового течения, принесенными из более бедного соседнего района, но вообще для районов апвеллинга характерна пятнистость распределения фитопланктона, обусловленная сложной динамикой вод эвфотической зоны (Beers a. oth., 1971). Подобные колебания продукции фитопланктона в поверхностном слое были обнаружены и на разрезе вдоль экватора между I и II полигонами на $97—110^\circ$ з. д. (рис. 6).

Вертикальная структура сообщества фитопланктона на I полигоне, как по величинам K_p , так и по прямому счету, хорошо совпадала с общей структурой планктонного сообщества, обусловленной характером стратификации водной толщи. Эта структура прослеживалась по максимумам биолюминесценции, вертикальным кривым оптических характеристик (прозрачность, люминесценция хлорофилла), распределению бактериопланктона и микрозоопланктона. Структура эта формировалась и устойчиво существовала в районе, где течение Кромвелла проходило в пределах эвфотической зоны, то есть в условиях интенсивного горизонтального перемещения слоев воды в противоположных направлениях.

На переходе между полигонами I и II выполнена серия определений в пробах воды, взятых на ходу судна ведром, и одна промежуточная станция (см. рис. 6). Продукция в этих пробах сильно колебалась, однако, в среднем, была значительной ($30—50 \text{ мгС/м}^3$) и соответствовала таковой в зоне дивергенции. Вода верхнего перемешанного слоя на этом переходе, как и на остальном участке экваториального разреза, содер-

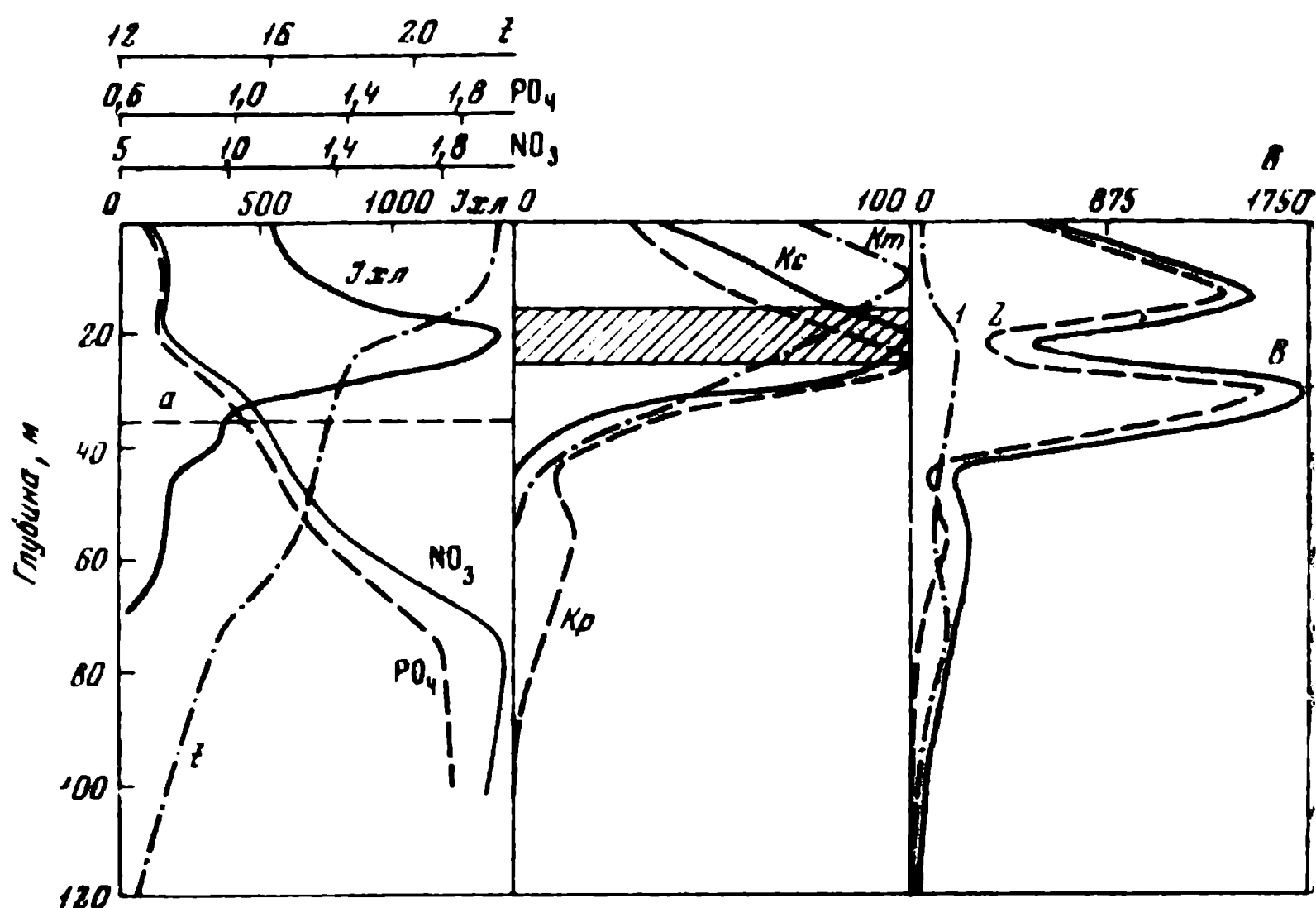


Рис. 3. Показатели вертикальной стратификации водной толщи, структура и продукция сообщества фитопланктона на I полигоне (ст. 1454)

t — температура воды; I — относительное распределение хлорофилла; PO_4 и NO_3 — концентрация фосфатов и нитратов в воде, $мкг-ат/л$; a — верхняя граница течения Кромвелла; K_m — световая кривая фотосинтеза фитопланктона; K_p — распределение активного фитопланктона; K_c — интенсивность фотосинтеза в толще воды (K_m , K_p , K_c — % от максимума); B — суммарная биомасса фитопланктона, $мг/м^3$ (1 — биомасса фитопланктона, задержанного ситом, $15 мк$; 2 — биомасса науплопланктона, прошедшего через сито)

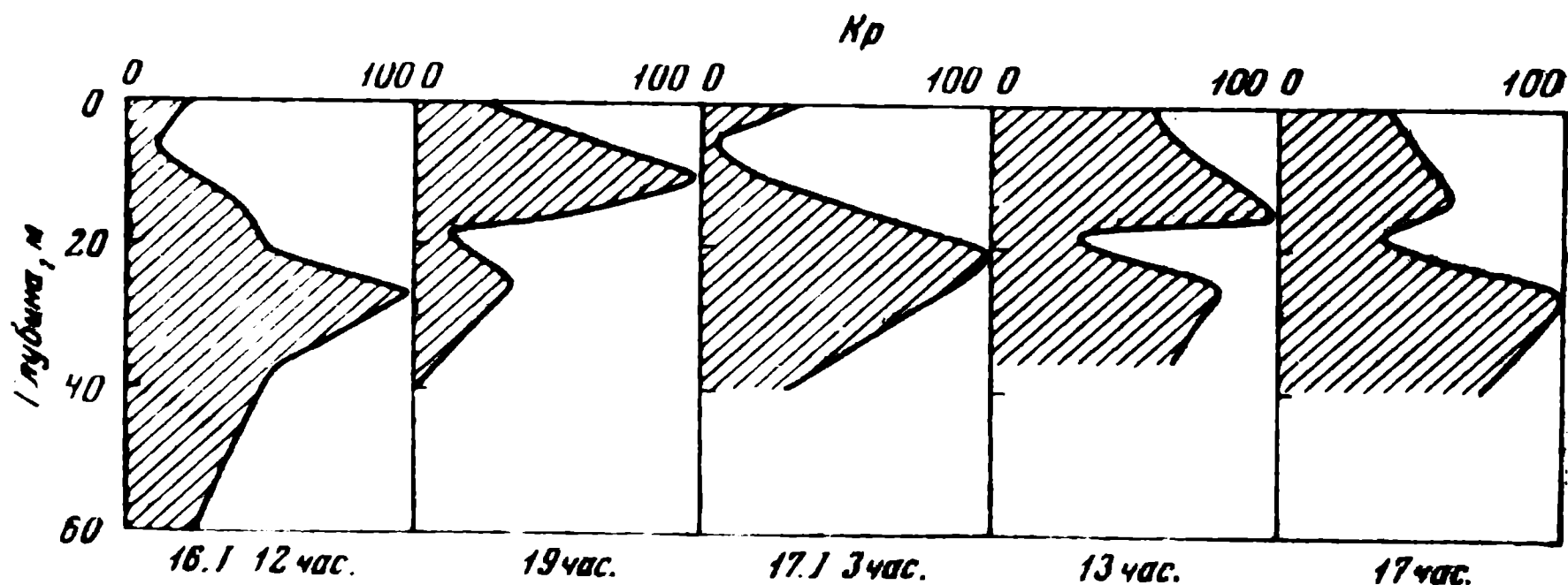


Рис. 4. Распределение активного фитопланктона (кривые K_p , % от максимума) на ст. 1454

жала практически одинаковое и достаточно высокое количество биогенов: $P-PO_4 \sim 0,6 мкг-ат/л$, $N-NO_3 \sim 5 мкг-ат/л$. Тем не менее, западнее 115° з. д. продукция снизилась до $5-15 мгС/м^3$ в сутки у поверхности, что всего в 2—4 раза выше, чем в олиготрофных водах, где концентрация биогенов в верхнем перемешанном слое часто снижается до аналитического нуля. При этом распределение активного фитопланктона по данным фотосинтеза (K_p) на ст. 1455 и 1457 имеет один основной максимум (рис. 7).

Рис. 5. Колебания суточной продуктивности фитопланктона за время работ на ст. 1454. P_1 — $гС/м^3$, P_2 — $мгС/м^3$ (поверхностная проба)

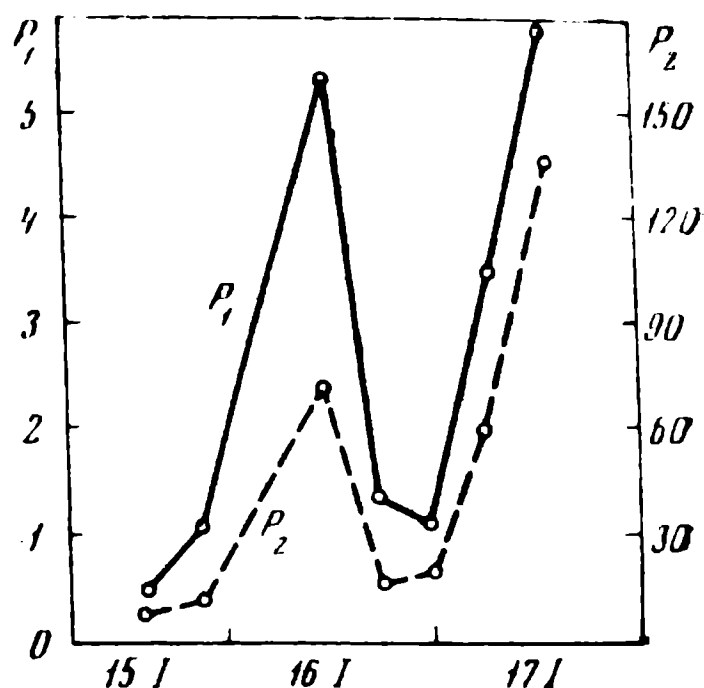


Рис. 6. Колебания продукции (P_{ph} , $мгС/м^3$ в сутки) на разрезе с востока на запад вдоль экватора в пробах, взятых с поверхности на ходу судна
 T — температура воды у поверхности; a — глубина верхней границы течения Кромвелла; b — толщина верхнего перемешанного слоя

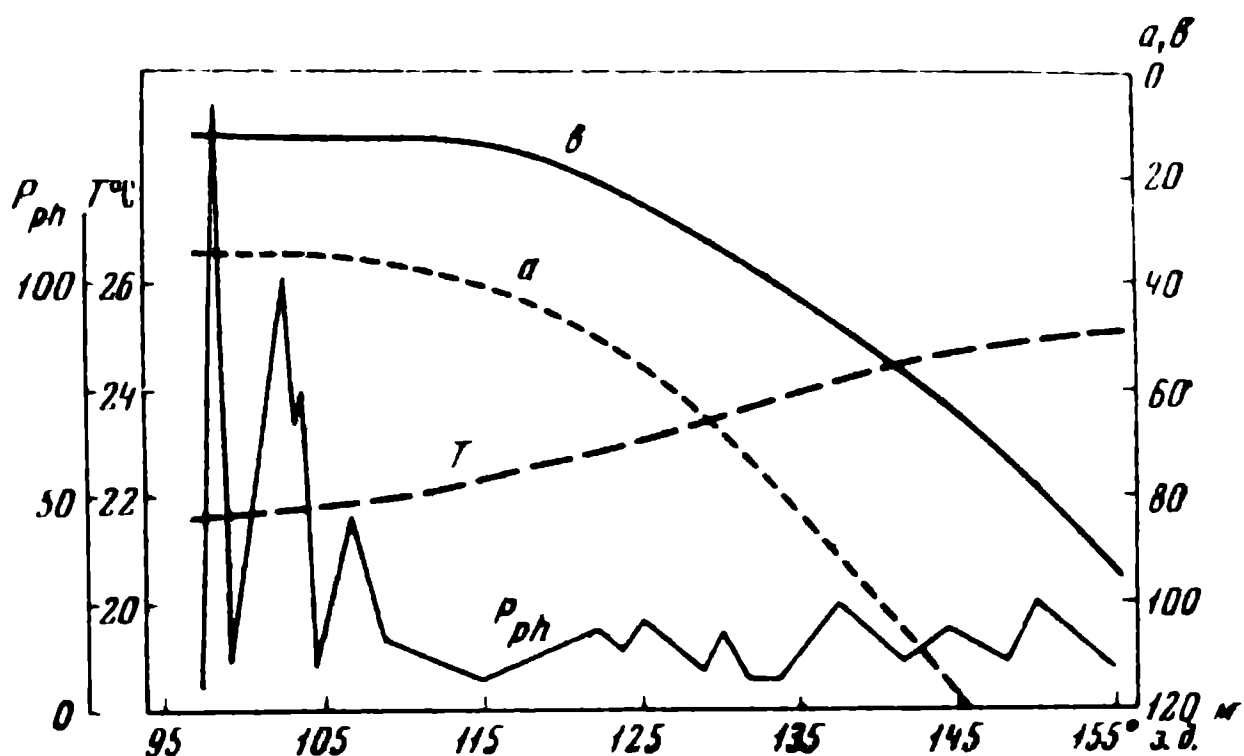
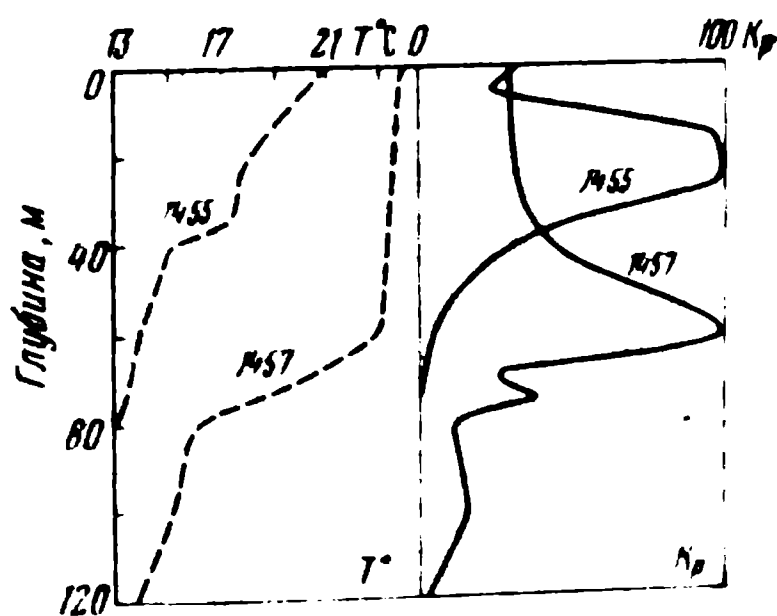


Рис. 7. Распределение температуры (T°) и активного фитопланктона (K_p) на ст. 1455 (110° з. д.) и 1457 (130° з. д.)



По направлению на запад толщина перемешанного слоя постоянно возрастала (см. рис. 6). На II полигоне (ст. 1456, 122° з. д.) она составляла 20—25 м (рис. 8 а). Продукция фотосинтеза у поверхности в начале работ на полигоне была около 7 мгС/м^3 в сутки, к концу возросла до 19 мгС/м^3 . Суммарная суточная продукция под 1 м^2 составляла $0,34 \text{ гС}$ в начале и $0,73 \text{ гС}$ в конце полигона, то есть, снизилась в 4—6 раз по сравнению со средней продукцией на I полигоне. Биомасса фитопланктона снизилась в 10 раз и составляла в слое основного максимума на глубине 45 м около 100 мг/м^3 , а во всем столбе воды $4,5 \text{ г/м}^3$ (табл. 2). В распределении фитопланктона наблюдалось два максимума численности и биомассы на 25 и 45 м и третий максимум численности на 75 м.

где доминировали *Phaeocystis* и мелкие жгутиковые, так что увеличения биомассы в этом слое не наблюдалось. Верхний максимум располагался у начала первой ступеньки скачка плотности и был образован несколькими видами *Nitzschia*, кокколитами и жгутиковыми. Основной максимум на 45 м лежал над слоем резкого температурного градиента (вторая ступенька скачка плотности), градиент температуры составлял $0,7^{\circ}\text{C}/\text{м}$. Фитопланктон состоял из *Nitzschia*, кокколитин, перидиней рода *Gymnodinium* и *Phaeocystis*. В этом слое было несколько больше круп-

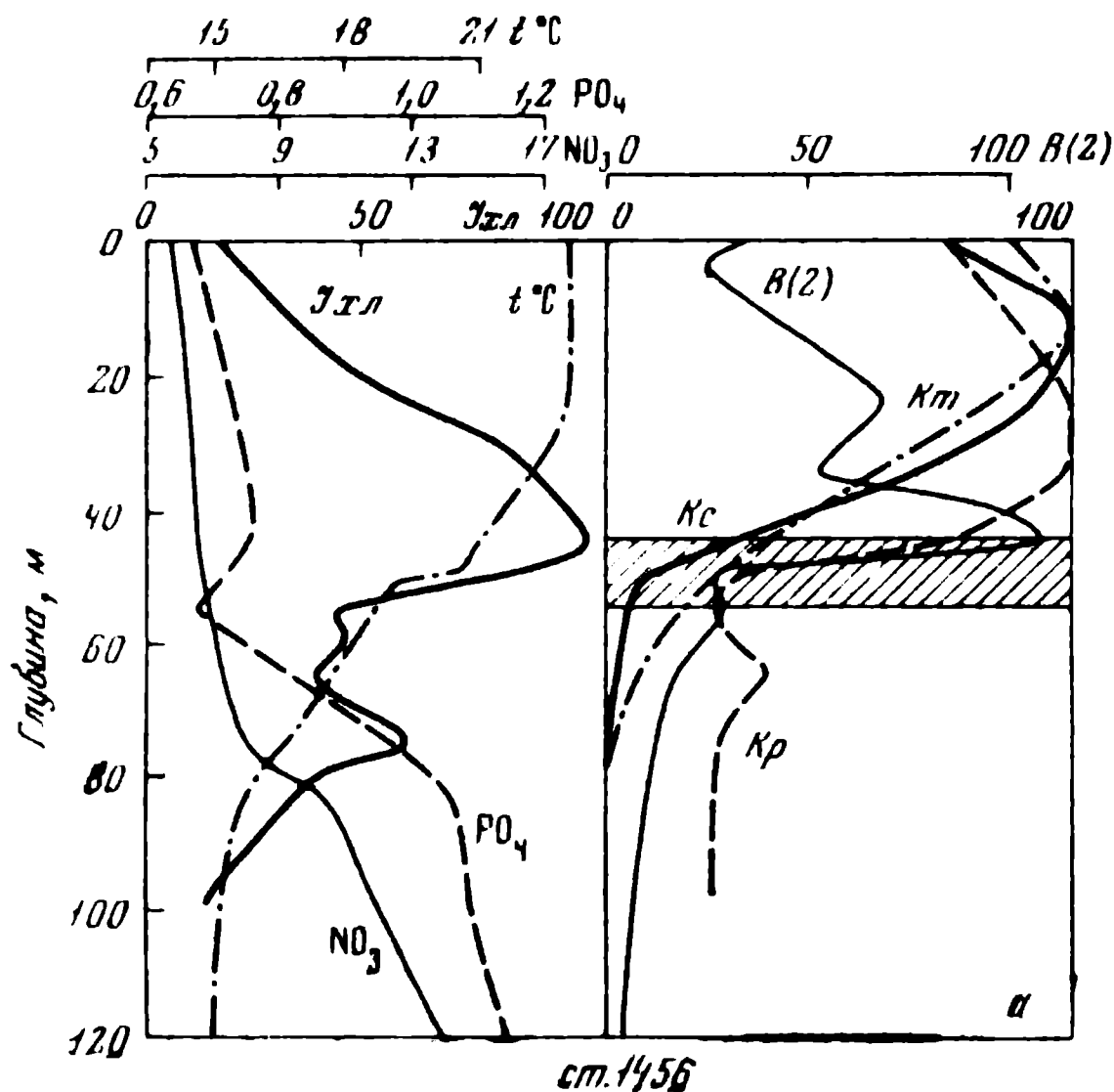
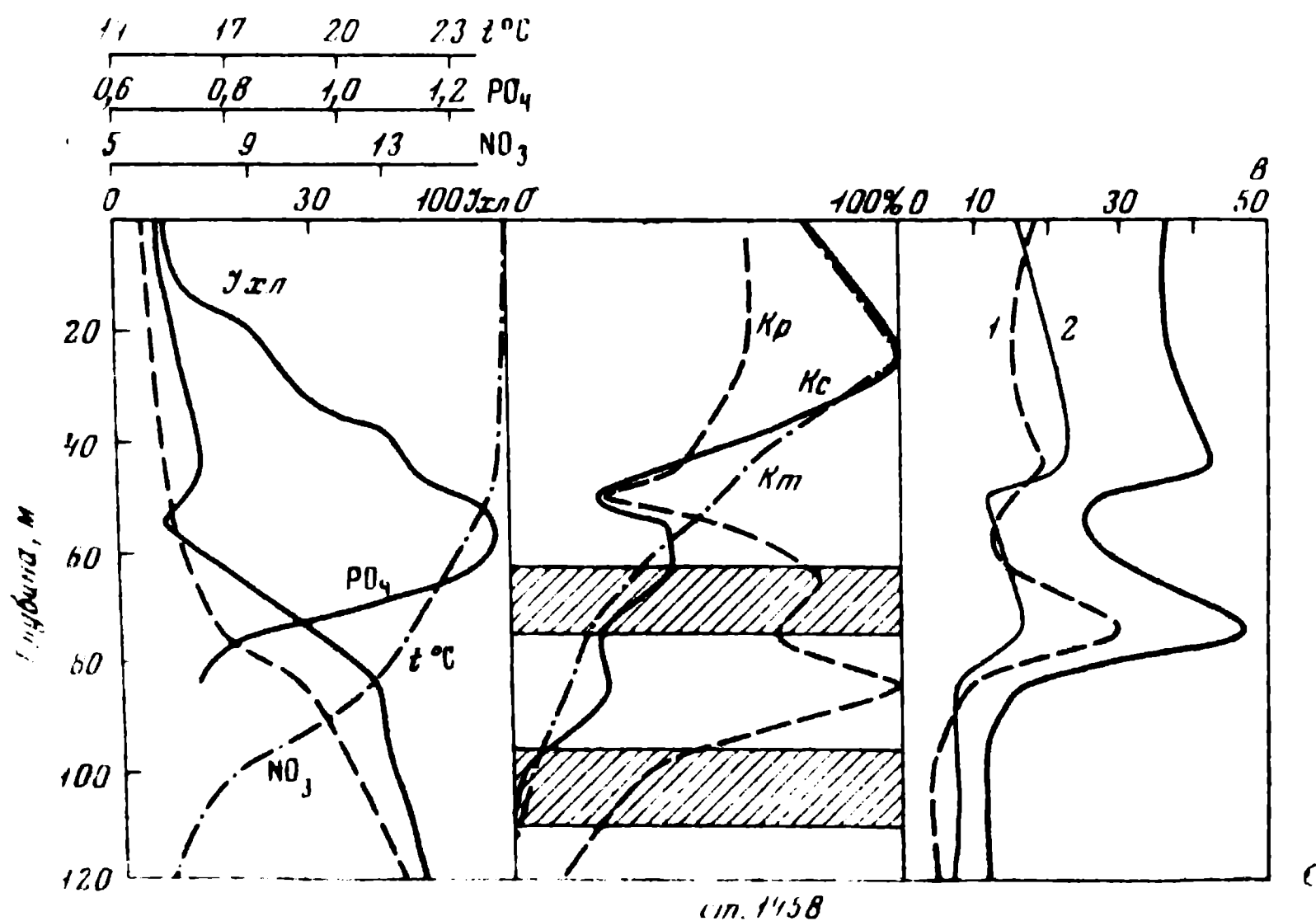


Рис. 8. Показатели вертикальной стратификации водной толщи, структура и продукция сообщества фитопланктона на II (а), III (б) и IV (в) полигонах. Обозначения как на рис. 3

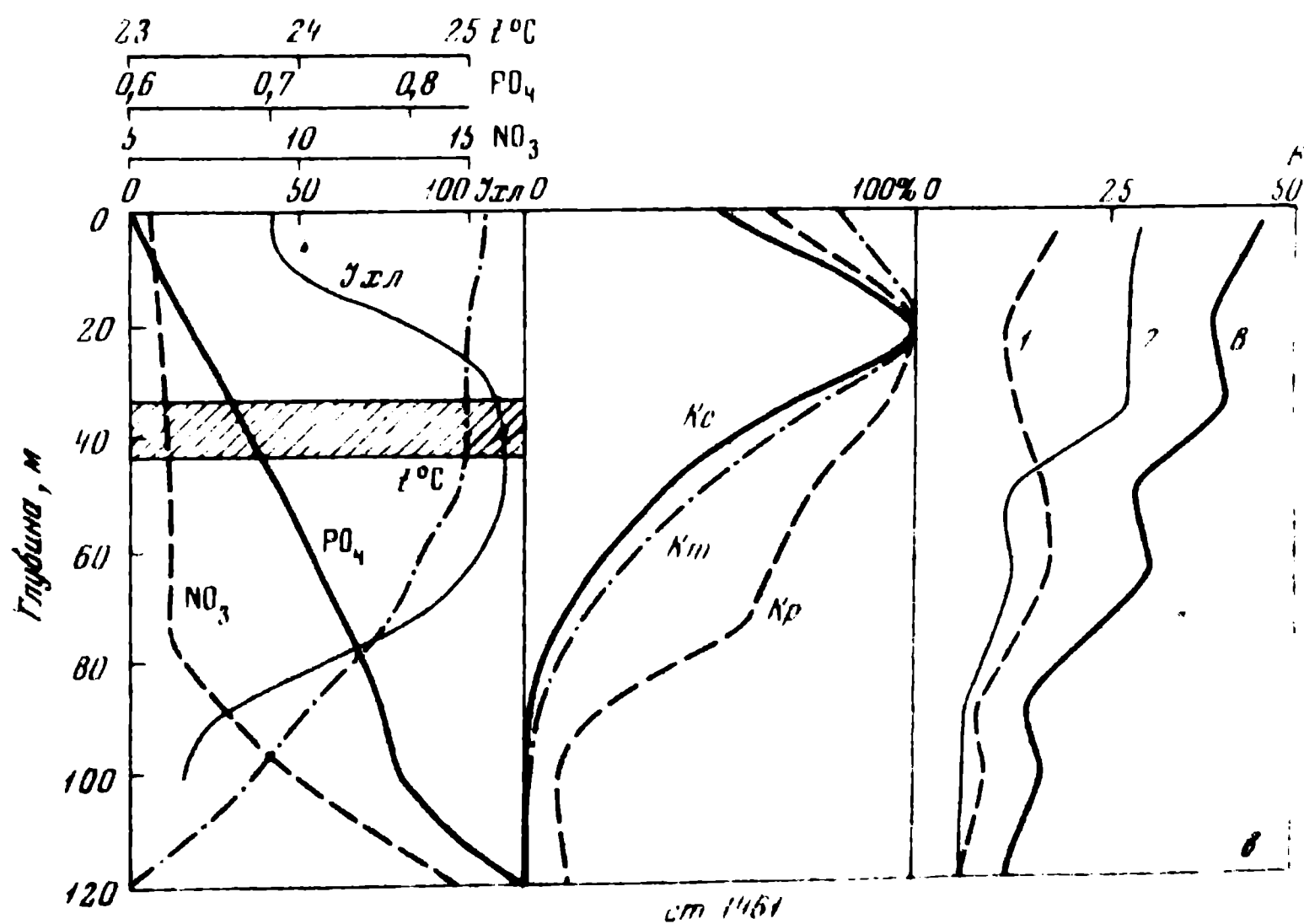


ных форм диатомей и кокколитин, чем в верхнем максимуме, с чем связано увеличение биомассы почти в два раза (рис. 8). Толщина зоны фотосинтеза на II полигоне возросла до 80 м, кривые распределения коэффициента K_p , биолюминесценции и люминесценции хлорофилла имели два основных максимума.

На III и IV полигонах (табл. 2) величина продукции фитопланктона под 1 м² была такой же, как на II полигоне (0,4—0,9 гС/м² в сутки). На промежуточной ст. 1459 (150° з. д.) наблюдалось повышение продукции до 1,3 гС/м² (рис. 6).

Толщина верхнего перемешанного слоя возросла до 50 м на III полигоне и до 110 м на IV, вследствие этого фитопланктон был распределен в толще воды более равномерно, особенно на IV полигоне (рис. 8б, в). Суммарная биомасса под 1 м² снизилась по сравнению со II полигоном в 1,3—1,5 раза (табл. 2). Численно преобладали мелкие формы, проходящие через сито с ячеек 15 мк, биомасса фитопланктона обеих фракций была сходной. В число доминирующих форм фитопланктона на III полигоне входили *Gymnodinium*, *Oxytoxum*, *Nitzschia* и кокколитофорида. По количеству фитопланктона несколько выделяются слои 45 м (первая ступенька слоя скачка плотности) и 75 м. На 45 м доминировали перидиней. Нижний слой повышенной концентрации фитопланктона (75 м) лежал над второй ступенью слоя температурного скачка с высокими градиентами (0,2° С/м). В этом слое доминировали кокколитины и диатомей, главным образом *Nitzschia* и *Chaetoceros*.

На IV полигоне во всем трофогенном слое доминировали кокколитины, за ними по численности следовали диатомей и перидиней, представленные почти равным числом клеток. Численность и биомасса постепенно уменьшались с глубиной. Незначительное увеличение численности на глубине 50 м связано со скоплением кокколитин (16,5·10³ кл/м³, что составляло 75% от общего числа клеток в этом слое). Ввиду незначительного объема клеток кокколитин (~300 мк³) увеличения биомассы



в слое не наблюдалось. Во всех остальных слоях облова кокколитины составляли не более 50%.

На IV полигоне верхний перемешанный слой занимал 110 м. Глубже температура плавно понижалась (градиент температуры $<0,1^{\circ}\text{C}/\text{м}$). Толщина зоны фотосинтеза составляла около 100 м (рис. 8в). Большая толщина зоны фотосинтеза и сравнительно равномерное распределение в ней фитопланктона обеспечивало значительную продукцию под 1 м² (0,4—0,7 гС) и высокий коэффициент удельной продукции.

Результаты измерения первичной продукции на промежуточных станциях между полигонами (рис. 9) показывают, что на ст. 1455 и 1457 на

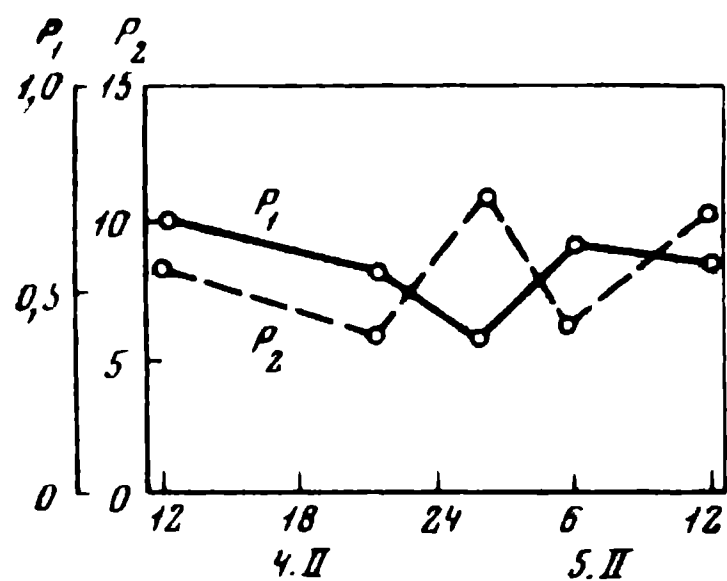


Рис. 9. Колебания продукции фитопланктона за время работ на II полигоне

Обозначения как на рис. 5

глубине верхней части термоклина находился четко выраженный основной максимум концентрации фитопланктона. На ст. 1455 еще сохранялся высокий уровень продукции, характерный для зоны апвеллинга (4,0 гС/м²).

По уровню первичной продукции район экваториальной дивергенции в среднем в 2—3 раза превосходит воды пассатных течений и в 3—5 раз — олиготрофные воды тропических конвергенций и западного дрейфа.

Таблица 2

Средняя численность, биомасса и продукция фитопланктона на полигонах и промежуточных станциях на экваторе

Номер станции и полигона	Положение станций (з. д.), °	Толщина зоны фотосинтеза, м	Продукция за сутки				Численность и биомасса фитопланктона			
			в поверхностном слое, гС/м ²	под 1 м ² , гС			средняя численность в слое 0—110 м, тыс. кл/л	средняя биомасса в слое 0—100 м (сырой вес), мг/м ²	суммарная биомасса под 1 м ² (сырой вес), г/м ²	доля нанофитопланктона в суммарной биомассе, %
				пределы колебаний	средняя за время полигона	число наблюдений				
1454 (I)	97	40	8—140	0,5—6,0	3,15	7	1742	495	49,5	27,8
1455	110	50	52	—	3,96	1	—	—	—	—
1456 (II)	122	80	6,5—10,2	0,34—1,09	0,50	3	33	45	4,5	29,9
1457	130	80	12,1	—	0,96	1	—	—	—	—
1458 (III)	139	100	3,3—11,4	0,20—0,81	0,50	2	25	31	3,1	47,2
1459	150	100	12,0	—	1,30	1	—	—	—	—
1461 (IV)	154	110	5,7—11,5	0,41—0,67	0,48	6	26	30	3,0	47,7

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши данные подтверждают представления о высокой продуктивности района экваториальной дивергенции, обусловленной подъемом вод и уменьшением глубины верхней границы термоклина, что вызывает значительное обогащение зоны фотосинтеза биогенами. В соответствии с предшествующими данными (Desrosières, 1969) уменьшение интенсивности подъема вод и постепенное опускание термоклина ниже границы зоны фотосинтеза по мере продвижения с востока на запад приводит к снижению обилия фитопланктона и величин первичной продукции. По нашим данным, наиболее резкие изменения наблюдались при переходе от I ко II полигону (97° и 122° з. д.). Численность фитопланктона на II полигоне снизилась по сравнению с I более чем в 40 раз, на III и IV она была несколько ниже, чем на II. Изменения биомассы не столь разительны: район I полигона в 11 раз богаче, чем II, и в 16 раз — чем III и IV. Менее резкое изменение биомассы связано с преобладанием на первом полигоне мельчайшей водоросли *Phaeocystis*. Какой-либо закономерности в изменении размеров основных групп водорослей уловить не удалось.

Полученные нами величины численности и биомассы фитопланктона и первичной продукции выше тех, которые приводились ранее. Так, по Семиной (1972), численность фитопланктона в районе 140° з. д. была около 1000 кл/л (батометрические данные для слоя 0—100 м); по нашим данным она в 25 раз выше. Величины первичной продукции в среднем в 1,5—2 раза выше тех, которые приводились ранее. Особенно это касается полученной нами высокой величины фотосинтеза в районе апвеллинга на I полигоне ($3,2 \text{ гС/м}^2$). Причины расхождения сводятся к следующему. Примененный нами метод сбора и фиксации проб обеспечивает большую сохранность клеток и меньшую, причем учитываемую, потерю при фильтрации. Метод предварительного зондирования физических и биологических параметров структуры эвфотической зоны позволяет оценить детали сложного вертикального распределения фитопланктона в стратифицированных водах, провести ловы фитопланктона, и учет K_p на большом числе горизонтов (10—12), а следовательно, с максимальной полнотой определить обилие и продукцию фитопланктона. Ранее же применялись методы определения первичной продукции, основанные на отборе 3—4 проб с глубин, выбираемых в соответствии с освещенностью толщи воды (например, 1, 10, 50, 100% света), а сбор фитопланктона, как правило, проводился по стандартным горизонтам. При таком подходе в условиях стратификации исследователь, как правило, пропускает слои максимумов фитопланктона и недоучитывает большую часть продуцирующей популяции. В итоге получается, что средние величины фотосинтеза у поверхности в районе экваториальной дивергенции в наших опытах и в опытах предшествующих авторов совпадают гораздо лучше, чем величины под 1 м². Так, согласно данным Кинга и др. (King a. oth., 1957), в восточной части дивергенции между 115° и 150° з. д. величины суточного фотосинтеза у поверхности составляли 6—16 мгС/м², что совпадает с нашими данными для соответствующей зоны. И в крайней восточной части дивергенции (97° — 110° з. д.), где подъем вод достигает силы апвеллинга, и, далее на запад наблюдались резкие колебания первичной продукции (рис. 5, 6). Такие колебания в зоне сильного поверхностного течения, видимо, вызываются «проплыванием пятен», отличающихся по уровню развития фитопланктона. Подобная ситуация характерна для районов апвеллинга (Beers a. oth., 1971). В таких биотопах необходимы многосуточные наблюдения и достаточно густая сетка станций. Имеющиеся же в литературе данные

основаны на единичных наблюдениях. Другие причины занижения результатов, полученных предшествующими авторами, при определении первичной продукции заключаются в недоучете потерь фитопланктоном растворенной органики и ошибок, связанных с неправильным определением исходной активности меченого карбоната. Такого рода ошибки были свойственны всем анализам первичной продукции, сделанным с помощью C^{14} , на начальном этапе его применения (Riley, 1972).

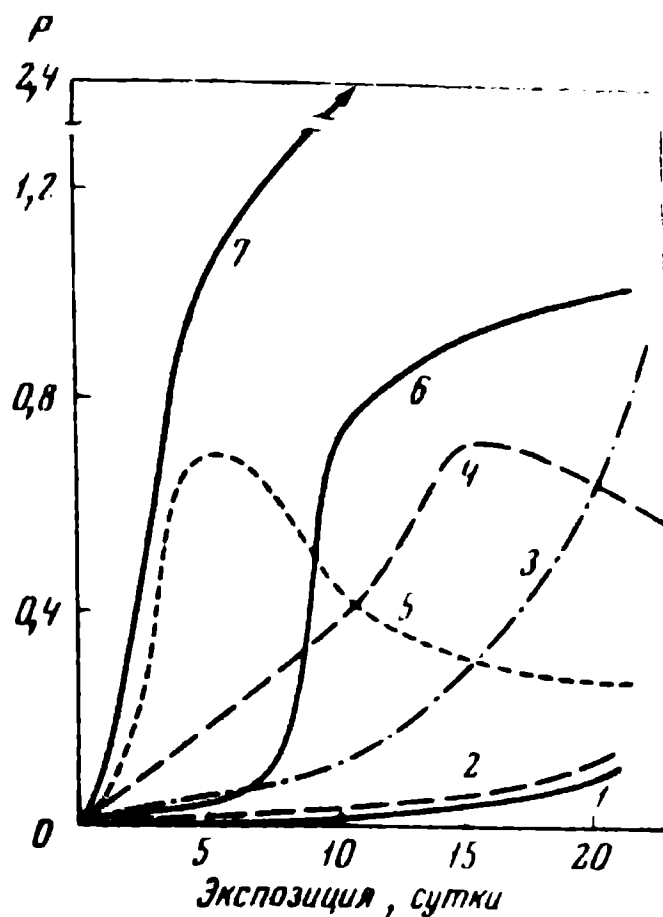
Существенно то, что при, казалось бы, оптимальных для района условиях (высокая концентрация биогенов, изобилие тепла и света) наблюдавшиеся нами величины продукции фотосинтеза ($5-15 \text{ мгС/м}^3$) следует признать низкими. Сам факт постоянного существования высоких концентраций биогенов ($0,6 \text{ мкг-ат Р/л}$) до самой поверхности (рис. 3, 8) — ситуация, неизвестная в других районах океана при прочих равных условиях. Даже в холодных и умеренных водах при температурах $-1,5 + 5^\circ$ и достаточной освещенности наличие биогенов в указанной концентрации обеспечивает бурное весеннее цветение фитопланктона. Величины фотосинтеза даже подо льдом при температуре $-1,8^\circ$ и малой освещенности (2000 лк) достигают 50 мгС/м^3 , а биомасса фитопланктона — $10-15 \text{ г/м}^3$ (наши наблюдения). Такое бурное развитие приводит к полному поглощению запаса биогенов из верхнего слоя воды в течение 15—25 дней, что наблюдается, например, в Японском море уже в июне, сразу после образования термоклина. Скорость размножения фитопланктона (коэффициент P/B) на экваториальном разрезе была наиболее высока на II—IV полигонах, где средняя продукция и биомасса фитопланктона значительно ниже, чем на I полигоне. Можно предположить, что массовое развитие фитопланктона на экваториальной дивергенции лимитируется факторами, обусловленными гидрологической структурой эвфотического слоя, в пределах которого проходит течение Кромвелла. Возможно, это мощное течение уносит часть популяции фитопланктона за пределы зоны фотосинтеза, что, наряду с выеданием фитопланктона зоопланктоном, приводит к интенсивной эксплуатации сообщества и тем самым поддерживает его в начальной стадии зрелости. Об этом, в частности, свидетельствуют высокие коэффициенты P/B фитопланктона и относительно слабое развитие бактериопланктона. Однако, существование четких скоплений фитопланктона ниже верхней границы течения Кромвелла, например, на I полигоне, где верхняя граница течения проходила на 10 м, не подтверждает этой гипотезы (хотя и не отвергает ее целиком).

Можно полагать, что определенным фактором, ограничивающим развитие фитопланктона, в «молодых» водах дивергенции, является недостаток органических комплексов железа, витаминов и других органических метаболитов, которые способствуют росту фитопланктона и появляются в воде при ее «созревании», после развития микрофлоры. На значение такого рода фактора в апвеллингах указывали, в частности Барбер и Райтер (Barber, Ryther, 1969). Выполненный нами эксперимент с водой из района экваториальной дивергенции (рис. 10) показал, что добавка комплекса железа и витамина B^{12} оказывает в первые дни эксперимента сильнейшее стимулирующее влияние на развитие фитопланктона. Это говорит в пользу реальности ограничивающего действия фактора, «молодости воды».

Факт наличия слоев повышенной концентрации фитопланктона в районе дивергенции, где высокая концентрация биогенов сохраняется вплоть до поверхности, показывает, что, кроме известного механизма формирования слоев, действующего в пассатной зоне и основанного на балансе светового и биогенного лимитирования, возможен и другой

Рис. 10. Влияние добавок на развитие фитопланктона в воде (ст. 1461)

1, 2 — контроль; 3 — добавлены PO_4 (2 мг/л) и NO_3 (10 мг/л); 4 — смесь микроэлементов; 5 — микроэлементы+витамины B^{12} ; 6, 7 — биогены+микроэлементы+витамины B^{12} . По оси ординат — интенсивность усвоения C^{14} (P, мг/Сл). В опытах 1 и 6 — естественная популяция фитопланктона, в опытах 2—6 и 7 — порция отмытой от среды взвеси *Peridinium* (10 тыс. кл/л). Опыты проводили в 20-литровых бутылках



механизм. В этом случае основным фактором, способствующим формированию слоев максимумов фитопланктона, является, очевидно, градиент плотности. Фитопланктон концентрируется у верхней границы слоя скачка плотности или у основания ступенек в слое скачка.

ЛИТЕРАТУРА

- Гительзон И. И., Левин Л. А., Шевырнов А. П., Утюшев Р. Н., Артемкин А. С. 1971. Батифотометрическое зондирование пелагиали и возможности его применения для исследования пространственной структуры биоценоза. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Сапожников В. В., Мокеевская В. В. 1966. Органический и неорганический фосфор. — Тихий океан, т. 3. Химия Тихого океана, М., «Наука».
- Семина Г. И. 1972. Фитопланктон Тихого океана. Докт. дисс. М.
- Сорокин Ю. И. 1959. Определение продуктивности фотосинтеза фитопланктона в водной толще с помощью C^{14} . — Физиология растений, 6, № 1.
- Сорокин Ю. И. 1971. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Austin T. S. 1960. Oceanography of the east central equatorial Pacific as observed during expedition Eastropic. — Fish. Bull. U. S., 60, № 168.
- Barber R. T., Ryther J. H. 1969. Organic chelators as factor affecting primary production in Cromwell Current upwelling. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 3, № 2.
- Beers J. B., Stevenson M. R., Eppeley R. W. 1971. Plankton populations and upwelling off the coast of Peru, June, 1969. — Fish. Bull. U. S., 69, № 4.
- Blackburn M., Laurs R. M., Owen R. W., Zeitzschel B. 1970. Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton and microplankton in Eastern tropical Pacific. — Mar. Biol., 7, № 1.
- Brandhorst W. 1958. Thermocline topography, zooplankton standing crop and mechanism of fertilisation in the eastern tropical Pacific. — J. Cons. Internat Expl. Mer., 24, № 8.
- Desrosières R. 1969. Surface macrophytoplankton of the Pacific Ocean along the equator. — Limnol. and Oceanogr., 14, № 4.
- King J. E. 1958. Variation in abundance of zooplankton and forage organisms in the Central Pacific in respect to the equatorial upwelling. — Proc. 9th Pacific Sci. Congr., vol. 16.
- King J. E., Austin T. E., Doty M. S. 1957. Preliminary report on expedition Eastropic — Spec. Sci. Rept. Fisheries, U. S. Fish. Wildl. Serv., № 201.
- Lemasson L., Piton B. 1969. Le contrecourant Cormwell et la distribution verticale de quelques propriétés physicochimiques des eaux équatoriales. — Cah. O. R. S. T. O. M., sér. Océanogr., 7, № 1.
- Owen R. W., Zeitzschel B. 1970. Phytoplankton production: seasonal change in the oceanic eastern tropical Pacific. — Mar. Biol., 7, № 1.

- Riley G. A.* 1972. Patterns in marine ecosystems.— Ecosystems, structure and functions. Oregon State Univ. Press Corvallis.
- Sorokin Ju. I.* 1973. Data on biological productivity in the western tropical Pacific Ocean — Mar. Biol., 20, № 3.

**PRIMARY PRODUCTION AND PHYTOPLANKTON IN THE AREA
OF EQUATORIAL DIVERGENCE
IN THE EASTERN PART OF THE PACIFIC OCEAN**

**Yu. I. Sorokin, I. N. Sukhanova, G. V. Konovalova,
E. B. Pavelyeva**

S u m m a r y

A description is given of methods for the determination of primary production and of a new method of collecting and working up phytoplankton samples, used during 17th cruise of the R/V «Akademik Kurchatov». Aimed hauls made it possible to assess the abundance and production of phytoplankton. The values obtained for numerical abundance, biomass and primary production exceed by far those reported by earlier authors. Especial attention was given to the influence of hydrological structure and water dynamics, in particular of the Cromwell Current, which upper boundary lies within the euphotic zone, on the structure of phytocoenosis. The causes of an incomplete utilization of nutrients by phytoplankton in the surface layer are discussed. Two hypotheses are suggested in explanation of this phenomenon: a) an outflow of cells carried by the Cromwell Current beyond the limits of zone of photosynthesis, coupled with the effect of the grazing by zooplankton, and b) a deficit of organic iron complexes, vitamins and other organic metabolites in the «young waters» of the divergence. The vertical distribution of phytoplankton gives grounds to consider the density gradient as the basic mechanism of the formation of maxima layers.

СКОРОСТЬ РОСТА ФИТОПЛАНКТОНА В ЭКВАТОРИАЛЬНОМ РАЙОНЕ ТИХОГО ОКЕАНА

З. З. Финенко, Л. А. Ланская

Определения первичной продукции в океане, в основном, базируются на измерениях скорости фотосинтеза, которые позволяют оценить суммарную продукцию фитопланктона. Удельная скорость синтеза органического вещества отдельными видами или фитопланктоном в целом остается при этом неизвестной. Цель настоящей работы состояла в том, чтобы сравнить скорость роста отдельных видов и естественных популяций фитопланктона в районах, различающихся по уровню первичной продукции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор данных проводился в январе-марте 1974 г. в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов», на 3 станциях вдоль экватора от 97 до 155° з. д. и на 4 станциях в районе перуанского апвеллинга. Для оценки скорости роста естественных популяций фитопланктона использовали биомассу фитопланктона и скорость фотосинтеза.

Биомассу фитопланктона измеряли радиоуглеродным методом по схеме Эрпли (Erpley, 1968). Метод основан на том, что при сохранении постоянства скорости роста фитопланктона в течение эксперимента синтез органического вещества, а, следовательно, и ассимиляция углерода водорослями должна быть пропорциональна количеству клеток

$$P_0 = \frac{\Delta P_1}{\Delta P_2 - 2\Delta P_1} \quad (1)$$

где P_0 — биомасса фитопланктона, мгС, ΔP_1 и ΔP_2 — количество ассимилированного углерода за время t_1 и t_2 . Точность определения биомассы фитопланктона по этой схеме определяется точностью измерений ΔP_1 и ΔP_2 . Если эти величины измеряются с ошибкой 5%, то биомасса фитопланктона оценивается с точностью ниже 20%, а когда точность определения ΔP_2 примерно в два раза выше, чем ΔP_1 , что наблюдалось при наших исследованиях, то биомасса оценивается с точностью около 40%. Кроме того, точность определения биомассы фитопланктона зависит от постоянства константы скорости роста (μ) фитопланктона в экспериментальных сосудах в течение опыта. Например, если ΔP_2 уменьшается в течение второго срока экспозиции всего на 10%, то P_0 будет завышено по сравнению с истинным значением примерно на 20%, если ΔP_1 увеличивается на 10%, то P_0 будет примерно настолько же занижено (Erpley, 1968). Очевидно, что постоянство μ в течение опыта будет соблюдаться только при оптимальных для развития фитопланктона условиях. Для создания таких условий в экспериментальные сосуды добавляли питательную среду с таким расчетом, чтобы содержание биогенных элементов примерно на порядок превышало их содержание в морской воде. Температура в опыте поддерживалась постоянной, той, которая наблю-

далась на поверхности. Условия освещения подбирались экспериментально. Были поставлены специальные опыты с целью проследить кинетику ассимиляции меченого углерода при разных интенсивностях света. Опыты были проведены с поверхностной водой, обогащенной питательными элементами. Скорость ассимиляции меченого углерода измеряли через 6, 12, 24, 48 и 96 часов. При относительно высокой интенсивности света ассимиляция углерода фитопланктоном была постоянной только в первые часы, а затем начинала снижаться (рис. 1). С уменьшением освещенности ниже насыщающей интенсивности света

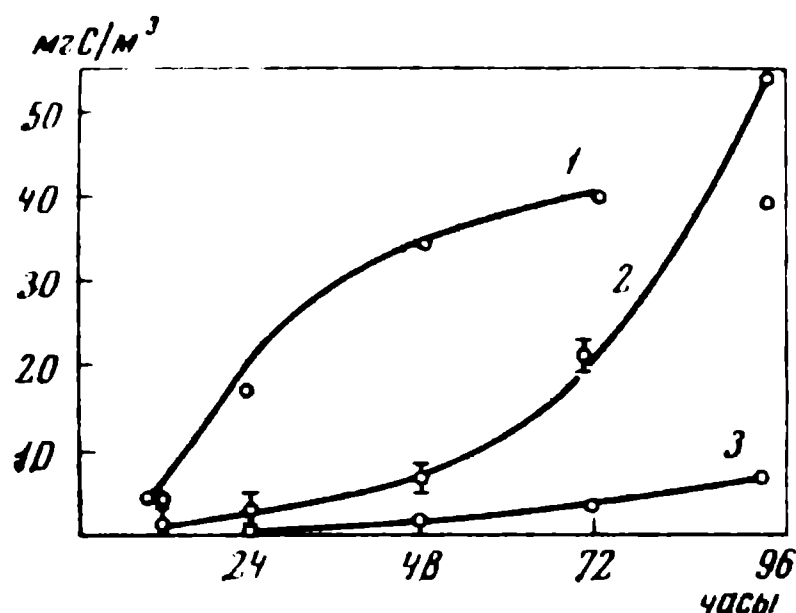


Рис. 1. Кинетика ассимиляции меченого углерода в обогащенных пробах морской воды при разных интенсивностях света

1 — 0,16; 2 — 0,06; 3 — 0,03 кал/см²/мин

константа скорости ассимиляции радиоуглерода оставалась постоянной в течение 3—4 суток. При самой низкой интенсивности света ассимиляция углерода фитопланктоном также увеличивалась по экспоненте, но с очень малым ускорением. Поэтому для экспозиции проб при определении биомассы фитопланктона была выбрана интенсивность света 0,06 кал/см²/мин¹, при которой ассимиляция углерода фитопланктоном увеличивалась по экспоненте с более высокой скоростью, что позволило сократить длительность опыта до 2 сут.

Скорость роста фитопланктона вычисляли по формуле:

$$\mu = \frac{3,32}{t} \lg \left(\frac{P_0 + \Delta P}{P_0} \right), \quad (2)$$

где t время, час, P_0 — начальная биомасса, мгС, ΔP — увеличение биомассы за время t , т. е. скорость фотосинтеза, мгС.

Для определения скорости фотосинтеза в склянки, заполненные водой с разных горизонтов, вносили 0,3 мл раствора $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$. Активность вносимого раствора составляла, в зависимости от концентрации фитопланктона, $1\text{—}4 \cdot 10^6$ имп/мин на склянку объемом 250 мл. Склянки экспонировали в течение 2 часов при разных интенсивностях света в лаборатории в прозрачной водяной бане при постоянной температуре. Пробы освещали снизу лампами типа ДРЛ разной мощности со спектром, близким к фотосинтетической радиации. После экспозиции проб фитопланктон концентрировали фильтрацией через мембранные фильтры с размером пор 1,0—1,2 мк. Определение исходной активности производили по инструкции (Методическое пособие, 1960).

При определении биомассы фитопланктона скорость фотосинтеза измеряли в пробах морской воды, предварительно профильтрованных через газ с ячейей 150 мк, чтобы избавиться от крупного зоопланктона. В пробу добавляли радиоактивный раствор и питательные элементы, затем экспонировали ее лаборатории при круглосуточном освещении. После 1 и 2 суток экспозиции из пробы объемом 2,5—3 л, в которой измеряли скорость фотосинтеза, отбирали аликвоты по 200 мл. Параллельно измеряли поглощение углерода фитопланктоном и бактериями в

затемненных склянках. Все определения выполняли в 2—3-кратной повторности.

Для определения скорости роста отдельных видов водорослей были выделены альгологически чистые культуры из тропических районов Тихого и Атлантического океанов. Водоросли отбирали из сетных проб под биноклем и промывали в стерильной морской воде. Отобранные клетки или цепочки переносили в чашки Петри с питательным раствором, которые выставляли на дневной рассеянный свет. Через 3—5 дней при отсутствии загрязнения другими видами часть содержимого переливали в колбы, в которые добавляли свежий питательный раствор. В дальнейшем, по мере нарастания культуры, делали пересевы через 1—2 суток. Для измерения скорости роста клетки поштучно переносили в 20 мл склянки со свежим питательным раствором, которые экспонировали в течение суток при разных интенсивностях света. Использовали специальный инкубатор, в котором с помощью нейтральных стеклянных светофильтров ослабляли свет до интенсивности 6—85% естественной. Скорость роста водорослей рассчитывали по уравнению:

$$\lg N_t = \lg N_0 + \mu t,$$

где N_0 — начальная численность клеток, N_t — численность клеток через сутки, μ — константа скорости роста.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Измерения биомассы фитопланктона проведены на 3 станциях вдоль экватора (табл. 1). Биомасса фитопланктона постепенно уменьшалась с востока на запад. На первой станции, в 300 милях к западу от о-вов Галапагос, содержание органического углерода в фитопланктоне Южного пассатного течения составляло в среднем 21,2 мгС/м³, на последней оно уменьшилось до 3,5 мгС/м³. Аналогичные, хотя и не столь резкие изменения отмечены и в водах течения Кромвелла. Одновременно с уменьшением биомассы наблюдалось заглубление максимума фитопланктона, который был приурочен к верхней границе течения Кромвелла.

В районе перуанского апвеллинга измерения проведены на 4 станциях. Район прибрежного апвеллинга был расположен между Чикама и Пакасмайо. Его положение было установлено по падению поверхностной температуры воды до 16,5—18° (Федоров и др., 1975). На ст. 1465, расположенной на северной окраине холодного пятна, ближе всего к берегу (глубина 25 м) биомасса фитопланктона в верхнем 10-метровом слое составляла 30—165 мгС/м³ (рис. 2). Всего в нескольких милях от места максимального подъема вод концентрация органического углерода

Т а б л и ц а 1

Биомасса фитопланктона в экваториальных водах (средняя для слоя мгС/м³)

Ст. 1454	Ст. 1456	Ст. 1461
Южное пассатное течение		
0—20 м 21,2	0—40 м 6,7	0—40 м 3,5
Течение Кромвелла		
20—100 м 8,0	40—100 м 4,0	40—100 м 4,2

в результате развития фитопланктона резко возросла, достигнув 1000 мгС/м^3 и $15,4 \text{ гС}$ под 1 м^2 фотосинтетической зоны. В дальнейшем по мере удаления от центра пятна биомасса водорослей постепенно уменьшалась и на его периферии составила $1,6 \text{ гС/м}^2$.

Скорость роста естественных популяций фитопланктона на экваториальном разрезе определена на 3 станциях. Для измерений использованы пробы воды с разных глубин, в которых параллельно были определены биомасса фитопланктона и скорость фотосинтеза при разных интенсивностях света (рис. 3). При оптимальных условиях освещения максимальная скорость роста фитопланктона с разных глубин эвфотической зоны различалась незначительно — $1,3\text{—}2$ деления за сутки. Водоросли, обитающие в нижних слоях эвфотической зоны, делились с той же скоростью, как и из поверхностных горизонтов, хотя в первом случае

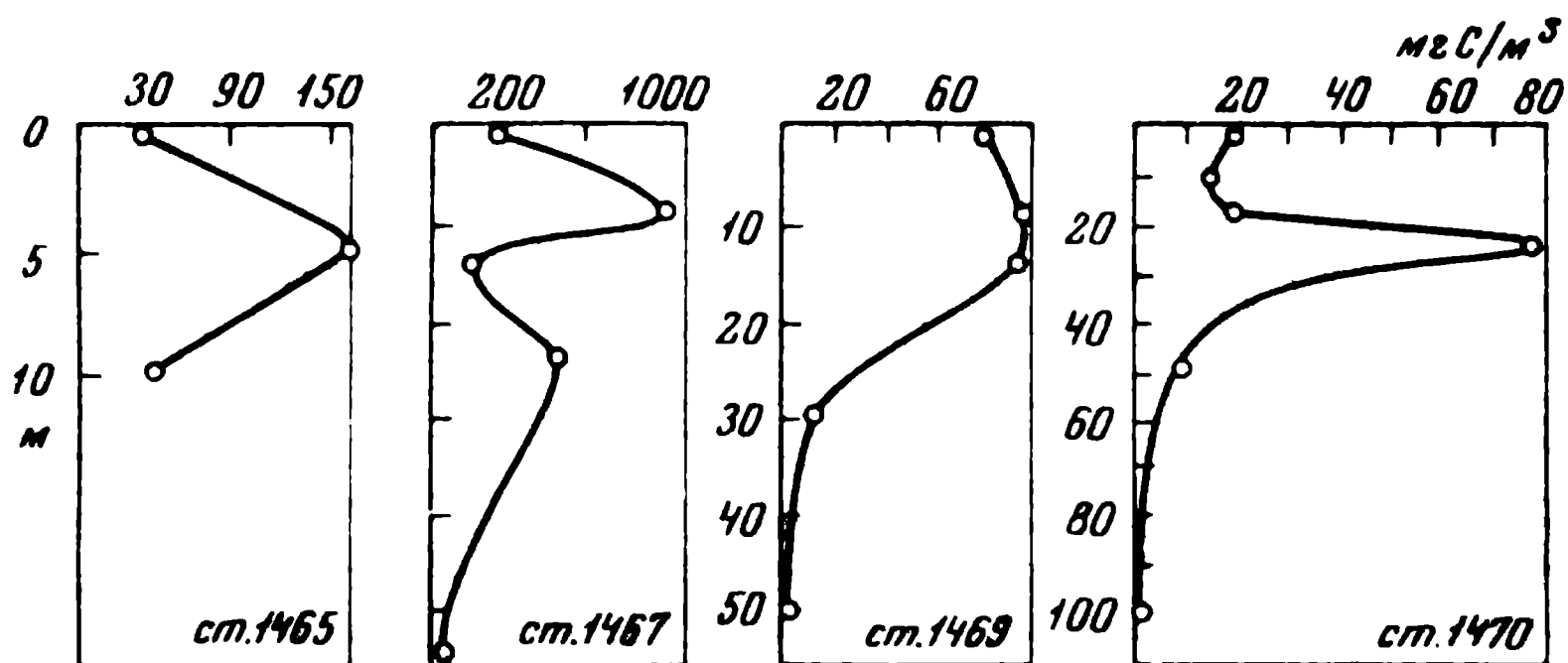


Рис. 2. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в районе перуанского апвеллинга

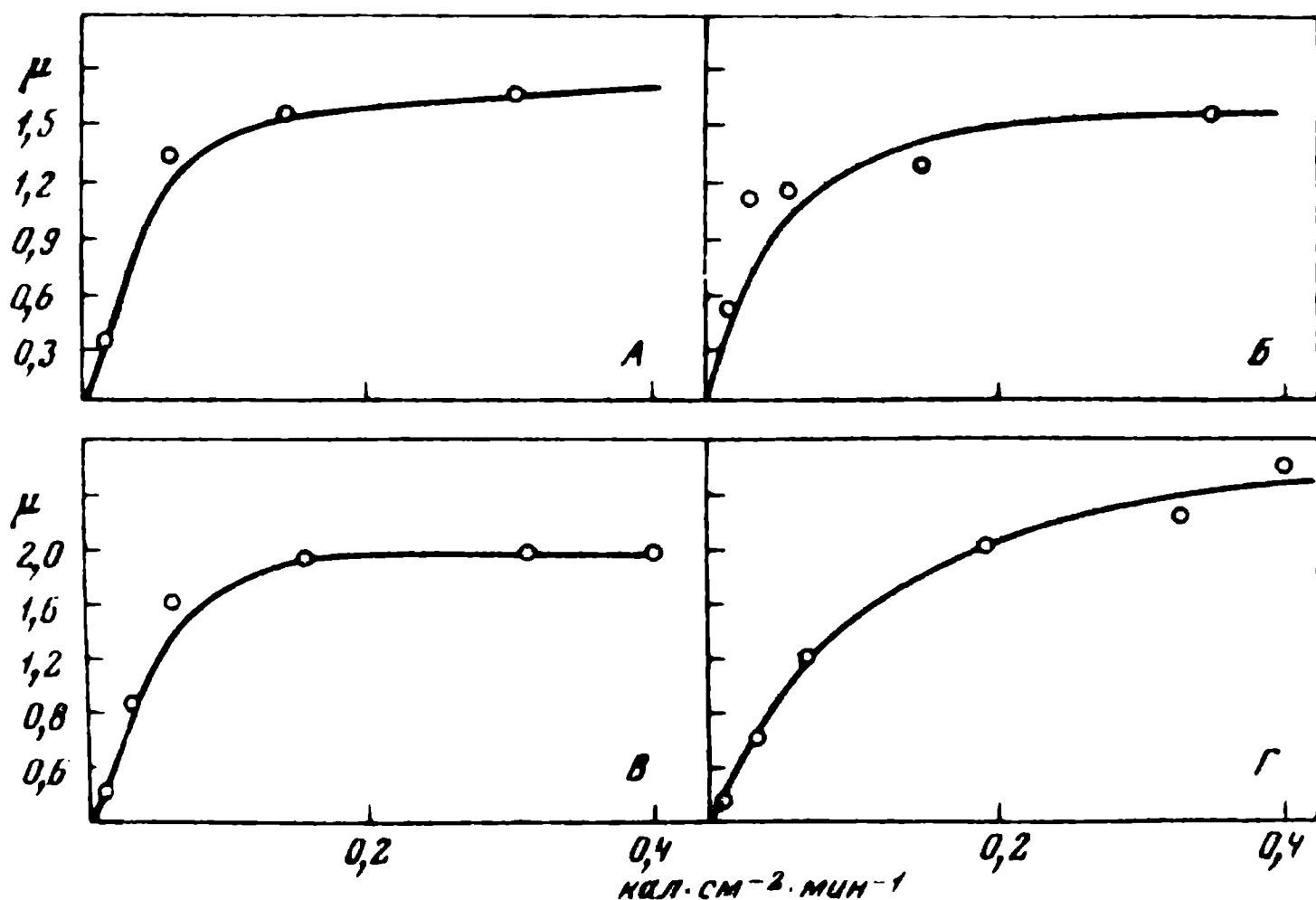


Рис. 3. Зависимость константы скорости роста фитопланктона от освещенности в экваториальных водах

А — ст. 1461, 0 м; Б — ст. 1461, 90 м; В — ст. 1456, 0 м; Г — ст. 1454, 18—20 м

она достигалась при интенсивности света около 0,05, а во втором — 0,1 кал/см²/мин физиологически активной радиации (ФАР), т. е. эффективность утилизации света глубинным фитопланктоном значительно выше.

В районе перуанского апвеллинга не проводилось одновременных измерений биомассы фитопланктона и скорости фотосинтеза. Поэтому для расчета скорости роста фитопланктона были использованы данные по суточным величинам первичной продукции (Сорокин и др., 1975). Самая высокая скорость роста фитопланктона отмечена в самой холодной точке исследованного пятна, где она составила для эвфотической зоны (0—10 м) 1,75, а в слое максимального фотосинтеза (на поверхности) около 4,5 деления за сутки. На последующих станциях, за исключением ст. 1469, скорости роста водорослей в среднем для эвфотической зоны и глубины максимального фотосинтеза уменьшились примерно вдвое и сравнимы с величинами, измеренными в экваториальных водах (табл. 2).

Опыты по определению скорости роста отдельных видов водорослей проводили через 15—30 дней после их изоляции из планктона. Максимальная скорость деления — 3—4 раза за сутки — отмечена у *Ditylum brightwellii*, *Streptotheca thamensis* и *Chaetoceros socialis*, изолирован-

Таблица 2

Биомасса и скорость роста фитопланктона в слое фотосинтеза в районе перуанского апвеллинга

Номер станции	Дата	Толщина слоя фотосинтеза, м	Продукция фитопланктона гС/м ³ /сут (Сорокин и др., 1975)	Биомасса фитопланктона, г/м ³	Максимальная суточная скорость роста
1465	28.I	0—10	2,4	1,0	1,75
1467	1.III	0—25	8,2	9,0	0,92
1469	2.III	0—50	1,4	2,3	0,26
1470	3.III	0—50	1,3	1,3	1,00

Таблица 3

Скорость роста водорослей, изолированных из планктона тропических районов Атлантического и Тихого океанов (за сутки)

Вид	Изолированы из моря	Поставлены в опыт	I_K кал/см ² /мин ФАР	Максимальная суточная скорость роста
<i>Ditylum brightwellii</i>	29.XII 1973	8.I 1974	0,08	3,10
<i>Thalassiosira aestivalis</i>		10.I	0,05	0,93
<i>Streptotheca thamensis</i>		12.I	0,05	3,50
<i>Chaetoceros socialis</i>	14.I 1974	14.I	0,01	4,15
<i>Gyrodinium fissum</i>	5.I	16.I	0,14	1,5
<i>Stephanopyxis palmeriana</i>	28.XII 1973	18.I	0,15	1,66
<i>Rhizosolenia stollerfothii</i>		20.I	0,14	2,32
<i>Thalassiosira desiplens</i>	14.I 1974	22.I	0,21	0,83
<i>Coscinodiscus sp.</i>		27.I	0,19	1,0
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	24.I	29.I	0,08	2,68
<i>Bacteriastrium hyalinum</i>	28.XII 1974	31.I	0,12	2,30
<i>Chaetoceros peruviannus</i>	24.I 1974	4.II	0,04	2,45
<i>Rhizosolenia robusta</i>	18.I	8.II	0,21	1,33
<i>Thalassiothrix delicatula</i>	24.I	14.II	0,07	2,26

ных из планктона у м. Кап-Блан в Атлантике (табл. 3). У диатомовых, изолированных из экваториальных вод Тихого океана, максимальная скорость роста составляла 0,8—2,5 деления за сутки. С увеличением интенсивности света рост водорослей во всех опытах увеличивался, достигая максимума при 0,01—0,21 кал/см²/мин ФАР. При дальнейшем усилении света до 0,3 кал/см²/мин скорость роста водорослей становилась постоянной или незначительно повышалась. В среднем для 14 видов водорослей константа скорости роста оказалась равной 2, а световое насыщение — 0,1 кал/см²/мин. Последняя величина совпадает с отмеченной для естественных популяций фитопланктона из верхних слоев фотосинтетической зоны.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

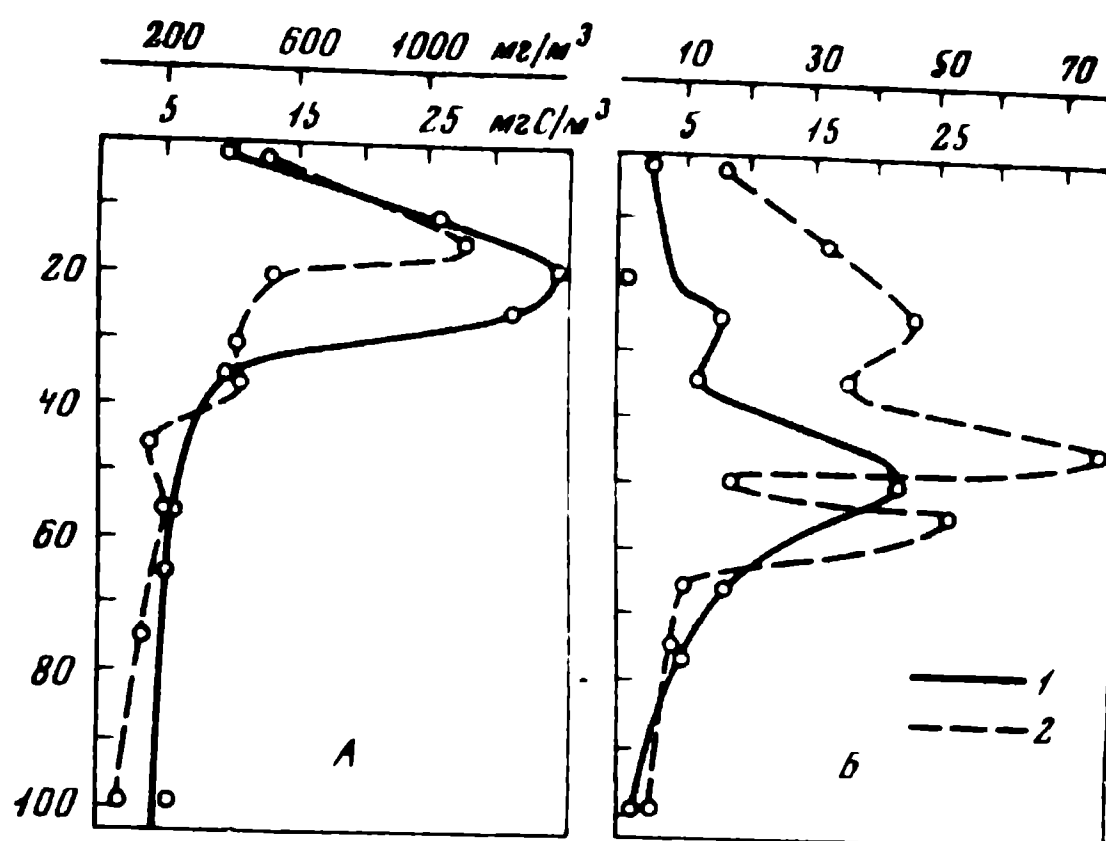
Содержание фитопланктона в верхнем слое зависит от соотношения между скоростью роста фитопланктона, оседанием и смертностью клеток, от скорости разбавления поверхностной воды водой из глубинных слоев, от интенсивности выедания водорослей зоопланктоном. Влияние этих процессов, идущих с различной скоростью в разных районах океана, вызывает заметную пространственную неоднородность распределения фитопланктона.

Биомасса фитопланктона на экваториальном разрезе при продвижении с востока на запад уменьшается с 1,23 до 0,26 гС/м². Биомасса фитопланктона, измеренная на тех же станциях прямым счетом клеток с последующим пересчетом на биомассу, изменялась от 53,7 до 4,3 г/м² (Сорокин и др., 1975). Таким образом, по измерениям радиоуглеродным методом биомасса изменялась в 5, а при прямом счете — более, чем в 10 раз. Еще большие различия наблюдаются, если сравнить определенные разными методами величины биомассы, на отдельных глубинах (рис. 4). Это отчасти может быть объяснено отсутствием прямой пропорциональности между объемами клеток и содержанием в них углерода. Исследования на культурах морских планктонных водорослей показали, что удельное содержание углерода в сильной степени зависит от систематического состава и, особенно, размеров клеток (Mullin a. oth., 1966; Strathmann, 1967). Удельное содержание углерода в мелких клетках примерно в 25 раз выше, чем в самых крупных. Расчеты показывают, что доля углерода в общей биомассе фитопланктона в слое 0—150 м в экваториальных водах составляет 2—10%, в среднем 6%.

Полученные в рейсе данные по количественному составу пигментов (Кобленц-Мишке, Семенова, 1975) позволили рассчитать соотношение между органическим углеродом и содержанием хлорофилла «а» в фитопланктоне (С : Хл_а). Это отношение в планктоне Южного пассатного течения на экваториальном разрезе составляло 25—36, в среднем 30 (7 определений). В районе перуанского апвеллинга в верхнем перемешанном слое оно составляло 20—68. Максимальное содержание хлорофилла «а» в фитопланктоне (2,5% от органического вещества) наблюдалось на станции с максимальным подъемом глубинных вод, на последующих станциях оно было в 2—3 раза меньше. В среднем для района отношение С : Хл_а — 39. В нижних слоях эвфотической зоны в экваториальных водах и в районе перуанского апвеллинга отношение С = Хл_а составляло 15—25. Литературные данные о содержании хлорофилла «а» в естественных популяциях фитопланктона малочисленны. В водах Перуанского течения (Lorenzen, 1968) отношение С : Хл_а 34—64, в среднем 40,5, а в районе подъема вод у берегов юго-западной Африки (Hobson, 1971) — 41,5. Эти величины достаточно близки к полученным

Рис. 4. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона, измеренной по C^{14} (1) и по прямому счету клеток (2)

А — ст. 1454, Б — ст. 1456



нами. По данным Эппли (Erpley, 1968), отношение $C : Хл.$ в водах с достаточным количеством биогенных элементов составляет в среднем 33, в бедных — 98, т. е. при недостатке минеральных элементов относительное содержание хлорофилла «а» в фитопланктоне понижается примерно втрое. Аналогичные результаты были получены и для отдельных видов водорослей, выращиваемых при разном содержании биогенов (McAllister a. oth., 1964; Финенко и др., 1971; Thomas, Dodson, 1972). На основании приведенных выше данных можно заключить, что развитие фитопланктона в экваториальных водах не ограничено условиями минерального питания. На это указывают также результаты измерений скорости роста фитопланктона: только на станции с максимальным подъемом глубинных вод в районе перуанского апвеллинга она была заметно выше, чем в экваториальных водах. На остальных станциях перуанского апвеллинга, несмотря на значительные различия в биомассе и продукции фитопланктона, максимальная скорость роста оказалась примерно одинаковой — 1,5—2, а для всего фотосинтетического слоя — 0,8—1,5 деления за сутки. Содержание неорганических соединений азота и фосфора в большинстве случаев было выше тех, которые лимитируют скорость роста фитопланктона (Сапожников, 1975а, б).

Полученные результаты по скорости роста фитопланктона близки к наблюдавшимся у берегов юго-западной Африки (Hobson, 1971), где максимальные суточные величины коэффициента P/V в большинстве случаев находились в пределах 0,4—1,6 и только на отдельных станциях достигала 2,6—3,1. Близкая величина (1,5) зафиксирована в водах Перуанского течения (Logezep, 1968), в то время как в олиготрофных водах тропической восточной части Тихого океана константа скорости роста поверхностного фитопланктона значительно меньше — 0,27—0,36 (Thomas, 1970).

Таким образом, данные по скорости роста фитопланктона и удельному содержанию хлорофилла «а» показывают, что в экваториальных водах и в районе перуанского апвеллинга фитопланктон находился примерно в одинаковых условиях минерального питания. Несмотря на уменьшение биомассы фитопланктона вдоль экватора с востока на запад, скорость его роста оставалась примерно на одном уровне. Подобная ситуация может наблюдаться при неравномерном изъятии части фитопланктона из пределов эвфотической зоны. Скорость течения Кромвелла вдоль экватора с запада на восток уменьшается. В результате

максимальное турбулентное перемешивание и наибольшая толщина слоя воды, который оно захватывает, наблюдались на западных станциях. Вполне вероятно, что на западе разреза часть фитопланктона могла выноситься турбулентным перемешиванием за пределы эвфотической зоны, в результате чего в фотосинтетическом слое происходило заметное уменьшение концентрации фитопланктона.

ЛИТЕРАТУРА

- Кобленц-Мишке О. И., Семенова М. А. 1975. Пигменты фитопланктона мезотрофных и эвтрофных районов тропической Пацифики. Наст. сб.
- Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. Минск, Изд-во АН БССР.
- Сапожников В. В. 1975а. Трансформация соединений азота в экваториальной Пацифике. Наст. сб.
- Сапожников В. В. 1975б. Генетические компоненты вертикального распределения фосфора. Наст. сб.
- Сорокин Ю. И., Суханова И. Н., Коновалова Г. В., Павельева Е. Б. 1975. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. Наст. сб.
- Федоров К. Н., Прохоров В. И., Бубнов В. А. 1975. Термохалинная мезоструктура экваториальной системы течений в восточной половине Тихого океана. Наст. сб.
- Eppeley R. W. 1968. An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples.— *Limnol. and Oceanogr.*, 18, № 4.
- Hobson L. 1971. Relationships between particulate organic carbon and microorganisms in upwelling areas off Southwest Africa.— *Invest. Pesq.*, 35, № 1.
- Lorenzen C. J. 1968. Carbon/chlorophyll relationships in an upwelling area.— *Limnol. and Oceanogr.*, 13, № 1.
- McAllister C. D., Shah N., Strickland J. D. H. 1964. Marine phytoplankton photosynthesis as a function of light intensity: a comparison of methods.— *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 21, № 1.
- Mullin M. M., Sloan P. K., Eppeley R. W. 1966. Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton.— *Limnol. and Oceanogr.*, 11, № 2.
- Thomas W. H. 1970. Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increase in natural tropical Pacific phytoplankton populations.— *Limnol. and Oceanogr.* 15, № 3.
- Thomas W. H., Dodson A. N. 1972. On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton. II. Photosynthetic and cellular characteristics of a chemostat grown diatom.— *Limnol. and Oceanogr.*, 17, № 4.

GROWTH RATE OF PHYTOPLANKTON IN THE EQUATORIAL PACIFIC

Z. Z. Finenko, L. A. Lanskaya

Summary

Determinations of the biomass of phytoplankton were carried out during 17th cruise of the R/V «Akademik Kurchatov» at 3 stations along the Equator, between 97 and 155° W and at 4 stations in the Peruvian upwelling area, using the radiocarbon method. The rate of photosynthesis was determined in the bottles on board the ship. Growth rates of some species of phytoplankton from the Pacific and Atlantic Oceans were determined on pure cultures. The biomass of phytoplankton decreases at the Equator in a westward direction and its concentration maxima shift to greater depths. In the Peruvian upwelling the biomass maxima occur in a cold patch of ascended water and decrease toward its margins. In the phytoplankton of equatorial waters (0—150 m layer) carbon accounts for 2—10% (average 6%), the ratio of carbon to chlorophyll «a» in the surface equatorial waters is 25—36 (average 30%). Since phytoplankton development at the Equator is not limited by conditions of mineral nutrition, the decrease in biomass in a westward direction is probably due to the carrying of a part of the phytoplankton below the euphotic zone by turbulent mixing.

ПИГМЕНТЫ ФИТОПЛАНКТОНА МЕЗОТРОФНЫХ И ЭВТРОФНЫХ РАЙОНОВ ТРОПИЧЕСКОЙ ПАЦИФИКИ

О. И. Кобленц-Мишке, М. А. Семенова

В 17-м рейсе н. и. с. «Академик Курчатов» пигментная система фитопланктона изучалась полнее, чем в предыдущих рейсах Института океанологии АН СССР. Впервые в океанском рейсе был применен метод тонкослойной хроматографии для количественного определения каротиноидов. Измерения велись в сравнительно продуктивных районах океана, что позволило выявить некоторые закономерности, которые в прежних рейсах маскировались неточностями определений.

МЕТОДИКА

Пробы воды объемом 3—20 л отбирались 140-, 17- или 6-литровыми пластмассовыми батометрами, наливались в полиэтиленовые канистры и немедленно отфильтровывались под давлением через чешские мембранные фильтры «Сынпор» № 6 (размер пор 0,3—0,5 мк) с предварительно нанесенным на них тонким слоем BaCO_3 . Сразу после этого еще влажные фильтры помещались в центр сферы спектрофотометра СФ-14, спектр поглощения пигментов и других частиц записывался без экстракции по методу Б. В. Коновалова. После этого фильтры помещали в плоскую жестяную коробку на свежeproкаленный силикагель и быстро высушивали. Слой BaCO_3 с осевшей на нем взвесью переносился в ступку и тщательно растирался с безводным сернокислым натрием. Содержимое ступки переносили в воронку стеклянного фильтра № 4, уплотняли, смачивали несколькими каплями метанола и небольшим количеством смеси ацетона и этанола (3:1) и выдерживали без отсоса 3—5 мин. После этого экстракт отсасывали и 3—4 раза смывали новыми порциями той же смеси. При высокой концентрации пигментов (в районе Перу) содержимое воронки повторно переносили в ступку, растирали там с добавлением смеси спирт — ацетон, снова помещали в воронку и промывали несколько раз этой же смесью. Объем экстрактов не превышал 20 мл, обычно был не больше 2,5 мл.

Часть экстракта (0,1—0,3 мл) использовали для определения хлорофиллов стандартным методом, разбавляя его (обычно в 10 раз) 90%-ным ацетоном. Спектр оптического пропускания регистрировался в 1—2-сантиметровой кювете спектрофотометра СФ-14, дважды — до и после подкисления 2%-ным раствором HCl в ацетоне (для определения доли феопигментов в поглощении света на волне 665 нм). Остальной экстракт разделяли хроматографически. Поскольку хроматографического метода, позволяющего в одинаковых условиях разделять зеленые и желтые пигменты, еще не существует, а одинаково тщательно проанализировать обе группы пигментов не представлялось возможным из-за недостатка времени, мы отдали предпочтение каротиноидам, так как, во-первых,

каротиноиды играют основную роль в адаптации водорослей к условиям освещения (Кобленц-Мишке и др., 1975), а во-вторых, хлорофилл «а» довольно уверенно определяется стандартным методом. Отсутствие данных по чистому хлорофиллу «с» является досадным пробелом в наших результатах.

В рейсе был использован метод тонкослойной хроматографии на «магнелиевых» пластинках, разработанный Хагером и Мейер-Бертенрат и модифицированный в лаборатории фотосинтеза Ботанического института АН СССР (Hager, Meyer-Bartenrath, 1966; Корнюшенко, Сапожников, 1969). Пластинки готовились из смеси тонко измельченных CaO , MgO и Ca(OH)_2 в отношении 30:6:5 с добавлением 2,5%-ного раствора KOH . Последний вводится в адсорбент для «омыления» хлорофиллов, которые при хроматографировании остаются на старте и не мешают разделению каротиноидов. Пластинки активировались в сушильном шкафу при температуре 110° в течение 12—15 мин и использовались не позже, чем через 3 суток после изготовления. На пластинку наносилось обычно от нескольких десятых до 2 мл экстракта, каждая проба наносилась, как правило, на 2 пластинки. Разделение пигментов производилось в холодильнике в восходящем токе в смеси растворителей бензин + ацетон + хлороформ (50:50:40). Отдельные пигменты элюировались спиртом, каротины — гексаном.

Повторное хроматографирование отдельных полос показало, что в большинстве случаев они представляли собой чистые пигменты. Исключение составляла вторая полоса, которая в самых богатых пробах разделялась на две (2 и 2а). Эта полоса во всех случаях подвергалась повторному хроматографированию.

Спектры отдельных пигментов регистрировались на том же спектрофотометре в кювете длиной 5 см, объемом 2 мл.

Анализ пигментной системы фитопланктона обычно заканчивался в течение недели (редко — двух) после сбора проб, в последнем случае экстракты хранились в холодильнике при температуре -9° .

Для безэкстрактного определения хлорофилла «а» использовали эмпирическую формулу Б. В. Коновалова:

$$C_a = 4,17 \frac{D_{666} S^{1,25}}{V},$$

где C_a — концентрация хлорофилла «а», мг/л, S — площадь фильтра, V — объем пробы.

Сравнение данных, полученных безэкстрактным методом, с результатами стандартных определений (рис. 1) показало, что первые завышены в среднем на 25%. Следовательно, коэффициент 4,17 в формуле Коновалова должен быть заменен на 3,12. Суммарное среднее квадратичное отклонение для обоих методов при условии равенства средних величин составляет 25%.

Для стандартного определения хлорофилла «а» и феофитина «а» использовалась формула (SCOR UNESCO, 1966):

$$C_{a+f} = 11,64 D_{666} - 2,16 D_{665} + 0,1 D_{680},$$

где D_{666} , D_{665} , D_{680} — оптическая плотность на соответствующих длинах волн, C_{a+f} — концентрация хлорофилла «а» вместе с продуктами его превращений. При расчете концентрации пигментов в море учитывались объемы проб и экстрактов и молярные коэффициенты поглощения света.

Пигментный индекс вычислялся по Маргалефу как D_{680}/D_{666} (Margalef, 1960).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание хлорофилла «а» в слое 0—100 м. Результаты определения хлорофилла «а» стандартным методом представлены в табл. 1 и на рис. 2. В данные по хлорофиллу «а» не введена поправка на продукты его превращения, так что приводимые величины представляют собой сумму концентраций хлорофилла и феофигментов.

В соответствии с известными представлениями о продуктивности изучавшихся в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» районов Тихого океана (см. напр. Blackburn, 1966) содержание хлорофилла было самым высоким в перуанских прибрежных водах и уменьшалось на экваториальных полигонах с востока на запад. Станции перуанского района были условно разделены на две группы: первая группа — ст. 1465—1467 и 1472, вторая — ст. 1468—1470. Средняя концентрация хлорофилла на станциях первой группы около 4 мг/м^3 , второй группы —

Рис. 1. Сопоставление данных по концентрации хлорофилла «а», полученной экстрактным (ось ординат) и безэкстрактным (ось абсцисс) методами

1 — регрессия при коэффициенте в формуле Коновалова 4,17; 2 — регрессия при коэффициенте 3,12. Объяснения в тексте

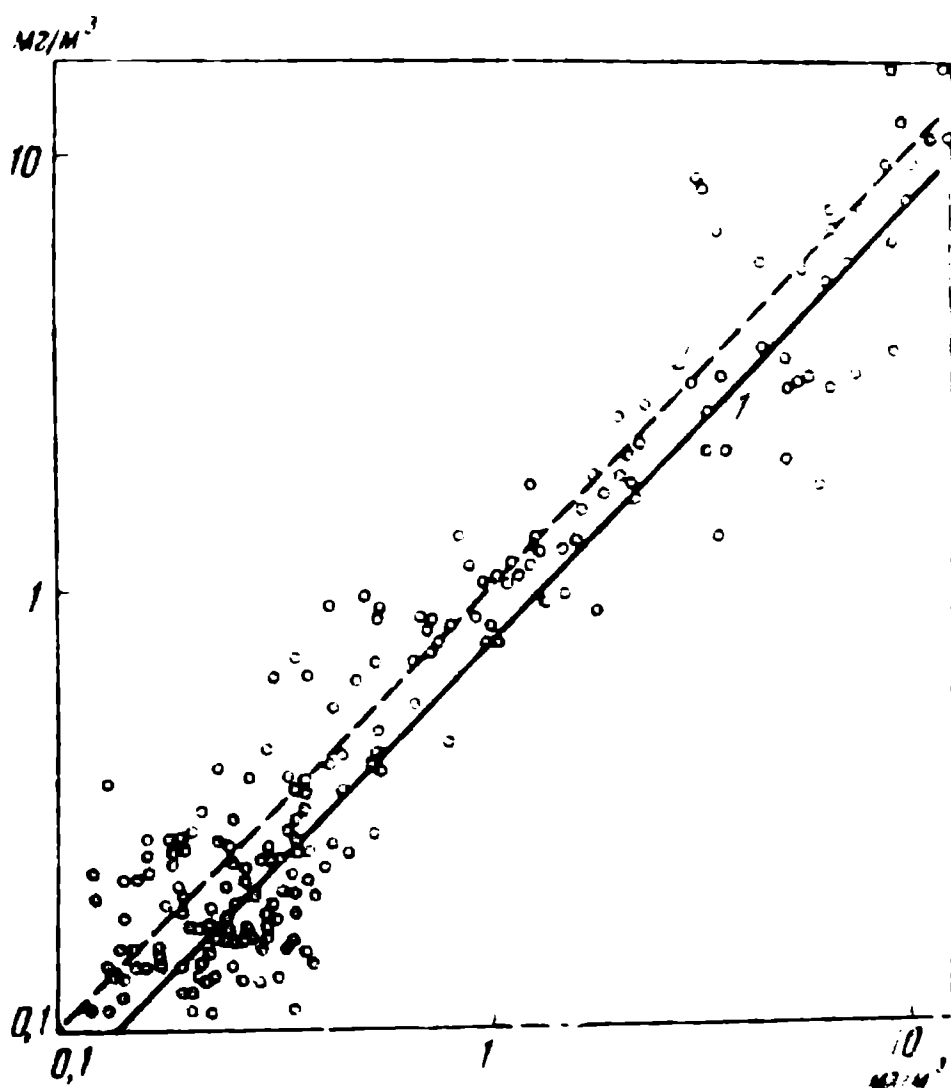
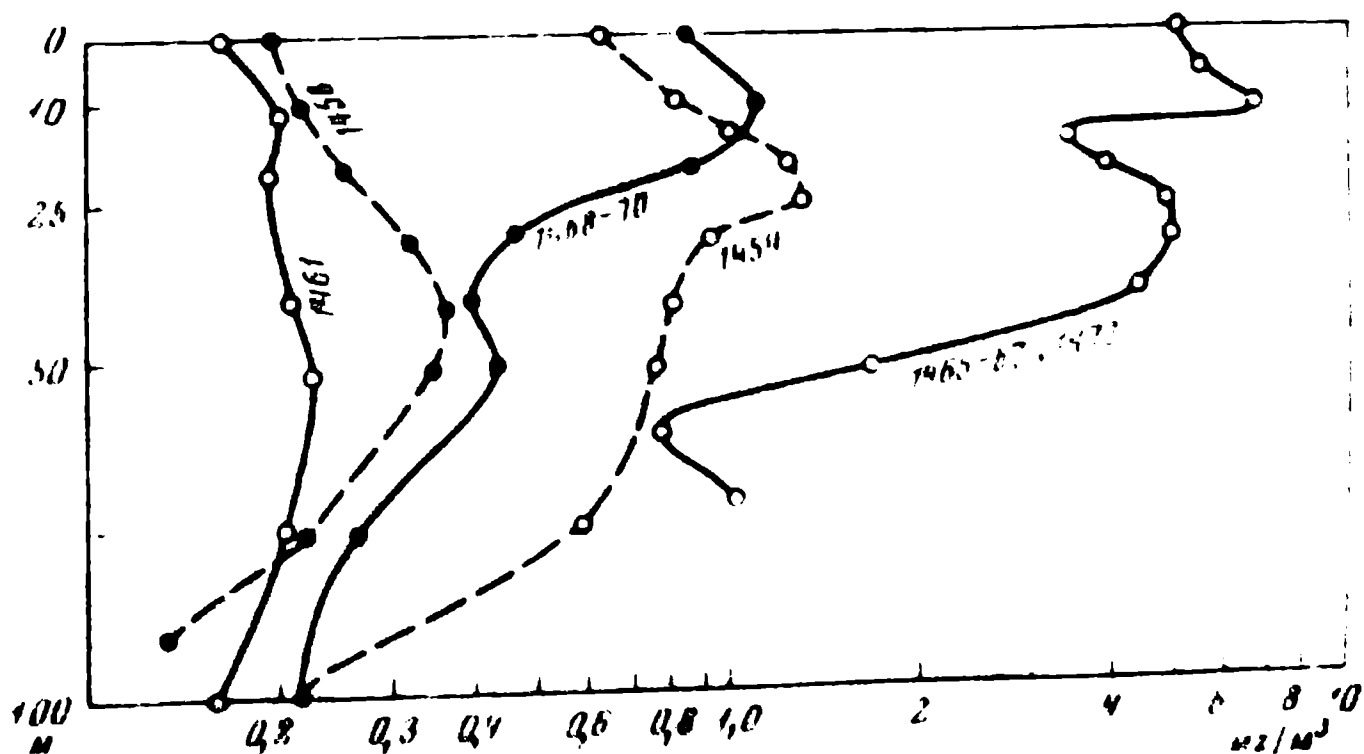


Рис. 2. Осредненные кривые концентрации хлорофилла «а» на экваториальных полигонах и прибрежных станциях у Перу



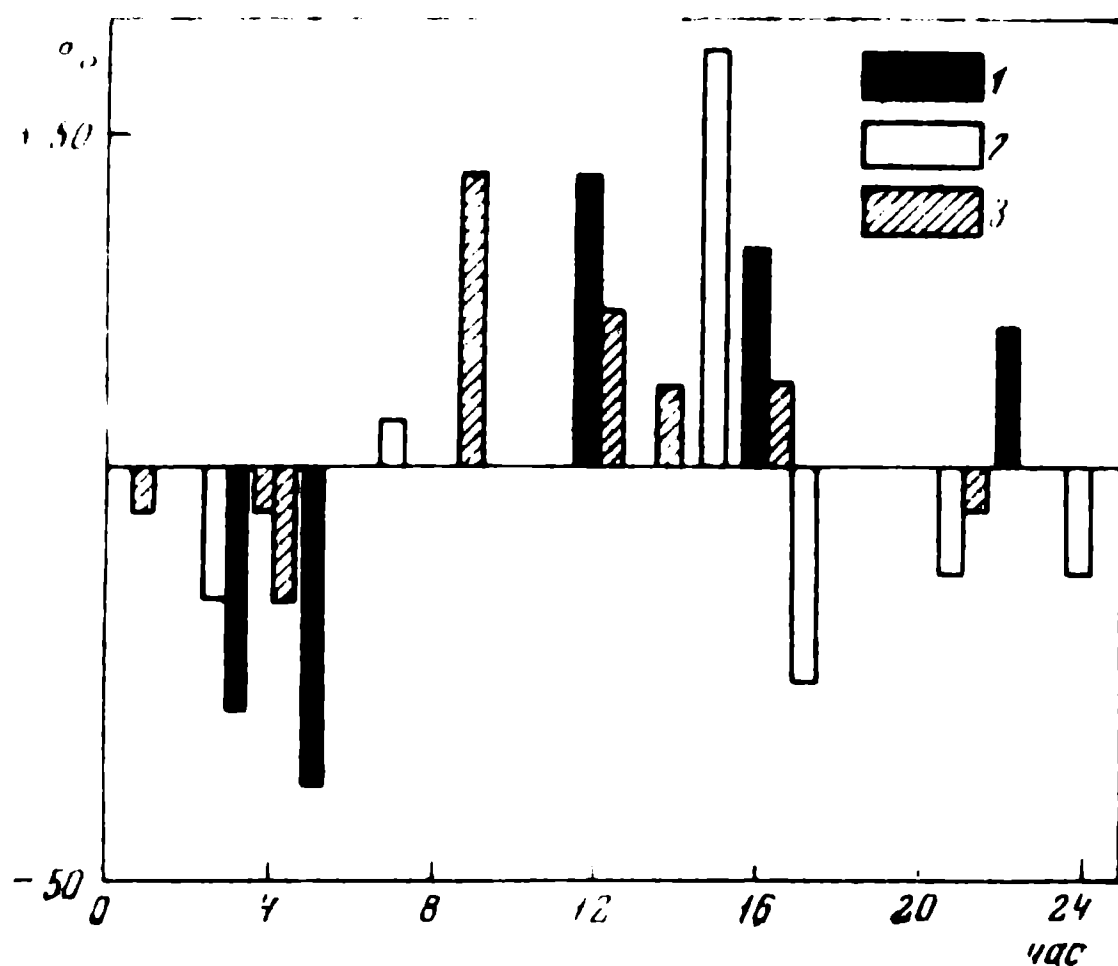


Рис. 3. Суточные колебания содержания хлорофилла «а» (отклонение от средней в %) в слое 0—100 м на полигонах I (1), II (2) и III (3)

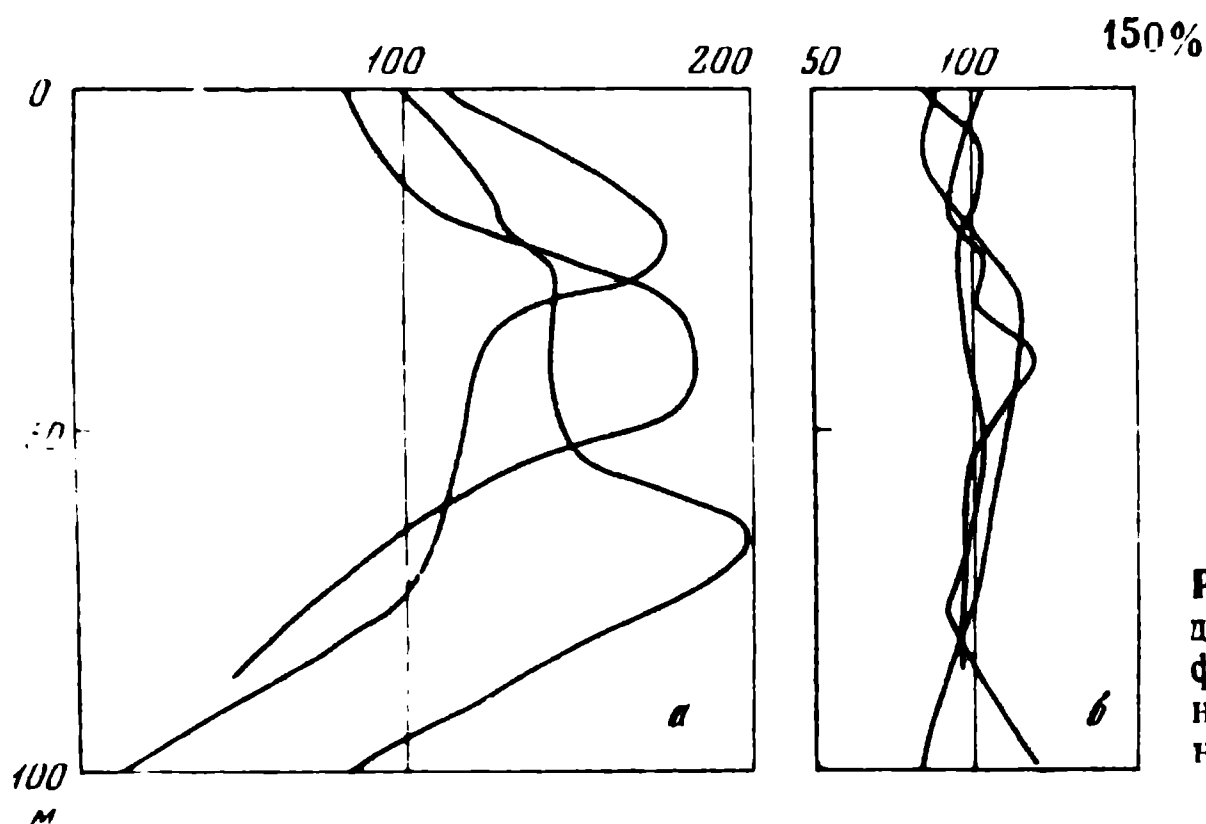


Рис. 4. Вертикальное распределение концентрации хлорофилла «а» (% от средней) на некоторых дневных (а) и ночных (б) станциях

0,86 мг/м^3 , на I полигоне 0,66 мг/м^3 , на II полигоне — 0,31, на III — 0,17, на IV — 0,19 мг/м^3 . Разница между двумя последними цифрами не достоверна.

Суточные колебания хлорофилла «а». Чтобы выявить суточные колебания концентрации хлорофилла, была рассчитана относительная разница между средним содержанием хлорофилла в слое 0—100 м для всего полигона и для каждой серии измерений (рис. 3). Использованы только данные экваториальных полигонов. Возможно, что некоторые серии были выполнены в несколько различающихся гидрологических условиях, например 1-я серия II полигона (17 час) или 4-я серия I полигона (21 час), но в целом картину суточных колебаний содержания хлорофилла можно считать довольно показательной. В светлое время суток содержание хлорофилла растет и в предвечерние часы может превышать средние величины примерно на 50%; ночью оно падает и под утро оказывается самым низким.

На I полигоне самая низкая ночная величина равнялась 27 мг/м^2 , а самая высокая дневная — 90 мг/м^2 , т. е. в течение суток содержание хлорофилла изменялось более чем втрое. На II полигоне эта разница со-

ставляла 1,8 раза (26 и 47 мг/м²), на IV — 1,5 раза (16 и 24 мг/м²). Такие суточные колебания количества хлорофилла связаны, по всей вероятности, с ночным выеданием фитопланктона и с неравномерностью синтеза хлорофилла в течение суток.

Вертикальные изменения концентрации хлорофилла «а». Из рис. 2 видно, что чем продуктивнее район, тем ближе к поверхности находится основная масса хлорофилла. Эта закономерность подмечена уже давно (Steemann Nielsen, 1957). Суточные различия градиентов концентрации хлорофилла в достаточно широком объеме начали изучаться лишь в 17-м рейсе «Академика Курчатова». Г. С. Карабашев и А. Н. Соловьев (1975) установили, что приписываемая хлорофиллу флуоресценция в красном участке спектра описывается кривыми с гораздо более резкими минимумами и максимумами днем, чем ночью. То же самое получено нами для хлорофилла «а» (рис. 4).

Суточные изменения вертикального распределения хлорофилла могут быть обусловлены влиянием внутренних волн, вертикального перемешивания воды, изменениями скорости синтеза хлорофилла и выедания фитопланктона, а также его миграциями. В частности, внутренние волны меняют глубину залегания пикноклина, в районе которого часто скапливается преобладающая часть фитопланктона (Кобленц-Мишке и др., 1971). Вертикальное перемешивание воды усиливается ночью и уменьшается днем. Синтез хлорофилла происходит в светлое время суток (Yentsch, Scagel, 1958), а выедание фитопланктона зоопланктоном — преимущественно в темное. Вертикальные миграции фитопланктона, если они существуют в ощутимом масштабе, связаны, скорее всего, с фототаксисом и, по-видимому, приводят к скоплению фитопланктона в слоях воды с оптимальным освещением в дневное время суток (Акинина, 1967). Кроме внутренних волн, которые просто перемещают скопления фитопланктона, эти причины ведут к более контрастному вертикальному распределению хлорофилла днем, чем ночью.

Пигментный индекс. Эта величина, характеризующая сукцессионное состояние фитоценоза, почти на всех станциях имела среднее значение 3—4. Ниже трех индекс опускался лишь на прибрежных станциях перуанского апвеллинга и очень редко на приповерхностных горизонтах двух первых полигонов (табл. 1). Достоверного понижения пигментного индекса в слое скачка не наблюдалось. По-видимому, это свойственно только олиготрофным районам океана, где жизнедеятельность фитопланктона контролируется недостатком элементов минерального питания (Wanthy et Le Bourhis, 1966, Кобленц-Мишке и др., 1971).

Каротиноиды фитопланктона. Качественный состав и количество пигментов были определены на всех полигонах (табл. 1, 2). Почти все выделенные каротиноиды фитопланктона идентифицированы. Неопознанными остались лишь четыре пигмента, встреченные на самых богатых станциях перуанского апвеллинга и выделенные из второй полосы повторным хроматографированием. Кроме того, α и β — зеаксантины идентифицированы недостаточно уверенно.

Вместе с этими неопознанными пигментами, а также учитывая то, что α и β — каротины определялись совместно, общее количество выделенных каротиноидов составило 15. По-видимому, это лишь основные, наиболее распространенные каротиноиды фитопланктона, так как полный их список содержит до 50 пигментов (Jeffrey, 1965, 1968; Hager, 1962; Hager, Stransky, 1970a, b).

Выделенные каротиноиды можно разделить на три группы. К первой относятся пигменты, встреченные во всех или почти во всех пробах, часто

Т а б л и ц а 1

Концентрация каротиноидов и хлорофилла «а» (в мг/м^3) на разных глубинах

Гри- вонт, м	Хлорофилл «а»	Пигмент- ный индекс	Фукоксан- тин	Диатоксан- тин	α -зеакс- ротин	β -зеаксиро- тин	Диадн- ноксан- тин	Кароти- ны	Перидинин
-----------------	------------------	------------------------	------------------	-------------------	---------------------------	---------------------------	--------------------------	---------------	-----------

Ст. 1454 14.I 1974 15.40—18.30

0	0,81	4,3	0,28	0,12	0,02	—	0,05	0,04	0,02
10	0,74	4,5	0,50	0,11	—	0,03	0,10	0,04	—
25	1,30	4,3	1,25	0,10	—	0,12	0,13	0,03	—
30	1,14	4,5	1,15	0,15	0,12	—	0,16	0,08	—
36	0,92	4,2	0,09	0,08	—	—	0,08	0,09	0,04
75	0,74	2,7	0,26	0,02	—	0,004	0,02	0,05	0,003
100	0,01	2,1	—	—	—	—	—	—	—

Ст. 1456 21.I 11.05—12.00

0	0,13	2,0	0,04	0,04	0,01	—	0,01	0,01	0,01
10	0,19	2,4	0,05	0,09	0,01	0,02	0,02	0,03	0,01
18	0,15	3,4	0,05	0,06	0,02	0,01	0,03	0,02	0,02
27	0,27	2,3	0,06	0,11	0,04	0,02	0,04	0,02	—
35	0,25	2,8	0,14	0,14	0,03	0,03	0,05	0,09	0,03
43	0,33	6,6	0,09	0,03	0,04	0,01	0,03	0,04	—
60	0,12	2,1	0,06	0,03	0,01	0,02	0,02	0,02	—
81	0,11	3,6	0,03	0,02	0,01	0,02	0,01	0,03	—

Ст. 1461 6.II 3.00—4.00

0	0,15	3,7	0,057	0,080	0,017	0,006	0,013	—	0,032
5	0,14	3,3	0,080	0,061	0,007	0,007	0,019	0,012	0,020
10	0,12	4,2	0,066	0,044	0,011	0,008	0,034	0,012	0,003
25	0,13	4,7	0,066	0,060	—	0,016	0,026	0,014	0,023
38	0,15	3,8	0,068	0,036	0,009	0,016	0,033	0,018	0,032
50	0,17	3,9	0,100	0,036	—	0,019	0,023	0,016	0,008
78	0,18	3,5	0,042	0,016	0,007	0,012	0,013	0,009	0,016
100	—	—	0,061	—	—	0,011	—	—	0,003

Ст. 1461 6.II 74 13.20—14.10

0	0,17	4,2	0,034	0,007	0,012	0,003	0,010*	—	0,006
5	0,11	4,9	0,038	0,016	0,020	0,005	0,011	0,012	0,009
10	0,17	2,5	0,056	0,046	0,006	0,009	0,016	0,012	0,008
25	0,17	4,2	0,043	0,010	0,021	0,026	0,007	0,014	0,006
38	0,26	3,3	0,068	0,040	—	0,012	0,016	0,018	0,020
50	0,24	3,9	0,019	0,009	0,010	0,013	0,004	0,016	0,016
75	0,24	4,1	0,068	0,045	—	0,020	0,019	0,009	0,010
100	0,12	5,5	—	—	—	—	—	0,005	—

Ст. 1467 1.III 15.00—18.00

0	7,31	2,4	1,950	0,260	0,380	0,125	0,540	0,300	0,330
8	15,40	2,2	1,050	0,370	1,050	0,540	0,550	0,350	0,480
14	3,43	3,2	2,200	0,250	0,530	0,100	0,300	0,210	0,630
25	15,50	2,9	3,700	0,370	0,530	0,980	0,670	0,550	0,054
55	0,48	3,8	0,340	0,190	0,030	—	0,020	0,040	0,093

Т а б л и ц а 1 (окончание)

Гори- зонт, м	Хлорофилл «а»	Пигмент- ный индекс	Фукоксан- тин	Диатоксан- тин	α-зеака- ротин	β-зеакаро- тин	Диади- ноксан- дин	Каро- тины	Перидинин
Ст. 1469 2 III 10.00—12.00									
0	1,27	3,4	0,500	0,150	0,030	0,040	0,030	0,030	0,030
8	1,23	3,7	0,430	0,140	—	0,130	0,150	0,030	0,070
13	1,65	3,3	0,500	0,110	0,140	0,060	0,030	0,070	0,030
30	0,55	3,7	0,080	—	—	0,030	—	0,030	—
0	2,96	3,1	0,990	0,030	—	—	0,110	0,110	0,120
5	2,88	4,0	1,540	0,040	0,390	0,160	0,350	0,400	0,090
10	4,95	3,2	0,770	0,390	0,230	0,060	0,380	0,220	0,140
15	2,91	6,0	0,930	0,170	—	0,050	0,120	0,190	0,210
20	2,04	5,4	0,490	0,200	—	0,090	0,150	0,230	0,030
30	1,86	5,7	0,620	0,100	0,060	0,110	0,070	0,140	0,150

Данные по диадиноксантину — из ночной серии.

Т а б л и ц а 2

Количество и соотношения пигментов в фотосинтетическом слое мезотрофных (ст. 1461, экваториальный район) и эвтрофных (ст. 1467, 1469 и 1472, перуанский апвсалинг) вод (в мг/м²)

Пигмент	Мезотрофные воды		Эвтрофные воды		
	ст. 1461, серия VIII (03.20—04.50)	ст. 1461, серия IX (13.20—14.40)	ст. 1469, серия VIII (10.15—12.00)	ст. 1472, серия X (07.50—08.20)	ст. 1467, серия VI (15.00—18.30)
Хлорофилл «а»	19,0	21,0	42,0	84,0	356,0
Фукоксантин	5,0	3,7	12,0	26,0	41,0
Диатоксантин	4,6	1,9	3,4	5,6	9,6
α-зеакаротин	0,5	0,6	1,8	3,3	17,0
β-зеакаротин	1,1	1,2	2,3	1,7	10,7
Диадиноксантин	1,6	0,8	2,5	4,9	15,3
α+β-каротин	1,6	1,2	1,9	5,1	8,4
Перидинин	1,4	1,4	2,2	2,9	16,0
Фукоксантин/хлорофилл «а»	0,26	0,19	0,23	0,30	0,13
Диатоксантин/хлорофилл «а»	0,27	0,03	0,03	0,07	0,03
α-зеакаротин/хлорофилл «а»	0,02	0,03	0,04	0,04	0,05
β-зеакаротин/хлорофилл «а»	0,06	0,06	0,03	0,02	0,03
Диадиноксантин/хлорофилл «а»	0,08	0,04	0,06	0,06	0,04
α+β-каротин/хлорофилл «а»	0,09	0,06	0,04	0,06	0,02
Перидинин/хлорофилл «а»	0,07	0,03	0,05	0,04	0,04
Диатоксантин/фукоксантин	0,91	0,50	0,29	0,20	0,17
α+β-каротин/фукоксантин	0,36	0,32	0,18	0,22	0,13

в сравнительно больших концентрациях: фукоксантин, смесь α и β-каротинов, диатоксантин, диадиноксантин, α и β-зеакаротин. Ко второй относятся перидинин и зеаксантин, которые были обнаружены в меньших количествах, но тоже почти во всех сериях. К третьей группе относятся неидентифицированные пигменты, неоперидинин и диноксантин,

встречавшиеся не на всех полигонах: неидентифицированные пигменты и неоперидинин были выделены только на перуанском, диноксантин — в основном на I и II полигонах. Содержание почти всех каротиноидов в фотосинтетическом слое растет параллельно с ростом содержания хлорофилла «а». На первом месте по концентрации почти всегда стоял фукоксантин, причем чем выше была продукция на станции, тем больше была его доля в сумме всех пигментов. Противоположно менялась концентрация диатоксантина. В самой бедной — 8-й (ночной) серии IV полигона общее количество диатоксантина в фотосинтетическом слое равнялось количеству фукоксантина, а на отдельных горизонтах даже превосходило его. Примерно то же, но в меньшей степени наблюдается для суммы каротинов. Наоборот, концентрация α -зеакаротина по отношению к фукоксантину и хлорофиллу «а» растет с ростом продуктивности станции. Закономерного изменения относительного количества других пигментов в водах разной трофности не выявлено.

Авторы выражают глубокую благодарность И. А. Поповой, И. Ф. Рассашко и И. С. Рогоза за большую помощь при подготовке и проведении настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Акинина Д. К. 1967. Оседание и фототаксис двух массовых видов динофлагеллят в связи с их фотосинтетической активностью. — «Вопросы биоокеанографии». Киев, «Наукова думка».
- Карабашев Г. С., Соловьев А. Н. 1975. Закономерности формирования вертикального распределения интенсивности флуоресценции растворенных органических веществ в деятельном слое океана. Наст. сб.
- Кобленц-Мишке О. И., Пелевин В. Н., Семенова М. А. 1975. Пигменты фитопланктона и использование солнечной энергии в процессе фотосинтеза. Наст. сб.
- Кобленц-Мишке О. И., Цветкова А. М., Громов М. М., Парамонова Л. И. 1971. Первичная продукция и хлорофилл «а» в западной части Тихого океана. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Корнюшенко Г. А., Сапожников Д. И. 1969. Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной хроматографии. — Методы комплексного изучения фотосинтеза. — Труды Всес. ин-та растениеводства, 10.
- Blackburn M. 1966. Biological oceanography of the Eastern Tropical Pacific. Summary of existing information. Spec. Sci. Rept. Fish., U. S. Fish. and Wildlife Serv., N 540.
- Hager A. 1962. Verteilungschromatographische Trennung von Chlorophyllen und Carotinoiden grüner Pflanzen on Dünnschichten. — Planta, 58, N 5.
- Hager A., Meyer-Bartenrath T. 1966. Die Isolierung und quantitative Bestimmung der Carotinoide und Chlorophyll von Blättern, Algen und isolierten Chloroplasten mit Hilfe dünnschichtchromatographischer Methoden. — Planta, 69, N 3.
- Hager A., Stransky H. 1970a. The carotenoid pattern and the occurrence of the light induced xanthophyll cycle in various classes of algae. I. Methods for identification of the pigments. — Arch. Mikrobiol. 71, N 1.
- Hager A., Stransky H. 1970. Das Carotenoidmuster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllcyclus in verschiedenen Algenklassen. IV. Chemosystematische Betrachtung. — Arch. Mikrobiol., 73, N 4.
- Jeffrey S. W. 1965. Paper chromatographic separation of pigments in marine phytoplankton. — Austr. J. Mar. Freshwater Res., 16, N 3.
- Jeffrey S. W. 1968. Quantitative thin-layer chromatography of chlorophylls and carotenoids from marine algae. — Biochim. Biophys. Acta, 162, N 2.
- Margalef R. 1960. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. — Rapp. Cons. Internat. Explor. Mer. Méditerran., 15, N 2.
- Steemann Nielsen E., Jensen A. 1957. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. — Galathea-Report. 1.
- SCOR UNESCO. 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water.
- Wauthy B. et Le Bourhis J. 1966. Considérations sur l'Etude des pigments du phytoplancton marin en zone tropicale, oligotrophe. Cah. ORSTOM., sér. Océanogr., IV, N 4.
- Yentsch C. S., Scagel R. F. 1958. Diurnal study of phytoplankton pigments. — J. Mar. Res., 17.

**PHYTOPLANKTON PIGMENTS
IN THE MESOTROPHIC AND EUTROPHIC REGIONS
OF THE TROPICAL PACIFIC**

O. J. Koblentz-Mishke, M. A. Semenova

S u m m a r y

The pigment composition of phytoplankton was examined in the mesotrophic Equatorial and eutrophic Peruvian coastal waters using standard and non-extractive methods for chlorophyll and thin-layer chromatography for carotenoids. The concentration of pigments was higher in the Peruvian region than in the Equatorial one, and decreased at the Equator westwards. Diurnal variations of average chlorophyll content in the water column were observed. The vertical distribution of chlorophyll is characterised by vertical gradients, higher in the daytime than at night. Fucoxanthin was everywhere the most abundant among the carotenoids. The more productive the waters, the higher is the concentration of this pigment and α -zeacarotene in relation to other pigments. The relative amount of diatoxantine and sum of carotenes decrease in high productive waters.

ПИГМЕНТЫ ФИТОПЛАНКТОНА И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СОЛНЕЧНОЙ ЭНЕРГИИ В ПРОЦЕССЕ ФОТОСИНТЕЗА

О. И. Кобленц-Мишке, В. Н. Пелевин, М. А. Семенова

Морской фитопланктон, как ни одно другое растительное сообщество, находится в контрастных условиях снабжения солнечной энергией. Количество и спектральный состав солнечного излучения, поступающего на какую-либо глубину в данной точке Мирового океана, определяются не только энергией и спектральным составом солнечного излучения, достигающего поверхности земли, но и его ослаблением в водной толще. При этом свет в воде претерпевает значительно более сильные превращения, чем в наземных растительных биогеоценозах. Достаточно сказать, что, по оценкам Ерлова (1970), энергия солнечной радиации, достигающей глубины 75 м, в океанских водах разных типов колеблется примерно в 1000 раз.

Зависимость фотосинтеза от количества доступной растениям (в частности, фитопланктону) световой энергии изучается многими авторами в опытах с неселективно ослабленным светом. В работах такого рода устанавливается факт световой адаптации растений, т. е. их приспособления к обычному для данной популяции уровню облученности: фитопланктон, обитающий у поверхности моря, адаптирован к более высокой облученности, чем живущий в глубине. Считается, что механизм этой адаптации состоит в изменении количества ферментов и хлорофилла «а» (Steemann Nielsen, Jorgensen, 1969).

В наших работах также уделялось внимание вопросу о световой адаптации фитопланктона. В опытах *in situ* показано, что приспособление фитопланктона к уровню облученности, определяемому погодой, происходит очень быстро (Кобленц-Мишке и др., 1970). Благодаря этому световой оптимум фотосинтеза следует за изменениями прихода солнечной энергии на поверхность моря в течение сезона (Ведерников, Соловьева, 1972).

Несмотря на световую адаптацию, при фотосинтезе фитопланктона используется лишь незначительная доля (от нескольких сотых до десятых долей процента в районах различной трофности), падающей на поверхность моря солнечной энергии (Ryther, 1962; Кобленц-Мишке, 1967). Более полно используется энергия, проникающая в нижнюю часть эвфотической зоны.

С изменением глубины меняется не только уровень облученности, но и спектральный состав солнечного излучения: он обедняется, полоса пропускания света сужается. В наиболее «голубых» олиготрофных водах океана спектральный максимум излучения сдвигается в синюю область, а в мутных эвтрофных водах — в желто-зеленую.

Приспособление водорослей к спектральному составу света в месте их обитания — хроматическая адаптация — проявляется как в их филогенезе, так и в онтогенезе. Первая форма хорошо известна у высших во-

дорослей, у разных классов которых в процессе филогенеза выработались наборы пигментов, приспособленные для поглощения света на разных глубинах: у красных — на больших, у бурых — на средних, у зеленых — на малых. Этому соответствует обычный порядок распределения этих трех классов водорослей по максимальным глубинам обитания. У планктонных водорослей такая форма адаптации не изучена.

Онтогенетическая хроматическая адаптация изучена слабее, в основном на культурах синезеленых водорослей (Гайдуков, 1903; Fugita, Nattori, 1960; Jones, Meyers, 1965). Некоторые работы проведены на культурах морских планктонных диатомовых и зеленых водорослей (Wallen, Geen, 1971). Аналогичные работы известны и для высших водорослей. В естественных условиях хроматическая адаптация морских планктонных водорослей почти не изучалась. В работах В. М. Кутюрина (1959) и О. И. Кобленц-Мишке с соавторами (1970) установлено лишь существование такой адаптации.

Среди проблем, связанных с экологией фотосинтеза морского фитопланктона, остающихся открытыми из-за малого разрешения по спектру световых измерений в море и недостаточной изученности пигментов, наиболее важны изучение механизмов приспособления фитопланктона к локальным световым условиям и оценка доли солнечной энергии, поглощаемой фитопланктоном и используемой для фотосинтеза в разных районах Мирового океана. В последнее время в Институте океанологии АН СССР начато тщательное изучение этих вопросов. Налажено разделение пигментной системы фитопланктона методом тонкослойной хроматографии (Рассашко, Семенова, 1974), создан подводный монохроматор с высоким спектральным разрешением (Пелевин и др., 1974).

Это позволило нам в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» заняться решением следующих задач: а) количественная оценка поглощения проникающей в море радиации в разных спектральных диапазонах пигментами фитопланктона (отдельно хлорофиллом «а» и каротиноидами) по сравнению с водой, содержащей неорганическую взвесь и растворенную органику; б) установление роли каротиноидов в поглощении световой энергии и в хроматической адаптации водорослей при малой освещенности; в) сопоставление величин поступления солнечной радиации и поглощения ее пигментами с результатами определения первичной продукции. Решение этих задач было облегчено тем, что рейс проходил в богатых районах океана, так что относительные ошибки определений были минимальными.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Характеристики светового поля в исследованных водах были получены с помощью погружаемого монохроматора с дифракционной решеткой, позволяющего измерять спектральное распределение света в море с разрешением в 5—7 нм в диапазоне 350—750 нм, т. е. почти с тем же разрешением, с каким изучались светопоглощительные свойства пигментов. Кроме того, использовался измеритель облученности ЛЮПО, дающий абсолютные значения плоской и сферической облученности в 5 спектральных диапазонах. Измерения с ЛЮПО дали возможность определить уровень фотосинтетически активной радиации (ФАР) на требуемых горизонтах.

Одновременно с измерениями светового поля с тех же глубин брались пробы воды для фильтрации. Спектры поглощения фитопланктона, осевшего на фильтре, измерялись безэкстрактным способом (Коновалов, 1970) на спектрофотометре СФ-14. После этого пигменты растворялись ацетоном и исследовались в вытяжке на СФ-14 стандартным ме-

тодом (SCOR, 1966)¹. Таким образом определялись суммарные спектры поглощения, создаваемые всеми пигментами планктона, содержащимися в пробе данного объема. Затем экстракт наносился на хроматографическую пластинку, где проводилось разделение пигментов (каротиноидов). Соответствующие полосы элюировались, в элюатах снова регистрировались спектры поглощения на СФ-14. Форма спектров элюатов и некоторые признаки полос на пластинках служили для опознавания пигментов, а высоты максимумов поглощения — для расчета их концентрации.

Расчет поглощения света тем или иным пигментом или их суммой проводился по формуле:

$$a = \int_{400}^{700} \kappa_{\lambda} h_{\lambda} d\lambda, \quad (1)$$

где a — поглощение лучистой энергии пигментом, содержащимся в 1 м³ воды, $\kappa_{\lambda} M^{-1}$ — показатель поглощения пигмента, h_{λ} — пространственная облученность данного объема воды, λ , нм — длина волны излучения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика светового поля и поглощение лучистой энергии пигментами фитопланктона

Диапазон изменений энергетического уровня фотосинтетически-активной радиации (ФАР) на 5 исследованных полигонах и — для сравнения — в олиготрофных водах западной Атлантики (методическая станция) представлен на рис. 1. Кривая ослабления ФАР в водах Перуанского апвеллинга (полигон V) свидетельствует об очень быстром исчезновении света с глубиной, какое наблюдается только во внутренних водах. О различии в условиях проникновения света в море на I—V полигонах можно судить по глубине, до которой проникает 1% энергии излучения, — ее отождествляют обычно с нижней границей слоя фотосинтеза. Если на станции в западной Атлантике эта глубина превышает 100 м, то на III—IV полигонах она составляет примерно 80 м, а на V полигоне (ст. 1467) — 20—22 м. Так же сильно различаются спектры проникающей радиации.

Стремясь наглядно выявить различия в особенностях приспособления пигментного состава фитопланктона к параметрам светового поля, мы выбрали для иллюстраций две наиболее контрастные серии наблюдений: на ст. 1461 (IV полигон) — вторая половина дня 6.II 1974 г. и на ст. 1467 (V полигон) — вторая половина дня 1.III. Оптические наблюдения проводились на этих станциях в течение 3—4 часов после полудня; серии проб на пигменты в обоих случаях отбирались около 15 час. Станция 1461 была выполнена в мезотрофных водах экваториальной дивергенции, ст. 1467 — в высокоэвтрофных водах перуанского апвеллинга. Результаты расчетов относятся к трем парам близких световых глубин, т. е. тех, на которые проникает приблизительно одинаковая доля падающей солнечной энергии (в диапазоне 400—700 нм).

Спектральные кривые проникающей радиации (рис. 2) свидетельствуют о коренных различиях в характере трансформации солнечного света на этих двух станциях. Сужение спектрального диапазона (наря-

¹ Поглощение света пигментами в живых клетках фитопланктона несколько отличается от его поглощения в ацетоновой вытяжке. Перенесение результатов, полученных при анализе вытяжек, на условия *in situ* возможно лишь с известными допущениями.

Рис. 1. Ослабление фотосинтетически-активной радиации (ФАР) с глубиной на полигонах I—V и на методической станции (МС) в Западной Атлантике

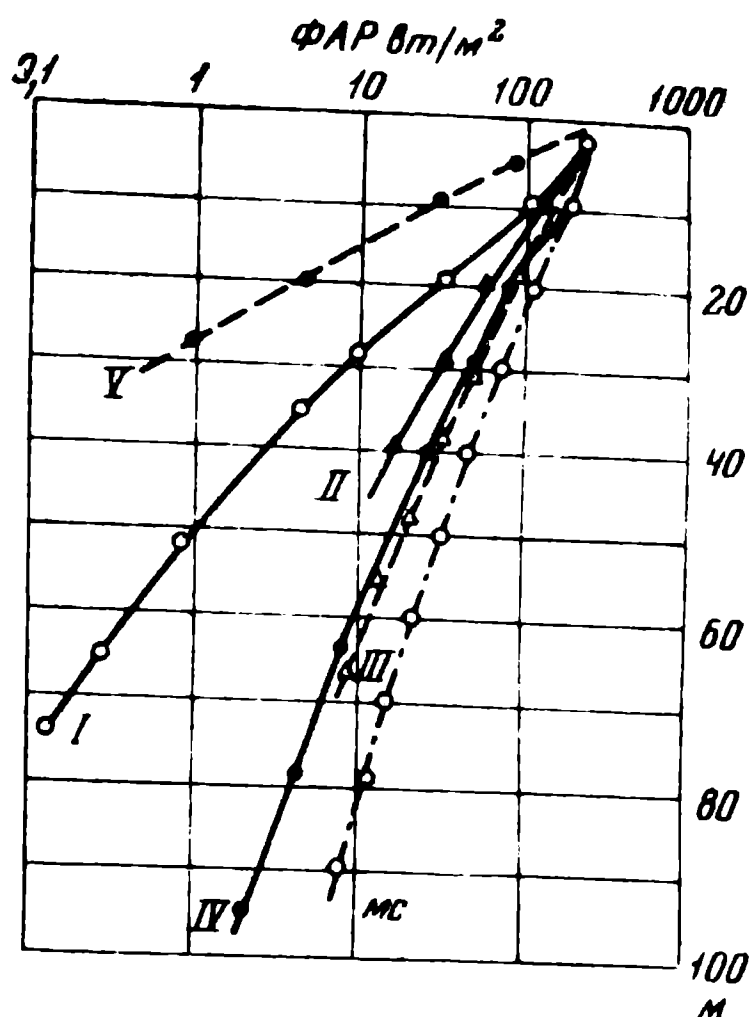
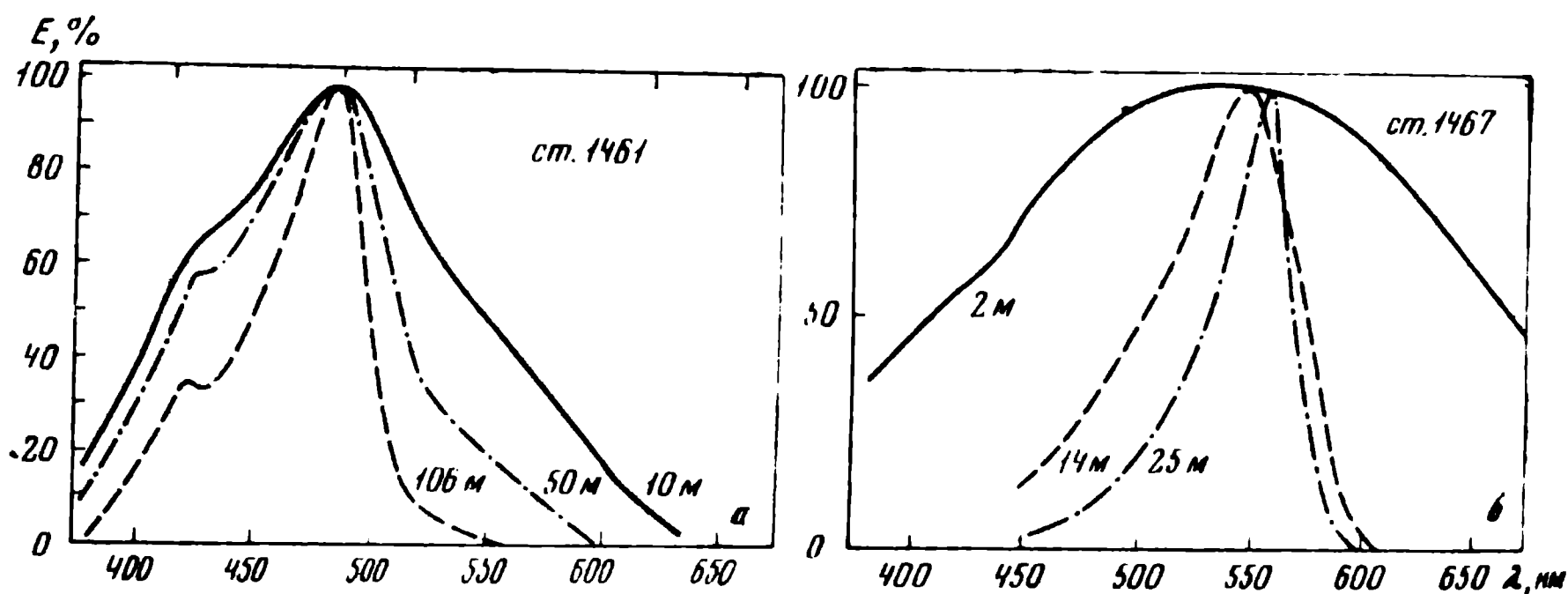


Рис. 2. Спектральное распределение облученности на разных глубинах на IV (а) и V (б) полигонах

Распределения даны для эквивалентных оптических глубин по уровню ФАР



ду с ослаблением энергии) радиации происходило на ст. 1467 примерно вчетверо быстрее, чем на ст. 1461. Максимум пропускания света на ст. 1461 находился на всех глубинах, вплоть до 70 м, приблизительно на 480 нм, а на ст. 1467 — смещался с глубиной в сторону длинных волн. Это происходило в результате поглощения света в синей области пигментами и растворенным органическим веществом. В тонких слоях воды на ст. 1467 и в слое 0—70 м на ст. 1461 оно проявлялось в образовании добавочного минимума в области 430 нм. На ст. 1467 эти минимумы с глубиной трансформировались в сплошную область поглощения.

В длинноволновой части спектра основную роль в сужении полосы пропускания играет высокое избирательное поглощение света водой. На соответствующих световых глубинах на ст. 1471 оно было гораздо сильнее, чем на ст. 1467, где свет преодолевал менее толстый слой воды. Разница между правой половиной кривых для ст. 1461 и 1467 была бы еще больше, если бы, кроме воды, свет здесь не поглощал также хлорофилл (в «красном максимуме»).

Чтобы оценить роль хлорофилла «а» и дополнительных пигментов в общем поглощении света суммарно и в разных спектральных диапазонах на разных глубинах, были выполнены расчеты (исходные данные см.

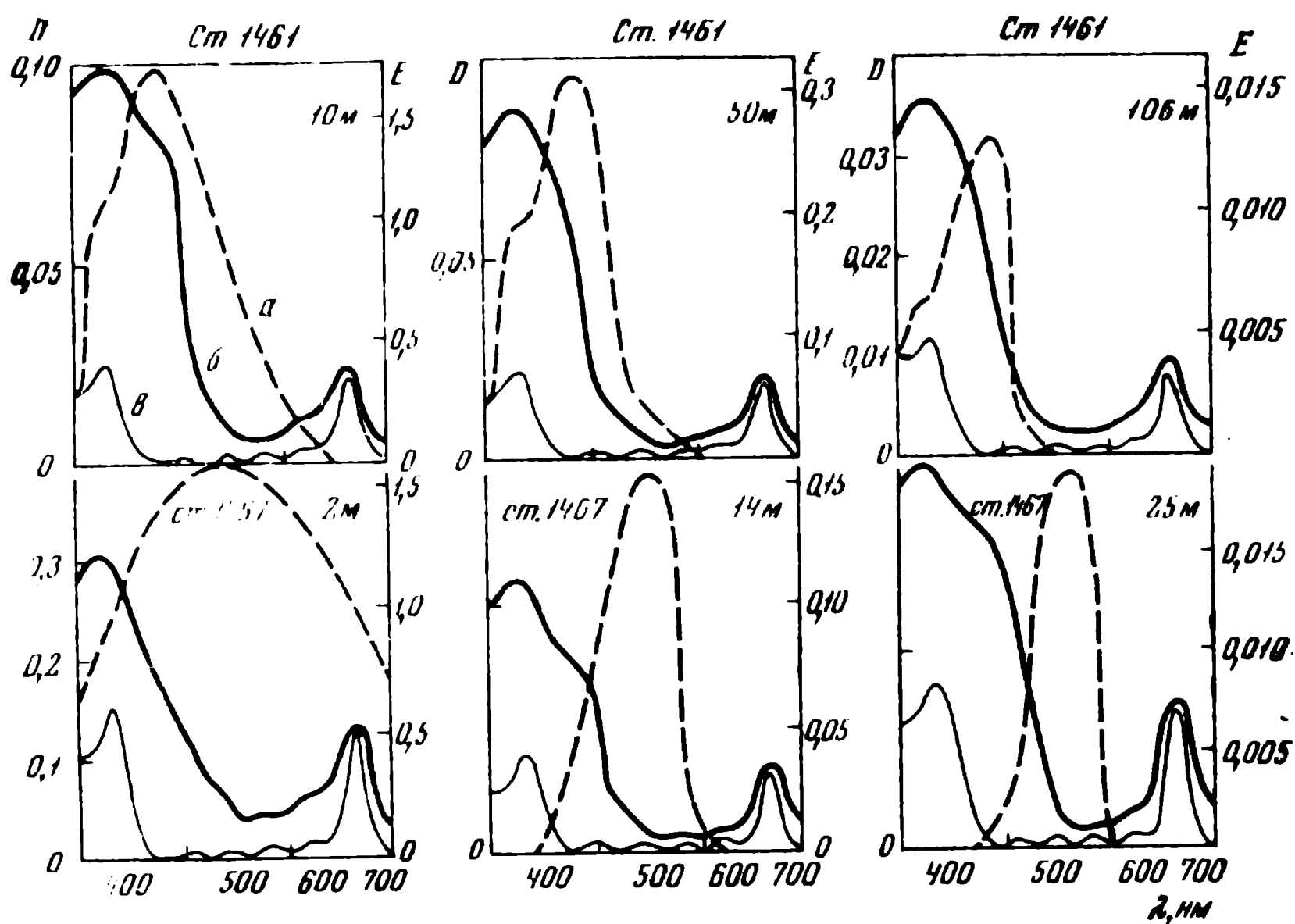


Рис. 3. Спектральные кривые проникающей радиации (а) и поглощения света ацетоновым экстрактом фитопланктона (б) и хлорофиллом «а» (в) на разных глубинах на ст. 1461 и 1467

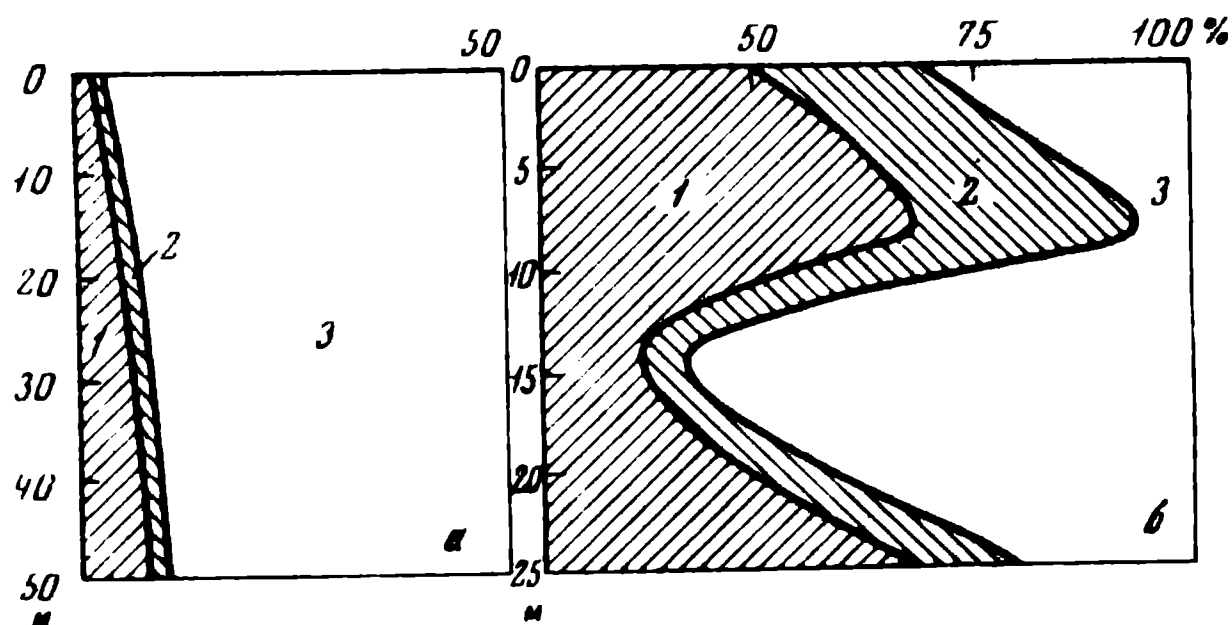


Рис. 4. Доля солнечной энергии, поглощаемой на разных глубинах каротиноидами (1), хлорофиллом «а» (2), водой вместе с растворенными веществами и неорганической взвесью (3) на ст. 1461 (а) и 1467 (б)

на рис. 3). в результате которых получилось, что доля общей световой энергии, поглощаемая в водной толще пигментами фитопланктона и водой (вместе со взвесью и растворенной органикой), на ст. 1461 и 1467 сильно различается (рис. 4). На мезотрофной ст. 1461 пигменты поглощают всего несколько процентов света, поглощенного данным слоем, на высокоэвтрофной ст. 1467 — свыше 50%. Этот неожиданный результат говорит о том, что роль пигментов фитопланктона в формировании светового поля в море может быть очень велика. Тут несомненно наблюдается эффект самозатенения популяции фитопланктона; в таких условиях свет становится фактором, лимитирующим его развитие. Роль пигментов в суммарном поглощении света возрастает и с глубиной, причем, в основном, за счет дополнительных пигментов.

Таким образом, с увеличением глубины в море проникает все меньше и меньше света, отвечающего по спектральному составу светопоглощающей способности хлорофилла «а». Начиная с известной глубины, основную роль тут играют дополнительные пигменты. Чтобы показать роль хлорофилла и желтых пигментов в поглощении меняющегося с глубиной света в разных спектральных диапазонах, на основании данных рис. 3, было рассчитано количество световой энергии, которое на данной глубине может быть поглощено хлорофиллом «а» и дополнительными пигментами в том или ином спектральном диапазоне (рис. 5).

Приведенные на рис. 4 и 5 результаты показывают возрастание с глубиной роли дополнительных пигментов в энергетическом обеспечении фотосинтеза. В нижней части фотосинтетического слоя световая энергия, поглощенная дополнительными пигментами, частично является энергетическим ресурсом этого процесса.

Аналогичные расчеты сделал Енч (Yentsch, 1962). Он получил кривые спектрального поглощения света суммарно хлорофиллом и каротиноидами *in situ*, позволившие ему постулировать важную экологическую роль каротиноидов в энергетическом обеспечении фотосинтеза морского фитопланктона.

Возрастающее значение каротиноидов в поглощении меняющегося с глубиной по спектральному составу света, в первую очередь, обуславливается различиями спектральных кривых поглощения у хлорофилла и дополнительных пигментов (рис. 6). Области поглощения этих пигментов, как правило, сдвинуты в длинноволновую («зеленую») часть спектра по сравнению с «синей», областью поглощения хлорофилла. По мере проникновения света в море сначала исчезают те спектральные диапазоны, которые могут быть поглощены хлорофиллом, и только на больших глубинах — каротиноидами.

Помимо этого «пассивного» механизма приспособления к меняющемуся с глубиной свету фитопланктон обладает и способностью к активной хроматической адаптации, которая выражается в повышенном содержании в нижней части эвфотического слоя соответствующих каротиноидов.

Вертикальные изменения концентрации каротиноидов в фотосинтетическом слое моря

Увеличение с глубиной суммарной концентрации каротиноидов по сравнению с хлорофиллом «а» заметно по возрастанию пигментного индекса (Кобленц-Мишке, Семенова, 1975) и еще более отчетливо — по результатам анализа пигментной системы.

Из обнаруженных методом тонкослойной хроматографии дополнительных пигментов наиболее интенсивно поглощают зеленый свет фукоксантин, диатоксантин, β -зеаксантин и каротины (см. рис. 6). α -зеаксантин почти не поглощает его, а остальные занимают промежуточное положение. Четыре первых пигмента играют, по-видимому, наиболее существенную роль в хроматической адаптации. Это подтверждается данными об их вертикальном распределении.

На эвтрофных станциях перуанского и экваториального апвеллингов, где зафиксировано смещение с глубиной спектрального максимума проникающей радиации (см. рис. 2), эти пигменты скапливались почти всегда в наибольших количествах на нижней границе фотосинтетического слоя (рис. 7), а α -зеаксантин, напротив, обнаруживался преимущественно в верхней его части; остальные пигменты не тяготели к какому-либо определенному слою. Под слоем фотосинтеза концентрация в частицах всех пигментов убывали.

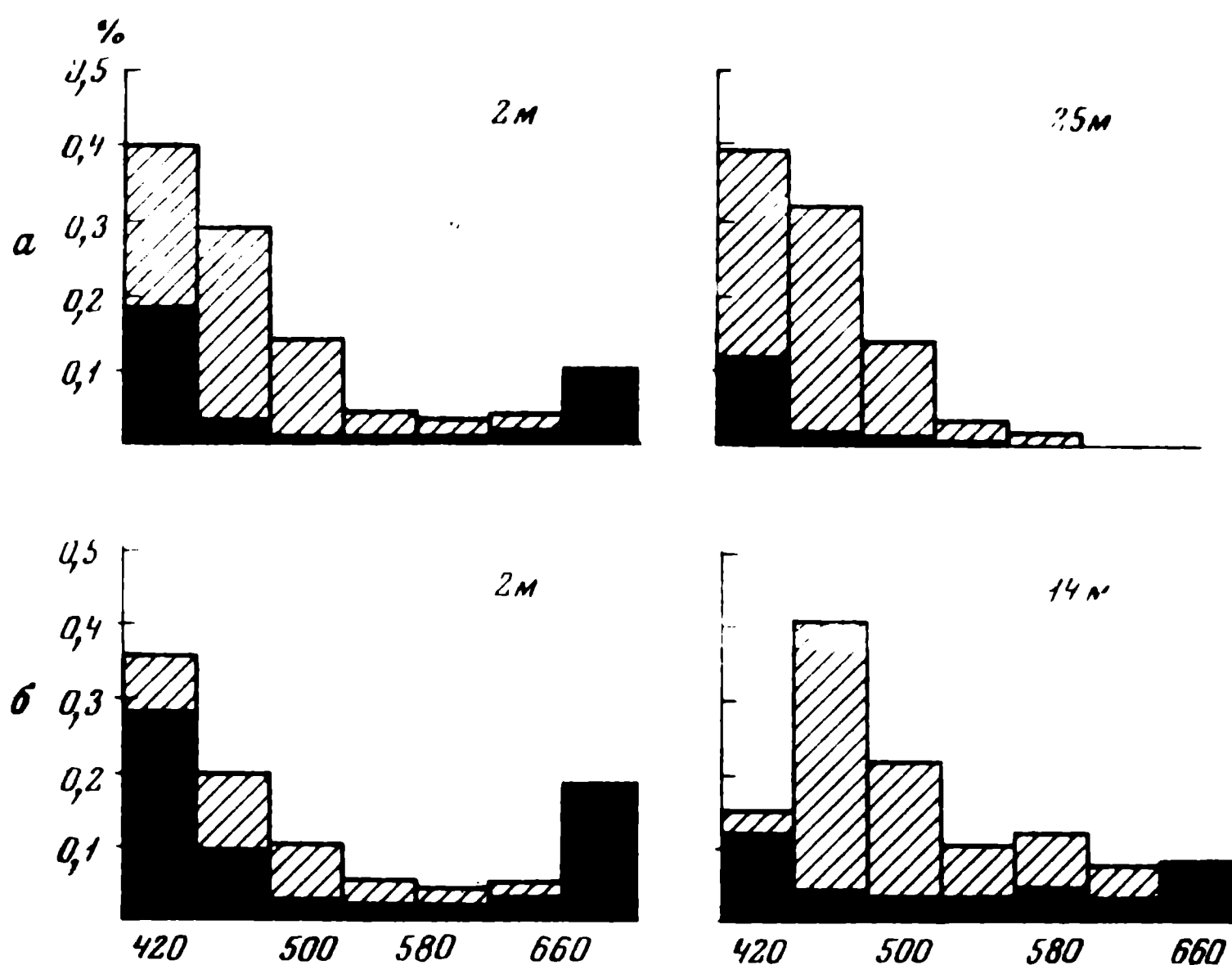


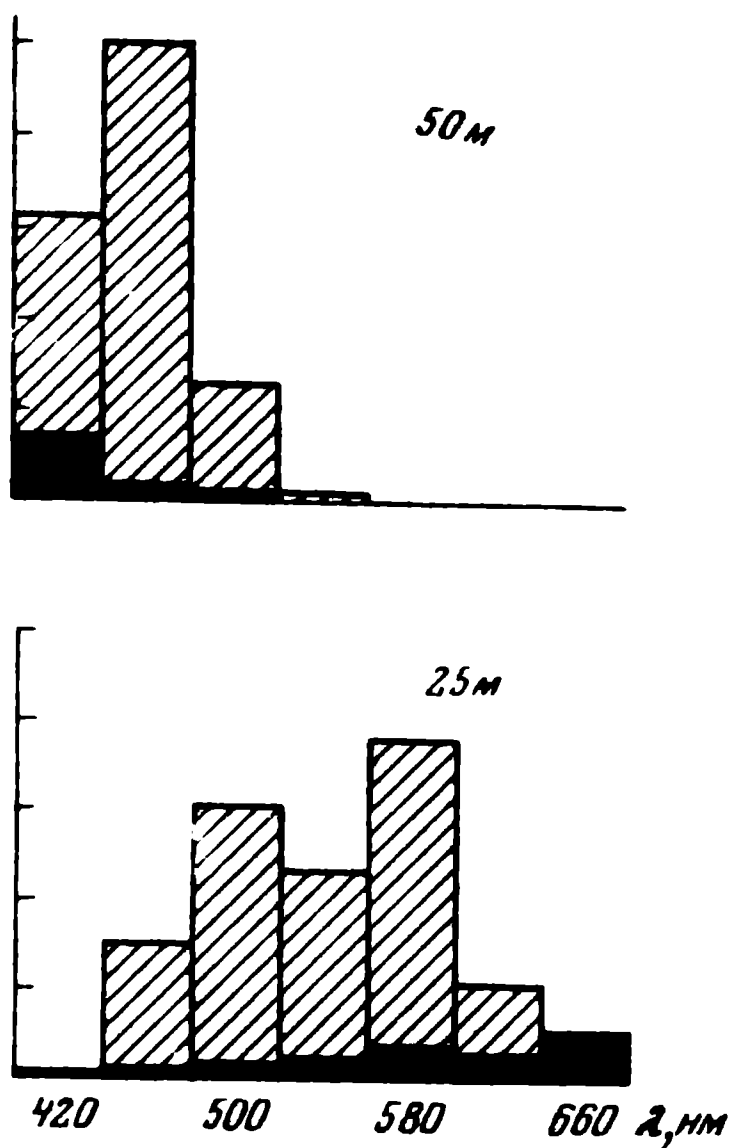
Рис. 5. Доля энергии, поглощенной на разных глубинах и в разных спектральных диапазонах хлорофиллом «а» (зачернено) и каротиноидами (заштриховано), для станций 1461 (а) и 1467 (б)

В мезотрофных экваториальных водах (ст. 1461) тенденция к скоплению тех или иных пигментов в определенных частях эуфотического слоя выражена слабее.

Следует отметить, что изменение пигментной системы фитопланктона с глубиной может быть связано не только с ее перестройкой у одних и тех же видов водорослей, но и сменой по глубине разных систематических групп водорослей, имеющих разный набор пигментов. В смене одних видов другими, приспособленными к иному составу света, может проявляться хроматическая адаптация фитоценоза в целом. Пока не завершен анализ видового состава фитоценоза, нельзя отличить такой адаптации от индивидуальной. Но, по-видимому, последняя все же существует. Можно представить, что пигменты, условно названные нами α и β -зеакаротинами — пара пигментов, аналогичная пигментам виолаксантинного цикла, способным переходить друг в друга на свету и в темноте. Они являются дополнительными друг к другу как по характеру вертикального распределения (рис. 7), так и по форме спектра (см. рис. 6). Легко можно предположить, что «световой» α -зеакаротин переходит в условиях скудного и искаженного освещения в «темновой» β -зеакаротин.

Использование поглощенной пигментами световой энергии в фотосинтезе фитопланктона

При рассмотрении рис. 4 бросается в глаза колоссальная разница графиков, относящихся к ст. 1461 и 1467. Если на ст. 1467 пигменты фитопланктона поглощают во всем фотосинтетическом слое 50—60% проникающей в воду световой энергии, то на ст. 1461 — лишь 5—6%.



Остальная световая энергия поглощается водой, растворенными окрашенными веществами, взвесью, гетеротрофами. Очевидно, различия в эффективности утилизации световой энергии при фотосинтезе в различающихся по уровню продуктивности районах Мирового океана возникают уже на стадии поглощения света. Чтобы выявить различия в утилизации поглощенного пигментами света, следует привлечь данные по фотосинтезу.

Измерения фотосинтеза *in situ* проведены нами лишь в одной серии на I полигоне и в двух сериях — на V. Мы дополнили их результатами расчетов по модифицированному В. И. Ведерниковым (1973) методу Райтера и Енча, учитывающему изменения ассимиляционного числа фитопланктона в зависимости от температуры, подводной облученности и концентрации нитратов. Были привлечены полученные в рейсе данные Ю. И. Сорокина, пользовавшегося своим расчетным методом (Сорокин, 1956), и литературные данные (Кобленц-Мишке, 1967; Desrosieres a. oth., 1968).

К сожалению, на ст. 1461 и 1467 не были сделаны измерения фотосинтеза *in situ*. Ю. И. Сорокин приводит для IV полигона (160° з. д.) величину первичной продукции 0,6 гС/м² в день, тогда как по литературным данным она составляет в этом районе 0,15—0,25 гС/м² в день. Вот (Desrosieres a. oth., 1968) 23.II 1965 г. на 0°40' ю. ш., 159°59' з. д. получил величину первичной продукции *in situ* 0,2 гС/м². Для ст. 1467 Ю. И. Сорокин приводит величину 7 гС/м². Через несколько дней почти в той же точке (ст. 1472) мы определили продукцию 2,5 гС/м². Она сни-

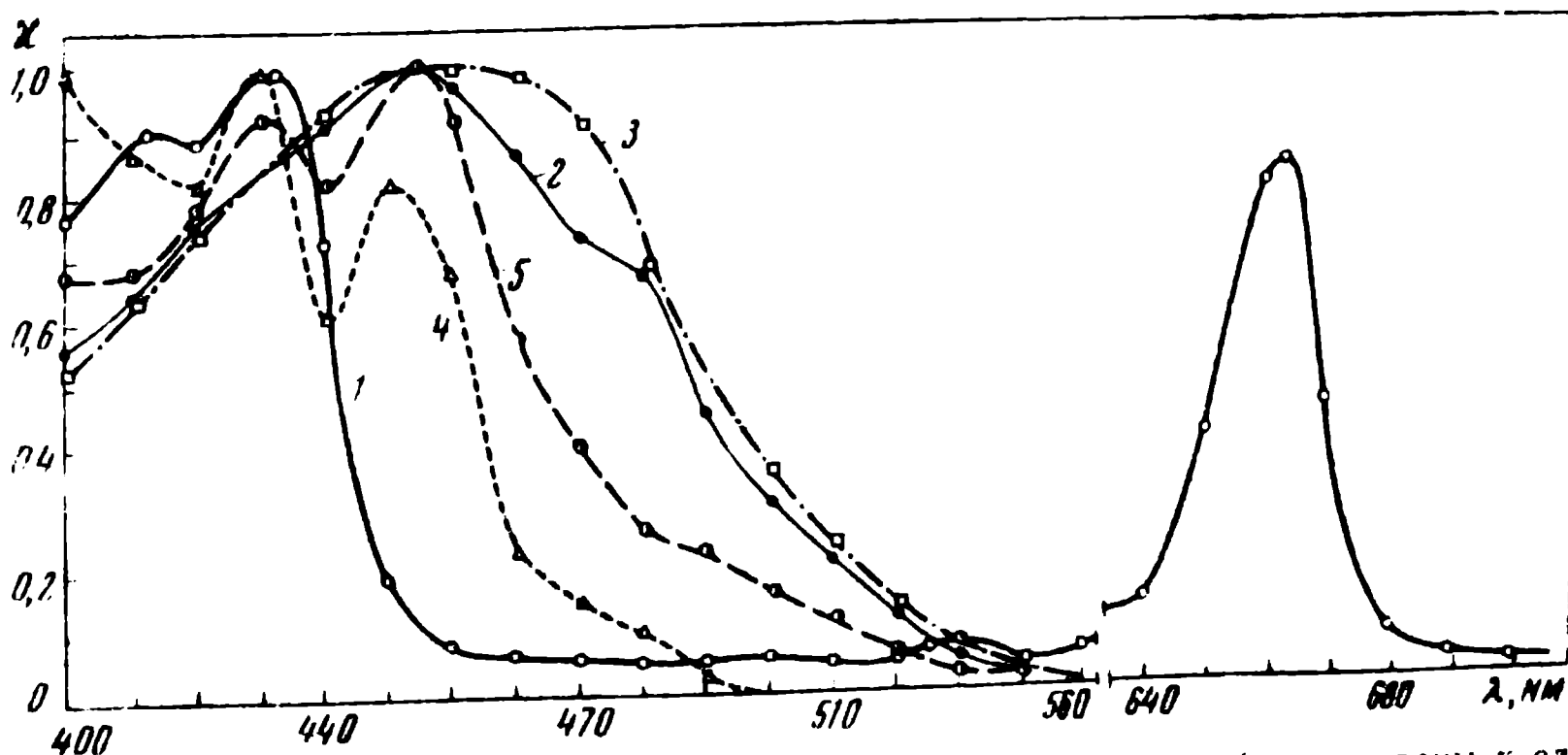


Рис. 6. Спектры поглощения различных пигментов фитопланктона (нормированы к единице в максимуме)

1 — хлорофилл «а», 2 — фукоксантин; 3 — перидинин; 4 — α-зеаксантин; 5 — β-зеаксантин

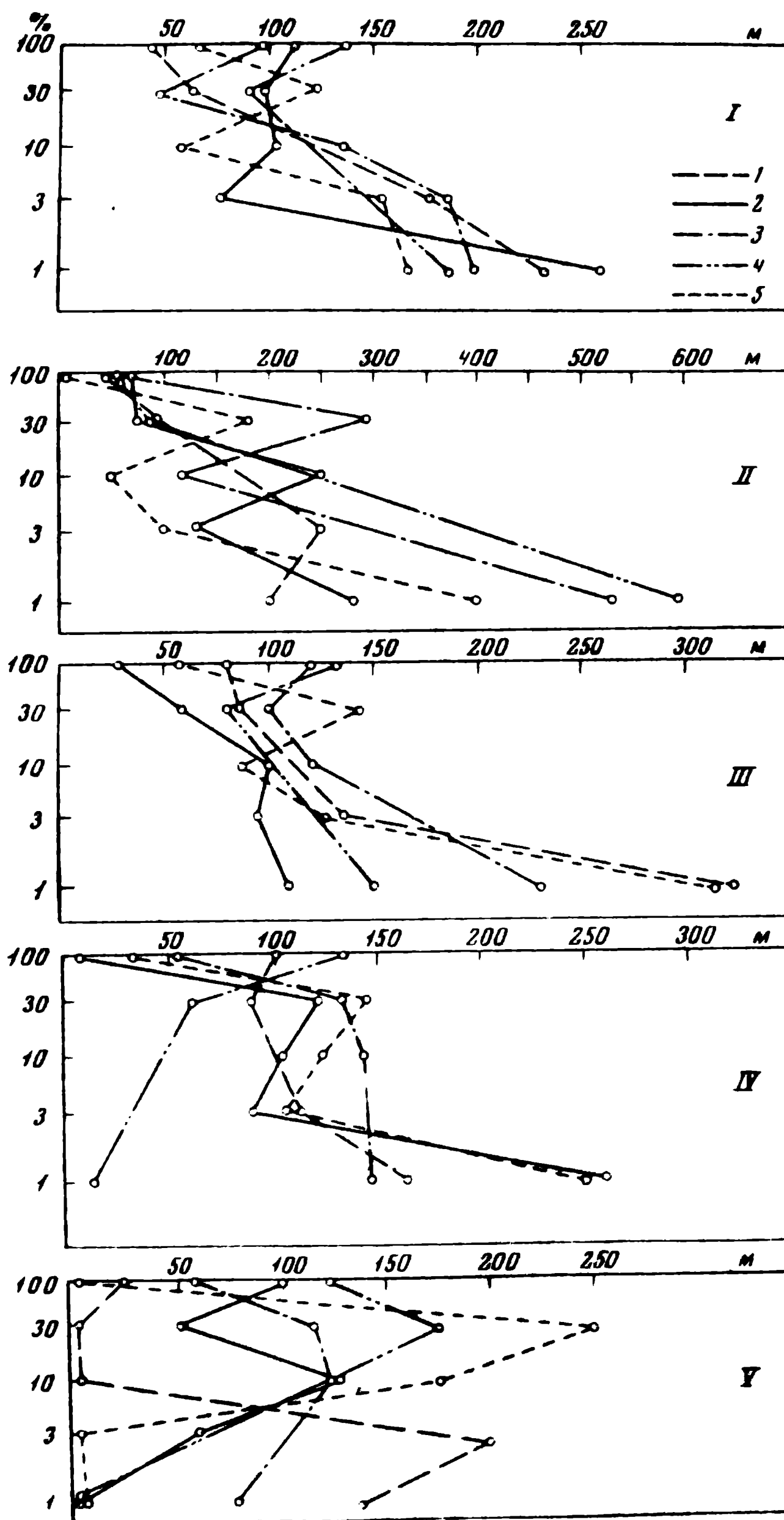


Рис. 7. Относительное содержание каротиноидов в частицах на разных световых глубинах

По горизонтали — содержание пигментов в % от среднего в эуфотическом слое, по вертикали — световые глубины (% от подповерхностной ФАР); I — фукоксантин, II — β -зеаксантин, III — каротины, IV — диатомксантин, V — α -зеаксантин. 1 — ст. 1454; 2 — ст. 1461; 3 — ст. 1467; 4 — ст. 1469; 5 — ст. 1471

зилась, так как за время, прошедшее между двумя измерениями, фитопланктон успел «состариться».

Если исходить из литературных данных, получается, что первичная продукция на ст. 1461 и 1467 различалась в 30—35 раз, а с поправкой на разницу в приходе солнечной энергии (633 кал/см^2 6.11 и 562 кал/см^2 1.11 по данным метеорологического отряда) — в 35—40 раз. Если же принять цифры Ю. И. Сорокина, различие снизится до 12 раз. Сравнив эти цифры с разницей в поглощении света пигментами, можно сделать вывод, что различия в эффективности использования солнечной энергии при фотосинтезе в эвтрофном и мезотрофном районах океана в первую очередь зависят от различий в полноте поглощения света пигментами и в меньшей степени — от разницы в эффективности использования поглощенного света. Первая причина — источник разницы примерно в 10 раз, вторая — в 3—4 раза. Если же принять оценку первичной продукции, сделанную Ю. И. Сорокиным, получится, что фитопланктон этих двух районов океана использует поглощенную пигментами световую энергию с равной эффективностью.

Таковы результаты оценки полноты использования солнечной энергии в расчете на единицу поверхности моря.

Оценка эффективности использования солнечной энергии на двух этапах фотосинтеза для отдельных глубин приведена в таблице. Степень полноты использования солнечного света в процессе фотосинтеза возрастает с глубиной как на стадии поглощения, так и на стадии фотохимических реакций. По нашим расчетам, у нижней границы фотосинтетического слоя степень использования поглощенной энергии в ряде случаев стремится к 100%. Это, без сомнения, является следствием несовершенства методики. Основные неточности, вероятно, имеют место при измерении фотосинтеза, величина которого для нижних горизонтов завышается. Заметна значительная разница (примерно на порядок) величин степени использования проникающей радиации для фотосинтеза на мезотрофных экваториальных и высокоэвтрофных прибрежных станциях. Этот результат согласуется с оценками интегральных величин. Такое же согласие получено для оценки использования поглощенной энергии. Если отложить на графике по оси абсцисс цифры из последней графы таблицы, а по оси ординат долю ФАР, проникающей на данную глубину, то почти все точки лягут на одну прямую (рис. 8). Это значит, что эффективность использования поглощенной пигментами световой энергии в различающихся по трофности районах океана остается одинаковой.

Таким образом, условия снабжения фитопланктона световой энергией в изучавшихся в рейсе районах Тихого океана различались очень сильно. В мезотрофных экваториальных водах 1%-ный уровень облученности находился на глубине 100 м, а в высокоэвтрофных прибрежных — на глубине 20—30 м. Спектральный максимум пропускания света в первом случае по глубине не сдвигался, а во втором — сильно сдвигался в сторону длинных волн. И то, и другое вызвано различиями в количестве фитопланктона. В мезотрофных водах его пигменты поглощали только 5% всей проникающей радиации, а в эвтрофных — до 60%. При этом доля света, поглощенного дополнительными пигментами, составляла на поверхности около 60% от общего поглощения ими и хлорофиллом «а», в нижней же части фотического слоя — почти 90%. Роль хлорофилла в поглощении света особенно быстро уменьшалась с глубиной на прибрежных станциях.

В прибрежных водах отмечено повышение в нижней части фотосинтетического слоя концентрации некоторых желтых пигментов, выделе-

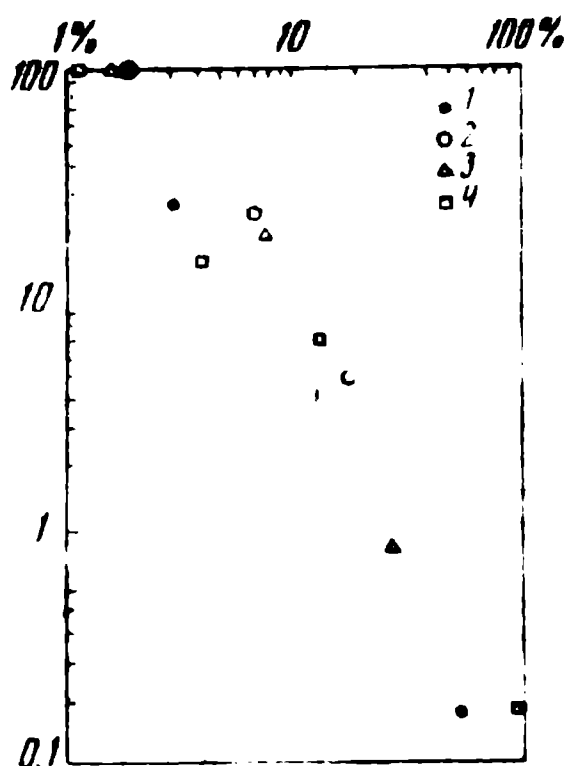


Рис. 8. Эффективность использования поглощенной пигментами световой энергии (%; ось абсцисс) на разных световых глубинах (доля ФАР — ось ординат)

1 — ст. 1454 2 — ст. 1461; 3 — ст. 1467; 4 — ст. 1469

ных методом тонкослойной хроматографии: фукоксантина, диатоксантина, каротинов и β -зеакаротина. Последний пигмент, с увеличением глубины, по-видимому, приходит на смену α -зеакаротину. Световая энергия, поглощенная фитопланктоном в мезотрофных водах, использовалась при фотосинтезе столь же эффективно, как и в эвтрофных. Это приводит к предположению, что основные различия в полноте использо-

Баланс солнечной энергии, поступившей за день на разные глубины в экваториальной Пацифике и у берегов Перу

Глубина, м	Приход ФАР, кал/м ²	Поглощение, кал/м ²			Фотосинтез		
		суммарное	всеми пигментами	каротиноидами	кал/м ²	% от ФАР	% поглощенной пигментами энергии

Ст. 1454 15. I

0	$210 \cdot 10^4$	$196 \cdot 10^3$	$16 \cdot 10^3$	$10 \cdot 10^3$	320*	0,015	2
10	$54 \cdot 10^4$	$50 \cdot 10^3$	$72 \cdot 10^2$	$54 \cdot 10^2$	18	0,003	0,25****
25	$8,4 \cdot 10^4$	$10 \cdot 10^3$	$16 \cdot 10^2$	$12 \cdot 10^2$	25	0,03	1,6
50	$0,5 \cdot 10^4$	$0,58 \cdot 10^3$	64	52	60	0,7	55

Ст. 1461 9-я серия 6. II

2	$155 \cdot 10^4$	$95 \cdot 10^3$	$23 \cdot 10^3$	$17 \cdot 10^3$	48**	0,003	2
25	$39 \cdot 10^4$	$24 \cdot 10^3$	$14 \cdot 10^2$	$12,5 \cdot 10^2$	101	0,025	7
50	$10 \cdot 10^4$	$5 \cdot 10^3$	$3,4 \cdot 10^3$	$3 \cdot 10^2$	63	0,06	16

Ст. 1467 1. III

0	$150 \cdot 10^4$	$30 \cdot 10^4$	$14 \cdot 10^4$	$7,5 \cdot 10^4$	2530***	0,17	1,8
8	$28 \cdot 10^7$	$56 \cdot 10^3$	$38 \cdot 10^3$	$25 \cdot 10^3$	2860	1	8
14	$8 \cdot 10^4$	$16 \cdot 10^3$	$48 \cdot 10^3$	$3,6 \cdot 10^3$	4830	6	~100****
25	$1 \cdot 10^4$	$2 \cdot 10^3$	$1,1 \cdot 10^3$	$0,9 \cdot 10^3$	356	3,6	31

Ст. 1469 2. III

0	$190 \cdot 10^4$	$42 \cdot 10^4$	$84 \cdot 10^3$	$49 \cdot 10^3$	1050*	0,05	1,1
5	$23 \cdot 10^4$	$57 \cdot 10^3$	$21 \cdot 10^3$	$19 \cdot 10^3$	1244	0,5	4
13	$13 \cdot 10^4$	$23 \cdot 10^3$	$7,2 \cdot 10^3$	$5,3 \cdot 10^3$	972	0,75	13
30	$0,8 \cdot 10^4$	900	120	95	84	1,7	100****

* Измерения in situ ** Расчет В. И. Ведерникова (1973). *** Данные Ю. И. Сорокина **** Точ. ки на рис. 8 не нанесены

вания солнечной энергии в районах океана разной трофности возникают на стадии поглощения. В высокопродуктивных районах популяция фитопланктона, развивавшаяся в благоприятных условиях минерального питания, поглощает свет гораздо эффективнее, чем в малопродуктивных, но каждая фотосинтетическая единица использует поглощенную энергию в процессе фотосинтеза, видимо, столь же эффективно, как и в бедных районах. Другими словами, минеральное питание действует на продуктивность фитопланктона не через увеличение скорости фотосинтеза отдельных организмов фитоценоза, а через способность фитоценоза как целого поглощать световую энергию.

Авторы выражают глубокую признательность Б. В. Коновалову и В. И. Ведерникову за помощь в расчетах при подготовке настоящей статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Ведерников В. И. 1973. Природные колебания ассимиляционного числа морского фитопланктона. — Автореф. канд. дисс., Ин-т океанол. АН СССР, М.
- Ведерников В. И., Соловьева А. А. 1972. Первичная продукция и хлорофилл в прибрежных водах Баренцева моря. — Океанология, 7, № 4.
- Гайдуков Н. М. 1903. О влиянии окрашенного света на окраску осциллярий. — Бот. зап. Бот. сада СПб ун-та, № 22.
- Ерлов Н. 1970. Оптическая океанография. М., «Мир».
- Карелин А. К., Пелевин В. Н. 1970. Морской измеритель подводной облученности. — Океанология, 10, № 2.
- Кобленц-Мишке О. И. 1967. Первичная продукция. — Тихий океан, Биология Тихого океана, кн. 1. Планктон. М., «Наука».
- Кобленц-Мишке О. И., Бекасова О. Д., Ведерников В. И., Коновалов Б. В., Саложников В. В., Терских В. А. 1970. Первичная продукция и пигменты в районе Курило-Камчатского желоба летом 1966 г. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 86.
- Кобленц-Мишке О. И., Семенова М. А. 1975. Пигменты фитопланктона мезотрофных и эвтрофных районов тропической Пацифики. Наст. сб.
- Коновалов Б. В. 1970. Разработка и применение метода безэкстракционного количественного анализа содержания фотосинтетических пигментов морского фитопланктона. — Автореф. канд. дисс. М., Ин-т океанол. АН СССР.
- Кутюрин В. М. 1959. Определение содержания хлорофилла в морской воде и спектральный анализ пигментов фитопланктона. — Труды Сов. Антаркт. эксп., 5.
- Пелевин В. Н., Кельбалиханов Б. Ф. и др. 1974. Подводный спектрофотометр. — Гидрооптическая аппаратура, М.
- Рассошко И. Ф., Семенова М. А. 1974. Применение метода тонкослойной хроматографии для изучения каротиноидов морских планктонных водорослей. — ЦНИИТЭИРХ, обзорн. инф., сер. 9, № 11—12.
- Сорокин Ю. И. 1956. О применении радиоактивного углерода C^{14} для изучения первичной продукции водоемов. — Труды Всес. гидробиол. общ., 7.
- Desrosieres R., Le Bourhis J., Wauthy B. 1968. — Mesures de production primaire de la croisiere «Alizé» du N. O. «Coriolis». — Rapp. Centre ORSTOM de Nouméa, sect. Océanographie, N 13.
- Fujita Y., Hattori A. 1960. Effects of chromatic lights on phycobillin formation in a blue-green alga *Tolypothrix tenuis*. — Plant and Cell Physiology, 1.
- Jones L. W., Meyers J. 1965. Pigment variations in *Anacystis nidulans* induced by light of selected wavelengths. — J. Phycol., 1.
- SCOR UNESCO, 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea-water.
- Steemann-Nielsen E., Hansen V. 1959. Light adaptation in marine phytoplankton populations and interrelation with temperature. — Physiol. Plant., 12, N 2.
- Steemann-Nielsen E., Jorgensen E. C. 1969. The adaptation of plankton algae IV Light adaptation in different algae species. — Physiol. Plant., 22.
- Yentsch C. S. 1963. Primary production — Oceanogr. Mar. Biol., Ann. Rev., 1.
- Wallen D. C., Geen G. H. 1971. Light quality and concentration of proteins RNA, DNA and photosynthetic pigments in two species of marine plankton algae. — Mar. Biol., 10, N 1.

PHYTOPLANKTON PIGMENTS AND THE UTILIZATION OF SOLAR RADIATION IN PHOTOSYNTHESIS

O. J. Koblentz-Mishke, V. N. Pelevin, M. A. Semenova

Summary

The balance of solar radiation penetrating the sea waters of the Equatorial and the Peruvian upwelling regions was examined during the 17-th cruise of R/V «Academik Kurchatov», namely its adsorption by plant pigments and utilization in the photosynthesis. Spectral characteristics of the light field were obtained by means of the underwater monochromator, the carotenoids were separated chromatographically. Other data, such as light attenuation, primary production, light absorption by sum of pigments and so on, were obtained by routine methods. In the eutrophic Peruvian coastal waters light is rapidly absorbed with increasing depth, its maximum transmission shifting towards long wavelengths. In the mesotrophic waters light penetrates into far greater depths; its maximum transmission does not change with depth. At the eutrophic station phytoplankton pigments absorb 50—60% of the light absorbed in a given water layer, compared to merely 5—6% at the mesotrophic station. The role of carotenoids in total light absorption increases with depth both due to a passive mechanism of chromatic adaptation and due to increase of concentration with depth of some carotenoids. The difference between the utilization of solar energy in photosynthesis of phytoplankton populating mesotrophic and eutrophic waters is connected primarily with its different absorption by pigments. The absorbed light is used for CO₂ assimilation in both types of waters equally.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ИНТЕНСИВНОСТИ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ПИГМЕНТОВ В КЛЕТКАХ ЖИВОГО ФИТОПЛАНКТОНА

Г. С. Карабашев, А. Н. Соловьев

Возможность использования флуориметрических измерений для количественного определения пигментов фитопланктона обусловлена характером зависимости между флуоресценцией и содержанием пигментов. Если пигменты находятся в растворенном состоянии, эта зависимость обычно близка к линейной, а качественные характеристики свечения — спектры, квантовый выход и т. д. — подчиняются закономерностям фотолюминесценции дискретных центров. В живых водорослях пигменты, в том числе хлорофилл, образуют сложные структурные единицы, взаимодействующие с другими веществами клетки, поэтому процессы поглощения и излучения света в общем случае подчиняются иным закономерностям. Приспосабливаясь к условиям обитания (плотность и спектральный состав лучистой энергии, количество пищи и др.), фитопланктон способен менять соотношение между различными пигментами. Сами пигменты могут находиться в клетке в нескольких формах, различающихся по спектроскопическим характеристикам. Влияние этих факторов на интенсивность флуоресценции пигментов (ФП) изучено еще недостаточно (Гуринович и др., 1968). Поскольку разные виды фитопланктона в одинаковых условиях могут иметь различный набор пигментов, изменчивость ФП должна зависеть и от вариаций качественного состава фитопланктона. Наконец, любые процессы, способные влиять на концентрацию клеток водорослей в данном месте (деление и гибель клеток, течения, внутренние волны и т. д.), вносят вклад в изменчивость ФП. Все эти причины изменчивости ФП известны, однако в литературе нет данных о реальном вкладе каждой из них в дисперсию ФП. Между тем, для суждения о практической ценности информации, которая может быть получена из измерений ФП, такие сведения имеют решающее значение. В этом аспекте мы и рассмотрим результаты измерений изменчивости интенсивности флуоресценции пигментов фитопланктона Тихого океана в районе экваториального и перуанского апвеллингов, выполненных нами в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов».

АППАРАТУРА, МЕТОДИКА И ПОГРЕШНОСТИ ИЗМЕРЕНИЙ

Интенсивность ФП фитопланктона измерялась флуориметром ИПФ 70 в режиме непрерывного зондирования. Основные характеристики флуориметра и методика работы с ним опубликованы (Карабашев, Соловьев, 1973), поэтому мы ограничимся сведениями о тех усовершенствованиях прибора, которые позволили использовать его для измерений интенсивности ФП. Поскольку пигменты фитопланктона люминесциру-

ют в красной области спектра, в погружаемой части был установлен фотоприемник с мультищелочным фотокатодом, чувствительным до 800 нм. Спектральные характеристики флуориметра выбирались в соответствии с требованиями достижения максимальной чувствительности и исключения помех от флуоресценции растворенных в морской воде органических веществ (Карабашев, Зангалис, 1971). Поэтому в пучке возбуждения использовался широкополосный светофильтр из стекла СЗС-22 с пределами пропускания 420—550 нм, а в пучке люминесценции — стекло КС-19, пропускающее излучение с длинами волн >700 нм. В этой области спектра в живых клетках люминесцируют преимущественно различные формы хлорофилла «а» (Гуринович и др., 1968), тогда как люминесценция растворенных веществ становится малой (Карабашев, Зангалис, 1971). Модернизация электрической схемы прибора позволила нам регистрировать сигналы каналов глубины и люминесценции на ленте шлейфового осциллографа в виде последовательности чередующихся импульсов, амплитуды которых пропорциональны глубине и интенсивности ФП. Огибающие этих импульсов дают представление о вертикальном распределении ФП при подъеме и спуске прибора. Для изменения чувствительности прибора введено дистанционное переключение пределов измерения в погружаемой части, а в случае необходимости использовался дополнительный нейтральный светофильтр в пучке люминесценции.

Все данные о пространственно-временной изменчивости ФП были получены на четырех многосуточных полигонах на экваторе (I полигон на 97° з. д., II на 122° з. д., III на 139° з. д., IV на 155° з. д.), а также на нескольких станциях перпендикулярного к берегу разреза в перуанском апвеллинге. Основные усилия были направлены на выяснение временного хода ФП, чем определялись сроки и частота зондирований водной толщи флуориметром ИПФ-70. Предельная глубина погружения прибора зависела от уровня сигнала и условий наблюдений и не превышала 220 м. При обработке записей, в соответствии с разрешающей способностью датчика глубины, отсчеты ФП снимались с ленты осциллографа с шагом до 5 м на спуске и подъеме прибора. После введения поправок на изменение чувствительности фотометрической схемы их среднее значение служило мерой интенсивности ФП на данном горизонте во время зондирования. Было получено более 70 профилей ФП, выраженных в единой системе условных единиц, пропорциональных интенсивности ФП.

Ошибка воспроизводимости измерений включает погрешности фотометрической схемы и датчика глубины и погрешности, возникающие при обработке записей. Эту ошибку мы оценили по нескольким зондированиям, считая данные измерений на спуске и подъеме прибора стохастически независимыми и воспользовавшись формулой для подсчета ошибок воспроизводимости по текущим измерениям (Налимов, 1960). Коэффициент вариации (КВ) оказался равным 3—4%. Истинная ошибка конкретного профиля ФП может быть ниже этой величины, когда вертикальные градиенты ФП невелики и распределение ФП за время измерений остается неизменным. Если эти условия не соблюдаются, может возникнуть дополнительная систематическая погрешность, вследствие которой либо искажается глубина залегания некоторого уровня ФП, либо сглаживается максимум распределения ФП за счет осреднения концентрации фитопланктона движущимся прибором. Чтобы масштаб пространственного осреднения не превышал размеров погружаемой части прибора (около 50 см), необходимо снижать скорость зондирования, однако это редко удавалось сделать из-за дефицита забортно-

го времени. Поэтому на станциях с особенно высокими вертикальными градиентами ФП на профилях ФП несколько занижены максимумы и завышена ширина пиков. Другой источник систематических погрешностей — медленное изменение чувствительности фотометрической схемы вследствие старения ее компонентов. Проверка по раствору родамина показала, что с августа 1973 по январь 1974 г. изменение чувствительности не превышало 15—20%.

ЦИКЛИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ПИГМЕНТОВ

Уже на I полигоне было замечено, что в течение суток в поверхностном слое ФП изменяется циклически, достигая максимума к полуночи и уменьшаясь к полудню на порядок. Та же закономерность наблюдалась и в дальнейшем, как в экваториальном, так и в перуанском апвеллингах. Наиболее полную картину временного хода ФП удалось получить на IV полигоне, где были выполнены 2-суточные серии с интервалом в 1 сутки и периодом измерений 4 часа в первой и <2 часов во второй (рис. 1). На рис. 1 представлен также суточный ход интегралов профилей ФП по глубине, которые могут служить мерой содержания пигментов в столбе воды под единицей площади, если допустить, что интенсивность ФП пропорциональна концентрации пигментов. Пределы интегрирования профилей выбраны разными, так как глубина залегания минимальной ФП различалась.

Наибольший размах колебаний ФП наблюдался в подповерхностном слое. С глубиной изменчивость ФП уменьшается, на горизонте 75 м различие между двумя сериями практически исчезает, а на 100 м значения ФП второй серии превышают значения первой, в которой уже трудно заметить циклическую изменчивость. Интегралы профилей менялись в течение суток приблизительно вдвое, в обеих сериях они были равны по величине. Это свидетельствует, что изменения ФП на фиксированных горизонтах происходят не только за счет перераспределения пигментов, но и вследствие их образования и распада. Причиной этих процессов могут быть фотоокисление хлорофилла в поверхностном слое как защита от энергетических перегрузок (Yentsch, Ryther, 1957) и фотосинтез во всей фотической зоне. Действительно, минимальная ФП поверхностного слоя наблюдается в дневное время, однако зависимость ФП от солнечной радиации нелинейна, изменения ФП продолжают и после захода Солнца, а скорость изменения ФП максимальна на рассвете и в сумерки, минимальна — в полдень и в полночь. Временной ход ФП неплохо описывается косинусоидой с периодом 1 сутки, амплитуда которой убывает с глубиной. Сравнение хода ФП (IV полигон, глубина 5 м) и хода содержания хлорофилла в фитопланктоне в опытах с изолированными пробами морской воды (Yentsch, Ryther, 1957) показывает

Изменение содержания хлорофилла «а» in vitro (Yentsch, Ryther, 1957) и флуоресценции пигментов (ФП) in vivo в течение суток при естественном освещении

Показатель	Время суток, часы					
	12—16	16—20	20—24	24—04	4—8	8—12
А	—0,21	+0,32	+0,02	+0,54	+0,35	—0,40
Б	+4	+13	+6	—2,5	—11	—9

Примечание. А — скорость изменения хлорофилла «а» в стеклянном сосуде на поверхности моря, мг/м³/час; Б — скорость изменения ФП в море на глубине 5 м, усл. ед./час

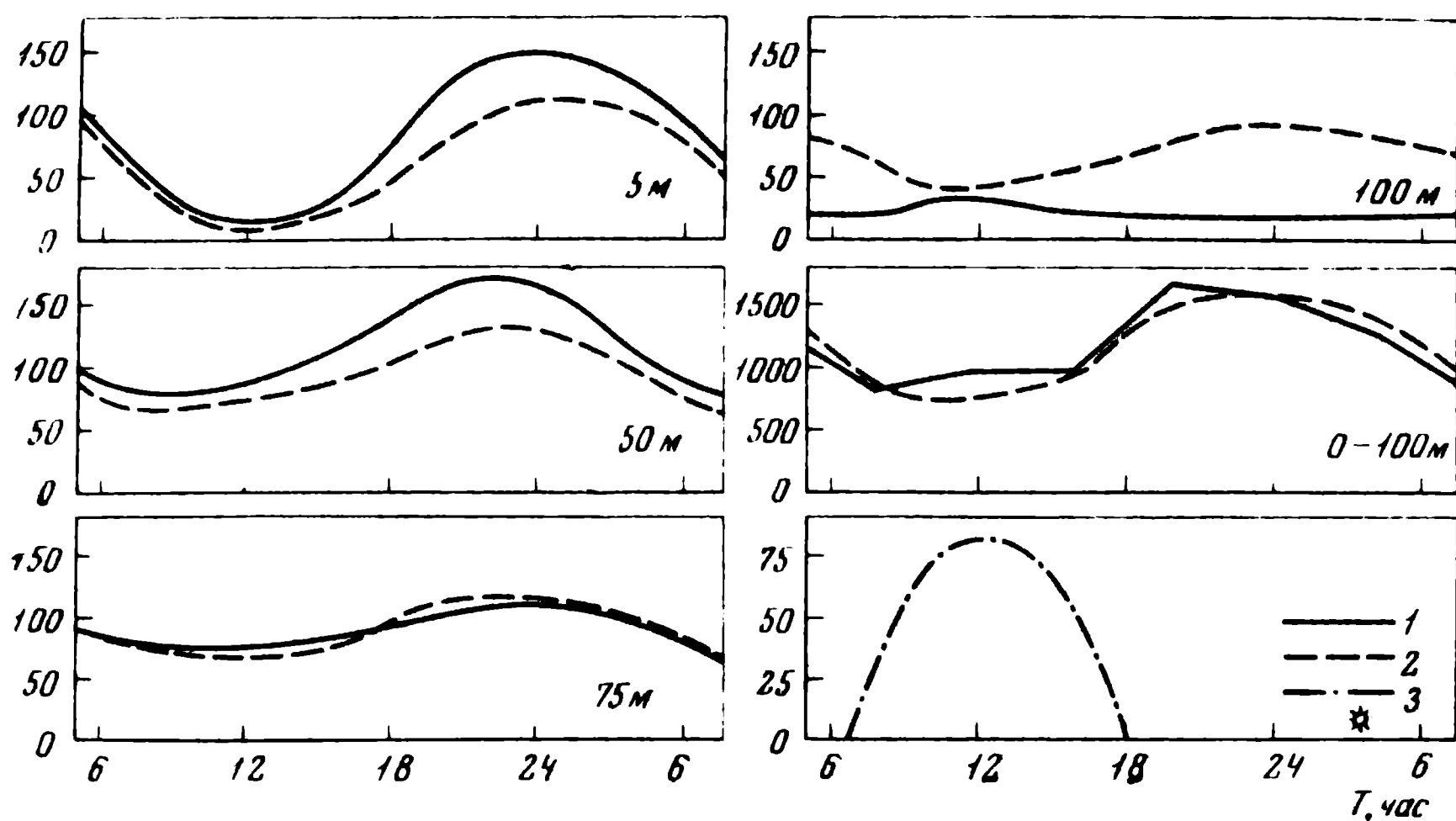


Рис. 1. Относительное суточное изменение флуоресценции пигментов (ФП) на горизонтах 5, 50, 75, 100 м и интегралов от профилей ФП по глубине в слое 0—100 м 4—5. II (1) и 6—7. II 1974 г. (2) на ст. 1461 (IV полигон) и суточный ход (3) солнечной радиации 4—7. II

Все величины в условных единицах

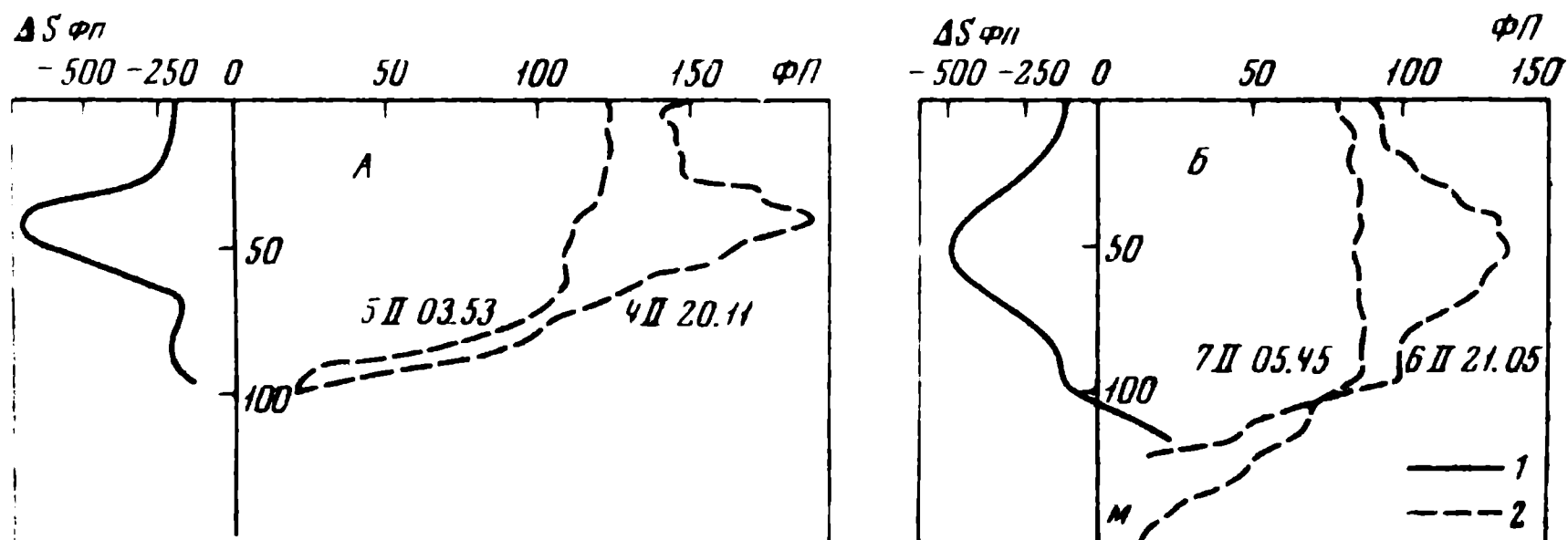


Рис. 2. Профили «выедания» (1) и соответствующие им профили ФП (2) на IV полигоне (ст. 1461) для серий 4—5. II (А) и 6—7. II (Б)

Величины на оси абсцисс — в условных единицах

(таблица), что изменения ФП и хлорофилла «а» совпадают по знаку и (приблизительно) относительной скорости только тогда — в 8—12 и 16—20 час, — когда лучистая энергия в море меняется особенно быстро. Максимальные расхождения между данными опытов *in vitro* и нашими измерениями ФП *in vivo* приходятся на ночное время 0—8 час. Естественно предположить, что ночью в море действует дополнительный фактор убыли пигментов, который исключался в опытах *in vitro*. Скорее всего, таким фактором должно быть выедание фитопланктона зоопланктоном. В пользу этого говорит уменьшение в течение ночи площади профилей на всех полигонах. Выбрав в качестве меры выедания разность интегралов профилей ФП для слоев толщиной 10 м и отнеся значения разностей к середине каждого слоя, мы построили график, отражающий влияние выедания на изменчивость профиля ФП ночью (рис. 2). Оказалось, что максимум «выедания» по глубине приблизительно совпадает с макси-

мумом ФП, большей ширине пика ФП отвечает большая ширина и меньшая амплитуда пика «выедания» и при более однородном распределении ФП по вертикали (вторая серия) интенсивность «выедания» падает (площадь кривой «выедания» для второй серии в слое 0—100 м составляла 80% от площади в первой). Особенности изменения профилей ФП в темное время суток согласуются с представлениями о значении экстремумов вертикального распределения фитопланктона для существования океанических экосистем (Виноградов, 1971).

Перечисленные факторы циклической изменчивости ФП действуют повсеместно, и потому следует ожидать сходства между вертикальным распределением характеристик рассеяния «мгновенных» значений ФП относительно среднесуточного в различных стационарных океанологических ситуациях. Проверить это удобнее всего на материалах I и IV полигонов, где временной ход ФП исследовался в течение полных суток, а различия условий измерений (стратификация вод, течения, биомасса планктона и т. д.) были наибольшими (рис. 3). Как по абсолютным величинам, так и характеру изменения с глубиной средние профили для I и IV полигонов имеют мало общего. В то же время профили коэффициентов вариации (КВ) величин ФП начинаются на поверхности с одних и тех же значений, которые быстро падают с глубиной, проходят через минимум, достигают второго — меньшего максимума — на глубине 35—40 м, вновь проходят через минимум и дают третий — мощный — максимум на глубине около 60 м (I полигон) или 90—120 м (IV полигон). КВ флуоресценции органики в толще воды в несколько раз ниже, чем КВ флуоресценции пигментов, что исключает сомнения в достоверности этих трех пиков. В общем случае профиль КВ флуоресценции пигментов представляет собой сочетание трех распределений КВ ФП, имеющих различный физический смысл (рис. 3 Г). Верхний максимум (а) определяется, главным образом, влиянием солнечной радиации на интенсивность фотосинтеза и фотопревращения пигментов. С уменьшением амплитуды периодической функции, описывающей этот процесс, на колебаниях ФП начинает сказываться «выедание» фитопланктона. Максимуму этого процесса отвечает максимум (б) профиля КВ ФП. Наконец, глубинный максимум (в) должен быть связан с внутренними волнами, которые зарегистрированы зондом АИСТ в этом слое на I полигоне; на IV положение нижнего максимума совпадает с экстремумом градиента плотности, где проявление внутренних волн наиболее вероятно.

Степень разрешенности максимумов КВ ФП будет зависеть от конкретных условий, но вряд ли в каком-либо слое может действовать только один из факторов циклической изменчивости ФП. Совпадение КВ ФП в поверхностном слое говорит о решающем влиянии циклических изменений солнечной радиации (через световые реакции и фотосинтез планктона) на изменчивость ФП. В этом смысле КВ ФП в поверхностном слое отражают преимущественно временную изменчивость ФП. Для среднего и, особенно, глубинного максимума профиля КВ ФП отделить временную изменчивость от пространственной без дополнительной информации не представляется возможным. Учитывая снижение амплитуды суточных колебаний ФП с глубиной, можно полагать, что в мезо- и микромасштабной области должно происходить существенное изменение спектра колебаний ФП от почти монохроматического с периодом 1 сутки на поверхности до спектра с богатым набором периодов на горизонтах, где существуют короткопериодные внутренние волны и велики вертикальные градиенты ФП.

Сильную суточную изменчивость ФП удастся объяснить действием лишь тех факторов, которые влияют на содержание пигментов в мор-

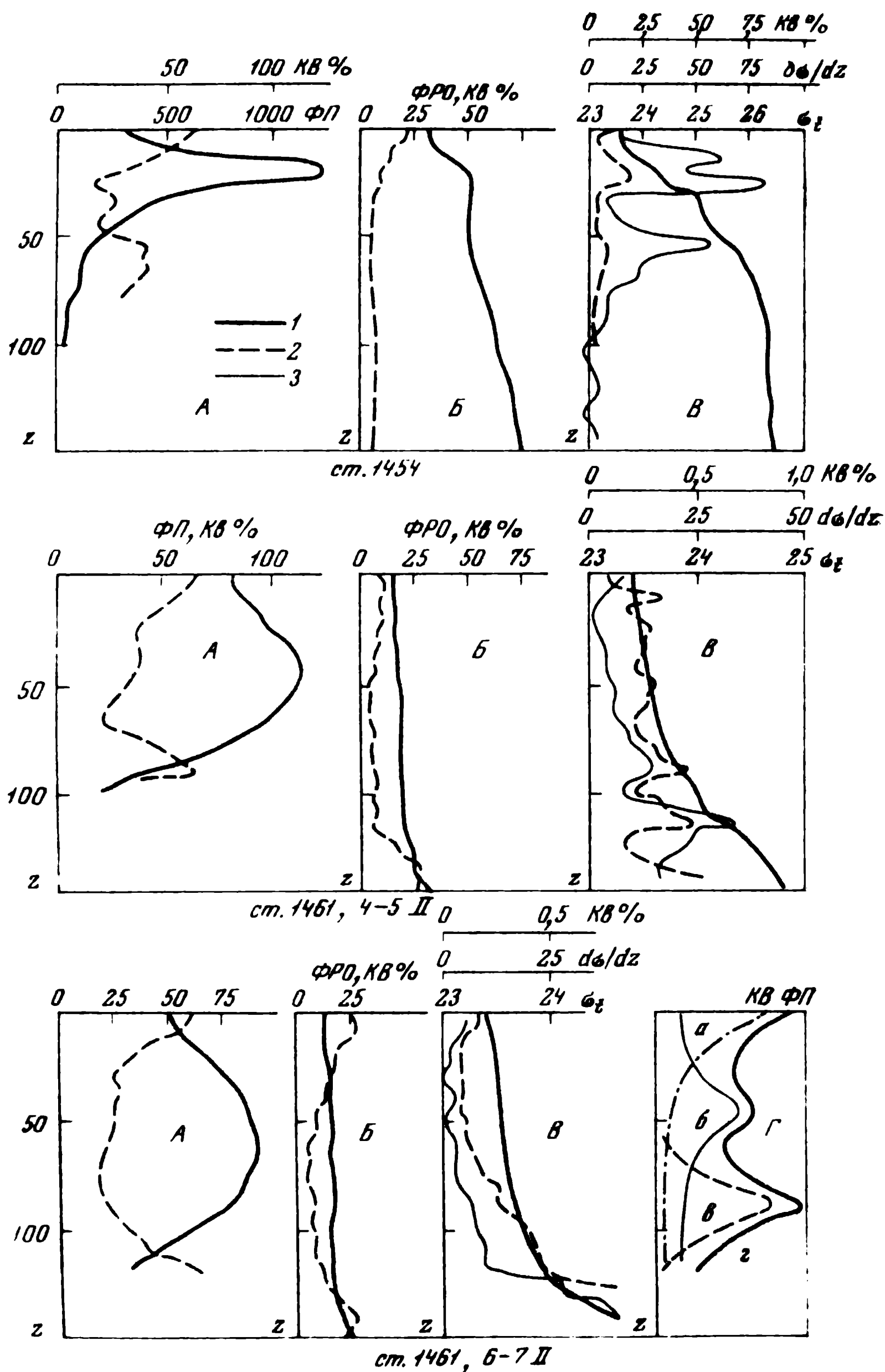


Рис. 3. Вертикальное изменение средних значений (1), коэффициентов вариации и (KB) (2) и вертикальных градиентов (3) интенсивности флуоресценции пигментов ($\Phi\P$) (А), интенсивности флуоресценции растворенной органики ($\Phi\P\text{O}$) (Б) и условной плотности σ_t (В) для суточных серий на станциях 1454 и 1461 Г — формирование вертикального распределения KB $\Phi\P$ (z) из профилей KB, обусловленных световыми реакциями (а), «выеданием» (б) и внутренними волнами (в)

$\Phi\P$ и $\Phi\P\text{O}$ — в условных единицах, KB — в %

ской воде, не привлекая какие-либо соображения о роли факторов, воздействующих на зависимость ФП от концентрации пигментов в клетках фитопланктона. Отсюда следует, что результат однократного измерения профиля ФП или любых других параметров, по которым пытаются определять содержание пигментов, не может служить характеристикой места или водной массы, так как сопоставление профилей, полученных в разное время суток, может дать ошибки того же порядка, что и измеряемая величина. Можно лишь рекомендовать вести такие измерения утром или вечером, когда средние среднеквадратичные отклонения «мгновенных» профилей от среднесуточного, по нашим данным, минимальны.

АПЕРИОДИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ПИГМЕНТОВ И ЕЕ ЗАВИСИМОСТЬ ОТ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Как показало сравнение профилей ФП, измеренных в одно и то же время с интервалом в 24 часа, на суточные циклические вариации нередко накладываются аперiodические изменения ФП. Их особенности указывают на изменение плотностной стратификации вод за время наблюдений как возможную причину различий между профилями ФП. Первый пример такого рода изменчивости мы получили на II полигоне. Здесь в течение суток постепенно исчезли верхний и нижний максимумы и усилился промежуточный максимум вертикального градиента плотности (рис. 4). Это должно было привести к усилению перемешивания над промежуточным максимумом и, следовательно, к сглаживанию пиков распределения фитопланктона в этом слое, что и отразилось в сглаживании пиков ФП. Различиями плотностной стратификации деятельного слоя мы объясняем и разницу между суточными сериями на ст. 1461 (рис. 3): бóльшим значениям вертикальных градиентов плотности (менее интенсивному перемешиванию) в серии 4—5. II отвечают более узкие пики ФП, чем в серии 6—7. II, тогда как интегралы профилей ФП от поверхности до верхней границы пикноклина в обеих сериях приблизительно одинаковы (рис. 1). Этот механизм влияния плотностной стратификации вод на распределение фитопланктона общеизвестен и привлекался для объяснения крупномасштабной и сезонной изменчивости. В условиях экваториального апвеллинга горизонтальные градиенты океанологических характеристик оказались столь велики, что в результате совместного влияния дрейфа судна и течений изменение профилей ФП нередко происходило за несколько десятков минут как днем, так и ночью. Это обстоятельство сильно затрудняет разделение временной и пространственной изменчивости ФП.

В настоящей экспедиции, как и в Индийском океане (10-й рейс нис «Дмитрий Менделеев», июнь — октябрь 1973 г.), мы наблюдали, что в открытом океане максимум профилей ФП следует за максимумом вертикальных градиентов плотности лишь до глубин 50—70 м. При дальнейшем заглублении пикноклина максимум ФП начинает отставать от него на расстояние до нескольких десятков метров (рис. 3). Это наблюдение также согласуется с механизмом формирования слоев повышенной концентрации жизни (Виноградов, Гительзон, Сорокин, 1971) и, по видимому, указывает на существенную роль чисто биологических причин возникновения максимумов концентрации планктона в квазигомогенном перемешанном слое. Скорость фотосинтеза максимальна в том слое, где два лимитирующих фактора — свет и биогены — находятся в оптимальном для фотосинтеза сочетании. Слой фитопланктона следует за пикноклином до тех пор, пока лимитирующим фактором являются только биогены. Максимум фитопланктона в слое над пикноклином мо-

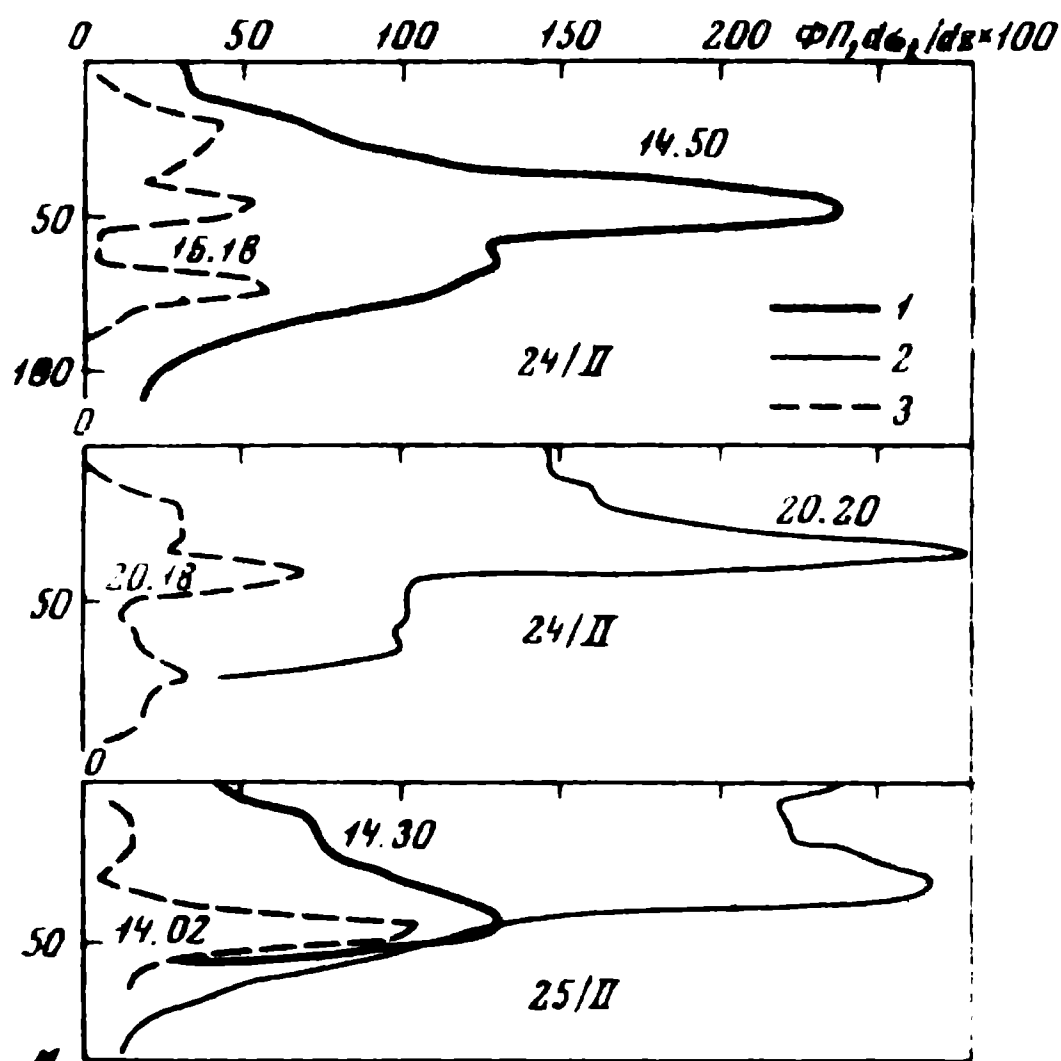
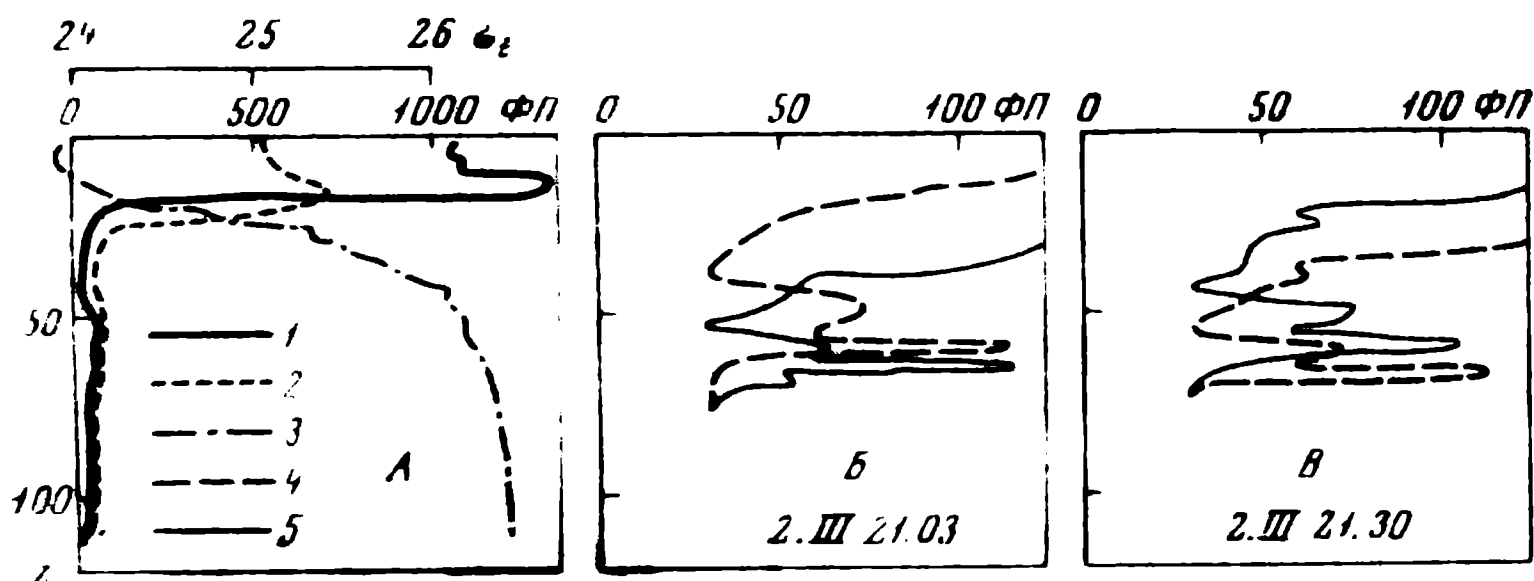


Рис. 4. Изменение профилей ФП (1, 2) и вертикальных градиентов плотности (3) на ст. 1456, 24—25.11.1974 г

Рис. 5. Общее изменение по вертикали (А) и тонкая структура (Б, В) глубинного максимума флуоресценции пигментов ФП (1, 2, 4, 5)

1 — ФП 2.111 в 20.28, 2 — ФП 3.111 в 06.45, 3 — условная плотность 2.111 в 18.37; 4, 5 — ФП на спуске (4) и подъеме (5) прибора. Скорость зондирования 30 см/сек (А, Б) и 10 см/сек (В)

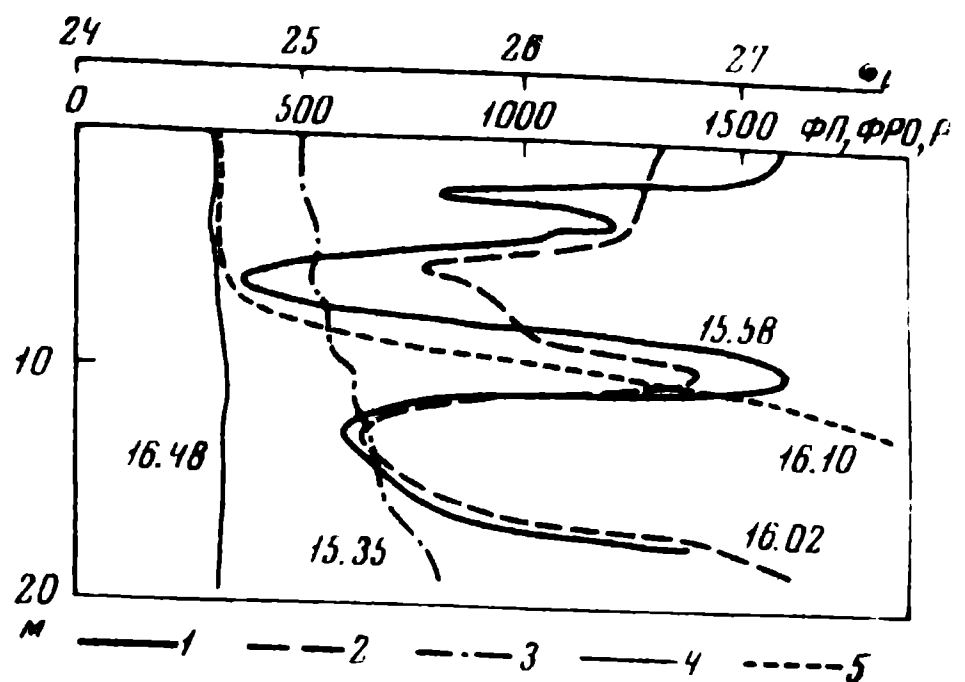


жет существовать, если скорость турбулентной диффузии меньше скорости размножения водорослей. Эта модель вертикального распределения фитопланктона, описывающая соотношение между глубиной залегания максимума пигментов и пикноклина, представляется нам более общей, нежели модель Стила и Енча (Steel, Yentsch, 1960), где главная роль отводится механическим факторам — диффузии и скорости оседания частиц.

В экваториальном апвеллинге мы ни разу не наблюдали устойчивой тонкой структуры слоев с максимумами ФП. Напротив, в перуанском апвеллинге такие случаи были, например, на ст. 1470 (рис. 5). Как и на других станциях этого района здесь, на глубинах от 0 до 10—20 м, находился слой с предельно высокими значениями ФП, ниже они резко уменьшались. Слабый максимум на 50—60 м был специально обследован при максимальной чувствительности прибора и различной скорости зондирования. Оказалось, что он состоит из двух прослоек — нижней толщиной 2—3 м, с большей амплитудой и верхней толщиной 10—12 м, с меньшей амплитудой. Обе прослойки синхронно смещались по вертикали под действием внутренних волн с периодом 10¹-мин, о чем свидетельствует различие ширины и положения пиков на спуске и подъеме прибора. Зондирование спустя 8 часов показало, что максимум ФП все еще находился на том же горизонте.

Рис. 6. Вертикальные профили флуоресценции пигментов (ФП) (1, 2), условной плотности (3), флуоресценции растворенной органики (ФРО) (4) и мутности (Р) (5) на ст. 1475

Скорость зондирования 10 см/сек.
Все профили получены при опускании прибора



Более уверенной интерпретации поддается картина распределения ФП на ст. 1475 (рис. 6). При глубине моря 20 м здесь наблюдался максимум ФП в слое 0—4 м, минимум на горизонте 6 м, второй максимум на 10 м той же амплитуды, что и поверхностный, но толщиной 2 м, затем второй минимум на 13 м и возрастание ФП ко дну. Плотность слабо и монотонно увеличивалась от поверхности до дна, вся толща вод была хорошо перемешана. Распределение мутности характеризовалось максимумом у дна и минимумом на поверхности, распределение фотолуминесценции растворенной органики было совершенно однородным. Следовательно, максимум ФП на 10 м может иметь только биологическое происхождение.

МИКРОМАСШТАБНЫЕ ФЛУКТУАЦИИ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ПИГМЕНТОВ

Прибор ИПФ-70, в отличие от других погружаемых флуориметров (Grüngel a. oth., 1972), регистрирует интенсивность люминесценции или рассеяния от отдельных вспышек импульсной лампы длительностью 10^{-6} сек с интервалом 0,5 сек, что позволяет уверенно фиксировать флуктуации содержания пигментов или взвеси в просматриваемом объеме (около 20 см³). Различение флуктуационной составляющей полезного сигнала и приборных шумов в нашем случае существенно облегчается также тем, что тот же прибор используется и для измерения интенсивности флуоресценции растворенной органики, флуктуации которой заведомо слабее и имеют иное амплитудное распределение, чем взвеси. Мы наблюдали на некоторых станциях в Индийском океане, на I полигоне в Тихом океане и на ряде станций в Перуанском апвеллинге, что флуктуации ФП имеют аномально высокую интенсивность, причем вертикальное распределение их обычно неоднородно. Аномальными их следует считать потому, что они наблюдались при высоких средних значениях ФП в эвтрофных водах с большим содержанием частиц, когда отношение флуктуационной к постоянной составляющих сигнала должно убывать, так как интенсивность флуктуаций пропорциональна квадрату корню из числа частиц одного сорта. Как правило, эти аномальные флуктуации приурочены к нижнему склону пика ФП, однако иногда они наблюдались, начиная с поверхности. Случаи аномальных флуктуаций рассеяния под 90° отмечались реже и не всегда совпадали с аномальными флуктуациями ФП. Пример аномальных флуктуаций ФП на ст. 1467 приведен на рис. 7: на горизонте 35 м флуктуации заметно больше, чем на 60 м, причем для ФП это различие проявляется особенно четко.

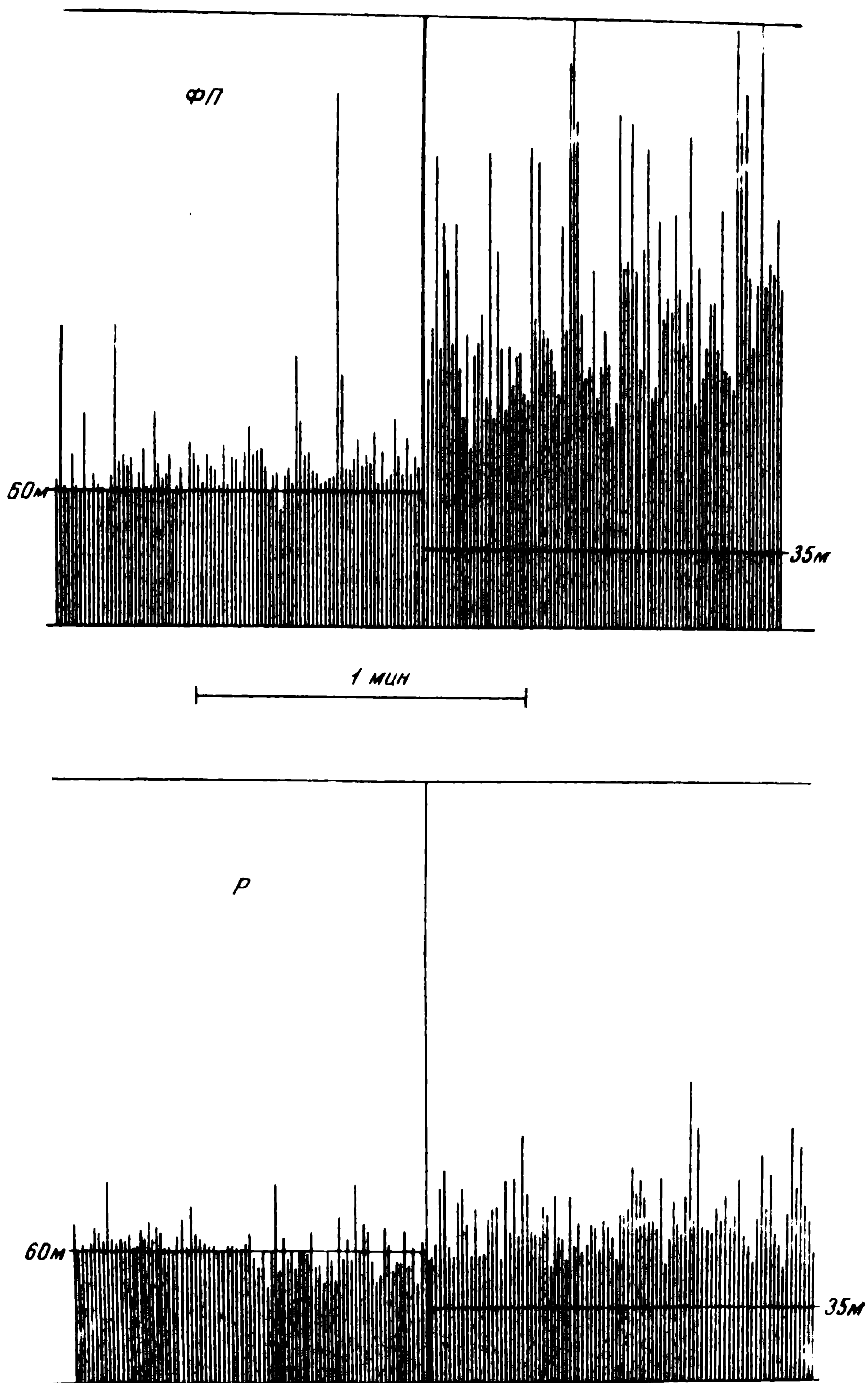
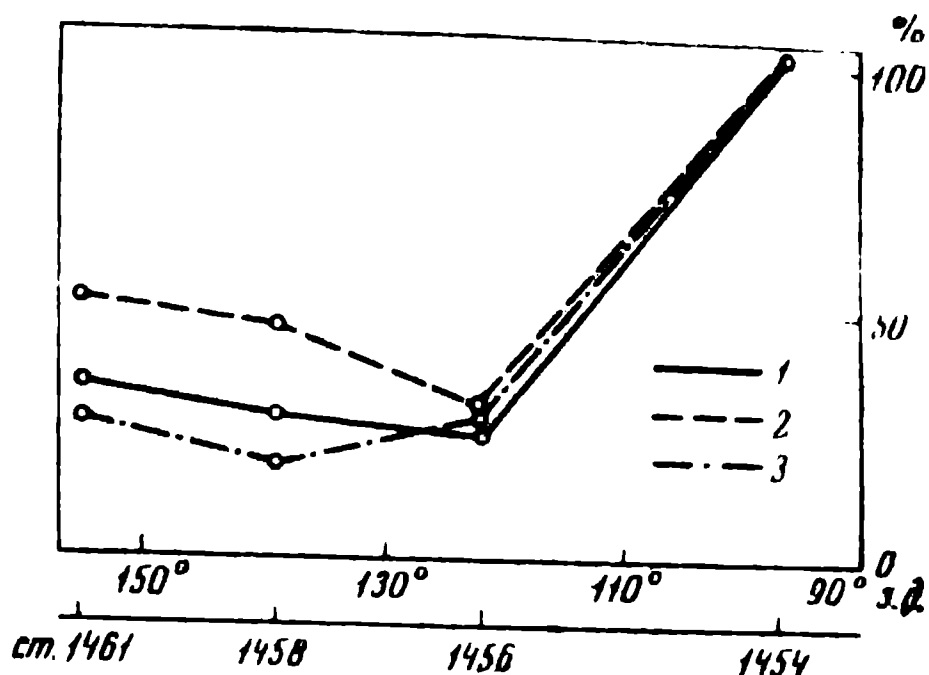


Рис. 7. Записи сигналов $\Phi\Pi$ и мутности (P) на глубинах 35 и 60 м в смежные моменты времени (ст 1467)

Рис. 8. Относительное (в % от максимума) изменение содержания сестона в дневных (1) и ночных (2) сериях и интенсивность ФП (3) при движении вдоль экватора на запад



Возможны две причины аномально высоких флуктуаций ФП: наличие особо крупных клеток фитопланктона и наличие агрегатов (колоний) клеток. С практической точки зрения обнаружение аномально высоких флуктуаций ФП интересно тем, что оно дает возможность следить за агрегатами клеток фитопланктона в их естественном состоянии, что труднодоступно при традиционных методах изучения фитопланктона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдавшуюся нами в Тихом океане мезо- и микромасштабную изменчивость ФП удастся качественно объяснить изменением содержания флуоресцирующего вещества под действием тех или иных процессов, не привлекая гипотез о влиянии условий опыта на зависимость интенсивности ФП от концентрации пигментов. То же, видимо, относится и к макромасштабной изменчивости: ФП закономерно менялась вместе с изменением продуктивности вод. На рис. 8 представлено относительное изменение содержания сестона и интеграла по глубине от профиля ФП в слое 0—100 м при движении вдоль экватора с востока на запад. Расхождение между кривыми сестона и ФП в левой части графика соответствует уменьшению доли фитопланктона в сестоне в ходе развития сукцессии на западе экваториального апвеллинга. Совокупность полученных данных говорит, что флуориметрия пигментов *in vivo* позволяет получать биологическую информацию, нередко недоступную для существующих методов исследования. Чтобы полнее извлекать эту информацию, необходимо изучать спектроскопию пигментов фитопланктона в естественном состоянии, чтобы установить состав, количество и формы пигментов, ответственных за вариации ФП; продолжать накопление факторов о пространственно-временной изменчивости ФП в сопоставлении с биологическими явлениями; совершенствовать погружаемую флуориметрическую аппаратуру и методику работы с ней.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов М. Е. 1971. Исследования функционирования океанических биологических систем. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Виноградов М. Е., Гительзон И. И., Сорокин Ю. И. 1971. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».

- Гуринович Г. П., Севченко А. Н., Соловьев К. Н. 1968. Спектроскопия хлорофилла и родственных соединений. Минск, «Наука и техника».
- Карабашев Г. С., Зангалис К. П. 1971. К методике флуориметрического определения хлорофилла *in vivo*.— Океанология, 11, № 4.
- Карабашев Г. С., Соловьев А. Н. 1973. Импульсный погружаемый флуориметр ИПФ-70 для морских исследований.— Океанология, 13, № 2.
- Налимов В. В. 1960. Применение математической статистики при анализе вещества. М., Физматгиз.
- Frügel F., Knütel W., Suarez J. F., Rudolph T. 1972. Development and application of the Variosens — an *in situ* instrumentation for the fluorescent tracer technology and sand-caused turbidity.— Proc. Symp. Phys. processes. resp. dispersion pollution in the sea. Copenhagen.
- Steele J. H., Yentsch C. S. 1960. The vertical distribution of chlorophyll.— J. Mar. Biol. Ass. U. K., 39, № 2.
- Yentsch C. S., Ryther J. H. 1957. Short-term variations in phytoplankton chlorophyll and their significance.— Limnol. and Oceanogr., 2, № 2.

SPATIAL-TEMPORAL VARIABILITY OF THE INTENSITY OF PIGMENT FLUORESCENCE IN LIVING PHYTOPLANKTON CELLS

G. S. Karabashev, A. N. Solovyev

Summary

Measurements of the fluorescence intensity of phytoplankton pigments (FP), made with an underwater fluorimeter in the Equatorial and Peruvian upwellings of the Pacific Ocean, showed that in the photic zone FP is subjected to oscillations with a 24-hours period, approaching the form of a cosinusoid and decreasing with depth. These fluctuations seem to be due to changes in the phytoplankton pigment system under the action of solar radiation. The temporal course of FP is also affected by zooplankton grazing and internal waves. The aperiodic variability of FP is closely associated with the density stratification and depends on the interaction of water mixing and increase in phytoplankton quantity during photosynthesis. In the Peruvian upwelling, in a isopycnic layer, were discovered maxima of FP with a stable fine structure, indicative of powerful antientropic processes assuring the existence of thin layers of biogenic detritus under conditions of strong water mixing. In eutrophic waters abnormally intensive fluctuations of FP were noted which may be explained by the presence of large phytoplankton cells or cell colonies.

**СРАВНЕНИЕ ВЕРТИКАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ
КОЛИЧЕСТВА ВЗВЕСИ, ХЛОРОФИЛЛА,
ФИТОПЛАНКТОНА И ИНТЕНСИВНОСТИ ЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ
ПИГМЕНТОВ В ЭКВАТОРИАЛЬНОМ
И ПЕРУАНСКОМ РАЙОНАХ ВОСТОЧНОЙ ПАЦИФИКИ**

**В. И. Ведерников, О. И. Кобленц-Мишке, И. Н. Суханова,
Г. С. Карабашев, Я. Фишер**

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данные были собраны в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов», 5 января — 4 марта 1974 г. Исследования проводились на разрезе по экватору: ст. 1454— $97^{\circ}03'$ з. д., ст. 1456— $122^{\circ}06'$ з. д., ст. 1458— $139^{\circ}27'$ з. д., ст. 1461— $154^{\circ}38'$ з. д.; и в прибрежном районе Перу (ст. 1465—1472) на $7^{\circ}28'$ — $8^{\circ}02'$ ю. ш., $79^{\circ}37'$ — $81^{\circ}37'$ з. д.

Отбор проб для определения количеств взвеси, фитопланктона, хлорофилла и величины продукции производился из одних и тех же объемов воды, взятых 140-литровым батометром. Для сравнения содержания в воде хлорофилла и взвеси дополнительно брались пробы батометрами емкостью 6 и 20 л.

Интенсивность люминесценции пигментов изучалась *in vivo* импульсным флуориметром методом непрерывного зондирования (Карабашев, Соловьев, 1975). Разрыв по времени между зондированием флуориметром и взятием проб на взвесь и хлорофилл не превышал 1—1,5 часов.

Определение содержания в воде хлорофилла «а» проводилось стандартным спектрофотометрическим методом (Кобленц-Мишке, Семенова, 1975). Пробы воды объемом 3—20 л отфильтровывали под давлением через чешские мембранные фильтры (размер пор 0,3—0,5 мк) с предварительно нанесенным на них тонким слоем углекислого бария. Спектр поглощения ацетоновых экстрактов фитопланктона записывался на самопишущем спектрофотометре СФ-14. Для расчета концентрации хлорофилла «а» определялись оптические плотности экстракта на длинах волн 630, 645 и 663 нм с поправкой на неспецифическое поглощение при 750 нм.

Для определения объемной концентрации взвеси использовался лабораторный кондуктометрический счетчик частиц Каултера (Coulter Counter, модель FN) (Фишер, 1975). Интервал размеров измеряемых частиц составлял 2—52 мк на экваториальных станциях и 4—104 мк на перуанском полигоне.

Концентрирование проб фитопланктона и учет его численности и биомассы проводился по схеме Ю. И. Сорокина (Сорокин и др., 1975). Метод заключается в раздельном анализе крупного и мелкого фитопланктона. Для этого пробы воды объемом 15—20 л фильтровали через нейлоновое сито с ячейей 10—15 мк, фильтрат пропускали через нуклеопоровый фильтр с диаметром пор 5 мк. Смывы с сита и фильтра собирали

в отдельные банки и фиксировали раствором Утермея. Пробы обрабатывались в возможно короткий срок, не позже чем через 5—10 дней после взятия. Такой метод сбора, помимо быстроты, обеспечивает хорошую сохранность материала. Крупные клетки просчитывали в объеме 1 мл, мелкие — 0,05—0,1 мл.

Содержание органического углерода в фитопланктоне ($C_{\text{фит}}$) рассчитывали по объемам клеток в пробах, с использованием уравнений Стратманна (Strathmann, 1967): для диатомей $\lg C = 0,758 \lg V - 0,422$, для других групп $\lg C = 0,866 \lg V - 0,460$, где C — содержание углерода в клетке $\mu\text{г}$, V — объем клетки, $\mu\text{к}^3$.

По численности клеток каждого вида и удельному содержанию углерода рассчитывалось суммарное содержание $C_{\text{фит}}$ в пробах.

Первичная продукция фитопланктона измерялась радиоуглеродным методом по схеме Ю. И. Сорокина (Сорокин и др., 1975). Продукция на разных горизонтах рассчитывалась по продукции в поверхностном слое и поправочным коэффициентам, отражающим зависимость вертикальных изменений скорости фотосинтеза от освещенности (K_z) и распределения фитопланктона (K_p). Продукция в поверхностном слое измерялась на каждой станции в инкубаторе на палубе при естественном освещении и температуре, близкой к поверхностной. Измерения K_p проводились на каждой станции при интенсивности света 2—5 тыс. лк. Кривые K_z определялись на 4 станциях с разной прозрачностью воды, для чего склянки с однородным фитопланктоном экспонировались на разных глубинах.

Для оценки максимальных ассимиляционных чисел в столбе воды, кроме данных Ю. И. Сорокина, использовались также величины продукции, полученные О. И. Кобленц-Мишке при измерениях *in situ*.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На двух экваториальных станциях сравнивались вертикальные распределения объемного содержания в воде взвеси и фитопланктона. Сходство кривых было хорошим на ст. 1461 и менее четким — на ст. 1458, где максимум фитопланктона располагался на 10 м глубже максимума взвеси (рис. 1). Процентное (по объему) содержание фитопланктона во взвеси составляло в среднем 15%, меняясь на разных глубинах на ст. 1458 от 8 до 31%, на ст. 1461 от 14 до 24%.

Аналогичное сравнение было проведено для вертикального распределения содержания хлорофилла «а» и объемной концентрации взвеси. (рис. 2). На большинстве станций максимумы хлорофилла и взвеси совпадали по глубине, хотя на более глубоких горизонтах содержание взвеси уменьшалось быстрее, чем хлорофилла. Такое рассогласование указывает на увеличение с глубиной содержания хлорофилла во взвеси.

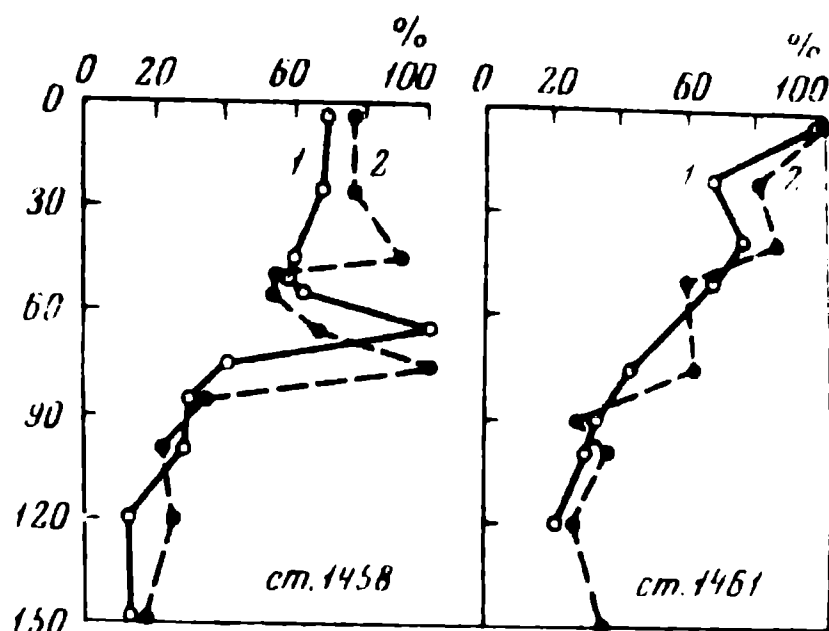
Установлена связь между объемной концентрацией взвеси и содержанием хлорофилла «а» (рис. 3). Для верхнего перемешанного слоя рассчитана формула:

$\lg X_{\text{л}} = 0,950 \lg V - 0,065$ ($r = +0,94$), где $X_{\text{л}}$ — содержание хлорофилла «а» ($\mu\text{г}/\text{м}^3$), V — объемная концентрация взвеси ($\text{см}^3/\text{м}^3$), r — коэффициент корреляции. Аналогичное уравнение для слоя скачка плотности и более глубоких горизонтов имеет вид:

$$\lg X_{\text{л}} = 0,855 \lg V + 0,140 \quad (r = +0,92).$$

Оба коэффициента корреляции достоверны при уровне значимости 0,001.

Рис. 1. Вертикальное распределение взвеси (1) и биомассы фитопланктона (2), % от максимума на ст. 1458 и 1461



Таким образом, между концентрациями взвеси и хлорофилла «а» в экваториальном и перуанском апвеллингах существует тесная положительная связь. Отмечается тенденция увеличения содержания хлорофилла во взвеси с глубиной. С другой стороны, в очень богатых фитопланктоном водах ($Xл > 1 \text{ мг/м}^3$) содержание хлорофилла во взвеси несколько снижается. Это обстоятельство связано, по-видимому, с уменьшением количества пигмента в единице биомассы фитопланктона при высоких ее значениях (Smauda, 1965; Михеева, 1969).

Несмотря на значительные изменения содержания хлорофилла в клетках планктонных водорослей, его все же можно считать грубым показателем количества фитопланктона (Финенко, 1964; Holm-Hansen, 1969; Zeitzschel, 1970; Taniguchi, 1972). Учитывая это, можно заключить, что в районах экваториальной дивергенции в перуанском апвеллинге количество взвеси, определяемое счетчиком Каултера, коррелирует с биомассой фитопланктона и поэтому может применяться для ориентировочной оценки его количества.

Аналогичного заключения, к сожалению, не удалось сделать в отношении аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), содержание которой во взвеси, задерживаемой фильтрами с диаметром пор 0,5—0,9 мк, определялось С. Д. Миркиной. На ст. 1454 и 1458 корреляции между АТФ и углеродом фитопланктона ($C_{фит}$) не было обнаружено. На ст. 1461 отношение между $C_{фит}$ и АТФ в верхнем 150-метровом слое колебалось от 40 до 110. Одна из возможных причин таких колебаний заключается в изменчивости отношения между биомассами водорослей и бактерий, так как применявшаяся методика позволяла определять только суммарное содержание АТФ. Холм-Хансен (Holm-Hansen, 1969) на основании исследований в богатых фитопланктоном прибрежных водах Калифорнии предложил использовать содержание АТФ во взвеси для количественной оценки фитопланктона, принимая отношение $C_{фит}/\text{АТФ}$ равным 250. Наши данные показывают, что оценка биомассы фитопланктона в океанических водах по концентрации АТФ, уже использованная некоторыми авторами (Sutcliffe a. oth., 1970), преждевременна и требует основательной проверки.

Для анализа количественного развития фитопланктона и содержания в нем хлорофилла в последнее время стали использовать также интенсивность люминесценции пигментов *in vivo* (Logezzen, 1966; Armstrong a. oth., 1967; Strickland, 1968; Blasco, 1973). Хотя интенсивность люминесценции пигментов в живых клетках гораздо ниже, чем в экстрактах, она достаточна для обнаружения пигмента даже без сгущения взвеси. На основании полученных в рейсе данных для различных световых условий были рассчитаны коэффициенты линейной корреляции между

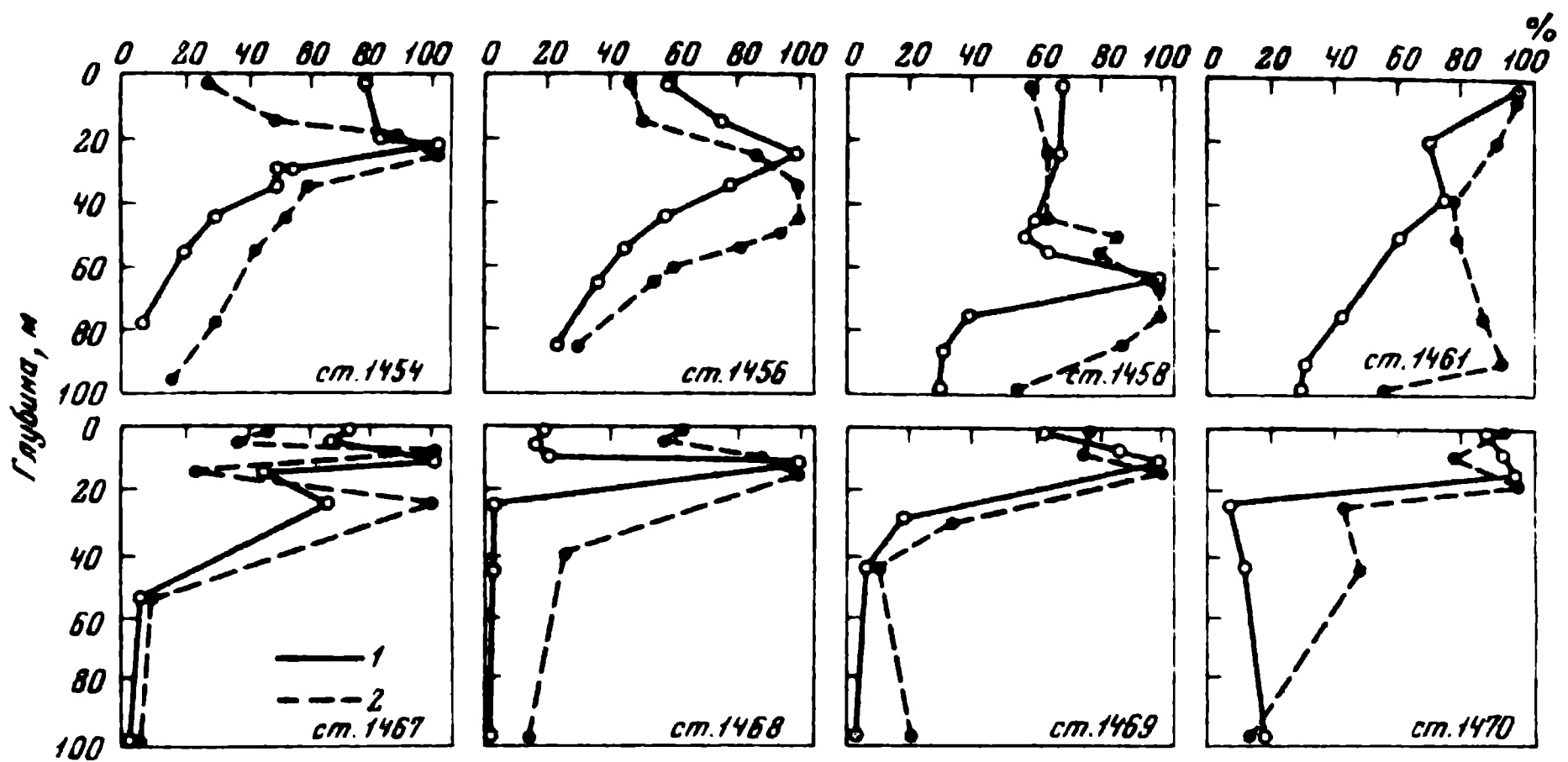


Рис. 2. Вертикальные изменения концентрации в воде взвеси (1) и хлорофилла «а» (2) на разных станциях

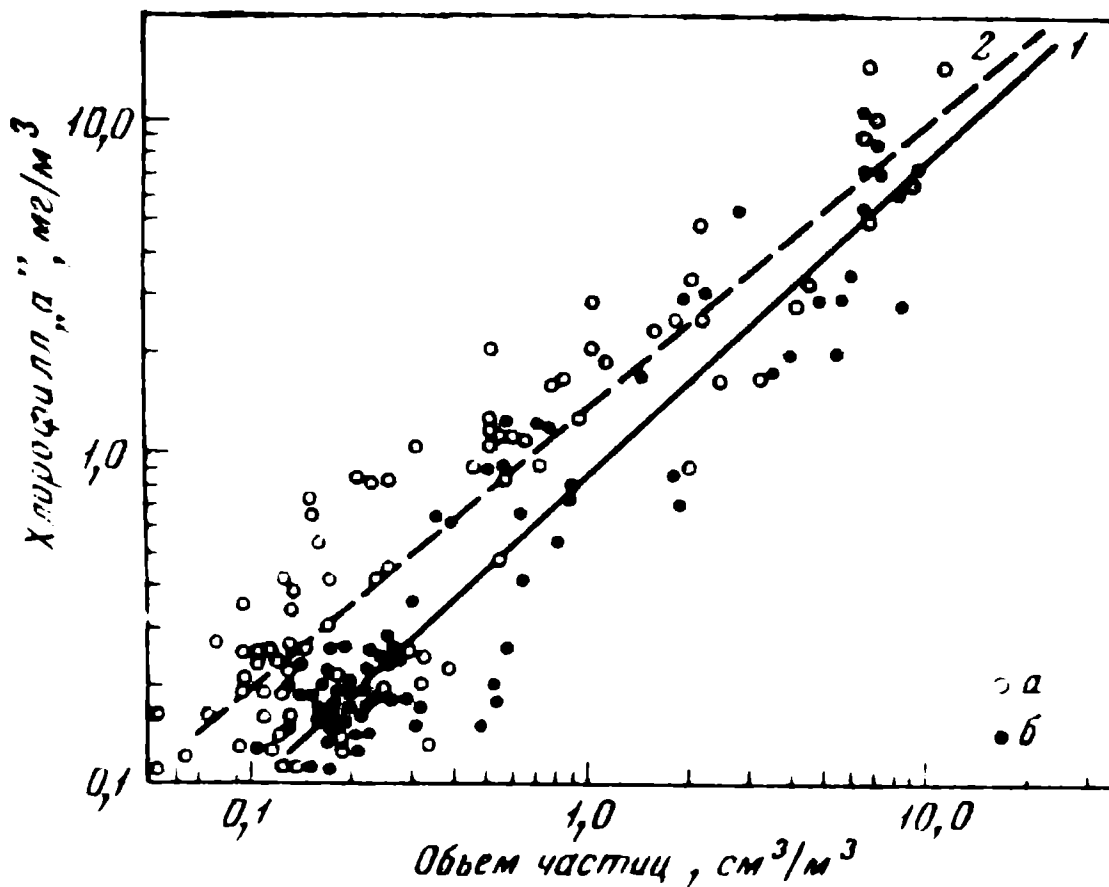


Рис. 3. Связь между концентрацией взвеси и содержанием хлорофилла «а» в верхнем перемешанном слое (1, б) и в слое скачка плотности (2, а)

концентрацией хлорофилла «а» (Хл), интенсивностью люминесценции пигментов (I) и объемным содержанием в воде взвеси (V) (табл. 1). Из (10) рассчитанных коэффициентов корреляции 8 оказались достоверными при высоких уровнях значимости.

Для ночных серий коэффициент корреляции между I и Хл был приблизительно таким же, как для всего массива данных, тогда как коэффициент корреляции между I и V для всех серий оказался заметно выше, чем для ночных. Корреляция между I и Хл и между I и V оказалась недостоверной только для слоев воды с облученностью, составлявшей 1—20% от облученности в диапазоне ФАР на поверхности. Причина, видимо, в том, что в нижней части эвфотической зоны резко возрастает содержание каротиноидов (Ковленц-Мишке и др., 1975), люминесценция которых могла приводить к изменениям отношения между I и содержанием хлорофилла «а». Полученные результаты носят предварительный характер и должны быть проверены в будущем на более корректной методической основе. Этого можно добиться путем проведения измерений с помощью флуориметра с одновременным взятием проб на хлорофилл и взвесь на определенных горизонтах.

Рассмотрим теперь некоторые эколого-физиологические показатели ($Xл/C_{фит}$, P/V , $ач$), применяющиеся для изучения влияния различных факторов среды на жизнедеятельность водорослей.

Результаты исследований на трех экваториальных станциях показали, что содержание углерода в сырой биомассе фитопланктона на различных горизонтах менялось в зависимости от размерного состава водорослей от 6,0 до 10,0, в среднем 8,0%. Абсолютные величины $C_{фит}$ в среднем для слоя 0—100 м составили на ст. 1454 30 $мг/м^3$, на ст. 1458 и 1461—2,3 $мг/м^3$. Первая из этих величин в 2,4 раза выше, вторая — в 1,7 раза ниже величин, полученных на этих же станциях З. З. Финенко и Л. А. Ланской (1975) радиоуглеродным методом. Причина несоответствия заключается, по-видимому, в низкой точности радиоуглеродного метода определения биомассы фитопланктона.

Таблица 1

Корреляции между интенсивностью люминесценции пигментов (I), объемным содержанием взвеси (V) и концентрацией хлорофилла «а» ($Xл$)

Световые условия (ФАР, % от поверхностной)	Величина, коррелируемая с I	Коэффициент корреляции r	Уровень значимости, при котором r достоверен
День, ФАР = 20—100%	$Xл$	+0,67	0,001
	V	+0,49	0,01
День, ФАР = 1—20%	$Xл$	+0,29	Недостовестен
	V	+0,30	То же
День, ФАР < 1%	$Xл$	+0,91	0,001
	V	+0,87	0,001
Ночь	$Xл$	+0,59	0,001
	V	+0,42	0,01
Все измерения	$Xл$	+0,52	0,001
	V	+0,82	0,001

Вертикальные изменения отношения хлорофилла «а» к углероду фитопланктона, облученности и содержания нитратов на 3 экваториальных станциях (рис. 4) показывают, что резкое увеличение с глубиной отношения $Xл/C_{фит}$ наблюдается в нижних слоях эвфотической зоны у верхней границы скачка плотности и еще глубже, где облученность составляет примерно 1% от облученности в диапазоне ФАР у поверхности. Увеличение содержания хлорофилла в фитопланктоне в нижних слоях эвфотической зоны в океанических водах уже отмечали (Ohwada, 1971; Erpley a. oth., 1973). Оно может быть обусловлено улучшением условий минерального питания в слое скачка и развитием там теневого фитопланктона с повышенным содержанием хлорофилла. Сравнение кривых (рис. 4) показывает, что в районе экваториальной дивергенции вторая причина имеет основное значение.

Увеличение содержания хлорофилла в клетках водорослей в слое скачка должно приводить к замедлению падения с глубиной коэффициента P/V по сравнению с ассимиляционной активностью хлорофилла и, следовательно, к более эффективной утилизации света теновым фитопланктоном. Сравнение кривых вертикальных изменений $ач$ и P/V (рис. 5) подтверждает такую гипотезу.

Максимальные величины P/V в столбе воды составили на ст. 1454—0,6, на ст. 1458—1,7, на ст. 1461—6,0 $мгC/мгC_{фит}$ в день. В других районах

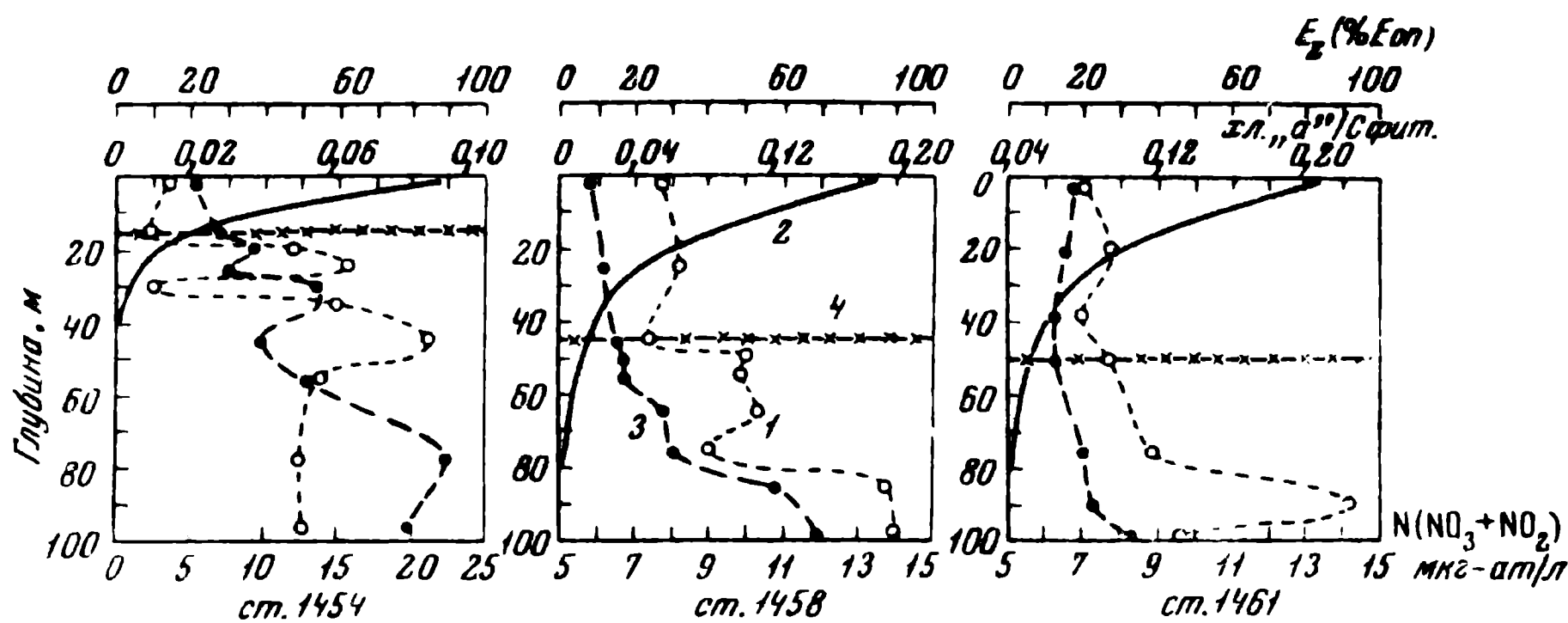


Рис. 4. Вертикальные изменения отношения хлорофилла «а» к углероду фитопланктона ($X_{л}/C_{фит}$) (1), относительной облученности (E_z , % от поверхностной) (2), содержания минерального азота (NO_3+NO_2) (3) и верхняя граница слоя скачка плотности (4) на экваториальных станциях

Мирового океана величины P/V при оптимальной или близкой к ней освещенности равны 0,4—4,5 (Финенко, 1964; Hagmeier, 1967; Hobson, 1971). Результаты наших опытов, согласуясь с литературными данными, не совпали с результатами экспериментов З. З. Финенко и Л. А. Ланской (1975), по которым максимальное число делений клеток в сутки на ст. 1454—1,2, на ст. 1461—1,5. По формуле О. И. Кобленц-Мишке и В. И. Ведерникова (1973) можно рассчитать, что этим величинам соответствуют P/V 1,3 и 1,8. Основная причина расхождения, видимо, также несовершенство радиоуглеродного метода определения биомассы фитопланктона.

Представляет интерес сравнение изменений ac и P/V на экваториальном разрезе (табл. 2). На наиболее богатой фитопланктоном ст. 1454 коэффициент P/V оказался наименьшим, как это обычно наблюдается (Кондратьева, 1958; Findenegg, 1965; Smauda, 1965).

При переходе на запад к ст. 1461 P/V увеличился в 12 раз, а ac — всего в 3 раза. Такое различие, а также характер изменения содержания хлорофилла в фитопланктоне на экваториальном разрезе дает возможность утверждать, что одной из важных причин снижения P/V в плотных популяциях фитопланктона является уменьшение содержания в фитопланктоне хлорофилла. Этому утверждению соответствуют результаты опытов Смайды (Smauda, 1965).

Таблица 2

Средние для фотосинтетического слоя величины количества клеток (N) и сырой биомассы (B) фитопланктона, содержания углерода в фитопланктоне ($C_{фит}$), отношение хлорофилла «а» к $C_{фит}$, ассимиляционного числа (ac) и коэффициента P/V для экваториальных станций

Номер станции	N тыс. кл./л	B , мг/м ³	$C_{фит}$, мг/м ³	$X_{л}/C_{фит}$	ac	P/V
1454	3032	770	44,9	0,049	0,70	0,20
1458	25,2	31	2,3	0,094	1,03	0,92
1461	25,7	30	2,3	0,112	2,24	2,36

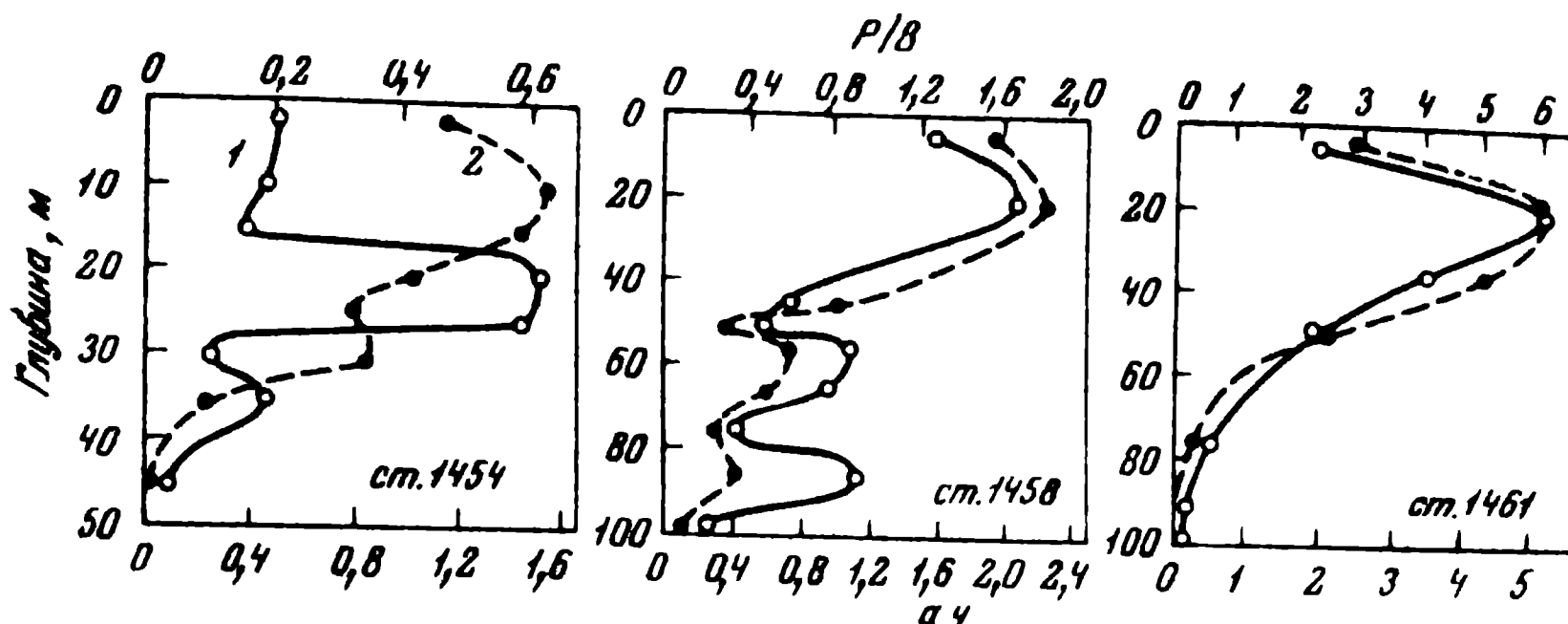


Рис. 5. Вертикальные изменения ассимиляционного числа и коэффициента P/B на экваториальных станциях

1 — P/B , $\text{мгС/мг } C_{\text{фит}}$ в день; 2 — $aч$, мгС/мг Хл в час

Величины $aч$ и отношение $\text{Хл}/C_{\text{фит}}$ могут служить параметрами физиологического состояния фитопланктона, которое в верхнем перемешанном слое зависит, в основном, от обеспеченности водорослей биогенными элементами. Хобсон (Hobson, 1971) показал, что у морских планктонных водорослей, голодающих по азоту или фосфору, отношение $\text{Хл}/C_{\text{фит}}$ обычно $< 0,014$, а у водорослей, не испытывающих недостатка в биогенных элементах, $> 0,014$. Более поздние исследования (Erpley *а. oth.*, 1971, 1973 Thomas, Dodson, 1972) подтвердили такое заключение. В наших материалах средняя величина отношения $\text{Хл}/C_{\text{фит}}$ для верхнего перемешанного слоя оказалась равной на ст. 1454—0,012, на ст. 1458—0,055, на ст. 1461—0,068 (рис. 4). Отсюда можно заключить, что на ст. 1458 и 1461 биогены не лимитировали рост фитопланктона. Если учесть, что содержание фосфора и азота в верхнем перемешанном слое на ст. 1454 было таким же, как на ст. 1458 и 1461 (табл. 3), можно считать, что и там фитопланктон был обеспечен биогенными элементами. Такой вывод подтверждается при сравнении содержания биогенных элементов в слое максимальных величин $aч$ (табл. 3) с концентрациями этих элементов, при которых они начинают ограничивать развитие морского фитопланктона. Последние составляют 2—3 $\text{мкг-ат/л N} - \text{NO}_3$ и 0,2—0,5 $\text{мкг-ат/л P} - \text{PO}_4$ (Ведерников, 1973).

Хорошее снабжение фитопланктона биогенами в районе экваториальной дивергенции не исключает возможности недостатка в эвфотической зоне других необходимых для нормального развития фитопланктона веществ (витамины, органический комплекс железа, микроэлементы). На это указывают как результаты опытов с подкормками фитопланктона в экваториальных водах комплексом железа и витамином B_{12} (Сорокин и др., 1975), так и низкие величины $aч$ на ст. 1454, 1456 и 1458, наблюдавшиеся при высоком содержании в воде минерального азота (табл. 3). Недостаток витаминов или других веществ, угнетающий фотосинтетическую активность фитопланктона, вероятно, не оказывал аналогичного действия на синтез хлорофилла. В противном случае отношение $\text{Хл}/C_{\text{фит}}$ в верхнем перемешанном слое на ст. 1454 и 1458 было бы значительно ниже 0,014.

Высокие величины $\text{Хл}/C_{\text{фит}}$, $aч$ и P/B на ст. 1461 (см. рис. 4, 5) дают основание считать, что здесь не было факторов, резко ограничивающих продукционную активность фитопланктона. Невысокая плотность популяции фитопланктона при очень высоких величинах P/B на этой станции

Таблица 3

Максимальные величины *ач* в столбе воды, величина фотосинтеза, содержание хлорофилла и биогенов на соответствующих горизонтах и температура во время экспозиции склянок

Номер станции	Дата	Глубина, м	<i>ач</i> , мг С/мг хл «а» в час	Фотосинтез, мг С/м³ в день	Хлорофилл «в», мг/м³	Биогены, мкг-ат/л				t, °C
						PO ₄	NO ₃ +NO ₂	NH ₃	SiO ₂	
1454	15. I	10	1,6	14,2	0,76	0,71	6,90	0,25	3,9	22,2
1455	23. I	12	2,8	8,5	0,25	0,79	5,50	0,90	5,5	23,3
1453	29. I	25	2,2	4,3	0,16	0,75	6,15	0,30	4,7	24,3
1461	4. II	20	5,3	16,4	0,26	0,62	6,50	1,00	3,2	25,0
1465	28. II	0	7,7	670,0	7,30	4,23	0	1,50	19,1	16,6
1466	1. III	0	17,3	212,0	1,02	2,84	0	0,81	10,6	17,6
1467		5	9,0	535,0	5,54	0,68	0	0,63	0	19,8
1468		0	6,8	165,0	2,03	0,23	0	1,17	0,9	22,2
1469	2. III	8	5,4	73,0	1,23	0,26	0	0,81	0	23,5
1469		8	9,0*	133,0	1,23	0,26	0	0,81	0	23,4
1470	3. III	10	11,4	97,0	0,71	0,67	0,71	0,77	0	23,4
1472	4. III	15	6,0*	210,0	2,91	1,25	4,53	1,31	2,0	18,7

* Максимальные *ач* на буйковых станциях при измерении продукции *in situ*.

(табл. 2), скорее всего, обусловлена непрерывным уносом части популяции за пределы эвфотической зоны в результате интенсивного турбулентного перемешивания.

Как указывалось, низкое содержание в воде минерального азота, который в различных районах Мирового океана чаще, чем фосфор, находится в первом минимуме (Thomas, 1969; Федоров, Семиш, 1970), лимитирует рост природных популяций фитопланктона. По расчетам В. И. Ведерникова (1973) для температурного интервала 20—30° средняя величина *ач* морского фитопланктона при оптимальной освещенности составляет $3,0 \pm 1,6$ мгС/мг хл «а» в час в водах с содержанием нитратов $< 0,1$ мкг-ат/л и $6,2 \pm 2,7$ мгС/мг хл «а» в час в водах с содержанием нитратов $> 3,0$ мкг-ат/л. Можно прийти к выводу, что на большинстве станций, как в районе перуанского апвеллинга, так и на экваторе, измеренные величины *ач* не соответствовали содержанию нитратов. Высокие величины *ач* при нулевой концентрации нитратов на ст. 1465—1469 обусловлены, по всей вероятности, довольно высоким содержанием аммиачного азота (табл. 3). Известно, что в олиготрофных оксанических водах при исчерпании нитратов основным источником азотного питания водорослей ставится аммиачный азот (Goering a. oth., 1964, 1970; Dugdale, Goering, 1967; MacIsaac, Dugdale, 1972). Результаты наших исследований в районе перуанского апвеллинга указывают, что аналогичное явление может иметь место и в высокопродуктивных прибрежных водах.

ЛИТЕРАТУРА

- Ведерников В. И. 1973 Природные колебания ассимиляционного числа морского фитопланктона. Канд. дисс., Ин-т океанол. АН СССР, М.
 Карабашев Г. С., Соловьев А. Н. 1975 Закономерности пространственно-временной изменчивости флуоресценции пигментов в клетках живого фитопланктона. Наст. сб.
 Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И. 1973 Ориентировочное сопоставление первич-

- ной продукции и количества фитопланктона на поверхности океана.— *Океанология*, 13, № 1.
- Кобленц-Мишке О. И., Пелевин В. Н., Семенова М. А. 1975. Пигменты фитопланктона и использование солнечной энергии в процессе фотосинтеза. Наст. сб.
- Кобленц-Мишке О. И., Семенова М. А. 1975. Пигменты фитопланктона мезотрофных и эвтрофных районов тропической Пацифики. Наст. сб.
- Кондратьева Т. М. 1958. Суточные изменения фитопланктона в Севастопольской бухте.— *Труды Севастоп. биол. ст.*, 10.
- Михеева Т. М. 1969. Озерный фитопланктон и его продукционные возможности в водоемах разного типа. Автореф. канд. дисс., Белорусск. гос. ун-т, Минск.
- Сорокин Ю. И., Суханова И. Н., Коновалова Г. В., Павельева Е. Б. 1975. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. Наст. сб.
- Федоров В. Д., Семин В. А. 1970. Связь первичной продукции с гидрохимическим режимом водоема (на примере Белого моря).— *Океанология*, 10, № 2.
- Финенко З. З. 1964. Первичная продукция в Азовском море.— *Океанология*, 4, № 6.
- Финенко З. З., Ланская Л. А. 1975. Скорость роста фитопланктона в экваториальных районах Пацифики. Наст. сб.
- Фишер Я. 1975. Распределение взвеси в восточной экваториальной Пацифике. Наст. сб.
- Armstrong F. A. J., Stearns C. R., Strickland J. D. H. 1967. The measurement of upwelling and subsequent biological processes by means of the Technicon Autoanalyser and associated equipment.— *Deep-Sea Res.*, 14, N 3.
- Blasco D. 1973. Estudio de las variaciones de la relación fluorescencia in vivo/chlorofila «a», y su aplicación en oceanografía. La influencia de la limitación de diferentes nutrientes, efecto del día y noche, y dependencia de la especie estudiada.— *Invest. Pesq.*, 37, N 3.
- Dugdale R. C., Goering J. J. 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity.— *Limnol. and Oceanogr.*, 12, N 2.
- Eppley R. W., Carlucci A. F., Holm-Hansen O., Kiefer D., McCarthy J. J., Venrick E., Williams P. M. 1971. Phytoplankton growth and composition in shipboard cultures supplied with nitrate, ammonium, or urea as the nitrogen source.— *Limnol. and Oceanogr.*, 16, N 5.
- Eppley R. W., Renger E. H., Venrick E. L., Mullin M. M. 1973. A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean.— *Limnol. and Oceanogr.*, 18, N 4.
- Findenegg I. 1965. Relationship between standing crop and primary productivity — Proc. I. B. P. Symp. Primary Productivity in Aquatic Environments, Pallanza. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., Suppl., 18.
- Goering J. J., Dugdale R. C., Menzel D. W. 1964. Cyclic diurnal variations in the uptake of ammonia and nitrate by photosynthetic organisms in the Sargasso Sea.— *Limnol. and Oceanogr.*, 9, N 3.
- Goering J. J., Wallen D. D., Nauman R. M. 1970. Nitrogen uptake by phytoplankton in the discontinuity layer of the eastern subtropical Pacific Ocean.— *Limnol. and Oceanogr.*, 15, N 5.
- Hagmeier E. 1967. Assimilation and dissimilation measurements on plankton of Helgoland waters.— *Helgoland Wiss. Meeresinters.*, 15, N 1—4.
- Hobson L. 1971. Relationship between particulate organic carbon and micro-organisms in upwelling areas off Southwest Africa.— *Invest. Pesq.*, 35, N 1.
- Holm-Hansen O. 1969. Determination of microbial biomass in ocean profiles — *Limnol. and Oceanogr.*, 14, N 5.
- Lorenzen C. J. 1966. A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration.— *Deep-Sea Res.*, 13, N 2.
- MacIsaac J. J., Dugdale R. C. 1972. Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea.— *Deep-Sea Res.*, 19, N 3.
- Ohwada M. 1971. Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the Sea of Japan.— *Oceanogr. Mag. Japan*, 23, N 1.
- Smyda T. J. 1965. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. II. On the relationship between C^{14} assimilation and the diatom standing crop.— *Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, 9, N 7.
- Strathmann R. R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume — *Limnol. and Oceanogr.*, 12, N 3.
- Strickland J. D. H. 1968. A comparison of profiles of nutrient and chlorophyll concentrations taken from discrete depths and by continuous recording.— *Limnol. and Oceanogr.*, 13, N 2.
- Sutcliffe W. H., Jr., Sheldon R. W., Prakash A. 1970. Certain aspects of production and standing stock of particulate matter in the surface waters of the Northwest Atlantic Ocean.— *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 27, N 11.
- Taniguchi A. 1972. Geographic variation of primary production in the Western Pacific

- Ocean and adjacent seas with reference to the inter-relations between various parameters of primary production.— Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 19, N 1/2.
- Thomas W. H. 1969. Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baja California and in the eastern Pacific Ocean.— J. Fish. Res. Bd. Canada, 26, N 5.
- Thomas W. H., Dodson A. N. 1972. On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton. II. Photosynthetic and cellular characteristics of a chemostat-grown diatom.— Limnol. and Oceanogr., 17, N 4.
- Zeltzschel B. 1970. The quantity composition and distribution of suspended particulate matter in the Gulf of California — Mar. Biol., 7, N 4.

**A COMPARISON OF VERTICAL CHANGES IN THE QUANTITIES
OF PARTICULATE MATTER, CHLOROPHYLL, PHYTOPLANKTON,
AND THE INTENSITY OF PIGMENT LUMINESCENCE
IN THE EQUATORIAL
AND PERUVIAN REGIONS OF THE EASTERN PACIFIC**

V. I. Vedernikov, O. I. Koblentz-Mishke, I. N. Sukhanova,
G. S. Karabashev, J. Fischer

S u m m a r y

A positive relationship was found to exist between the content of particulate matter and chlorophyll, and between these parameters and the intensity of pigment luminescence in the study region. The ratio of chlorophyll concentration and particulate matter content was higher within the discontinuity layer than in the upper mixed layer. The increase with depth of the ratio of chlorophyll to phytoplankton carbon, observed in the Equatorial region, is accounted for by unfavorable light conditions within the discontinuity layer. The light starvation of cells in this layer is partly compensated by their high chlorophyll content. The average values of the *P/B*-coefficient in the photosynthetic layer changed at the Equator from 0.2 in waters rich in phytoplankton, to 2.4 in poor waters. Investigations carried out off the coast of Peru showed that with the depletion of nitrates in the upper mixed layer ammonium nitrogen becomes the main source of nitrogen nutrition not only in oligotrophic regions, but in highly productive regions too.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОЦЕССА РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В УСЛОВИЯХ ОКЕАНИЧЕСКОГО АПВЕЛЛИНГА

В. В. Меншуткин, З. З. Филленко

Процессы образования первичной продукции в морях и океанах исключительно сложны. Эта сложность связана с тем, что на факторы развития фитопланктона накладываются факторы вертикального перемещения водорослей и выедания их зоопланктоном. Таким образом, процессы фотосинтеза, дыхания, размножения, выедания и отмирания водорослей нельзя рассматривать изолированно друг от друга. Только понимание взаимодействия различных сторон жизненного цикла фитопланктона может служить предпосылкой к познанию процесса образования первичной продукции в целом.

Метод математического моделирования позволяет изучать функционирование сложной системы на основе знания лишь элементарных процессов, входящих в состав единого комплекса. Основная задача, которую мы пытались решить, заключалась в выяснении того, как влияют на продукцию фитопланктона гидрофизические условия, в частности вертикальная скорость подъема глубинных вод и интенсивность турбулентного обмена. Помимо этого исследовались изменения продукционных характеристик фитопланктона в зависимости от интенсивности выедания водорослей зоопланктоном.

Исходными данными для функционирования модели служили следующие величины: x — содержание хлорофилла в клетках водорослей (отношение $C_{\text{фит}} : \text{Хл «а»}$), k_N — константа Михаэлиса — Ментона, устанавливающая зависимость скорости фотосинтеза от концентрации азота в ионной форме, N_{200} — концентрация азота на глубине 200 м; k — коэффициент поглощения света водой, I_0 — интенсивность фотосинтетически активной солнечной радиации на поверхности моря, ω — вертикальная составляющая средней скорости течения; A_t — коэффициент турбулентного перемешивания вне слоя скачка плотности и температуры, z_1 и z_2 — глубины залегания верхней и нижней границы термоклина, t_1 и t_2 — температуры воды над и под слоем скачка.

В модели принято представление о трехслойной вертикальной структуре воды от поверхности до 200 м. Верхний слой от поверхности до глубины z_1 имеет постоянную по глубине температуру t_1 и коэффициент турбулентного перемешивания A_t . Средний слой — термоклин — расположен между глубинами z_1 и z_2 . Температура воды в этом слое линейно падает от t_1 до t_2 , а коэффициент турбулентного перемешивания уменьшается до $A_t' < A_t$. Нижний слой характеризуется постоянной температурой t_2 и коэффициентом турбулентного перемешивания A_t .

Вся масса воды от поверхности до 200 м разбита на слои толщиной по 5 м. Состояние каждого слоя характеризуется средней биомассой фитопланктона B_i , средней концентрацией биогенов N_i и интенсивностью

фотосинтетически активной солнечной радиации I_z . Временной шаг системы принят 1 сут. Это означает, что в модели не учитываются процессы, связанные с суточными изменениями интенсивности солнечного сияния, вертикальными миграциями зоопланктона и т. п.

В соответствии с результатами наблюдений в морях и океанах (Ерлов, 1970) проникновение солнечной радиации в воду рассчитывалось по соотношению:

$$I_z = I_0 \exp(-kz).$$

Для простоты расчетов величина коэффициента поглощения считалась постоянной по глубине.

Интенсивность фотосинтеза η , т. е. отношение количества синтезированного за сутки органического углерода к количеству органического углерода, содержащегося в биомассе фитопланктона на начало суток, определялась по формуле:

$$\eta = \frac{A_m}{x} \cdot \frac{I_{(z)}}{I_{opt}} \cdot \exp\left(1 - \frac{I_{(z)}}{I_{opt}}\right) \cdot \frac{N_{(z)}}{N_{(z)} + k_N},$$

где A_m — максимальное суточное ассимиляционное число, т. е. количество органического углерода, синтезированного за сутки одним граммом хлорофилла «а» при оптимальных условиях, I_{opt} — оптимальная освещенность, т. е. такая освещенность, при которой достигается A_m , $N_{(z)}$ — концентрация биогенов (в данном случае, неорганических соединений азота).

Функция такого вида используется при описании экспериментальных исследований зависимости фотосинтеза от интенсивности светового потока (Steele, 1962; Финенко, 1967, 1970; Patten, 1968).

Размерность величины η — сут⁻¹ — можно интерпретировать как суточный коэффициент P/B для данного слоя. Продукция фитопланктона в слое z определяется как

$$P_{(z)} = \eta B_{(z)}.$$

Дыхание (траты на обмен) фитопланктона было принято зависящим от температуры воды и составляющим 10% от максимальной продукции в данных условиях:

$$R_{(z)} = 0,1 \cdot \max_{0 \leq z \leq 200 \text{ м}} \{P_{(z)}\} Q_{10}^{\frac{t_{(z)} - 20}{10}}.$$

Выедание фитопланктона зоопланктонными фильтраторами определялось по соотношению, которое часто используется при описании зависимости рациона от количества пищи (Ивлев, 1955; Сущеня, 1969):

$$m = \begin{cases} m_{max} \{1 - \exp[-\xi(B_{(z)} - B_0)]\}, & \text{если } B_{(z)} > B_0, \\ 0, & \text{если } B_{(z)} \leq B_0, \end{cases}$$

где m_{max} — максимальное суточное выедание фитопланктона, B_0 — минимальная критическая плотность водорослей, ниже которой питание фитопланктоном энергетически невыгодно, ξ — эмпирический коэффициент.

Использование функции такого вида означает, что при малом количестве пищи рацион (m) растет пропорционально концентрации фитопланктона, а при достижении максимального рациона (m_{max}) он все меньше зависит от концентрации пищи. Чтобы исключить возможность снижения биомассы фитопланктона до нуля за счет выедания зоопланктоном, была принята, как в работе Г. Г. Винберга и С. И. Анисимова

(1966), некоторая минимальная концентрация фитопланктона (B_0), при которой потребление его зоопланктоном прекращается. Принятое соотношение плотности фитопланктона и степени его выедания предполагает постоянное наличие достаточного количества зоопланктонных фильтраторов во всем диапазоне глубин от 0 до 200 м.

Биомасса фитопланктона в слое z изменяется за сутки в результате фотосинтеза, дыхания и выедания по следующему соотношению:

$$B_{(z)}^{t+1} = B_{(z)}^t (1 - m) + P_{(z)} - R_{(z)}.$$

Принятая зависимость предполагает одновременность процессов продуцирования и выедания фитопланктона, что соответствует представлению о ночном подъеме мигрирующего зоопланктона для питания (Виноградов, 1968).

Вертикальное перемещение фитопланктона слагалось из трех составляющих: скорость собственного опускания w_0 , перенос постоянной составляющей вертикальной скорости $w_{(z)}$ и перенос в результате турбулентной диффузии. Первые две составляющие в первом приближении можно считать постоянными.

Турбулентный перенос фитопланктона моделировался, исходя из представления о распределении перемещений по нормальному закону. Вероятность попадания клетки с глубины z_0 в слой, заключенный между глубинами z_1 и z_2 , вычислялась как

$$P_{12} = \Phi_{(z_2 - z_0)} - \Phi_{(z_1 - z_0)}; \quad \Phi_{(z)} = \int_{-\infty}^z \frac{1 - \frac{(z - z_0)^2}{2\sigma^2}}{\sigma \sqrt{2\pi}} dz.$$

Среднеквадратичное отклонение связывалось с коэффициентом турбулентного перемешивания по соотношению:

$$\sigma = \sqrt{2A_z \tau},$$

где τ — время (в данном случае, 1 сут).

Естественная смертность фитопланктона полагалась зависящей от соотношения величин фотосинтеза (P) и трат на обмен (R). Если $P \geq R$, то отмирания водорослей не происходило, если же траты на обмен превосходили продукцию, естественная смертность определялась из принципа сохранения энергии:

$$m_l = \frac{R - P}{B}$$

при очевидном ограничении $m_l \leq 1$.

Вертикальный перенос биогенов моделировался аналогично вертикальному переносу фитопланктона, за исключением составляющей опускания, которая в случае переноса биогенов отсутствовала.

Потребление биогенов в процессе жизнедеятельности фитопланктона учитывалось согласно соотношению:

$$N_{(z)}^{t+1} = N_{(z)}^t - P_{(z)} / \alpha_N,$$

где α_N — переходной коэффициент, учитывающий весовое отношение углерода и азота в биомассе фитопланктона.

В табл. 1 приведены численные значения параметров, использованные при исследовании модели. В случае варьирования параметров указаны пределы их изменения. При выборе коэффициентов стремились по возможности исходить из реальных эмпирических величин, которые могут быть признаны достаточными для подобного рода расчетов.

Таблица 1
Параметры модели развития фитопланктона

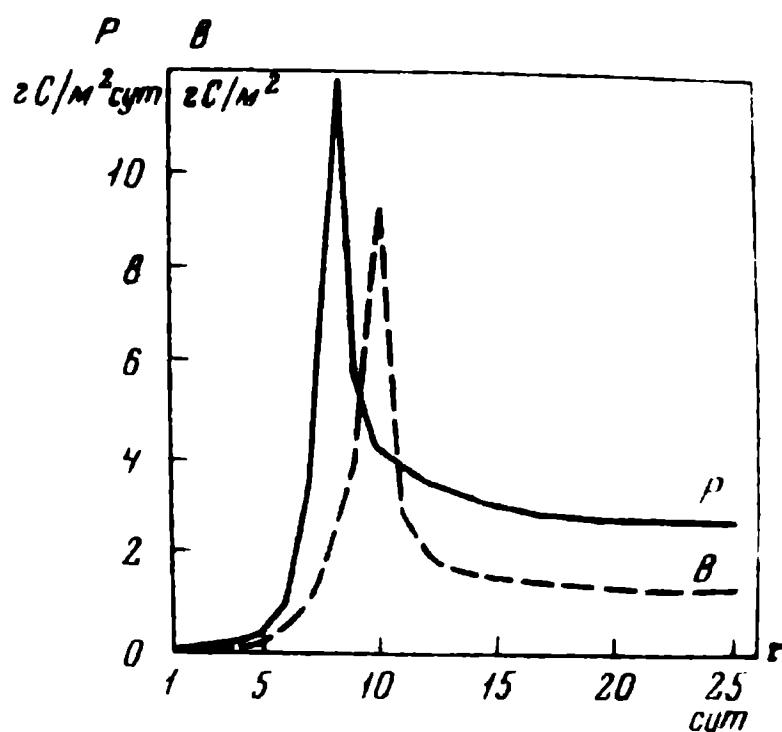
Параметр	Обозначение	Величина	Размерность
Содержание хлорофилла -1	x	30+100	мгС/мг Хл «а»
Константа Михаэлиса — Ментона	k_N	3+16	мгN/м ³
Суточное ассимиляционное число	A_m	150	мгС/мгХл «а»/сут
Оптимальная освещенность	I_{opt}	160	ккал/м ² /сут
Коэффициент зависимости от температуры	Q_{10}	2,0	--
Максимальное выедание фитопланктона	m_{max}	0,1+1	сут ⁻¹
Коэффициент функции выедания	ξ	1,5	м ³ /мгС
Минимальная критическая биомасса фитопланктона	B_0	0,1	мгС/м ³
Отношение углерод/азот в биомассе фитопланктона	α_N	6,3	мгN/мгС
Скорость опускания фитопланктона	w_0	1,0	м/сут
Средняя вертикальная скорость апвеллинга	w	0+10	м/сут
Коэффициент экстинкции	k	0,01+0,15	м ⁻¹
Освещенность на поверхности	I_0	6000	ккал/м ² /сут
Коэффициент турбулентного перемешивания	A_z	0+500	см ² /сек
Концентрация соединений азота на глубине 200 м	N_{200}	500	мгN/м ³
Верхняя граница термоклина	z_1	15+100	м
Нижняя граница термоклина	z_2	20+150	м
Температура воды над термоклином	t_1	18+25	°C
Температура воды под термоклином	t_2	10+15	°C

Моделирующий алгоритм был записан на языке АЛГОЛ-60. Модель была реализована на бортовой ЭВМ нис «Академик Курчатов» — «Минск-2» с транслятором ТАМ-2. Прохождение одного варианта исследования модели, охватывавшего 30 сут, занимало около 25 мин машинного времени.

Изменение суммарной продукции и биомассы фитопланктона под 1 м² по времени показано на рис. 1. Начальным состоянием принято равномерное по глубине распределение концентраций биомассы фитопланктона ($B^0=0,01$ мг/м³, $N^0=500$ мг N/м³). Величина продукции достигла максимума (12,2 гС/м²/сут) на 8-е сутки, а биомасса на 10-е. Установившееся состояние достигается только через 20—25 суток от начала функционирования модели. Полученный результат нельзя рассматривать как универсальную зависимость. Сроки наступления максимума продукции и биомассы в значительной степени зависят от начального состояния и параметров системы. Однако, этот вариант позволил продемонстрировать, что при оптимальных условиях продукция фитопланктона в море может достигать 12 гС/м²/сут, что близко к максимально наблюдавшейся в океане величине — 10 гС/м²/сут (Ryther a. oth., 1971). Хотя такому совпадению и не следует придавать слишком большого значения, все же это показывает, что предложенные принципы построения модели и принятые в ней коэффициенты имеют реальную основу.

При исследовании этого варианта удалось установить, что несмотря на константность принятых параметров, при высоких значениях вертикальной скорости подъема воды ($w=1,10^{-1}$ см/сек) возможно появление

Рис. 1. Суммарная продукция (P) и биомасса (B) фитопланктона в зависимости от времени (τ) ($x=30$, $k_N=16$, $k=0,15$, $m_{\max}=0,9$, $A_s=72$, $\omega=3 \cdot 10^{-3}$)



автоколебаний продукции и биомассы фитопланктона с периодом 2—3 сут. Подобное явление возможно наблюдается и в естественных условиях.

Вертикальное распределение продукции и биомассы фитопланктона на различных стадиях развития показано на рис. 2. Начальная стадия, характеризующаяся высоким содержанием хлорофилла в водорослях ($x=30$), высоким значением константы Михаэлиса — Ментона ($k_N=16$) и пониженной прозрачностью воды ($k=0,15$), отличается относительно неглубоким залеганием слоя максимальной интенсивности фотосинтеза (30 м). Суммарная продукция составляет $5,2 гС/м^2/сут$, суммарная биомасса $3,8 \cdot гС/м^2$.

Промежуточное состояние на 20-й день от начального связано с уменьшением содержания хлорофилла до $1:50 мг Хл/мгС$, снижением константы Михаэлиса — Ментона до $3 мгN/м^3$ и некоторым повышением прозрачности воды до $k=0,08$. Область максимальной интенсивности фотосинтеза опускается до 60—70 м, однако сохраняются остатки верхнего максимума на глубине 30—40 м. Суммарная продукция снижается до $2,5 гС/м^2/сут$.

Дальнейшее изменение состояния фитопланктона связано с уменьшением содержания хлорофилла до $1:100 мг Хл/мгС$, сохранением низкого значения константы Михаэлиса — Ментона на уровне $3 мгN/м^3$ и дальнейшим снижением коэффициента экстинкции до $k=0,04$. Термоклин располагался на глубинах от 100 до 150 м при невысоких вертикальных температурных градиентах. Подобное изменение параметров системы привело к снижению суммарной продукции до $120 мгС/м^2/сут$ и опусканию слоя максимальной интенсивности фотосинтеза до глубины 80—90 м.

Подобная картина изменения первичной продукции в море наблюдается по мере удаления от зон апвеллинга. Например, исследования в тропической части Атлантического океана показали, что в районе стыка Экваториального противотечения и Гвинейского течения с Южным пассатным течением продукция фитопланктона составляет в среднем $1—5 гС/м^2/сут$ (Сущеня, Финенко, 1965; Финенко, Кондратьева, 1971). По мере продвижения вод Южного пассатного течения на запад происходит быстрое потребление биогенных элементов, в результате чего в центральных районах течения продукция фитопланктона уменьшается до $0,1—0,3 гС/м^2/сут$. Температурный скачок в этих районах находится на глубине 110—130 м, а максимум фотосинтеза с 10—20 м погружается на 50—80 м.

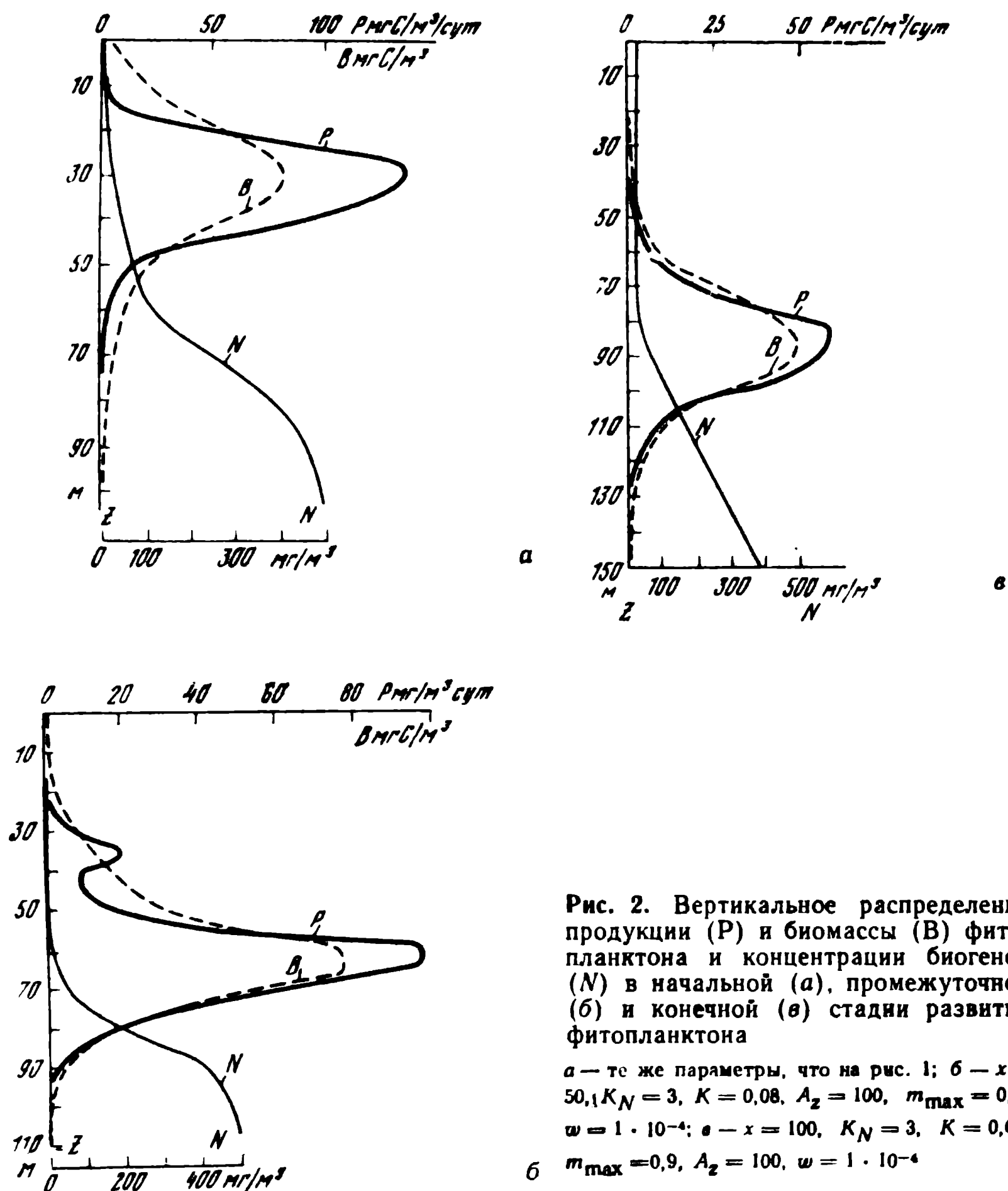


Рис. 2. Вертикальное распределение продукции (P) и биомассы (B) фитопланктона и концентрации биогенов (N) в начальной (а), промежуточной (б) и конечной (в) стадии развития фитопланктона

а — те же параметры, что на рис. 1; б — $x = 50$, $K_N = 3$, $K = 0,08$, $A_z = 100$, $m_{\max} = 0,9$, $\omega = 1 \cdot 10^{-4}$; в — $x = 100$, $K_N = 3$, $K = 0,04$,

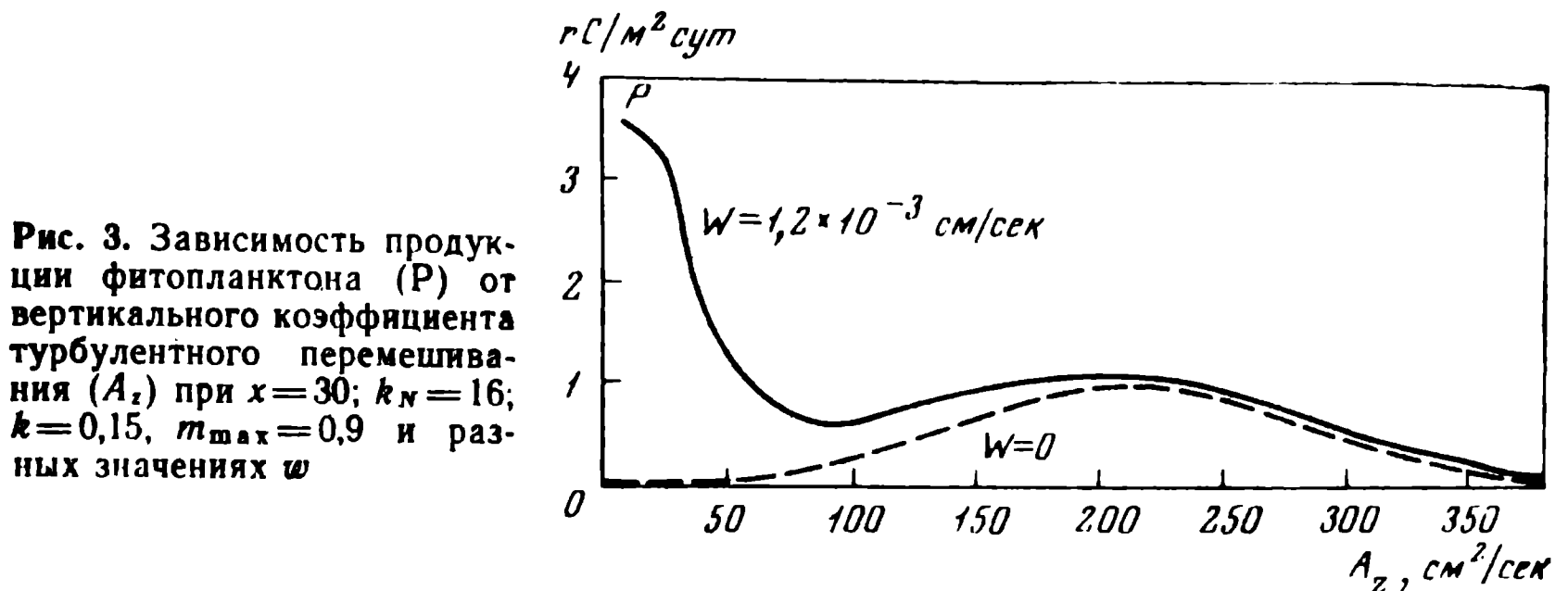
б $m_{\max} = 0,9$, $A_z = 100$, $\omega = 1 \cdot 10^{-4}$

Построение математической модели развития фитопланктона в районе апвеллинга позволяет проследить такие зависимости, которые достаточно трудно, а иногда просто невозможно выявить в естественных условиях. К подобным зависимостям относится связь между коэффициентом турбулентного перемешивания и продукцией фитопланктона. Увеличение турбулентного перемешивания оказывает двойственное влияние на продукционные характеристики популяций водорослей. С одной стороны, увеличение A_z влечет улучшение транспорта биогенов в область, оптимальную по световым условиям для первичной продукции, что положительно сказывается на интенсивности фотосинтетической деятельности водорослей. С другой стороны, рост коэффициента турбулентного перемешивания ведет к усиленному выносу клеток из зоны максимальной интенсивности фотосинтеза и к увеличению их естественной смертности на глубинах, где траты на обмен существенно превышают продукцию.

Результаты исследования зависимости величины продукции фитопланктона от коэффициента вертикального турбулентного перемешива-

ния представлены на рис. 3. Остальные параметры модели оставались постоянными и соответствующими начальной стадии развития фитопланктона.

При отсутствии подъема вод в районе развития фитопланктона ($w=0$) максимальная продукция достигается при значениях коэффициента турбулентного перемешивания $A_z \approx 200 \text{ см}^2/\text{сек}$. Увеличение A_z до $500 \text{ см}^2/\text{сек}$ приводит к резкому сокращению продукции до крайне низких величин (единицы $\text{мгС}/\text{м}^2/\text{сут}$). Уменьшение коэффициента турбулентного перемешивания $< 100 \text{ см}^2/\text{сек}$ также существенно сокращает величину первичной продукции, сводя ее к нулю при полном отсутствии перемешивания.



Картина существенно меняется, если к турбулентному перемешиванию добавляется постоянная вертикальная составляющая средней скорости, направленная вверх. При принятой величине $w=1,2 \cdot 10^{-3} \text{ см/сек}$ максимум продукции фитопланктона приходится на низкие значения коэффициента турбулентного перемешивания и примерно в 4 раза превосходит максимальную продукцию при нулевой скорости поднятия воды в апвеллинге. По мере возрастания интенсивности перемешивания вклад вертикальной скорости воды в увеличение первичной продукции уменьшается и становится практически несущественным при значениях коэффициента турбулентного перемешивания $> 300 \text{ см}^2/\text{сек}$.

Полученный результат может в какой-то мере объяснить парадоксальную на первый взгляд ситуацию, наблюдавшуюся в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» в экваториальных районах, где высокие концентрации биогенов в поверхностных слоях не сопровождаются интенсивным развитием фитопланктона.

Выводы этого варианта модели согласуются с результатами количественной оценки влияния вертикального перемешивания воды на скорость продукции (Riley a. oth., 1949; Steele, 1956, 1958, 1959; Cushing, 1959). Анализ модели, построенной Стилом, привел его к выводу, что в относительно однородных водных массах, не испытывающих сильного влияния со стороны окружающих вод с иным гидрохимическим режимом, вертикальное перемешивание является основным фактором, лимитирующим продукцию. Периодическое исчезновение стратификации, приводящее к смешению глубинных вод с поверхностными, оказывает положительное влияние на развитие фитопланктона только если через некоторое время восстанавливается стабильность, позволяющая фитопланктону достаточно долгое время оставаться в освещенной зоне и поглощать биогенные элементы. Когда этого не происходит, уровень продукции остается постоянно низким. Таким образом, ни вертикальная устойчивость, ни сильная турбулентность сами по себе не способствуют увеличению скорости продукции.

Другим примером использования нашей модели может служить выяснение характера зависимости продукции фитопланктона от интенсивности его выедания зоопланктонными фильтраторами. На рис. 4 представлено соотношение между величинами продукции фитопланктона на 20-е сутки развития и показателями максимальной смертности от воздействия зоопланктона (m_{max}). При низкой интенсивности выедания оно оказывает небольшое воздействие на продукцию. Очевидно, в этой области развитие водорослей лимитируется не выеданием, а наличием

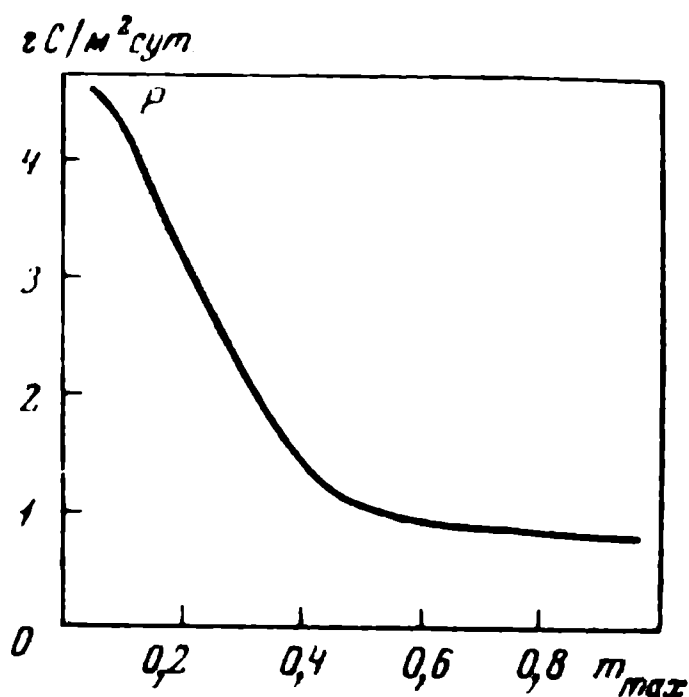


Рис. 4. Зависимость продукции фитопланктона (P) от выедания его зоопланктоном (m_{max}) при $x=30$, $k_N=16$, $k=0,15$, $A_s=72$, $w=1,2 \cdot 10^{-3}$

биогенов и световыми условиями. Однако при высокой интенсивности выедания система становится достаточно чувствительной к этому параметру. Так, при повышении m_{max} от 0,1 до 0,4 продукция фитопланктона снижалась более чем в 4 раза. Полученная зависимость, конечно, не универсальна и вполне вероятно, что при иных условиях, например на конечной стадии развития системы, зависимость продукции — от выедания будет иметь иной характер. Вероятно, имеются какие-то критические периоды в развитии фитопланктона, когда система обладает наибольшей чувствительностью к выеданию.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г., Анисимов С. И. 1966. Математическая модель водной экосистемы. Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука».
- Виноградов М. Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., «Наука».
- Ерлов Н. 1970. Оптическая океанография. М., «Мир».
- Ивалев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат.
- Сущенко Л. М. 1969. Количественные закономерности метаболизма и трансформации вещества и энергии ракообразными. — Автореф. докт. дисс. М., Ин-т океанол. АН СССР.
- Сущенко Л. М., Финенко З. З. 1965. Изучение первичной продукции тропической части Атлантического океана. — Океанология, 5, № 6.
- Финенко З. З. 1967. Первичная продукция южных морей. — Вопросы биоокеанографии. Киев, «Наукова думка».
- Финенко З. З. 1970. Расчет продукции фитопланктона в Черном море по содержанию хлорофилла. — Биология моря, вып. 19. Киев, «Наукова думка».
- Финенко З. З., Кондратьева Т. М. 1971. Продукция органического вещества в тропической части Атлантического океана. — Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики, гл. 3. Киев, «Наукова думка».
- Cushing D. H. 1969. On the nature of production in the sea. — Fish. Investig., U. K., Ser. 2, 22, N 6.
- Patten B. C. 1968. Mathematical models of plankton production. — Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 53, N 3.
- Riley G. A., Stommel H., Bumpus D. F. 1949. Quantitative ecology of the plankton of the Western North Atlantic. — Bull. Bingham. Oceanogr. Coll., 12.

- Ryther J. H., Menzel D. W., Hulburth E. M., Lorenzen C. J., Corwin N. 1971. The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current.— *Invest. Pesq.* 35, N 1.
- Steele J. H. 1956. Plant production on the Fladen Ground.— *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 35, N 1.
- Steele J. H. 1958. Plant production in the northern North Sea.— *Rapp. cons. Explor. Mer.* 144.
- Steele J. H. 1959. The quantitative ecology of marine phytoplankton.— *Biol. Rev.* 34, N 2.
- Steele J. H. 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea.— *Limnol. and Oceanogr.*, 7, N 1.

MATHEMATICAL SIMULATION OF THE PROCESS OF PHYTOPLANKTON DEVELOPMENT UNDER CONDITIONS OF OCEANIC UPWELLINGS

V. V. Menshutkin, Z. Z. Flinenko

Summary

A model of the evolution of a phytoplankton community in time under conditions of equatorial upwelling and effect of water ascent and zooplankton grazing was developed, written in ALGOL-60 and solved on the computer «Minsk-2». Given an uniform initial vertical distribution of the biomass the system passes through a maximum production on the 8-th day, through a maximum biomass on the 10-th day, and reaches a steady state between the 20-th and 25-th day. Maximum production under the assumed conditions is $12 \text{ gC/m}^2 \text{ day}$. With time the chlorophyll content of algae diminishes, the layer of maximum photosynthesis intensity shifts to greater depths, primary production and maximum biomass decrease. In the sea such a picture corresponds to increasing distance from the zone of upwelling. An increase of the coefficient of turbulent mixing above 500 or decrease below $100 \text{ cm}^2/\text{sec}$ results in a sharp reduction of the values of primary production. If the effect of water ascent is added to turbulent mixing, maximum production shifts to the lower values of the coefficient of turbulent mixing; at high values of the coefficient the effect of water ascent is negligible. The effect of zooplankton grazing has a substantial effect on the value of production only at high values of the index of grazing.

БАКТЕРИОПЛАНКТОН (РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ПРОДУКЦИЯ, ДЕСТРУКЦИЯ)

ПРОДУКТИВНОСТЬ И ТРОФИЧЕСКАЯ РОЛЬ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В РАЙОНЕ ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ

Ю. И. Сорокин, Е. Б. Павельева, М. И. Васильева

Проблема продукционной роли бактерий в экосистемах пелагиали океанов в настоящее время интенсивно разрабатывается (Сорокин, 1971, 1973; Петипа и др., 1971; Strickland, 1971) и оживленно дискутируется (Steemann-Nielsen, 1972; Banse, 1974). С одной стороны, получены определения биомассы, скорости размножения и продукции бактерий в водах океана, выполненные разными методами: прямого микроскопического учета, по содержанию АТФ, методом проточных культур, с помощью C^{14} (Сорокин, 1973; Holm-Hansen, Booth, 1966; Holm-Hansen, 1970; Jannasch, 1969), которые дают согласованные величины биомассы бактериопланктона в водах океана ($2-10 \text{ мгС/м}^3$) и скорости размножения планктонных бактерий (суточный коэффициент P/B $0,5-1$). Показано, что интегральная продукция бактериопланктона под 1 м^2 составляет внушительную величину — $0,5-1,5 \text{ гС/м}^2/\text{сут}$, для которой бактерии должны подвергнуться деструкции $1,5-4,5 \text{ гС}_{\text{орг}}$ в сутки. С другой стороны, поскольку бактериальная продукция и биомасса, как правило, вовсе исключаются из пищевой сети при расчетах энергетики и при моделировании продукционного процесса в море, некоторые планктонологи априори считают приведенные выше величины сильно завышенными и маловероятными (Steemann Nielsen, 1972; Banse, 1974). Их смущает, в частности, обнаруженный нами факт, что величина бактериальной деструкции превышает первичную продукцию фитопланктона в олиготрофных водах пассатных течений в западной части Тихого океана. Мы объясняем этот факт предположением, что в этих районах подвергается деструкции органическое вещество, созданное в других, более продуктивных зонах океана, и принесенное сюда в процессе меридиональной адвекции промежуточных и глубинных вод из высоких широт и с поверхностными водами из районов апвеллингов и дивергенций. В связи с этим представляло большой интерес измерить соотношения между бактериальной продукцией и продукцией фитопланктона в продуктивных водах восточной части Тихого океана. Такие исследования были выполнены нами в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов». В задачу исследований входило изучение трофической роли бактерий в экосистеме продуктивных районов подъема глубинных вод, включавшее определение запасов бактериальной пищи, скорости ее воспроизводства

и роли в формировании рациона зоопланктона¹. Существенное значение придавалось тщательному учету основных консументов бактериопланктона — организмов микрозоопланктона: зоофлагеллят, инфузорий, науплиев².

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования производили на 4 полигонах вдоль экватора: на 97° (ст. 1454), 122° (ст. 1456); 139° (ст. 1458) и 155° з. д. (ст. 1461). Было выполнено также несколько дополнительных станций на экваторе и в Атлантическом океане (Саргассово море).

На полигонах материал получали из общей пробы, взятой 140-литровым пластмассовым батометром. На каждой станции бралась серия из 6—12 батометрических проб до глубин 150—200 м. Горизонты взятия проб выбирались после анализа данных о положении градиентных зон и слоев скопления планктона на основании зондирования температуры и солености (зонд «АИСТ»), определения мутности, люминесценции хлорофилла *in situ* и биолюминесценции.

На некоторых полигонах выполнялись дополнительные наблюдения за характером вертикального распределения бактериопланктона и его суточными изменениями. Пробы для этих анализов отбирали из батометров зонда биолюминесценции, которые закрывали сигналом с палубы на ходу прибора в соответствии с показаниями датчика зонда так, чтобы пробы были взяты в слоях минимумов и максимумов свечения. Последнее, как было показано ранее (Виноградов и др., 1971), хорошо отражают вертикальную структуру планктонного сообщества.

На дополнительных станциях и при взятии глубоководных серий пробы отбирали пластмассовыми батометрами типа ЧЭНИС емкостью 4 л. Горизонты отбора проб при взятии глубоководных серий выбирали с учетом распределения плотности по зондированиям прибором АИСТ, учитывая вероятность существования (Сорокин, 1971) слоя повышенной бактериальной активности у верхней границы антарктических промежуточных вод ($\sigma_t = 27,05$).

Общее число бактерий учитывали методом прямого счета на мембранных фильтрах чешского производства с размерами пор 0,1—0,3 мк. Через фильтр диаметром 15 мм фильтровали — в зависимости от уровня продуктивности — 20—100 мл воды. Фильтры обессоливали на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллятом, высушивали и тотчас же окрашивали 3% карболовым эритрозином в течение 1 суток. Численность и размеры бактерий учитывали под микроскопом «Люмипан» при увеличении 1350 в 10 полях зрения. Площадь просчитывавшихся полей зрения в зависимости от числа клеток на фильтре составляла 800—5000 мк², а число подсчитанных клеток — от 20—50 в глубинных до 400—600 в поверхностных пробах, что обеспечивало достоверность результата, в среднем, соответственно 50 и 95%. Счет бактерий производили на борту судна во время дрейфа на станциях и при стоянке в портах.

В большинстве проб из эвфотической зоны на экваториальном разрезе присутствовали крупные кокковидные клетки диаметром около 2 мк (1,2 мк на окрашенном препарате). Они были значительно крупнее клеток остального бактериопланктона и их численность учитывали отдельно. Средний объем клеток бактериопланктона вычисляли по их

¹ Исследования роли бактерий как фактора питания мезозоопланктона были выполнены совместно с Т. С. Петипа.

² Эта работа выполнялась совместно с Н. И. Туманцевой.

средним размерам, измеренным на сухих окрашенных препаратах. При расчете сырой биомассы, средний объем клеток умножали на 2,5 (Троицкий, Сорокин, 1967).

Относительную активность гетеротрофных бактерий (анализ, заменяющий учет их числа на чашках с МПА) определяли, измеряя относительную интенсивность усвоения бактериопланктоном меченого органического вещества (гидролизат водорослей). В пробу объемом 250 мл вносили порцию меченого гидролизата, содержащую 15 мкг C_{org} с фактически учитываемой активностью $2 \cdot 10^5$ имп/мин. Через 5 час определяли радиоактивность усвоенного микрофлорой меченого углерода, фильтруя воду на мембранные фильтры с размером пор 0,4 мк. Поскольку продолжительность генерации морского бактериопланктона составляет 10—20 час, принималось, что меченый гидролизат частично потребляется за пятичасовой срок экспозиции. Интенсивность его потребления пропорциональна относительной численности и активности гетеротрофной микрофлоры (Сорокин, 1969). При расчетах относительной активности гетеротрофной микрофлоры по интенсивности потребления меченого гидролизата радиоактивность фильтров из поверхностной пробы принимали за 100%. Продукцию бактерий определяли по интенсивности темной ассимиляции CO_2 по методу В. И. Романенко (Sorokin, Kadota, 1972; Сорокин, 1971) в пробах воды, освобожденных от фитопланктона предварительной фильтрацией через нейлоновое сито с размерами пор 7—10 мк. Для определения темновой ассимиляции CO_2 использовали склянки объемом 100—250 мл, добавляя в них порции рабочего раствора меченого карбоната с фактически учитываемой радиоактивностью $5—15 \cdot 10^6$ имп (в зависимости от величины продуктивности вод). Опыты ставили в двойной повторности. Контролем на не связанную с бактериальной ассимиляцией адсорбцию C^{14} служили пробы, фиксированные люголем. Пробы экспонировали в темноте при температуре, близкой к таковой в море. Пробы фильтровали через фильтры с размером пор 0,4 мк. Продукцию сырой биомассы бактерий рассчитывали, умножая величину темновой ассимиляции на 200 (Sorokin, Kadota, 1972). Содержание углерода в клетках бактерий принимали равным 10% (Троицкий, Сорокин, 1967). Все величины биомассы и продукции бактерий в объеме воды даны в сыром весе, мг/м³.

Потенциальную продукцию бактерий определяли при экспозиции склянок в течение 5 суток при 25°. Полученная величина использовалась как показатель относительного содержания усвояемого органического вещества. Определения АТФ — показателя биомассы микропланктона — были выполнены во многих параллельных пробах по методу Хольм-Хансена (Holm-Hansen, 1971) С. Д. Миркиной и А. В. Люцаревым. Определения первичной продукции фитопланктона были произведены методом C^{14} по описанной ранее (Сорокин, 1960, 1971) схеме.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЙ

В восточной части разреза на ст. 1454 (97° з. д.) поверхностная температура падает до 22°, толщина верхнего перемешанного слоя минимальна — 10—15 м (рис. 1, а). Верхняя граница течения Кромвелла в районе I полигона проходила на глубине около 40 м. Подъем вод в районе I полигона вызывает обогащение биогенами зоны фотосинтеза и интенсивное развитие фитопланктона. Первичная продукция достигает 3—5 г/С/м²/сут при биомассе фитопланктона около 50 г/м³ (сырой вес). Здесь же отмечены наибольшие величины численности, биомассы и продукции бактерий для всего экваториального разреза (рис. 2, табл. 1—3).

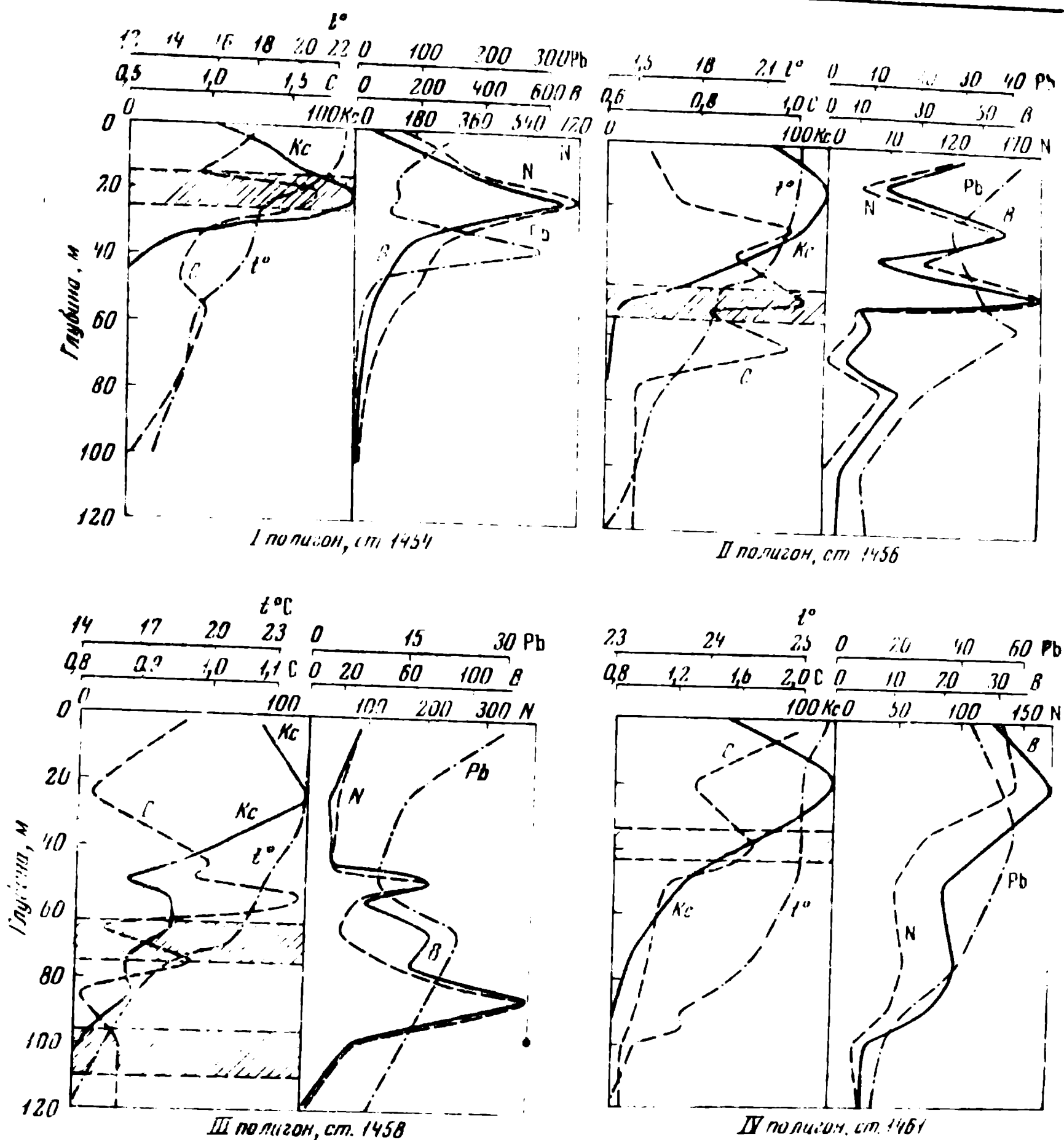


Рис. 1. Вертикальное распределение бактериопланктона и показатели стратификации водной толщи на полигонах экваториального разреза

$t^{\circ}\text{C}$ — температура воды; C — растворенный органический углерод, мг/л (данные С. В. Люцарева); K_c — относительная интенсивность фотосинтеза, %; N — общее число бактерий, тыс/мл ; B — биомасса бактерий, мг/м^3 ; P_b — продукция бактерий, $\text{мг/м}^3/\text{сут}$, заштрихованная полоса — слой максимума биолюминесценции (данные Л. А. Лепина)

Общая численность бактерий на I полигоне составляла 150—1500 тыс/мл , их биомасса — 100—2000 мг/м^3 , продукция — 60—400 мг/м^3 в сутки (сырой вес). Наименьшие величины наблюдались в начале полигона, наибольшие — в конце, в слое максимума фитопланктона и у самой поверхности. Так же распределялись и характеристики фитопланктона. Суточная продукция бактерий на I полигоне в слое 0—150 м составляла 3—5 г/м^3 , их биомасса (сырой вес) 10—20 г/м^3 . Средний коэффициент P/B был равен 0,3. Бактериальная деструкция под 1 м^3 , рассчитанная по величине бактериальной продукции и коэффициенту $K_c=0,3$, составляла в слое 0—150 м около 1 г/С/м^3 . Вертикальное распределение биомассы бактериопланктона в целом соответствовало вер-

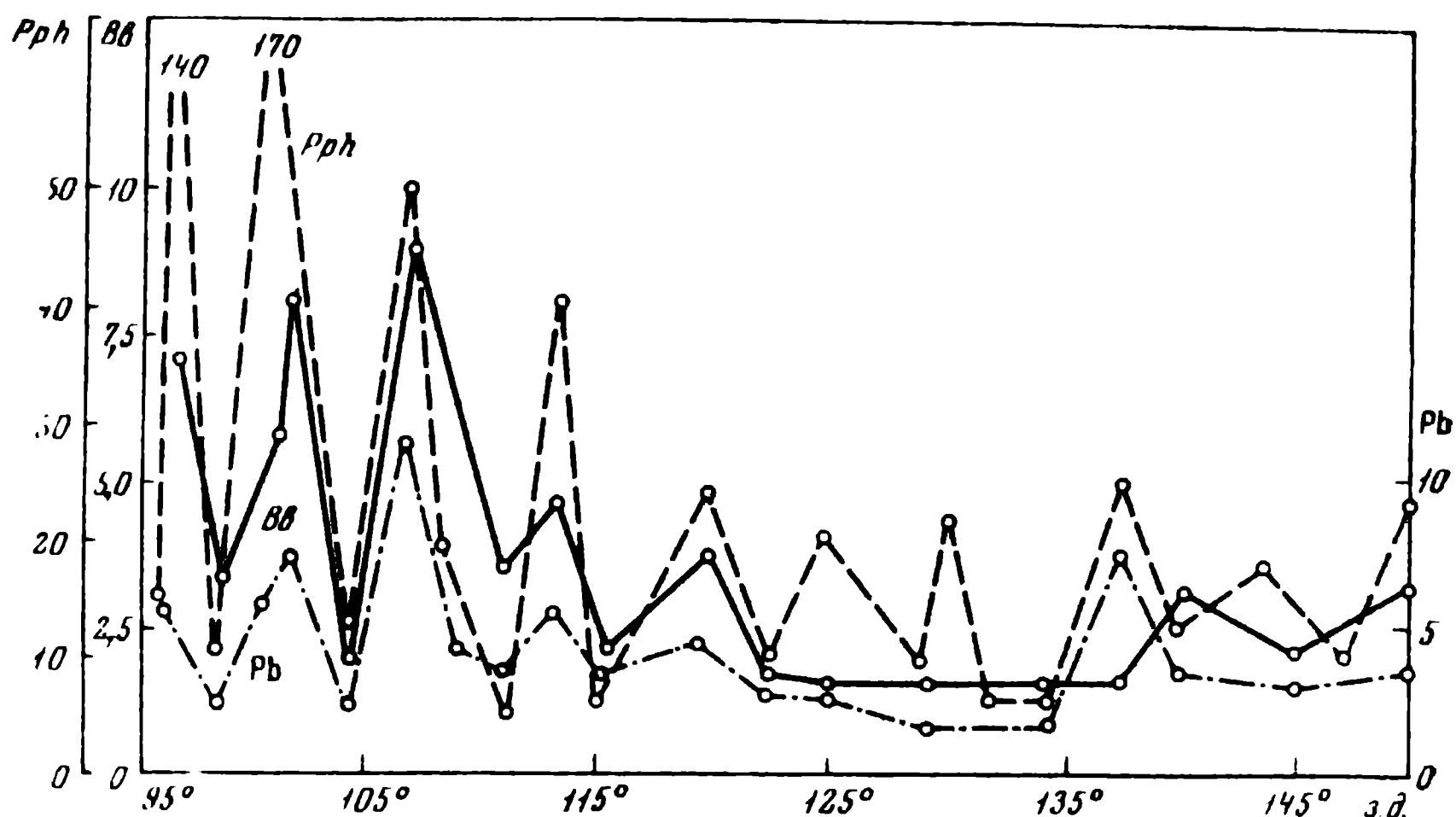


Рис. 2. Измерения первичной продукции (P_{ph}), биомассы (B_b) и суточной продукции (P_b) бактерий в поверхностных пробах, взятых на ходу судна вдоль экваториального разреза

Все величины в $мгС/м^3$

тикальной структуре планктонного сообщества, которая характеризовалась наличием двух основных максимумов концентрации планктона на глубинах 15—20 и 30—35 м. Аналогичная структура прослеживалась по распределению хлорофилла, биолюминесценции, АТФ и микрозоопланктона (рис. 1).

На промежуточной станции 1455 (110° з. д.) термоклин был расположен еще достаточно близко к поверхности и первичная продукция оставалась на высоком уровне (рис. 3). Здесь была найдена четкая вертикальная структура сообщества микропланктона с максимумом на глубине 10—25 м у верхней границы термоклина. Биомасса бактерий в слое максимума 70—100 $мг/м^3$, продукция бактерий в верхних слоях воды 40—70 $мг/м^3$, коэффициент P/B — 1,3.

На остальных станциях экваториального разреза толщина верхнего перемешанного слоя возрастала до 40—80 м, продукция фотосинтеза фитопланктона снижалась до 0,3—0,7 $г/С/м^2$. Численность, биомасса и продукция бактерий были в 3—5 раз ниже, чем на I полигоне. Общая численность составляла 50—300 тыс./мл в слое 0—100 м, биомасса и суточная продукция 10—100 $мг/м^3$ (рис. 1, б—г, табл. 2). Максимумы численности, биомассы и продукции бактериопланктона обычно располагались у верхней границы термоклина. Характерные для стратифицированных вод четко выраженные слои, обогащенные бактериопланктоном, в водах экваториальной дивергенции обнаруживались не всегда. Чаще всего они были размыты по вертикали, как вертикальная структура всего сообщества микропланктона. Причину такого нарушения типичной вертикальной структуры сообщества (Сорокин, 1973) можно видеть в том, что верхняя граница течения Кромвелла проходит здесь в пределах эвфотической зоны. Естественно, оно должно оказывать возмущающее действие на формирование стабильных слоев в верхней зоне термоклина. В связи с этим интересно сравнить характер вертикального распределения бактерио- и фитопланктона на ст. 1461 и на ст. 1452 в

Таблица 1

Показатели развития бактериопланктона на I полигоне (ст. 1454, 15.II 1974 г.)

Глубина, м	Температура, °С	Общее число бактерий, тыс/мл	Биомасса бактерий, мг/м³	Продукция бактерий, мг/м³/сут	Бактериальная деструкция, мг O₂/м³/сут	Относительная активность гетеротрофной микрофлоры, %	Доля агрегированного бактериопланктона, %	Коэффициент P/B
3	22,1	351	324	146	110	100	16	0,45
15	21,5	274	272	61	46	166	22	0,22
20	18,8	335	316	70	52	51	24	0,22
25	18,0	408	333	52	33	41	24	0,16
30	17,5	318	232	—	—	40	24	—
35	17,5	430	330	290	216	43	28	0,76
45	17,0	260	90	33	27	33	32	0,40
55	14,7	121	47	16	12	31	20	0,34
75	14,5	44	17	—	—	9	16	—
100	14,0	13	4	6	4	27	18	1,3
150	13,0	12	4	4	3	30	14	1,0

Таблица 2

Средние и интегральные величины численности, биомассы (сырой вес) и суточной продукции бактериопланктона на экваторе

Номер станции и полигона	Дата, часы	Средний уровень в эвфотической зоне			Интегральные величины под 1 м²			
		численность, тыс/мл	биомасса, мг/м³	продукция, мг/м³	расчетный слой	биомасса, г/м³	продукция, г/м³	P/B
1454, I полигон	15.1, 12	350	300	100	0—150	15,9	4,25	0,26
	15.1, 21	450	400	70	0—50	13,5	3,04	0,23
	16.1, 13	450	500	—	0—70	21,2	—	—
	17.1, 6	600	800	110	0—50	35,3	5,10	0,15
1455, 110° з. д.	20.1	150	50	60	0—60	2,62	3,43	1,30
1456, II полигон	23.1	70	30	25	0—150	2,91	3,50	1,20
1457, 130° з. д.	27.1	70	20	35	0—120	2,53	4,15	1,6
1458, III полигон	29.1, 10	100	40	20	0—150	5,47	2,45	0,45
	30.1, 11	150	50	—	0—150	6,27	—	—
1459, 140° з. д.	1.II	200	70	60	0—160	7,13	8,8	1,2
1461, IV полигон	4.II, 10	70	20	30	0—250	2,94	5,24	1,8
	4.II, 22	100	30	—	0—100	2,64	—	—
	5.II, 2	80	30	—	0—30	2,60	—	—
	5.II, 6	80	30	—	0—30	2,85	—	—

Саргассовом море, где толщина верхнего перемешанного слоя как и на ст. 1461, составляла около 80 м, но отсутствовало возмущающее действие течения. На станции в Саргассовом море был хорошо выражен слой основного максимума концентрации фитопланктона и бактерий у верхней границы термоклина на глубине 85—95 м (рис. 3, б).

Измерения, выполненные на I, II и IV полигонах до глубин 700—1000 м на (рис. 4, табл. 4), подтвердили существование второго максимума активности микрофлоры в районе верхней границы промежуточных

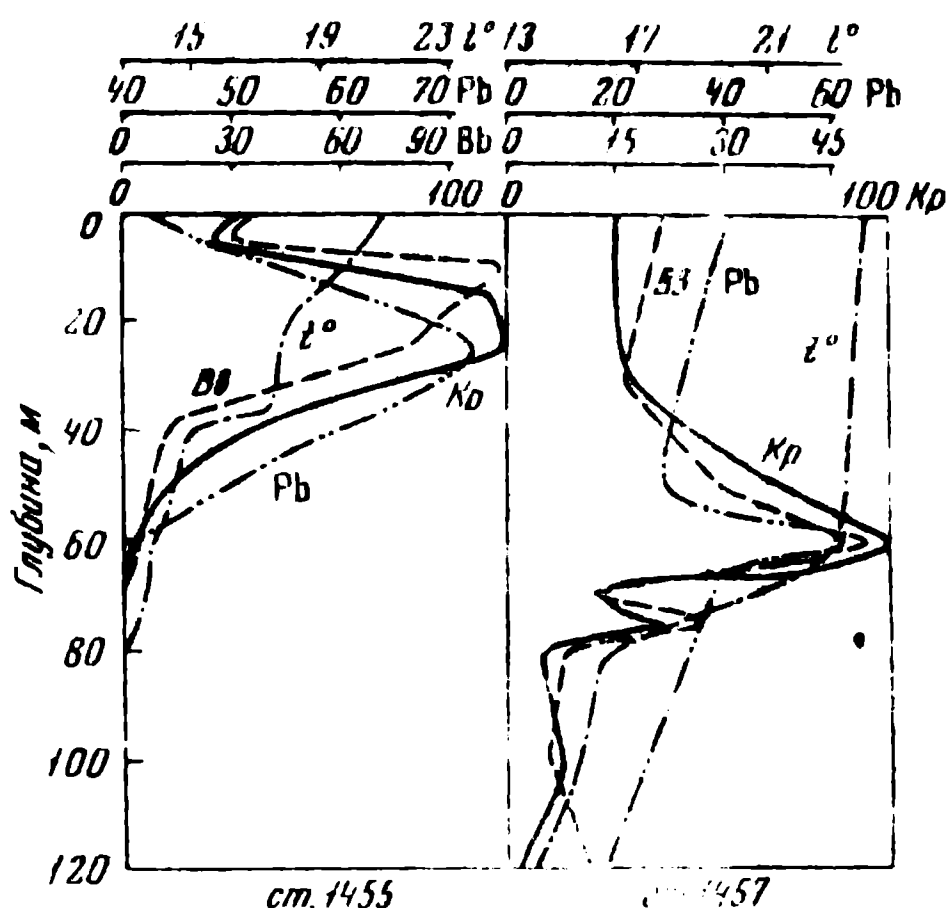
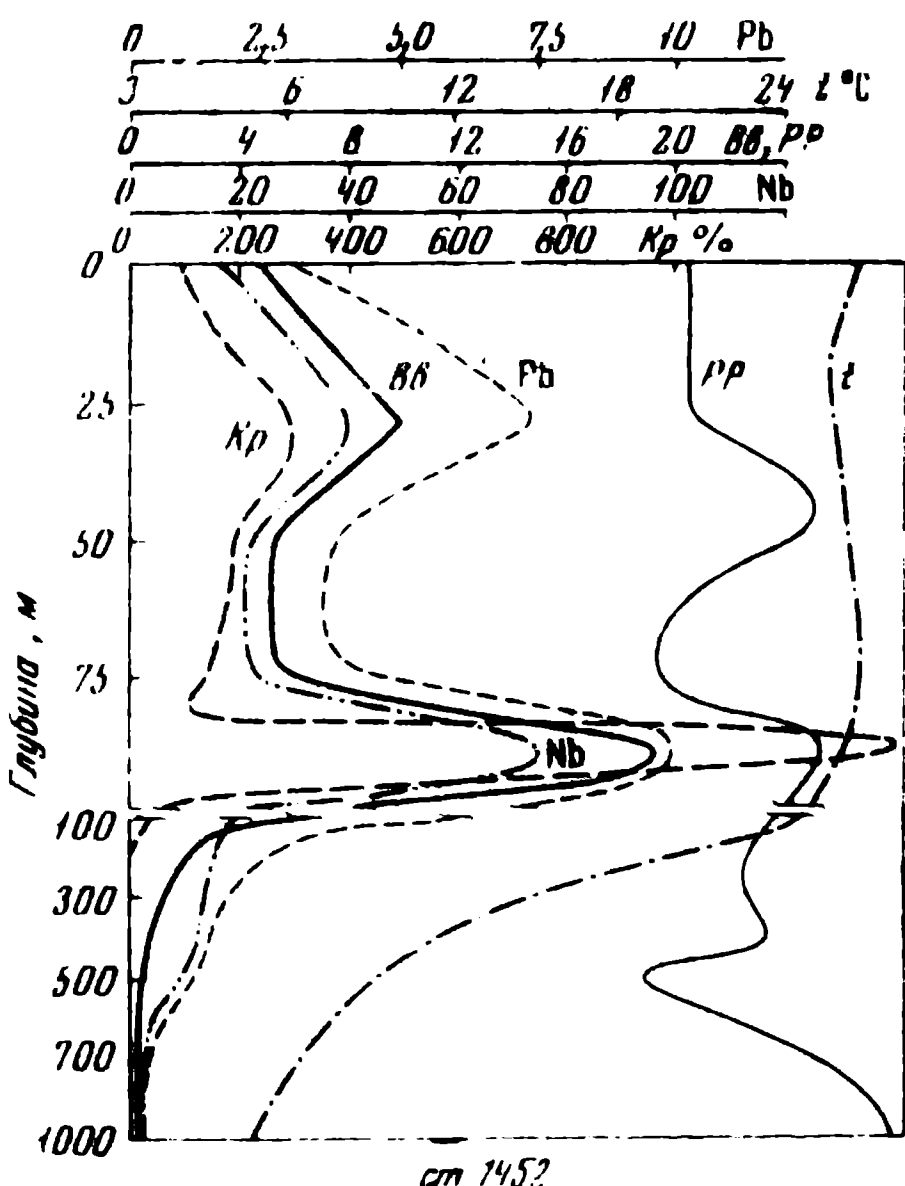


Рис. 3. Вертикальное распределение бактериопланктона и показатели стратификации водной толщи на ст. 1455 и 1457 в Тихом океане и ст. 1452 в Саргассовом море

$t^{\circ}\text{C}$ — температура воды; K_p — относительное распределение активного фитопланктона, %; N — общее число бактерий, тыс/мл; B_b — биомасса бактерий, мг/м³; P_b — продукция бактерий, мг/м³/сут; PP — потенциальная продукция бактерий, мг/м³

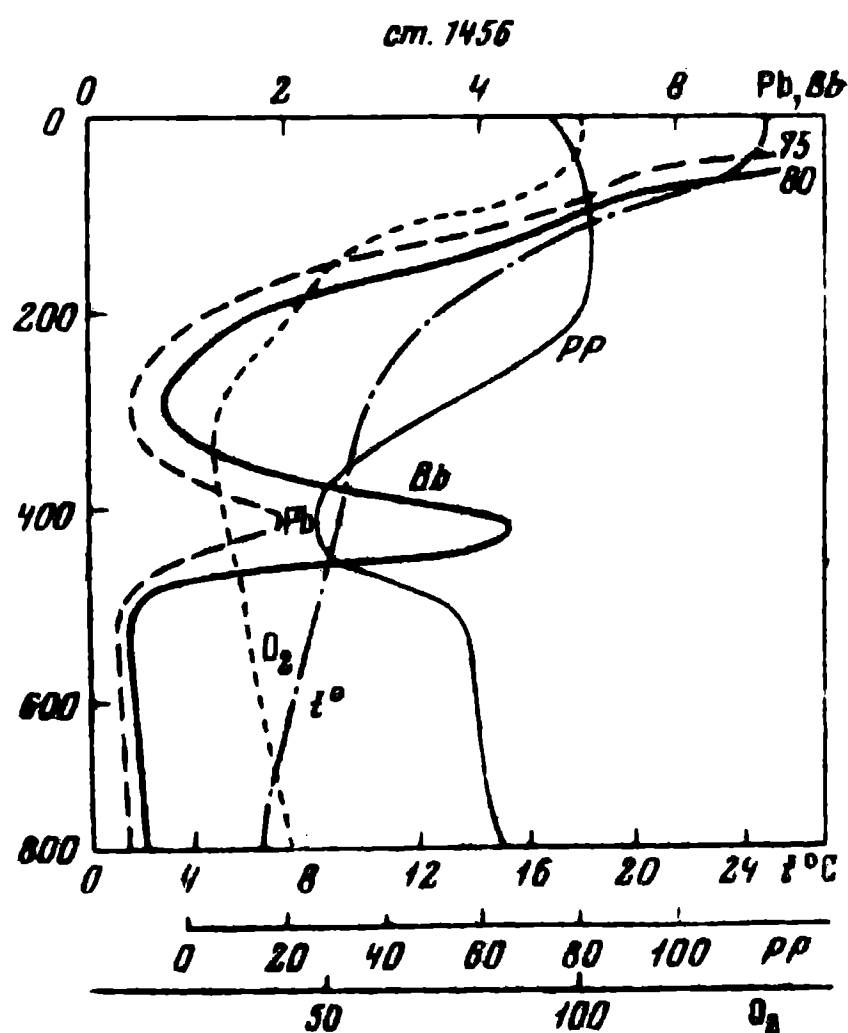
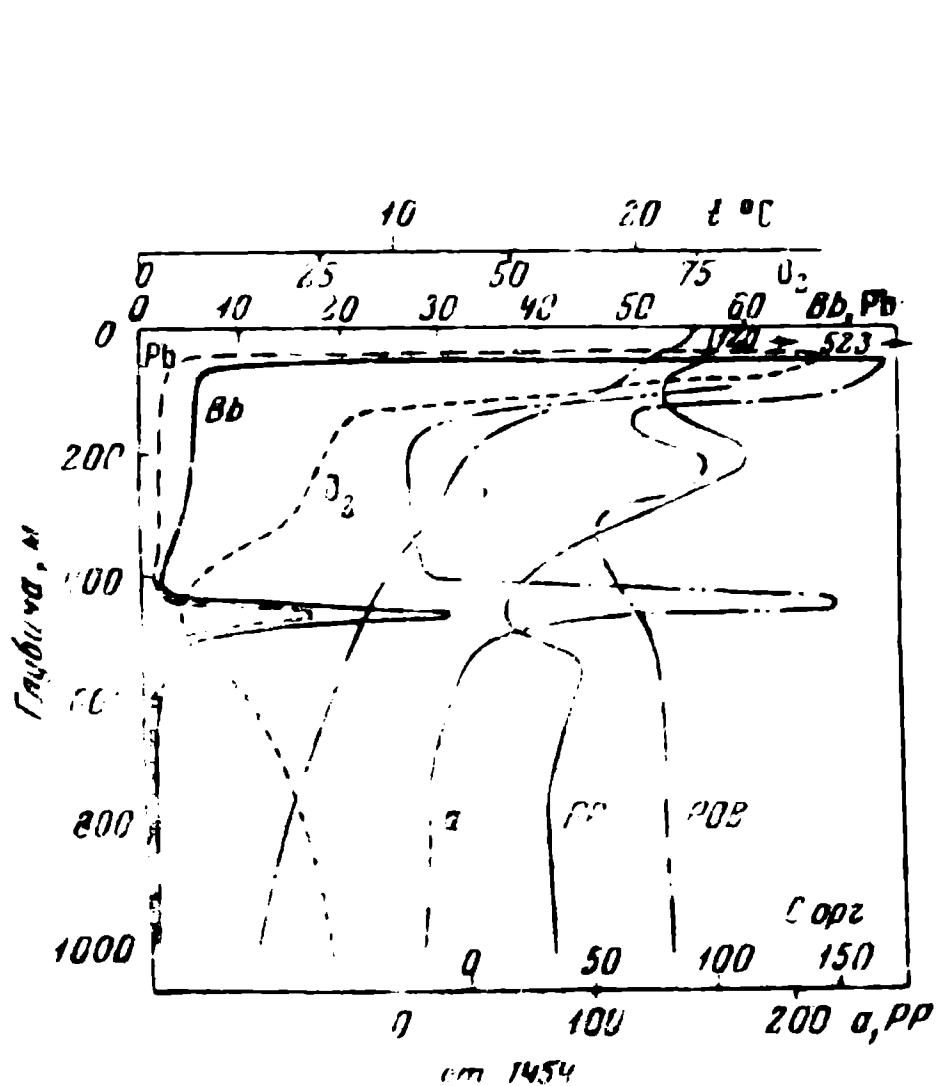


Рис. 4. Биомасса и продукция бактериопланктона на вертикальных профилях, ст. 1454 и 1456

O_2 — содержание кислорода в воде, % насыщения (данные В. В. Сапожникова); a — относительная активность бактерий, %; POB — растворенный органический углерод, мгС/л, прочие обозначения как на рис. 1. 3

Таблица 3

Интегральные величины продукции фитопланктона и бактерий под 1 м² в слое 0—500 м (усредненные данные, гС/м²)

Номер станции	Температура воды у поверхности, °С	Толщина верхнего перемешанного слоя, м	Биомасса бактерий (В)	Суточная продукция (Р _b)	Деструкция за сутки (D)	Продукция фитопланктона (Р _{ph})	D/P _{ph}	P _B /V
1454	22,2	10	2,35	0,51	1,41	3,15	0,45	0,2
1455	21,4	10	0,48	0,44	1,24	3,96	0,31	1,0
1458	22,8	20	0,39	0,40	1,13	0,51	1,90	1,0
1457	22,8	40	0,35	0,47	1,31	0,96	1,30	1,3
1453	24,5	50	0,63	0,39	0,83	0,50	1,60	0,4
1459	24,7	70	0,82	0,95	2,64	1,30	2,00	1,2
1461	25,0	80	0,33	0,53	1,60	0,48	3,30	1,7
1452*	26,7	90	0,22	0,12	0,32	0,35	3,60	0,5
6064**	27,2	60	0,40	0,48	1,34	0,20	4,60	1,2

* Станция в Саргассовом море, 3.1 1974 г. ** Станция ИМС «Витязь» в Тихом океане, пассатная зона, 9° ю. ш., 165° з. д. (Сорокин, 1971).

Таблица 4

Вертикальное распределение микрофлоры в толще воды (ст. 1461, I полигон)

Глубина, м	Содержание органического фосфора, мкг-ат/л	Общее число бактерий, тыс/мл	Биомасса бактерий (В), мкг/м ³	Продукция бактерий (Р), мкг/м ³ в сутки	Бактериальная деструкция, мкг О ₂ /м ³ /сут	Потенциальная продукция бактерий, мкг/м ³	P/V	% агрегированных бактерий
40	0,03	123	43,0	61,0	45,50	170	1,3	18
100	—	16	3,5	3,9	2,76	97	1,1	23
200	0,18	10	2,5	4,8	3,60	210	1,9	25
300	0,03	8	2,0	1,2	0,90	205	0,6	8
450	—	5	1,2	1,0	0,75	134	0,8	7
470	—	20	7,0	1,7	1,27	67	0,2	13
490	0,30	37	13,0	7,2	5,40	103	0,6	7
510	—	3	0,8	0,6	0,45	192	0,7	8
750	—	4	2,0	1,2	0,90	138	0,6	10

антарктических вод. Горизонты для отбора проб из этого слоя были выбраны по показаниям прибора АИСТ, согласно которым в слое 400—500 м отмечалось четко выраженное увеличение градиента плотности $\sigma_t = 27,01—27,05$. Микроскопирование окрашенных фильтров после фильтрации проб из этого слоя показало, что в нем много детрита, в основном, остатков диатомей. Причина возрастания бактериальной активности на этих глубинах может заключаться, во-первых, в большей устойчивости водной массы, что должно способствовать формированию максимума бактериопланктона, во-вторых, в аккумуляции детрита в слое скачка плотности, в-третьих, в том, что там происходит прогрев антарктических промежуточных вод, а это может активизировать развитие микрофлоры на содержащемся в воде органическом веществе. Анализ распределения потенциальной продукции бактерий показывает, что она убывает с глубиной относительно медленно и достигает

значительных величин даже на 1000 м. Эти данные подтверждают предположение о наличии значительного запаса усвояемой бактериями органики в антарктических промежуточных и глубинных водах (Сорокин, 1971). Об этом же говорят результаты анализов растворенного органического вещества этих вод, в котором, согласно данным В. В. Сапожникова, содержится 0,05—0,1 мкг-ат/л органического фосфора по сравнению с 0,2—0,3 мкг-ат/л у поверхности.

Существенно, что в слое максимума бактериальной активности на глубинах 400—500 м отмечалось снижение величины потенциальной продукции бактерий, что свидетельствует о расходовании запасов усвояемого органического вещества микрофлорой (рис. 4, табл. 4). В пользу этого говорит также приуроченность к слою 400—500 м кислородного минимума. Стабильное существование кислородного минимума на глубинах 300—600 м происходит, по-видимому, в значительной степени за счет протекающей здесь постоянной деструкционной деятельности микрофлоры. Представление, что кислородный минимум существует исключительно за счет «переноса» его из продуктивных районов океана (Menzel, Ryther, 1971), предполагает полное отсутствие бактериальной активности глубже 200 м, что противоречит результатам приведенных определений и нуждается в пересмотре. Очевидно, что именно в районе дивергенции в зоне действия мощного течения Кромвелла, в условиях высокой интенсивности турбулентного обмена было бы трудно ожидать стабильного существования кислородного минимума без поддерживающих его активных процессов биологического потребления кислорода в слое 400—500 м.

Величины бактериальной биомассы на глубинах 200—400 и 500—1000 м составляли 1—5 мг/м³, продукции —0,5—2 мг/м³/сут. Потребление кислорода микрофлорой в этих слоях составляло, по данным радиоуглеродного метода, 0,2—1 мг/м³/сут, или около 0,2 мг О₂/л в год.

В слое максимума бактериальной активности на глубинах 430—490 м биомасса и продукция бактерий и интенсивность потребления кислорода возрастают в 3—5 раз, до 3—8 мг О₂/м³/сут, или 1—1,5 мг О₂/л/год. Таким образом, запаса кислорода в этом слое может хватить только на 3—6 лет. Очевидно, такая интенсивность процесса биологического потребления кислорода достаточна для формирования и поддержания кислородного минимума у верхней границы антарктических промежуточных вод.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Величины общей численности и биомассы бактерий, полученные для эвфотической зоны продуктивных вод на I полигоне, оказались соизмеримы с величинами для мезотрофных и эвтрофных озер и водохранилищ (Кузнецов, 1970). Биомасса бактерий —0,5—1,5 г/м³—достигала оптимального уровня для питания даже грубых фильтраторов типа калянид (рис. 5). Доля биомассы бактериопланктона от общего запаса растительной пищи составляла в зоне дивергенции 20—40%. Судя по результатам изучения питания массовых видов растительноядных рачков (рис. 6), доля бактерий в их рационе составляет в среднем 30%, а доля фитопланктона —20—50%. Таким образом, бактериопланктон представляет собой один из основных компонентов питания мезозoopланктона. Однако, его роль этим не исчерпывается. В районе экваториальной дивергенции была обнаружена значительная биомасса микрозоопланктона — науплиев, инфузорий и зоофлагеллят, достигавшая 2—5 г/м³ (Туманцева, Сорокин, 1975). Суточные рационы микрозоопланктона составляют 10—30% суммарной продукции бактерий и фитопланк-

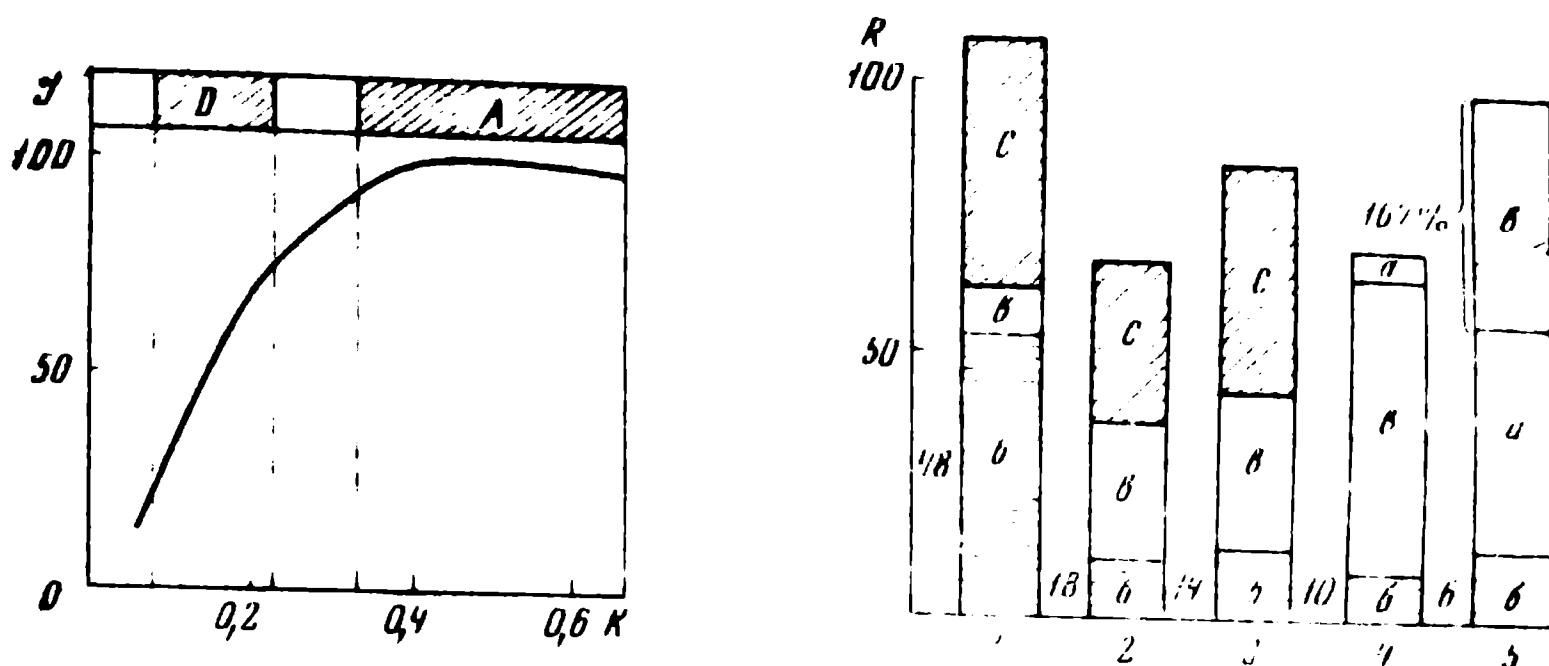


Рис. 5. Зависимость интенсивности питания смешанной популяции Calanoida бактериопланктоном от его концентрации (Павлова и др., 1971) и условия в районе экваториального апвеллинга

K — биомассы бактериопланктона, mg/m^3 ; I — усвоение бактериопланктона рачками, % от максимума. D, A — пределы концентрации бактериопланктона в эвфотическом слое в зоне дивергенции на $110-155^\circ$ з. д. (D) и на 97° з. д. (A)

Рис. 6. Относительная доля бактерий (б), водорослей (в), инфузorien (с) и мелких рачков (а) в рационе (R, % веса тела в сутки) массовых видов планктонных ракообразных: 1 — мелкие фильтраторы *Clausocalanus*; 2, 3 — средние фильтраторы *Paracalanus* и *Undinula*; 4 — крупный фильтратор *Eucalanus*; 5 — мелкий рачок со смешанным типом питания *Acartia*. Данные Т. С. Петипа и др., 1975

тона. Они в значительной степени (а у инфузorien и зоофлагеллят — практически нацело) удовлетворяются за счет бактериопланктона. В свою очередь, микрозоопланктон, составляющий 20—40% суммарной биомассы, служит важным источником питания мезозоопланктона. Опыты с использованием инфузorien в качестве корма (Петипа и др., 1975) показали, что они являются одним из наиболее благоприятных объектов питания многих видов зоопланктеров, как фильтраторов, так и хватателей.

Таблица 5

Расчет основных элементов балансового равенства потребления и расходования пищи отдельными трофическими группировками планктонного сообщества на I полигоне (в $ккал/м^3/сут$)^{*}

Компонент сообщества	Трофическая группа	Радион	Коэффициент K_1	Продукция	Траты на обмен (деструкция)		Неусвоенная пища
					$ккал/м^3$	% от суммы	
Растительный микрорпланктон	Фитопланктон	—	—	6,30	—	—	—
	Бактериопланктон	16,3	0,3	4,90	11,4	85	—
Микрозоопланктон	Простейшие	1,82	0,45	0,82	0,50	4	0,50
	Науплия	0,84	0,40	0,33	0,19	1	0,32
Мезозоопланктон	Мирный	1,27	0,25	0,32	0,64	5	0,31
	Хищный	1,13	0,25	0,28	0,63	5	0,22

* Калорийность 1 г сырой биомассы — 0,48 ккал (Виноградова, 1962). Относительные суточные рационы животных рассчитаны с учетом температуры воды по данным: Суцеля, 1970; Грива, 1970; Раппапорт, 1971; Ikeda, 1970; Taniguchi, 1973. Величины усвоения и коэффициенты K_1 получены экспериментально с помощью C^{14} (рачки, бактерии) или взяты из литературы (микрозоопланктон).

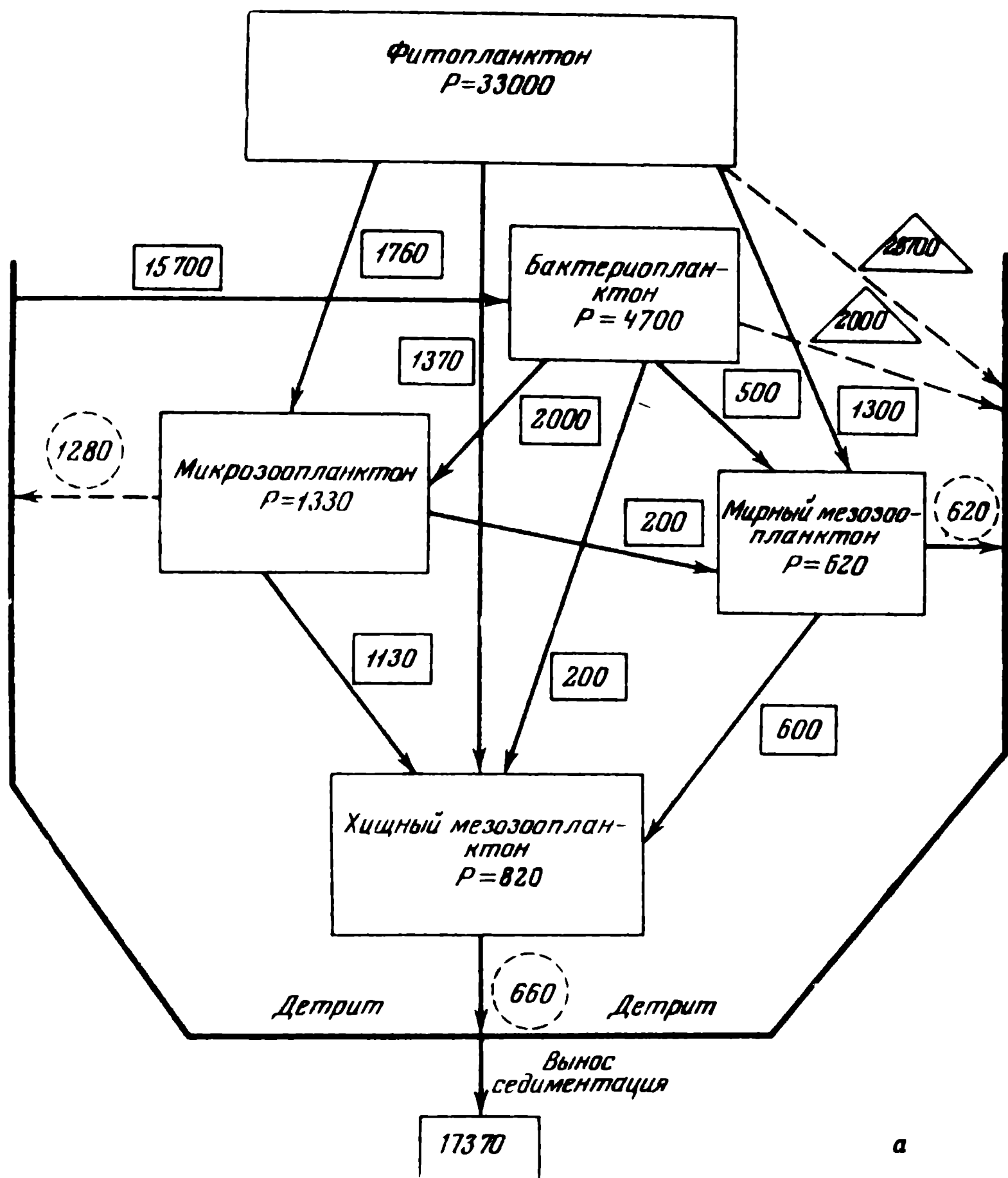
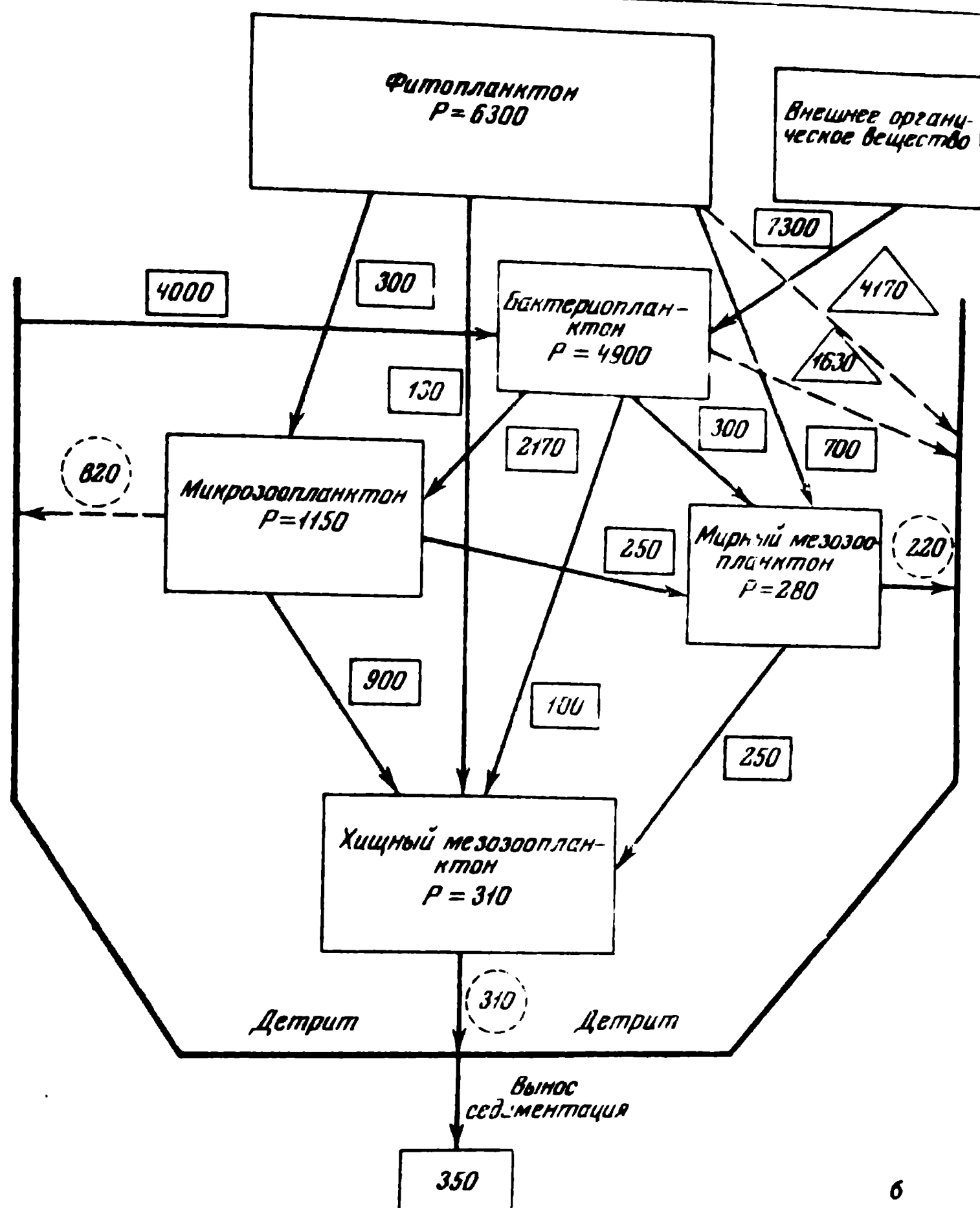


Рис. 7. Аппроксимированная схема потоков энергии (кал/м²/сут) для слоя 0-150 м в планктонном сообществе на I (а) и IV (б) полигонах

Ориентировочные расчеты суточного потока энергии в сообществах (табл. 5, рис. 7) говорят, что, вопреки представлениям о «пастбищном» характере пищевых цепей в океане, в основе которых лежит прямое выедание фитопланктона зоопланктоном (Steele, 1965), в изученных биотопах преобладающее значение имеет детритная пищевая цепь — использование вещества и энергии фитопланктона после его отмирания и переработки микрофлорией и микрозоопланктоном, выступающими в качестве промежуточных звеньев между первичными продуцентами и консументами. Функционирование этих промежуточных звеньев удлиняет пищевую цепь и рассеивает значительную часть энергии первичной продукции. Поэтому для обеспечения рациона мезозоопланктона через детритную пищевую цепь требуется в 2—3 раза больше энергии на «входе» в экосистему, чем в идеализированном случае «пастбищной» пищевой цепи. В олиготрофных тропических водах, где пищевые отношения крайне напряжены, непосредственное выедание фитопланктона



6

предельно высоко и составляет около 50% суточной продукции (Сорокин, 1973). Но даже в этих условиях около 70% первичной продукции (50% несъеденной и 20% съеденной и непереваренной продукции фитопланктона) включается в пищевую цепь по детритному пути, через бактериопланктон и простейших. В продуктивных районах океана, как видно из схемы (рис. 7, а) через детритную цепь в продукционный процесс включается около 80% энергии первичной продукции.

Сравнение бактериальной биомассы с биомассой фитопланктона показывает, что в районе экваториального апвеллинга (I полигон) биомасса бактериопланктона составляла около 30% от биомассы фитопланктона. В менее продуктивном районе экваториальной дивергенции она была соизмеримой с биомассой фитопланктона. Продукция бактерий составляла в среднем 10–20% от продукции фитопланктона на I полигоне и достигала 50–80% на III–IV полигонах, где продукция фитопланктона существенно снижалась.

Бактериальная деструкция на ст. 1454 и 1455 составляла 30–50% от первичной продукции фитопланктона (табл. 3). На остальных станциях экваториального разреза она превышала средние величины первичной

продукции. Можно полагать, что микрофлора здесь может частично использовать аллохтонное органическое вещество, выносимое к поверхности в процессе подъема промежуточных антарктических вод и вод течения Кромвелла (рис. 7, б). Наряду с этим возможно использование органического вещества, создаваемого в высокопродуктивной восточной части океана и переносимого поверхностными течениями на запад. На востоке океана, в районах апвеллингов органическое вещество фитопланктона недоиспользуется, о чем говорит большое превышение продукции над деструкцией (табл. 3, 5, рис. 7, а).

Из наших расчетов следует, что дыхание бактерий составляет 70—85% от суммарного дыхания (деструкции) гетеротрофной части планктонного сообщества. Это согласуется с данными (Romero, Johannes, 1968), что подавляющая часть суммарного дыхания планктонного сообщества приходится на долю ультрапланктонных организмов (бактерии, простейшие), задерживаемых мембранным фильтром.

Выполненное в рейсе сравнение прямого метода определения биомассы микропланктона с расчетом по содержанию АТФ, показало, что на сравнительно бедных II и IV полигонах биомасса бактериопланктона эвфотической зоны, определенная прямым счетом, близка к рассчитанной по АТФ (за вычетом биомассы фитопланктона и микрозоопланктона). На богатом I полигоне суммарная биомасса микропланктона была, как правило, значительно выше рассчитанной по АТФ. Это может указывать на снижение относительного содержания АТФ в микропланктоне при увеличении продуктивности района, т. е. при уменьшении «экологического возраста» популяций. Эти данные согласуются с отмеченными здесь значительно более низкими, чем на менее продуктивных полигонах, коэффициентами P/B для фитопланктона (0,8) и бактериопланктона (0,2). Глубже зоны фотосинтеза метод АТФ, вероятно, отчасти в силу недостаточной чувствительности, дает величины в 3—5 раз более высокие, чем прямой метод (табл. 6), хотя общая картина распределения микрофлоры в толще воды по данным АТФ и по прямому счету была сходной.

Достаточно хорошая сходимость результатов определений биомассы бактериопланктона прямым методом и методом АТФ, особенно в пробах с малым содержанием фитопланктона, служит дополнительным подтверждением достоверности величин бактериальной биомассы, получаемых прямым счетом на мембранных фильтрах, а в определенной степени — и величин продукции, измеряемой с помощью C^{14} . В пользу последнего говорят значения суточных коэффициентов P/B — в среднем 0,5—1,5, что соответствует времени генерации 10—30 час. Именно такая скорость размножения характерна для популяций бактериопланктона мезотрофных и эвтрофных водоемов при температуре 20—25° (Кузнецов, 1970; Гак, 1974; Jannasch, 1969; Сорокин, 1971, 1963). Поэтому сомнения в правильности определений бактериальной продукции, выполненных с помощью C^{14} , вряд ли можно считать обоснованными. Основанием для таких сомнений выдвигаются давно опровергнутые (Романенко, 1969; Гак, 1974) утверждения о влиянии заключения воды в склянки на скорость размножения и метаболизм бактериопланктона при кратковременных экспозициях (Steemann Nielsen, 1972) или косвенные соображения о скорости круговорота вод в океане и содержании растворенной органики (Banse, 1974). На основании таких соображений Банзе полагает, что продукция бактерий в действительности в 10 раз меньше измеренных величин, хотя вопросы о скоростях адвекции и подъема вод и интенсивности турбулентного обмена, как и вопрос об истинной величине содержания растворенного органического вещества до сих

Таблица 6

Сравнение биомассы бактерий (сырой вес, $мг/м^3$), определенной методом прямого микроскопирования (B_l) и рассчитанной по содержанию АТФ (B_a)

Ст. 1454			Ст. 1456			Ст. 1461		
глубина, м	B_l	B_a	глубина, м	B_l	B_a	глубина, м	B_l	B_a
15	730	170	3	44	80	3	29	225
21	960	1400	17	18	30	35	32	90
25	520	350	48	67	130	50	21	55
40	343	285	75	23	62	100	16	35
75	27	24	100	5	15	200	2,5	10
200	5	13*	200	1,9 (7)	9	300	2,0	6
460	31	6*	400	3,5 (2,9)	8	470	7,0	16*
1000	2,7	6	600	0,5 (3,5)	4	500	0,8	22

* Рассчитано экстраполяцией по соседним горизонтам.

П р и м е ч а н и я. Цифры в скобках — биомасса бактерий (B_l) в пробах из 180-литрового батометра, использовавшихся для определения АТФ.

пор не решены и являются предметом дискуссии (например, Sharp, 1973). Если принять предположение Банзе, что вероятная величина продукции бактерий в 10 раз меньше определенной нами прямым методом, это будет означать, что коэффициент P/B для бактериопланктона поверхностных тропических вод составляет 0,02—0,1, а время генерации 150—300 часов, что характерно лишь для полярных вод с температурой около 0°, а не для тропических с температурой 28°.

Представленные выше материалы еще раз подтверждают необходимость тщательного учета биомассы и продукции гетеротрофного микропланктона — одного из важнейших компонентов любого планктонного сообщества.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов М. Е., Гительзон И. И., Сорокин Ю. И. 1971. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана. — Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука».
- Виноградова З. А. 1962. Биохимический состав и калорийность фито- и зоопланктона Черного моря. — Научн. зап. Одесск. биол. ст., № 4.
- Гак Д. Э. К расчету продукции бактерий. — Гидробиол. журн., № 5.
- Кузнецов С. И. 1970. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. М., «Наука».
- Павлова Е. В., Петипа Т. С., Сорокин Ю. И. 1971. Роль бактериопланктона в питании морских планктонных животных. — Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука».
- Петипа Т. С., Монаков А. В., Сорокин Ю. И., Волошина Г. В., Кукина И. В. 1976. Баланс вещества и энергии у веслоногих раков (Copepoda) в тропических апвеллингах. Наст. сб.
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. 1971. Изучение питания массовых видов планктона тропических вод Тихого океана. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Романенко В. И. 1969. Интенсивность дыхания микрофлоры воды в стеклянных сосудах разного объема. — Микробиология, 28, № 6.
- Сорокин Ю. И. 1960. О методике определения первичной продукции в море с помощью C^{14} . — Труды Всес. гидробиол. об-ва, 10.
- Сорокин Ю. И. 1971. Количественная оценка роли бактериопланктона в продуктивности тропических вод океана. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Троицкий А. С., Сорокин Ю. И. 1967. О методике расчета бактериальной биомассы в водоемах. — Труды Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 19.
- Туманцева Н. И., Сорокин Ю. И. 1975. Микрозоопланктон экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. — Наст. сб.
- Banze K. 1974. On the role of bacterioplankton in tropical ocean. — Mar. Biol., 24, N 1.

- Holm-Hansen O., Booth C. R.* 1966. The measurement of adenosinetriphosphate in the oceans and its ecological significance — *Limnol. a. Oceanogr.*, 11, N 4.
- Holm-Hansen O.* 1970. Determination of microbial biomass in deep ocean waters.— *Organic matter in natural waters*. Univ. Alaska Press.
- Grese V. N.* 1970. The biomass and production of different trophic levels in the pelagic communities of south seas.— *Marine Food Chains*. Edinburgh.
- Ikeda T.* 1970. Relations between respiration rate and body size in marine plankton animals as function of temperature and habitat.— *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 21, N 1.
- Jannasch H. W.* 1969. Estimation of bacterial growth in natural waters.— *J. Bacteriol.*, 99, N 1.
- Menzel D. W., Ryther J. H.* 1970. Distribution and cycling of organic matter in the ocean.— *Organic matter in natural waters*. Univ. Alaska Press.
- Pappenhofer G. A.* 1971. Grazing and ingestion rates of nauplii copepodites and adults of marine planktonic copepods.— *Mar. Biol.*, 11, N 2.
- Pomeroy L. R., Johannes R. E.* 1968. Occurrence and respiration of ultraplankton in the upper 500 m of the ocean.— *Deep-Sea Res.*, 13, N 5.
- Sorokin Yu. I.* 1973. Data on the biological productivity of the Western tropical Pacific Ocean.— *Mar. Biol.*, 20, N 2.
- Sorokin Yu. I., Kadota H.* (ed.) 1972. Techniques for the assessment of microbial production and decomposition in fresh waters.— *IBP, Manual*, N 23.
- Sharp I. H.* 1973. Size of organic carbon in sea water.— *Limnol. and Oceanogr.*, 18, N 3.
- Steele J. H.* 1965. Some problems in the study of marine resources.— *Int. Comm. Northwest Atlant. Fish. Spec. Publ.*, N 6.
- Steemann Nielsen E.* 1972. The rate of primary production and the size of the standing stock of zooplankton in the oceans.— *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 57, N 4.
- Strickland J. D. H.* 1971. Microbial activity in aquatic environments.— *Symp. Soc. Gen. Microbiol.*, 21.
- Sushchenya L. M.* 1970. Food rations, metabolism and growth of crustaceans.— *Marine Food Chains*. Edinburgh.
- Taniguchi A.* 1973. Phytoplankton/zooplankton relations in the Western Pacific Ocean and adjacent seas.— *Mar. Biol.*, 21, N 1.

PRODUCTIVITY AND TROPHIC ROLE OF BACTERIOPLANKTON IN THE AREA OF EQUATORIAL DIVERGENCE

Vu. I. Sorokin, E. B. Pavelyeva, M. I. Vasilyeva

Summary

During 17th cruise of the R/V «Akademik Kurchatov» at the Equator in the eastern part of the Pacific Ocean determinations were made of the total number of bacteria by horizons (direct count on membrane filters), of the relative activity of heterotrophic bacteria (by the assimilation of ^{14}C labelled organic matter), and of the production of bacteria (by the intensity of dark assimilation of ^{14}C). In the area of equatorial upwelling the numerical abundance and biomass of bacteria ($0.5\text{--}1.5\text{ g/m}^3$) reached values typical for meso- and eutrophic lakes and reservoirs, and were sufficient for the feeding of zooplankton filter-feeders. The bacteria composed about 30% of the diet of phytophagous crustaceans. Microzooplankton fed almost entirely on bacteria. The basic food chain of the community had a «detrital» character: phytoplankton — detritus — bacteria — microzooplankton — mesozooplankton. Farther west along the Equator the biomass of bacterioplankton approached the biomass of phytoplankton and its production was 50—80% of phytoplankton production. Here the bacteria feed probably on allochthonous organic matter carried in with the Intermediate Antarctic Water and by the water masses coming westward from upwelling areas. Maxima of numerical abundance, biomass and production were found usually at the upper boundary of the thermocline a second maximum of microflora activity was observed at a depth of 400—500 m at the upper boundary of the Intermediate Antarctic Water. The potential production of bacteria was significant down to a depth of 100 m. Associated with the activity of microflora is the presence of an oxygen minimum in the 200—300 m layer. Values obtained for bacterioplankton biomass by direct counts are close to those obtained for ATF content at the poor western polygons, while in the productive region the values of direct counts are significantly higher than those calculated for ATF.

**ПОТРЕБЛЕНИЕ МИНЕРАЛЬНОГО ФОСФАТА
ФИТОПЛАНКТОНОМ И БАКТЕРИЯМИ
В ВОДАХ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА
ПО ИЗМЕРЕНИЯМ С ПОМОЩЬЮ P^{32}**

В. К. Федоров, Ю. И. Сорокин

Исследованиями Йоханнеса (Johannes, 1964) в прибрежных водах и Сорокина и Вышкварцева (1974) в пелагиали тропических вод океана показано, что бактериальное население морской воды может быть серьезным конкурентом фитопланктона в отношении потребления минерального фосфата. Морской бактериопланктон использует как источник энергии главным образом растворенное органическое вещество (Сорокин, 1971), содержание фосфора в котором ниже, чем в живой протоплазме бактерий (0,3—0,6% от содержания C_{org} по сравнению с 3% в бактериях). К тому же большая часть органического фосфора морской воды находится в составе биохимически стойкой фракции растворенного органического вещества, которая с трудом минерализуется микрофлорой. Поэтому планктонная микрофлора использует в процессе биосинтеза легко доступный ей минеральный фосфат морской воды. Ввиду малых размеров клеток бактерий и соответственно значительно большей, чем у клеток фитопланктона, удельной поверхности, а также ввиду высокого развития у бактерий пермеазного механизма активного переноса ионов через клеточные мембраны, можно полагать, что минеральный фосфат в той сравнительно малой концентрации, в которой он обычно находится в поверхностных водах океана (0,1—0,5 $\mu\text{кг-ат/л}$), доступен микрофлоре в гораздо большей степени, чем фитопланктону. Нижний предел концентрации минерального фосфора, лимитирующий развитие фитопланктона — 5 $\mu\text{кг P/л}$ (Tomas, Dodson, 1968) не лимитирует интенсивного его потребления микрофлорой (Сорокин, Вышкварцев, 1974).

По данным Йоханнеса (Johannes, 1965) бактерии весьма прочно удерживают потребленный фосфат. Быстрый его переход в минеральную форму происходит лишь при переваривании бактерий животными, которые, по мнению Йоханнеса, в большей степени ответственны за минерализацию фосфора, нежели микрофлора, по крайней мере в прибрежных биоценозах.

Задачей настоящего исследования было определение с помощью меченого фосфора интенсивности потребления минерального фосфата планктонным сообществом в водах экваториальной дивергенции и берегового апвеллинга у Перу. Была сделана попытка отдельного определения потребления фосфора фитопланктоном и бактериями с разделением их нуклеопоровыми фильтрами с порами 5 $\mu\text{м}$.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования были выполнены на 4 экваториальных полигонах в восточной части Тихого океана на 97° , 122° , 139° и 155° з. д. и в береговом апвеллинге у берегов Перу (7° ю. ш.). Опыты производили в двух повторностях в склянках емкостью 25 мл, предварительно простерилизованных раствором люголя и промытых испытуемой водой. Для экспозиции склянок использовали аквариумы с проточной заборной водой. Пробы с глубинных горизонтов экспонировали в холодильнике при температуре, близкой к *in situ*. Интенсивность потребления меченого фосфата микропланктоном определяли с помощью радиоизотопа P^{32} . Для приготовления рабочего раствора изотопа использовали препарат меченой фосфорной кислоты без носителя. Учитывая малый период полураспада P^{32} (14 сут), были приготовлены 3 партии ампул с активностью, различавшейся приблизительно в 5 раз, чтобы раствора (20 мкюри) хватило до конца рейса. При приготовлении рабочего раствора в него добавляли по 10 мкг Р-носителя и 1 мл 0,1 N HCl, чтобы предотвратить адсорбцию части фосфата на стенках ампул. Поскольку количество рабочего раствора составляло 0,05—0,2 мл на пробу 250 мл, добавленное с раствором количество фосфата не превышало 1% его содержания в воде.

Для измерения интенсивности потребления фосфата микропланктоном (фитопланктон и бактериопланктон) в пробу воды добавляли порцию меченого фосфата с активностью $20\text{—}50 \cdot 10^3$ имп. Пробу экспонировали в аквариуме при температуре и освещенности, близких к таковым *in situ*. В конце экспозиции пробу фильтровали на соответствующие фильтры. При учете суммарного потребления фосфата использовали фильтры с размером пор 0,4 мк. При раздельном учете фиксации фосфата микрофлорой и фитопланктоном часть пробы фильтровали также на нуклеопоровые фильтры, задерживающие фитопланктон. Эти фильтры представляют собою пластмассовую пленку, перфорированную пучками нейтронов. Отверстия круглые, диаметр 5 мк. Остатки меченого минерального фосфата вымывались с фильтра последующим фильтрованием нескольких порций подкисленного раствора носителя (0,5% K_2HPO_4 в 0,5% HCl). Фильтры высушивали и подсчитывали их радиоактивность. Контролем на адсорбцию фосфата, не связанную с биологическим потреблением, служили идентичные пробы, зафиксированные люголем. Количество потребленного фосфата (P_a) вычисляли по формуле:

$$P_a = \frac{r \cdot (k_1 + k_2)}{R} \text{ мкг Р/л,}$$

где r — радиоактивность потребленного фосфата на фильтрах (имп/мин) в расчете на весь объем склянки, R — радиоактивность порции внесенного в склянку раствора радиоактивного фосфата (имп/мин), k_1 — количество фосфата, внесенного в склянку с рабочим раствором в расчете на 1 л, k_2 — концентрация минерального фосфата в пробе мкг Р/л (определения В. В. Сапожникова).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты измерений суммарного потребления минерального фосфата микропланктоном в толще воды (рис. 1, табл. 1—3) показывают, что наибольшие величины суточного потребления фосфата обнаруживаются в пределах эвфотической зоны, где сосредоточена основная масса микропланктона. В районах подъема вод, где интенсивно раз-

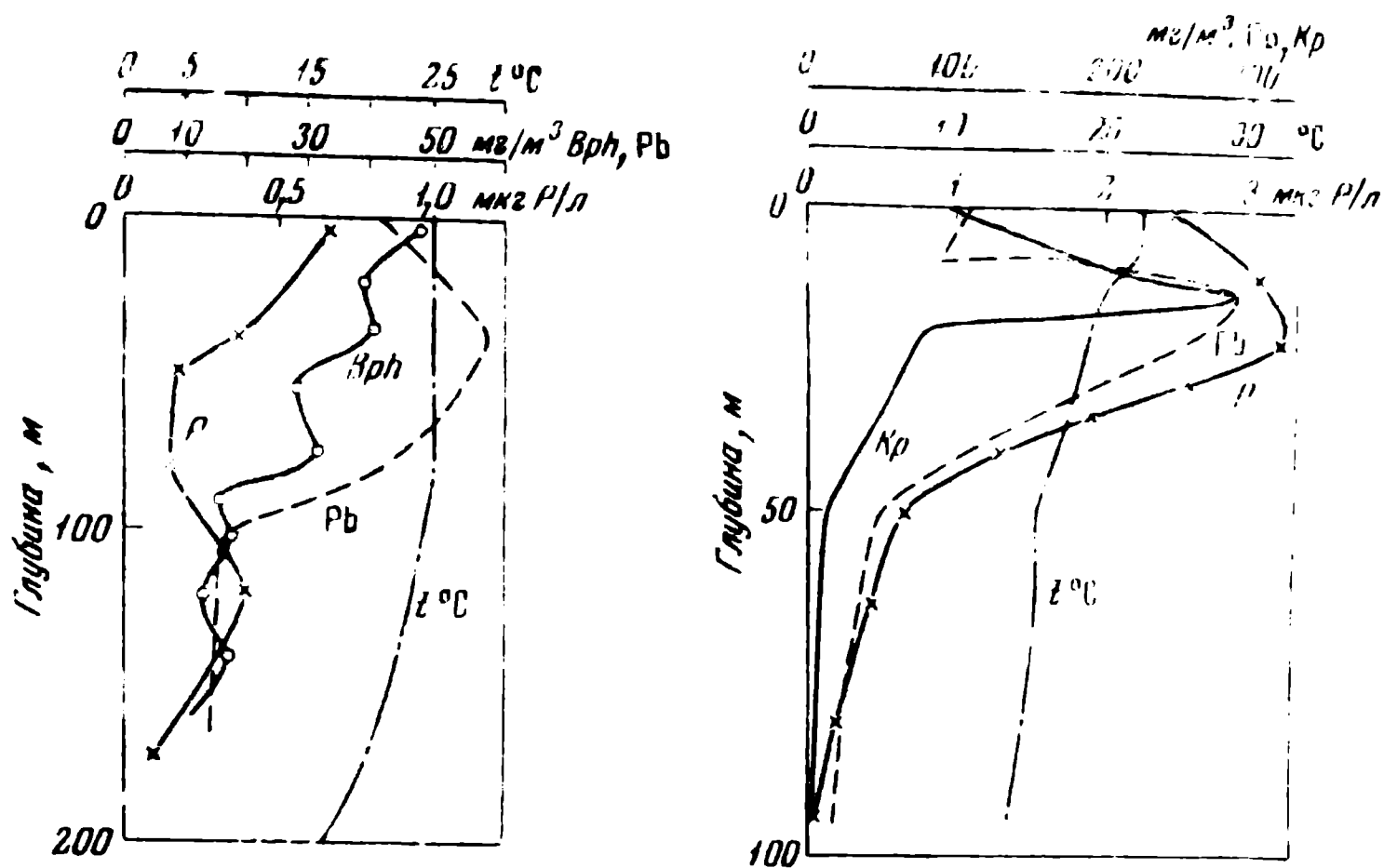


Рис. 1. Вертикальное распределение суточного потребления микропланктоном минерального фосфора (P , мкг/л), температуры ($t^\circ\text{C}$), продукции бактерий (P_b , мг/м^3), биомассы фитопланктона (B_{ph} , мг/м^3) или относительного распределения активного фитопланктона (K_p) на IV полигоне (а) и в районе перуанского апвеллинга (б)

виваются фитопланктон и бактерии и их суммарная биомасса достигает $2\text{--}5 \text{ г/м}^3$ сырого веса, потребление фосфата в зоне фотосинтеза на глубинах до 25 м составляет $3\text{--}10 \text{ мкг P/л}$ в сутки. К таким районам сле-

Таблица 1

Суточное потребление минерального фосфата микропланктоном при освещенности и температуре, близким к *in situ**

Номер полигона	Глубина, м	Потребление фосфата		Номер полигона	Глубина, м	Потребление фосфата	
		мкг/л/сут	% от содержания $P\text{-PO}_4$ в воде			мкг/л/сут	% от содержания $P\text{-PO}_4$ в воде
I	3	0,96 (0,89)	5,9 (5,5)	IV	3	0,66	3,5
	25	0,23 (0,13)	0,78 (0,44)		38	0,36	2,0
	56	0,21 (0,014)	0,056 (0,038)		50	0,17	0,8
	96	0,019 (0,010)	0,037 (0,019)		75	0,14	0,6
II	50	1,40	3,6	V	120	0,39	1,5
	201	1,13	2,2		173	0,08	0,2
	302	0,108	0,16		0	2,4	35,0
	411	0,147	0,17		20	3,2	10,3
	496	0,030	0,03		50	0,63	0,87
III	639	0,026	0,03	V	100	0,04	0,06
	0	1,52	6,7		0	4,47	25,6
	50	0,67	2,6		10	3,17	18,6
	80	2,09	7,3		50	1,17	1,3
	110	0,62	1,3		150	0,40	0,5
	160	0,96	2,3				

* В скобках — величины потребления в темных склянках.

Т а б л и ц а 2

Суммарное потребление фосфата фитопланктоном (A_p) и микропланктоном (A_t), $мкг/л/сут$. Условия освещенности для светлых склянок близки к *in situ*

Номер полигона, дата	Глубина, м	A_p		A_t		A_t , светлые склянки, % от $P-PO_4$ в воде
		светлые склянки	темные склянки	светлые склянки	темные склянки	
II, 24.I 1974	0	0,15	0,15	0,66	1,23	3,6
	25.I, III	0,03	0,03	0,49	0,82	1,8
	3	0,33	—	3,64	—	17,5
29.I	50	0,13	—	0,96	—	3,5
	55	0,03	—	0,33	—	1,5
	75	0,03	—	0,17	—	0,6
	III, 31.I	15	0,03	1,15	—	5,0
	60	0,12	—	1,54	—	5,6
	70	0,07	—	0,75	—	2,7
	100	0,32	—	1,96	—	5,6
	IV, 5.II	0	0,15	0,89	0,62	4,7
	35	0,16	0,08	0,82	0,60	3,6
	45	0,13	0,06	0,89	0,38	4,1
	90	0,12	0,06	1,46	0,46	5,5
V, 28.II	0	2,9	1,5	4,6	5,4	3,5
2.III(ст. 1468)	15	3,8	4,8	9,4	9,4	130
2.III(ст. 1469)	0	1,03	0,4	2,95	3,20	42

Т а б л и ц а 3

Средние величины потребления минерального фосфата фито- и бактериопланктоном в верхнем перемешанном слое воды. A_a — фактическое потребление, измеренное с помощью P^{32} , A_c — вероятное потребление, рассчитанное по величине продукции

Номер полигона	Содержание $P-PO_4$ в воде (K_p) $мкг/л$	Продукция микропланктона, $мкгC/л/сут$		Потребление $P-PO_4$ $мкг/л/сут$					
				фитопланктон		бактериопланктон		весь микропланктон	
		фитопланктон	бактериопланктон	A_c	A_c	A_a	A_c	A_a	A_a/K_p , %
I	16	50	45	1,40	1,0	3,8	0,90	4,8	30
II	29	19	6	0,20	0,38	0,40	0,24	0,9	3,1
III	23	14	3	0,20	0,28	0,70	0,09	0,9	3,9
IV	23	8	3	0,12	0,16	0,48	0,03	0,6	2,1
V (ст. 1465)	16	670	140	2,9	13,4	2,5	4,2	5,4	33,0
V (ст. 1468)	7,2	230	40	3,8	4,6	5,6	1,2	9,4	130,0
	7,0	45	20	1,03	0,90	3,4	0,6	4,4	62,5

дует отнести апвеллинг на экваториальном разрезе в районе 97° з. д. (I полигон) и береговой апвеллинг у Перу (V полигон).
На экваториальном апвеллинге (I полигон) суммарная ассимиляция $P-PO_4$ микропланктоном составляла 1—5 $мкг/л$ в сутки. В районе перуанского апвеллинга (V полигон), где первичная продукция в поверхностном слое в 5—10 раз выше, чем на экваториальном апвеллинге, потребление фосфатов микропланктоном возрастало до 4—

30 мкг/л . На станциях, где наблюдался максимум фотосинтеза, потребление фосфатов превышало суточный запас минерального фосфата в поверхностном слое воды. На экваториальной дивергенции биомасса и продукция микропланктона были в несколько раз ниже, чем в районе Перу, ассимиляция фосфата микропланктоном снижалась до 0,5—1 мкг/л в сутки (табл. 3).

Раздельное определение ассимиляции фосфата фитопланктоном и бактериопланктоном показало, что фитопланктон потребляет в 2—6 раз меньше фосфата, чем бактериопланктон (табл. 2, 3). Потребление фосфата фитопланктоном составляло на экваториальной дивергенции (II—IV полигоны) 0,1—0,2 мкг/л в сутки. В районах апвеллинга (I и V полигоны) оно возрастало до 1,5—3 мкг Р/л в сутки. Расчет вероятного потребления фосфата (A_c) фитопланктоном по величине продукции (P_c , мкг С/л) показал, что расчетные величины A_c близки к определенным с помощью P^{32} (табл. 3). Гораздо сложнее обстоит дело с бактериальной ассимиляцией. Расчет вероятного потребления фосфата по продукции бактерий, измеренной с помощью C^{14} , дал величины ассимиляции в 2—8 раз ниже фактически измеренных с применением P^{32} . Обнаруженному расхождению расчетных и фактических величин потребления фосфата бактериопланктоном пока нельзя дать однозначного объяснения. Одной из его причин может быть более высокое, чем взятое для расчета (3% от C_{org}), содержание фосфора в планктонных бактериях, другой, хотя и маловероятной, может быть занижение величин продукции бактерий, определяемое с помощью C^{14} в бедных водах. Третьей и существенной причиной может быть быстрое замещение стабильного фосфора в клетках бактерий меченым из-за высокого уровня метаболизма; в этом случае потребление меченого фосфата должно быть выше рассчитанного по определяемой радиоуглеродным методом величине биосинтеза бактерий. Для выяснения вопроса об относительном значении указанных причин необходимы дополнительные эксперименты.

Характер вертикального распределения интенсивности суммарного потребления фосфата микропланктоном, как правило, был близок к характеру вертикального распределения продукции бактерий и — в меньшей степени — фитопланктона (табл. 1, 2, рис. 1). Наибольшие величины суточного потребления фосфата обнаруживаются в пределах эвфотической зоны. У ее нижней границы они снижаются до 0,03—0,1 мкг Р/л в сутки, что в 5—10 раз ниже, чем у поверхности. На глубинах 150—1000 м обнаруживается заметная ассимиляция фосфата, который потребляется здесь исключительно микрофлорой. Ее величина — около 0,03 мкг Р/л в сутки, что в среднем в 50 раз ниже, чем у поверхности. Суточная ассимиляция фосфата составляет здесь лишь 0,03% его запаса в воде. На глубине 400—500 м, у верхней границы промежуточных антарктических вод, наблюдается повышение бактериальной активности и возрастание ассимиляции фосфора микрофлорой.

Таким образом, бактериальная ассимиляция минерального фосфата происходит и на значительных глубинах. Это говорит о возможности новообразования органических соединений фосфора в глубинных и промежуточных водах, где согласно общепринятой точке зрения, происходит только его минерализация. В рейсе были получены данные о наличии органического фосфора в толще воды до значительных глубин (Сапожников, 1975). Следует полагать, что бактериальная ассимиляция $P-PO_4$ служит одной из причин существования запаса органического фосфата в глубинных водах.

Сравнение суммарной интенсивности потребления фосфата микропланктоном в светлых и темных склянках показало, что на станциях с

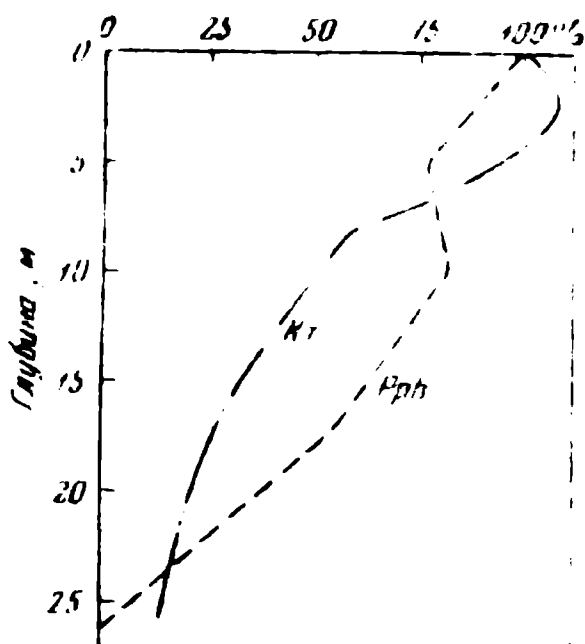


Рис. 2. Относительное потребление минерального фосфора фитопланктоном в зависимости от подводной освещенности (P_{Rh}) и световая кривая (K_T)

богатым фитопланктоном ассимиляция на свету чаще всего выше, чем в темноте, на более же бедных станциях часто наблюдалась обратная картина — подавление суммарной ассимиляции фосфата светом. Причина этого состоит, по-видимому, в противоположной реакции фитопланктона и бактерий на свет. Ассимиляция фосфата фитопланктоном на свету выше, чем в темноте, хотя темновая ассимиляция $P-PO_4$ планктонными водорослями достаточно велика (Акиннина, 1971) и в наших опытах составляла 20—40% световой. Темновая ассимиляция фосфора может осуществляться водорослями, вероятно, с использованием энергии эндогенного дыхания. Что же касается влияния света на метаболизм бактериопланктона, то опыты с применением меченого C^{14} гидролизата показали, что при экспозиции склянок на свету он тормозится на 30—50% по сравнению с метаболизмом в темных склянках. Поскольку в районах с относительно слабым развитием фитопланктона доминирует бактериальная ассимиляция $P-PO_4$, причина ингибирующего действия света на суммарную ассимиляцию становится ясной.

Для перуанского апвеллинга кривая изменения ассимиляции фосфата в толще воды в зависимости от подводной освещенности (аналогично кривой K_T при измерении фотосинтеза). Из рис. 2 видно, что она в общих чертах сходна с кривой K_T , если учесть значительную темновую ассимиляцию минерального фосфата.

ЛИТЕРАТУРА

- Акиннина Д. К. 1971. Усвоение фосфора планктонными водорослями в темноте и при слабой освещенности. — Океанология, 11, № 2.
- Саложников В. В. 1975. Генетические компоненты вертикального распределения фосфата. Наст. сб.
- Сорокин Ю. И. 1971. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана. — Структура и функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука».
- Сорокин Ю. И., Вышкварцев Д. И. 1974. Исследование потребления минерального фосфата планктонным сообществом тропических вод. — Океанология, 14, № 4.
- Johannes R. E. 1964. Uptake and release of dissolved organic phosphorus by representatives of a coastal marine ecosystem. — Limnol. and Oceanogr. 9, N 2.
- Johannes R. E. 1965. Influence of Protozoa on nutrient regeneration. — Limnol. and Oceanogr. 10, N 3.
- Thomas W. H., Dodson A. N. 1968. Effect of phosphate on cell division rates and yield of a tropical oceanic diatom. — Biol. Bull., 134, N 1.

**MINERAL PHOSPHATE CONSUMPTION
BY PHYTOPLANKTON AND BACTERIA IN THE EASTERN PART
OF THE PACIFIC OCEAN MEASURED WITH ^{32}P**

V. K. Fedorov, Yu. I. Sorokin

S u m m a r y

Measurements were made, using labelled ^{32}P phosphate, of the total diel consumption of mineral phosphate by the total microplankton and separately by phytoplankton and bacteria, in the areas of Peruvian upwelling and Equatorial divergence. In the upper water layers of productive upwelling regions a value of 5—20 *mcg P/l-day* was obtained, corresponding to 20—100% of the diel standing stock of mineral phosphate. In less productive regions of equatorial divergence the diel consumption of phosphate decreased to 0.3—0.6 *mcg P/l*, i. e. to 2—4% of the diel stock of phosphate. In the water column below the zone of photosynthesis the diel consumption of phosphate was reduced to 0.03 *mcg/l*, with a slight increase at the upper boundary of Intermediate Antarctic Water, at depths of 400—500 *m*. Phytoplankton consumed on an average 2—5 times less phosphate than bacterioplankton. The consumption of phosphate by phytoplankton is 2—4 times less intensive in darkness than in daylight.

ВИДОВАЯ, ПРОСТРАНСТВЕННАЯ И ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРЫ ЗООПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА

МИКРОЗООПЛАНКТОН ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Н. И. Туманцева, Ю. И. Сорокин

Микрозоопланктон представляет собой наименее изученную часть планктонного сообщества морей и океанов. Необходимость получения достоверных сведений о роли микрозоопланктона, включающего организмы с высокой интенсивностью обмена и продуцирования, очевидна. В состав микрозоопланктона входят в основном личиночные стадии копепод, моллюсков, червей и других животных, а также планктонные радиолярии, фораминиферы, бесцветные жгутиконосцы, инфузории и др. Микрозоопланктон полностью или частично проходит через самые частые планктонные сита, многие животные быстро разрушаются после фиксации. Все это затрудняет разработку методов их репрезентативного количественного учета.

Для учета микрозоопланктона в море применялись главным образом методы концентрирования на сите с ячейей 100 и 35 мк (Beers, Stewart, 1971) и концентрирования над мембранным фильтром с последующим подсчетом в воде после взмучивания осадка (Заика, Цалкина, 1971).

Оба метода пригодны для учета форм с достаточно прочным наружным скелетом. Их применение для учета инфузорий, даже тинтинид, не говоря о беспанцирных формах, приводит к занижению результатов ввиду потерь, связанных с разрушением инфузорий при контакте с твердыми поверхностями и при последующей фиксации. Павловская (1973) показала, что даже при осторожном концентрировании микрозоопланктона над мембранным фильтром теряется до 95% инфузорий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Мы исследовали микрозоопланктон верхнего 150-метрового слоя в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» на четырех станциях экваториального разреза от 97° до 155° з. д. (январь — февраль 1974 г.). Глубины отбора проб выбирали с учетом стратификации водной толщи по результатам предварительного зондирования температуры, солености (зонд АИСТ) и прозрачности (прозрачномер) и вертикальной структуры планктонного сообщества (зондирующие датчики биолюминесценции и концентрации хлорофилла). Пробы отбирались 140-литровым бато-

метром на глубинах экстремумов вертикального распределения указанных параметров.

В результате методической работы, проведенной в начале рейса, удалось найти оптимальную технику учета численности, размерного и видового состава микрозоопланктона, при которой организмы с твердым наружным скелетом учитывались в концентратах на нейлоновом сите (ячей 15 мк), а инфузории и бесцветные жгутиконосцы — в свежей пробе воды без концентрирования. Концентрирование микрозоопланктона производилось тотчас же после взятия пробы путем медленной обратной фильтрации (Dodson, Thomas, 1964; Holm-Hansen *et al.*, 1970) 5—20 л воды на сито с ячейей 15 мк. Сконцентрированную до объема 50—70 мл пробу фиксировали раствором люголя. Проба отстаивалась в течение 10 суток, после чего в осадке объемом 4—5 мл под микроскопом подсчитывали концентрацию микрозоопланктона в камере объемом 0,5 мл (4—5 повторностей). При обработке регистрировали организмы ≤ 1 мм по следующим группам: науплии, постнауплиальные стадии рачков (копеподиты и взрослые особи мелких видов), радиолярии, фораминиферы, тинтинниды. Всех обнаруженных в пробе науплиев и копеподитов рачков измеряли для расчета биомассы. Средний размер инфузорий, радиолярий и фораминифер определяли по измерениям 30—40 особей каждого вида. Объем тела рассчитывали, приравнивая его к какой-либо геометрической фигуре.

Инфузории и бесцветные жгутиконосцы учитывались в живом состоянии в неконцентрированных свежих пробах воды. Использовали камеру объемом 30 мл, высотой 4 мм, изготовленную в виде пенала с выдвижным верхним стеклом. Камера заполнялась водой до верха, без пузырьков воздуха. Инфузорий подсчитывали под бинокуляром МБС-2 при окуляре 8X и объективе 2X. Освещение поля зрения подбирали так, чтобы прозрачные объекты просматривались с наибольшим контрастом. При малой концентрации инфузорий в пробе (до 300 экз/л) просматривали весь объем камеры, при большей (до 2000 экз/л) — 10 произвольно выбранных полей зрения, при еще большей — так же, но просчитывая их в 1/4 каждого поля зрения. После инфузорий в той же камере просчитывали мелких жгутиконосцев размером 4—5 мк при окуляре 12X и объективе 4X, просматривая 1/4 поля зрения. Результаты выборочно контролировали учетом мелких жгутиковых из тех же проб в камере объемом 3 мл, глубиной 2 мм под микроскопом при увеличении 160X.

Микроскопирование мелких жгутиконосцев показало, что они представлены бесцветными формами типа бодонид. Пигментированные формы были представлены в основном перидиниями из рода *Gyrodinium* (размеры 10X12 мк), которые под бинокуляром легко отличались от мелких жгутиконосцев и не учитывались.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Район исследований характеризуется подъемом вод и обогащением поверхностного слоя биогенами. На I полигоне (ст. 1454) первичная продукция достигала 3,5 гС/м², биомасса фитопланктона 1 г/м² (сырой вес). Западнее эти показатели снижались в 3—10 раз, оставаясь тем не менее в 3—5 раз выше, чем в водах пассатной зоны.

На I полигоне в микрозоопланктоне доминировали науплии и постнауплиальные стадии копепод — 96% общей биомассы (табл. 1). Простейшие составляли 50% микрозоопланктона по численности — 2753 тыс. экз/м² в слое 0—150 м, среди них 47% — тинтинниды (табл. 2). Численность тинтиннид в слое максимума (по концентрированным пробам)

Таблица 1

Биомасса отдельных групп микрозоопланктона (в $\text{мг}/\text{м}^3$) в слое 0—150 м на станциях экваториального разреза

Номер полигона и станции	Учет в концентрированных пробах				Учет в неконцентрированных пробах	
	радиолярии и фораминиферы	тинтинниды	науплии	постнауплиальные стадии рачков	инфузории	бесцветные жгутиконосцы
I, 1454	38	121	1609	2902	495	174
II, 1456	247	41	427	1358	720	1370
III, 1458	121	18	280	328	1020	510
IV, 1461	50	18	469	365	970	300

Таблица 2

Состав микрозоопланктона на станциях экваториального разреза (в % от общей численности — учет в концентрированных пробах)

Группа микрозоопланктона	Ст. 1454, 3—150 м	Ст. 1456, 0—150 м	Ст. 1458, 0—150 м	Ст. 1461, 3—120 м
Науплии	6—77	16—39	10—53	20—59
Постнауплиальные стадии рачков	5—73	3—15	1—8	2—9
Радиолярии	1—15	4—33	12—71	9—20
Фораминиферы	4	3—24	4—15	1—17
Тинтинниды	2—78	11—43	6—41	13—51

достигала 81 тыс экз/м³, численность всех инфузорий (неконцентрированные пробы) — 1440 тыс экз/м³ при биомассе 20 мг/м³. Среди тинтиннид преобладали *Rhabdonella roculum*, *Eutintinnus sp.*, *Dadayella sp.*, *Proplectella parva*, *Acanthostomella gracilis*, *Epiplocyles blanda*. Их размеры — 30—112 мк. Численность радиолярий и фораминифер была относительно небольшой, их биомасса не превышала 1,5 мг/м³. Исследование таксономического состава радиолярий и фораминифер не производилось. Средний диаметр фораминифер составлял 68 мк, радиолярий — 83 мк.

Биомасса науплиев и постнауплиальных стадий копепод составляла 4,5 г/м³ в слое 0—150 м при численности 2767 тыс экз/м³. Концентрация их в слое максимума превышала 100 тыс экз/м³ при биомассе 154 мг/м³. Среди науплиев преобладали I—IV стадии псевдокалянид, II—IV стадии циклопид. Постнауплиальные стадии представлены в основном I—III копеподитами *Acartia*, *Pseudocalanus*, *Clausocalanus*.

Вертикальное распределение микрозоопланктона на первом полигоне характеризовалось четким максимумом численности на глубине 30 м у верхней границы течения Кромвелла (рис. 1, а). Количество микрозоопланктона (учет в концентрированных пробах) на этом горизонте достигало 197 тыс экз/м³. Этот максимум был сформирован в основном науплиями копепод. Максимумы численности тинтиннид отмечались на глубинах 15, 30 и 55 м. Глубже 100 м, вне зоны фотосинтеза, биомасса микрозоопланктона снижается до ничтожных величин, а инфузории и бесцветные жгутиконосцы практически исчезают.

На II полигоне (ст. 1456) суммарная биомасса микрозоопланктона снизилась вдвое, изменился и его состав. Существенно возросла доля

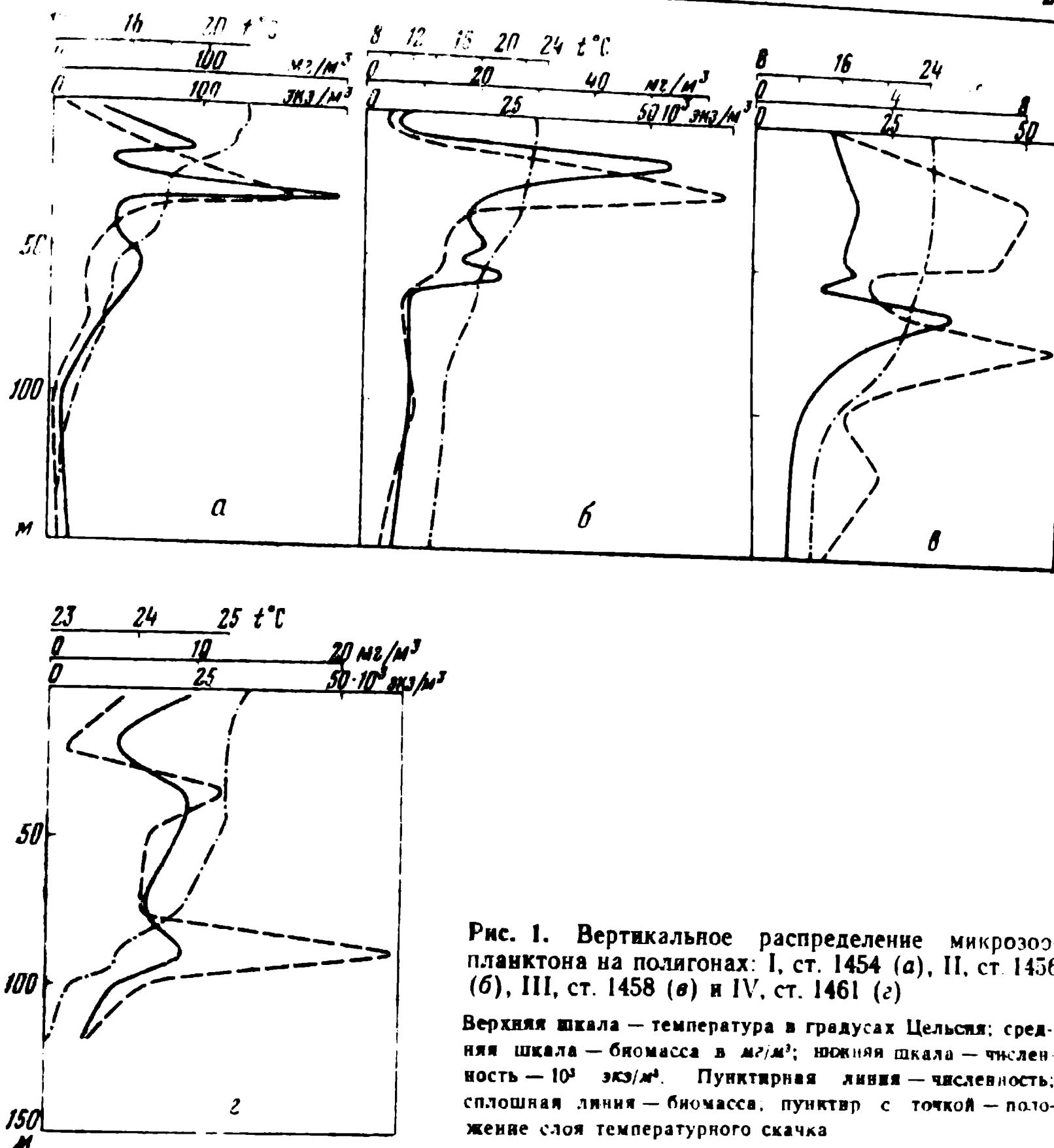


Рис. 1. Вертикальное распределение микрозоопланктона на полигонах: I, ст. 1454 (а), II, ст. 1456 (б), III, ст. 1458 (в) и IV, ст. 1461 (г)

Верхняя шкала — температура в градусах Цельсия; средняя шкала — биомасса в мг/м³; нижняя шкала — численность — 10³ экз/м³. Пунктирная линия — численность; сплошная линия — биомасса, пунктир с точкой — положение слоя температурного скачка

простейших, составивших 62% численности и 14% биомассы микрозоопланктона в слое 0—150 м (учет в концентрированных пробах). Особенно резко увеличилось количество беспанцирных форм инфузорий, в основном *Strombidium*, численность которых достигала 7,5 млн/м³ при биомассе 65 мг/м³, а также радиолярий и фораминифер, численность которых была рекордной для всего экваториального разреза: радиолярий — 13,5 тыс экз/м³, фораминифер — 9,5 тыс экз/м³.

Максимальная численность тинтиннид в концентрированных пробах превышала 20 тыс экз/м³. Тинтинниды составляли 29% численности и 20% биомассы микрозоопланктона. Наиболее часто встречались *Acanthostomella gracilis*, *Amphorella quadrilineata*, *Craterella* sp., *Xystonellopsis cyclas*, *Eutintinnus* sp. Доля постнауплиальных стадий копепод по численности была наименьшей — 5%, однако по биомассе они составляли 67% общей биомассы микрозоопланктона (1,4 г/м³ для слоя 0—150 м).

Вертикальное распределение микрозоопланктона (рис. 1, б) характеризуется наличием повышенной численности радиолярий, фораминифер и тинтиннид на глубине 15 м, на первой ступени термоклина и меньшим по величине максимумом численности науплиев и тинтиннид на глубинах 45—55 м, на второй ступени термоклина.

Третий и четвертый полигоны (ст. 1458 и 1461) характеризовались дальнейшим снижением биомассы микрозоопланктона до $0,9 \text{ г/м}^3$, что в 5 раз меньше биомассы микрозоопланктона на I полигоне. Количество простейших было наибольшим на III полигоне — 67% общей численности, их биомасса составляла 19% суммарной биомассы микрозоопланктона. Тинтиниды составляли до 35% по численности и только 3% по биомассе. Доминирующими видами тинтинид на III и IV полигонах были *Proplectella claparede*, *P. ellipsoida*, *Dictyocysta minor*, *D. polygonata*, *Dadayiella acuta*, *Protorhabdonella simplex*. Значительно возросла

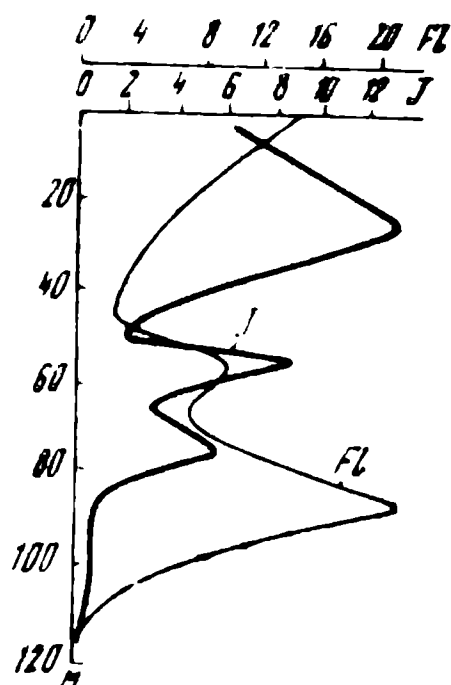


Рис. 2. Вертикальное распределение биомассы бесцветных жгутиконосцев (Fl) и инфузорий (I) на III полигоне (ст. 1458)

доля беспанцирных форм инфузорий, их концентрация в слоях максимумов достигла 2—6 тыс. экз/л при биомассе до 13 мг/м^3 . Вертикальное распределение инфузорий характеризовалось тремя максимумами (рис. 2). Численность бесцветных жгутиконосцев составляла 0,05—0,1 млн/л при биомассе 2—5 мг/м^3 . Науплии и постнауплиальные стадии копепод образуют более 90% биомассы микрозоопланктона, доля обеих групп одинакова. Вертикальное распределение микрозоопланктона на III и IV полигонах (рис. 1, в, г) отличается от I и II более глубоким залеганием слоя максимума.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что основная масса микрозоопланктона приурочена к верхнему 100-метровому слою, ниже которого биомасса микрозоопланктона снижается до незначительных величин. Биомассу микрозоопланктона на полигонах экваториального разреза образуют, в основном, науплии и постнауплиальные стадии копепод — 81—96%. Постнауплиальные стадии копепод составляют 4—5% численности, но 41—67% суммарной биомассы микрозоопланктона. Существенную часть микрозоопланктона составляют простейшие: 50—67% по численности и 4—19% по биомассе. Тинтиниды составляют 20—47% общего количества микрозоопланктона и 47—65% числа простейших, учтенных в концентрированных пробах. На ст. 1461 был произведен подсчет инфузорий из рода *Strombidium* в неконцентрированных пробах (табл. 3). Он показал, что стромбидиумы размером 30—50 мк преобладают в большинстве проб.

По мере удаления от района наиболее интенсивного подъема вод численность микрозоопланктона снижается в 3 раза, его биомасса — в 5 раз, изменяется соотношение отдельных групп, увеличивается доля простейших.

Биомасса микрозоопланктона составляет в среднем 14% общей биомассы планктона, 10—72% биомасса фитопланктона, 40—70% биомассы

Таблица 3

Численность инфузорий (N , тыс экз/л) и относительная численность инфузорий из рода *S. rombidium* (S , % от N) на IV полигоне (ст. 1461 — учет в концентрированных пробах)

Глубина, м	Время отбора пробы						Глубина, м	Время отбора пробы					
	22 часа		2 часа		6 час.			22 часа		2 часа		6 час.	
	N	S	N	S	N	S		N	S	N	S	N	S
0	6,2	87	5,2	79	1,5	73	45	4,7	39	0,8	60	5,0	78
15	2,8	82	7,5	90	5,3	75	55	3,8	73	1,5	67	4,7	65
25	2,1	81	2,3	65	6,8	90	65	0,9	66	—	—	1,3	60
35	3,5	63	2,1	36	3,2	78	90	0,25	60	1,0	80	1,0	40

Таблица 4

Соотношение биомассы (B , мг/м², сырой вес) основных компонентов планктонного сообщества в слое 0—150 м

Номер полигона	Бактерио-планктон	Фитопланктон	Микрозоо-планктон	Мезозоопланктон	Микрозоо-планктон, % от всего планктона	Микрозоо-планктон, % от микро-+мезозоопланктона
I	10,3	54,2	5,4	13,1	7	29
II	2,7	5,7	4,1	5,8	22	42
III	5,7	8,5	2,2	3,5	11	39
IV	2,9	4,4	2,2	3,6	17	38

сетного мезозоопланктона (табл. 4). Доля микрозоопланктона была наименьшей в районе интенсивного подъема вод и возросла на западных полигонах, где интенсивность апвеллинга уменьшилась.

Исследования микрозоопланктона были проведены в северо-восточной части Тихого океана Бирсом и Стьюартом (Beers, Stewart, 1969). Их методы сбора и обработки проб существенно отличались от наших. По их данным, биомасса микрозоопланктона в слое 0—100 м составляла 14—34% биомассы фитопланктона и 21—26% биомассы мезозоопланктона. Биомасса простейших составляла 13—28% биомассы всего микрозоопланктона. В районе экваториальной дивергенции на 105° з. д. биомасса микрозоопланктона составляла 30% от биомассы фитопланктона (Beers, Stewart, 1971).

Несмотря на значительный недоучет простейших, особенно инфузорий, при существующей методике взятия проб и занижение в связи с этим общего количества микрозоопланктона, его значительная роль в продукционном процессе очевидна (Margalef, 1967; Parsons, LeBrasseur, 1970; Beers, Stewart, 1967, 1969, 1971). Особая роль микрозоопланктона в планктонном сообществе заключается в том, что он служит промежуточным трофическим звеном между мелкими формами (бактериями и наннофитопланктоном) и более крупным зоопланктоном (Banse, 1962; Margalef, 1967). Из экспериментальных работ Парсонса и Ле-Брасера (Parsons, LeBrasseur, 1970) следует, что около половины первичной продукции в трофической цепи проходит через микрозоопланктон.

Согласно расчетам Бирса и Стьюарта (1971), выедание фитопланктона микрозоопланктоном в районе перуанского апвеллинга составляет в среднем 15% суточной продукции. По нашим предварительным расчетам выедание бактерий и фитопланктона в районе экваториальной дивергенции достигало 36% суточной продукции (II полигон), в районе

интенсивного апвеллинга (I полигон) оно было ниже и составляло 10%.

При оценке трофической роли микрозоопланктона, особенно мелких бесцветных жгутиконосцев и инфузорий, следует учитывать их роль в вовлечении в продукционный процесс, непосредственно или через бактериальное звено, запаса растворенного органического вещества морской воды. Исследования Йоханнеса (Johannes, 1965) показали, что морские Protozoa активно участвуют в кругообороте фосфора. В присутствии простейших увеличивается потребление органического детрита бактериями. Можно полагать, что сообщество микрозоопланктона при взаимодействии с бактериопланктоном создает трофическую систему с высокой ферментативной активностью.

ЛИТЕРАТУРА

- Заика В. Е., Цалкина А. В. 1971. Микрозоопланктон экваториального района западной части Тихого океана. Отчет 50-го рейса нис «Витязь».
- Павловская Т. В. 1973. Микрозоопланктон прибрежной зоны Черного моря.— Мат. Всес. симп. по изуч. Черного и Средиземного морей. Севастополь. Киев, «Наукова думка».
- Banse K. 1962. Net zooplankton and total zooplankton.— Rapp. Cons. Internat. Explor. Mer., 153.
- Beers J. R., Stewart G. L. 1967. Numerical abundance and estimated biomass of microzooplankton.— Bull. Scripps. Instn. Oceanogr., 17.
- Beers J. R., Stewart G. L. 1969. Micro-zooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components.— Mar. Biol. 4, N 3.
- Beers J. R., Stewart G. L. 1971. Micro-zooplankters in the communities of the upper waters of the eastern tropical Pacific.— Deep-Sea Res., 18, N 9.
- Dodson A. N., Thomas W. H. 1964. Concentrating plankton in a gentle fashion.— Limnol. and Oceanogr. 9, N 3.
- Johannes R. E. 1965. Influence of marine Protozoa on nutrient regeneration.— Limnol. and Oceanogr., 10, N 3.
- Holm-Hansen O., Packard T. T., Pomeroy L. R. 1970. Efficiency of the reverse-flow filter technique for concentration of particulate matter.— Limnol. and Oceanogr., 15, N 5.
- Margalef R. 1967. El ecosistema.— Ecologia marine. Caracas.
- Parsons T. R., LeBrasseur R. J. 1970. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain.— Marine food chains. Copenhagen.

MICROZOOPLANKTON OF THE AREA OF EQUATORIAL DIVERGENCE IN THE EASTERN PART OF THE PACIFIC OCEAN

N. I. Tumaniseva, Yu. I. Sorokin

Summary

Microzooplankton was investigated at four stations in the upper 150 m layer of an equatorial section between 97 and 155° W. Determinations were made of numerical abundance, biomass and vertical distribution for the major groups of microzooplankton. With distance westward from the region of intensive water ascent the quantity of microzooplankton decreases by 3 times, that of its biomass decreases by 5 times, while the part of microzooplankton in the biomass of total plankton (bacteria, phytoplankton, and net plankton) increases.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СЕТНОГО ЗООПЛАНКТОНА ВДОЛЬ ЭКВАТОРА

А. Г. Тимонин, Н. М. Воронина

Крупномасштабные закономерности распределения тропического планктона в Тихом океане в настоящее время изучены довольно хорошо. В многочисленных работах (обзор: Виноградов, 1968н) проводится деление фауны на группы в зависимости от характера вертикального распределения видов, анализируются различия распределения в водах разной структуры, описываются изменения с глубиной общей массы планктона и оценивается интенсивность его суточных миграций. Изучение большого числа массовых видов позволило А. К. Гейнрих (1968) выявить несколько типов горизонтального распределения их численности.

Сравнительно мало работ было выполнено непосредственно на экваторе. Существенный вклад в изучение этого района Тихого океана был внесен французской экспедицией «Alize» в 1964—1965 гг., по результатам сборов которой в ряде статей (Desrosieres, 1969; Gueredrat, 1971; Gueredrat a. oth., 1972) освещаются основные закономерности распределения разных групп пелагических организмов, разрабатываются представления о сукцессионном развитии экваториального планктона. К сожалению, главный акцент в этих работах был сделан на горизонтальное, а не на вертикальное распределение. Между тем гидрологические особенности экваториального района делают его наиболее подходящим именно для таких исследований.

Для этого района характерна трехслойная структура вод, представленная поверхностной экваториальной водной массой, водами течения Кромвелла и антарктической промежуточной водой. Толщина первой из них возрастает с востока на запад, соответственно увеличивается глубина слоя температурного скачка. Течение Кромвелла с запада на восток выходит на все меньшие глубины. Можно полагать, что детализация вертикального распределения организмов в меняющихся условиях среды приблизит нас к пониманию определяющих его факторов. Такие работы были включены в план 17-го рейса нис «Академик Курчатов».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Планктон был собран вдоль экватора от 97 до 155° з. д. на 7 станциях (ст. 1454—1461) (рис. 1). На четырех из них — ст. 1454, 1456, 1458 и 1461 (полигоны I—IV) были взяты дневные и ночные серии ловов, на остальных трех — только дневные. Верхнюю толщу вод облавливали по 10-метровым горизонтам до глубины 100 м на ст. 1454—1457, до 120 м на ст. 1458 и до 150 м на ст. 1460 и 1461, а глубже по слоям 200—100 (150 м), 300—200, 400—300, 500—400 и 750—500 м; кроме того, на I, II и IV полигонах были взяты пробы на глубине 1000—750 м. Выполнение заборных работ в условиях сильных, противоположно направленных течений оказывалось возможным только благодаря применявшейся под-

работке судном, обеспечивающей сохранение вертикального положения троса.

Планктон собирали сетями ДжОМ 80/113 см с конусом из газа № 38. Объем проб измеряли в усовершенствованной модели волюминетра Яшнова. Счетная обработка проводилась в камерах Богорова. Учитывалось 5 видов *Chaetognatha* и около 70 видов *Copepoda* — *Calanoida*. Поскольку определение копеподитных стадий у тропических копепод бывает затруднительно, у некоторых видов просчитывались только взрослые особи. Эта разница в детальности изучения разных видов вряд ли существенно могла отразиться на результатах. Проведенное нами сравнение горизонтального распределения особей видов *Eucalanus* — только взрослых и взрослых вместе с копеподитами показало, что они имеют один и тот же тип распределения. Известно, что слои концентрации молодки обычно лежат несколько выше, чем взрослых, но у некоторых видов молодка занимает те же или даже большие глубины, чем взрослые (Шмелева, Занка, 1973). Возможно поэтому, что учет ранних стадий несколько расширил бы диапазон обитания популяций некоторых видов, описанных только по половозрелым особям, но, поскольку весь этот диапазон у видов поверхностной зоны сравнительно невелик, существенных изменений результатов ожидать нельзя.

В полученных нами данных концентрации отдельных видов и одного и того же вида в разных местах различались иногда на несколько порядков. Стремясь сделать результаты сравнимыми, мы решили отказаться от нанесения на разрезах изопланкт, а представить для каждого вида данные о вертикальных границах обитания и положении максимума, дополнив их сведениями о суммарной численности под единицей площади.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Neocalanus gracilis Dana¹. Нижняя граница обитания располагалась на восточном участке разреза на глубине 100 м и заглублялась на западе до 200 м (несколько рачков на ст. 1456 и 1457 найдены на глубине до 400 м). Верхняя граница распределения днем меняется от 0 до 80 м, но в общем погружается в западном направлении (рис. 1, а). Суммарная численность взрослых особей и V копеподитных стадий была максимальна на двух первых станциях (109 и 129 экз/м²) и уменьшалась на последующих. Слой максимума (3—4 экз/м³) в относительно богатых восточных водах лежал на глубине 70—40 м, под слоем максимального градиента температуры — в ступеньке термоклина, размытой течением Кромвелла. Западнее величина максимальных концентраций снижалась до 0,2—1 экз/м³, а положение максимума менялось, местами переходя из течения Кромвелла в поверхностную экваториальную воду. По всем трем ночным сериям наблюдалось изменение вертикального распределения *N. gracilis* по сравнению с дневным. На первой из них максимум переместился в поверхностный слой, на второй и третьей дневной максимум «расплывался», часть рачков перемещалась в более высокие горизонты, распределение популяции становилось более растянутым и сглаженным.

Nannocalanus minor (Claus). Нижняя граница обитания половозрелых особей в восточной части разреза располагалась на глубине 70—90 м (единичные находки на ст. 1455 до 150 м) и заглублялась на западе до 200 м (рис. 1, б). Верхняя граница с некоторыми колебаниями также заглублялась в этом направлении. В целом диапазон вертикального распределения вида с востока на запад расширялся. Общая чис-

¹ Обсуждается распределение только половозрелых особей.

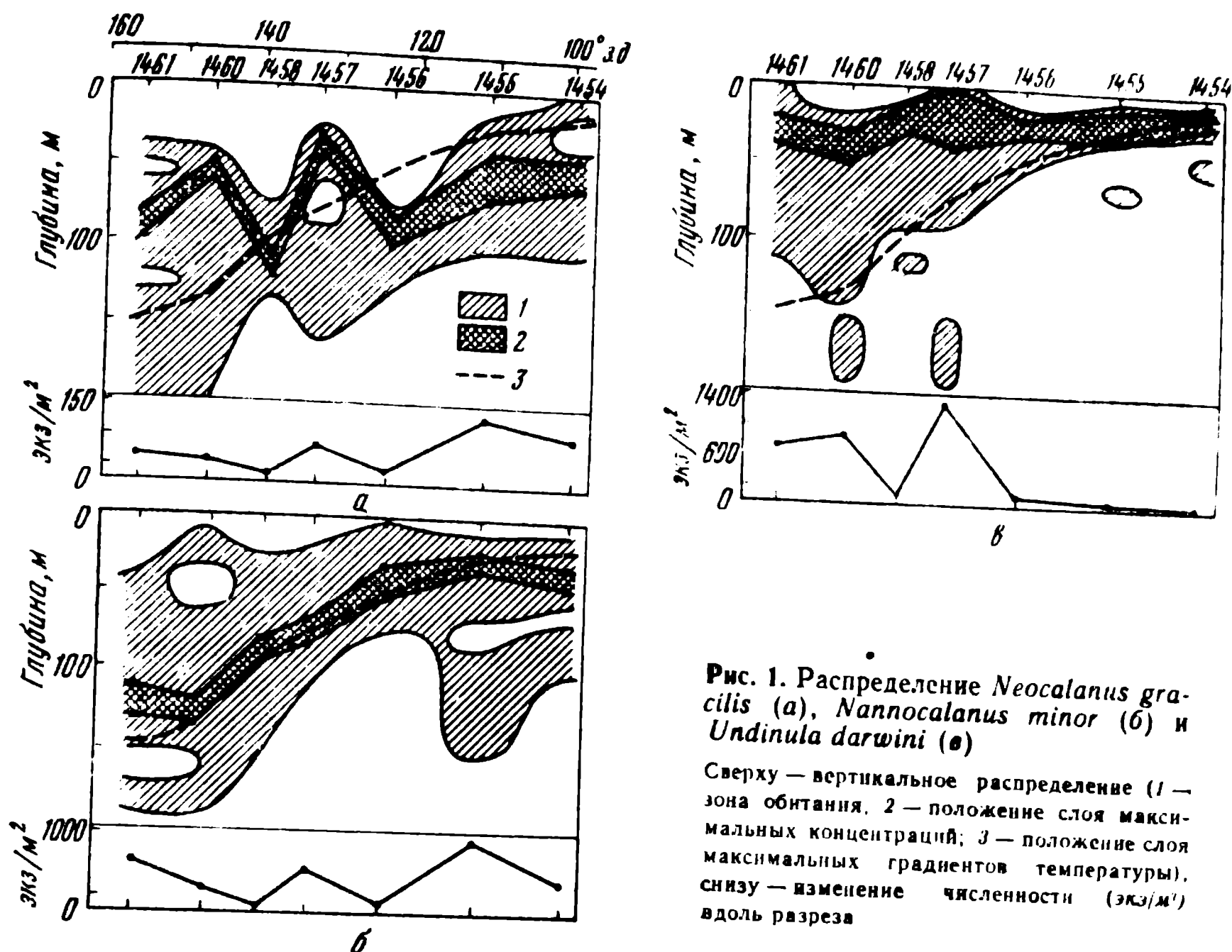


Рис. 1. Распределение *Neocalanus gracilis* (а), *Nannocalanus minor* (б) и *Undinula darwini* (в)

Сверху — вертикальное распределение (1 — зона обитания, 2 — положение слоя максимальных концентраций; 3 — положение слоя максимальных градиентов температуры), снизу — изменение численности (экз/м²) вдоль разреза

ленность по разрезу менялась от 90 до 940 экз/м² без заметных различий в восточной и западной частях. Слой максимальных концентраций (3—30 экз/м³) в восточном районе лежал на глубине 20—40 м и заглублялся до 120—130 м в западном, оставаясь тесно связанным с положением слоя температурного скачка. В ночное время популяция мигрировала в поверхностные слои и ее максимальная концентрация была сосредоточена в слое от 0 до 10—30 м (рис. 2).

Undinula darwini Lubbock. Диапазон вертикального распределения расширяется с востока на запад за счет заглубления нижней границы обитания, которая совпадает с слоем максимальных градиентов температуры. Ниже перемешанного слоя встречены только единичные экземпляры. Верхняя граница проходит в слое 10—20 или 20—30 м, только на ст. 1461 и 1457 популяция поднималась и в самый поверхностный слой 0—10 м (рис. 1, в). Максимальное количество рачков (706—1354 экз/м²) отмечалось на западе, три восточные станции характеризовались низкими величинами (24—65 экз/м²). Слой максимальной концентрации довольно постоянен по глубине и, за исключением ст. 1457, расположен на 10—50 м. В ночное время на двух станциях максимум перемещался в слой 0—10 м, на ст. 1456 его положение не менялось.

Eucalanus attenuatus Dana. Нижняя граница обитания заглубляется от 20—40 м на востоке до 120—140 м на западе (рис. 3, а), ее положение коррелирует со слоем максимальных градиентов температуры. Верхняя граница, как правило, расположена в слое 10—20 м и только на ст. 1458 и 1456 рачки поднимаются к самой поверхности. Наибольшая численность — 313 экз/м² отмечена на западе, к востоку количество рачков снижается. Слой максимальных концентраций расположен практически у верхней границы обитания на глубине 10—20 или 20—40 м. В ночные

часы в самой восточной части разреза положение слоя максимума не менялось, на ст. 1456 популяция была сосредоточена в слое 0—10 м, на ст. 1458 на фоне довольно равномерного распределения по вертикали наблюдался незначительный максимум в слое 40—60 м.

Eucalanus subtenuis Giesbrecht. На большей части разреза взрослые особи и копеподитные стадии распределялись от 0—10 до 100 м, на двух западных станциях до 200—300 м (рис. 3, б). Численность колебалась от 335 экз/м³ (ст. 1458) почти до 6000 экз/м³ (ст. 1454), в общем она уменьшалась на запад. Слой максимума постоянно находился на 20—50 м, несмотря на то, что на разных участках разреза он был приурочен к разным водным массам: поверхностной экваториальной на западе и течению Кромвелла на востоке. Вид совершает довольно слабые суточные миграции, его ночное распределение отличается сильной сглаженностью и исчезновением четкого пика.

Rhincalanus cornutus Dana населял всю толщу вод от поверхности до самых нижних обловленных горизонтов на западе разреза и до 750 м на востоке. Численность вида (I—VI копеподитные стадии) незакономерно изменялась вдоль экватора от 10 до 682 экз/м³. Наибольшие концентрации располагались в слое 300—400 м, лишь на ст. 1454 погружались до 400—500 м (рис. 4). Ночью положение этого максимума по глубине сохранялось, кроме того, на двух западных станциях часть популяции подтягивалась в более высокие слои и образовывала повышенные

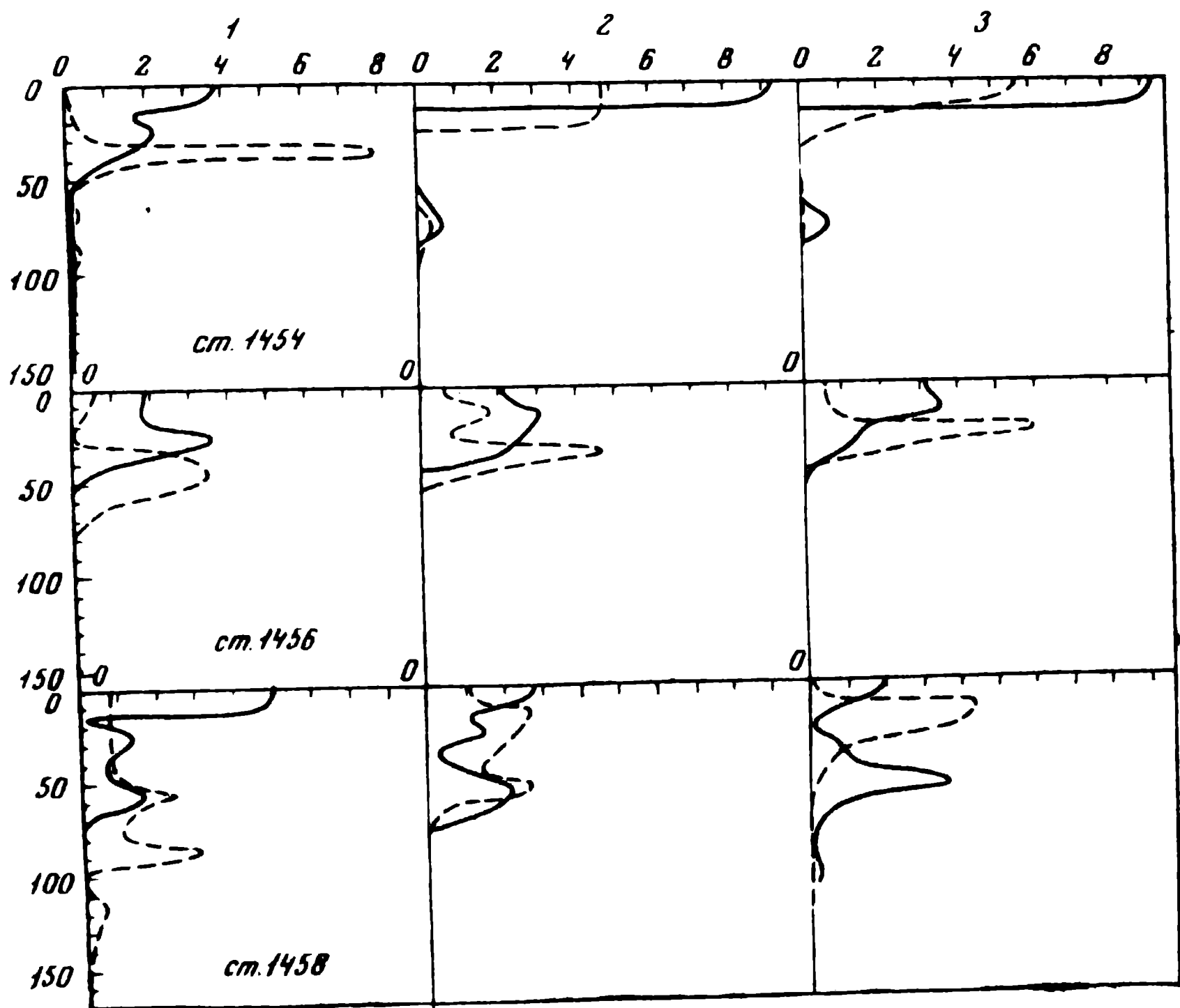


Рис. 2. Вертикальное распределение некоторых массовых видов (% от общей численности) днем (пунктир) и ночью (сплошная линия)

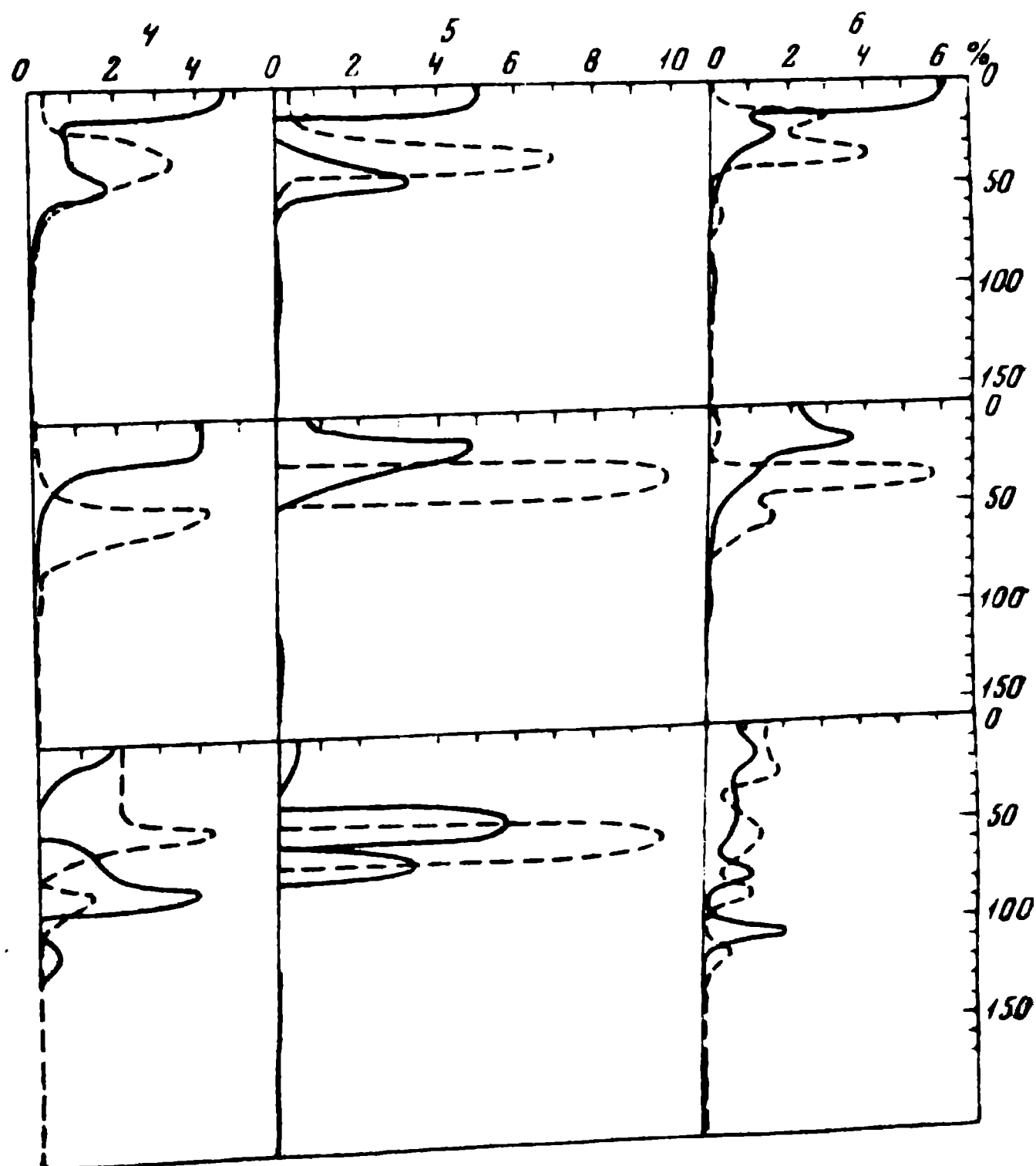
1 — *Nannocalanus minor*; 2 — *Calocalanus pavo*; 3 — *Clausocalanus furcatus*; 4 — *C. farrani*; 5 — *Acartia duna*; 6 — *Sagitta enflata*

концентрации под слоем максимального градиента температуры (ст. 1458) или в поверхностной водной массе (ст. 1456).

Rhincalanus nasutus Giesbrecht на восточной станции встречен во всех пробах от 10 до 750 м, суммарная численность составила 806 экз/м³. Имелось два четких максимума вертикального распределения в поверхностном слое и на глубине 500–400 м; характер распределения практически не менялся в течение суток. Западнее вид почти не встречался, только на двух станциях отмечены единичные находения.

Paracalanus parvus Claus и *P. aculeatus* Giesbrecht просчитывались вместе. Они обитают в основном от поверхности до 100 м, хотя иногда (ст. 1457 и 1460) отмечались и несколько глубже (рис. 5, а). Наибольшая суммарная численность этих видов наблюдалась на первой станции (17 000 экз/м³) и резко уменьшалась на запад. Численность рачков составляла на ст. 1455—650, на ст. 1454—1090 экз/м³. Положение богатого слоя менялось от 80–70 м до поверхности, на разных участках он лежал в разных водных массах. На ночных станциях значительная часть популяций поднималась в верхние слои.

Calocalanus pavo Dana. Зона обитания вида расширяется на запад за счет заглубления нижней границы обитания с 20–50 до 80–100 м. Верхняя граница — поверхность, только на ст. 1457 рачки не были обнаружены в слое 0–10 м. Вне перемешанного слоя были отмечены единичные особи на ст. 1454 (рис. 5, б). Количество рачков по разрезу колебалось от 70 до 508 экз/м³, минимальные величины характерны для цент-



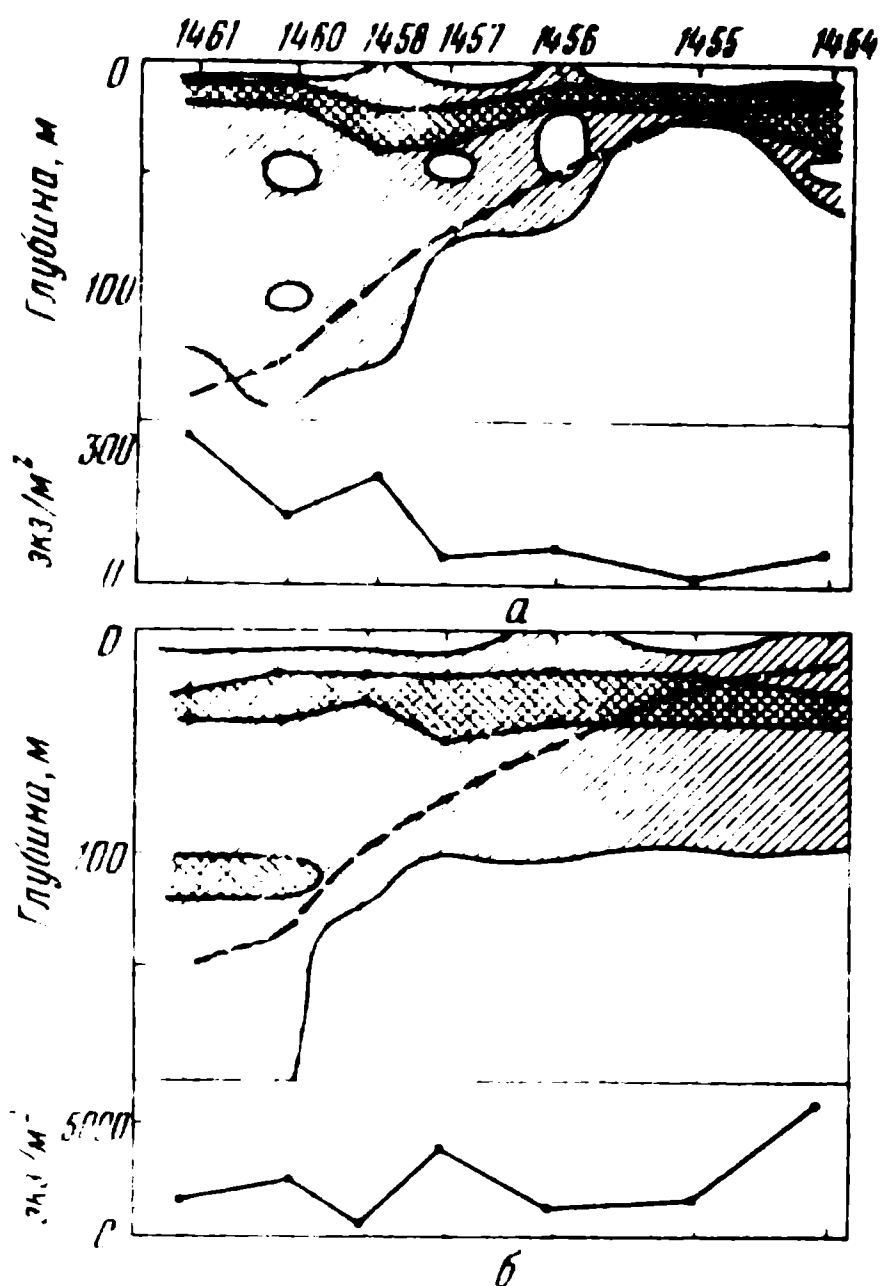
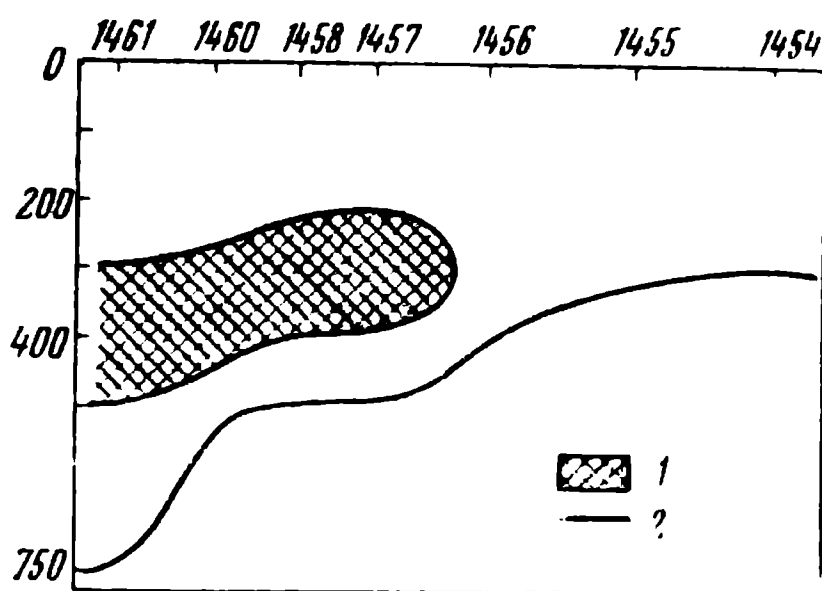


Рис. 3. Распределение *Eucalanus attenuatus* (a) и *E. sublenius* (б)

Обозначения как на рис. 1

Рис. 4. Распределение *Rhincalanus cornutus*

1 — слой максимальных концентраций; 2 — нижняя граница зоны обитания



ральных станций. Узкий слой максимальных концентраций отмечен на глубинах от 0—10 м на ст. 1461 до 70—80 м на ст. 1457. Во всех ночных сериях прослеживается перемещение основной массы популяции в более поверхностные слои, но диапазон миграций невелик: 10—30 м (см. рис. 2).

Clausocalanus furcatus Brady обитает в верхнем перемешанном слое. Нижняя граница в основном совпадает со слоем максимальных градиентов температуры, заглубляясь с 30 м на востоке до 150 м на западе, но иногда (ст. 1454, 1457) вид попадался и ниже слоя скачка. Верхняя граница зоны обитания — поверхность (рис. 6, а). Численность сильно и без видимой закономерности колебалась от 135 экз/м² на ст. 1456 до 2561 экз/м² на ст. 1458. Слой максимальных концентраций довольно узок, расположен в пределах перемешанного слоя и занимает глубины от 0—10 м до 80—90 м. В ночные часы на ст. 1454 максимум оставался узко локализованным в слое 0—10 м, на ст. 1456 перемещался с глубины 20—30 в слой 0—20 м, на ст. 1458 часть популяции с глубин 0—40 м поднималась в слой 0—10 м, другая опускалась в слой 50—60 м и образовывала второй максимум (рис. 2).

Clausocalanus farrani Sewell. Нижняя граница обитания располагалась на востоке на 100 м и погружалась на западе до 150 м; положение верхней границы изменялось от 0—10 м на востоке до 20—60 м на западе (рис. 6, б). Наиболее богаты были две восточные станции (до 8990 экз/м² на ст. 1455), к западу численность быстро убывала. В слое максимума насчитывалось от 3 до 475 экз/м³. Его положение менялось по глубине и переходило с востока на запад из верхних горизонтов течения Кромвелла в слой максимальных градиентов температуры и далее в поверхностную водную массу. Ночные серии показали интенсивный подъем большей части популяции в слой 0—10 м на I и 0—20 м на II полигоне. На III вместо наблюдавшегося днем одного максимума в темное время было два: у поверхности и несколько глубже дневного (рис. 2).

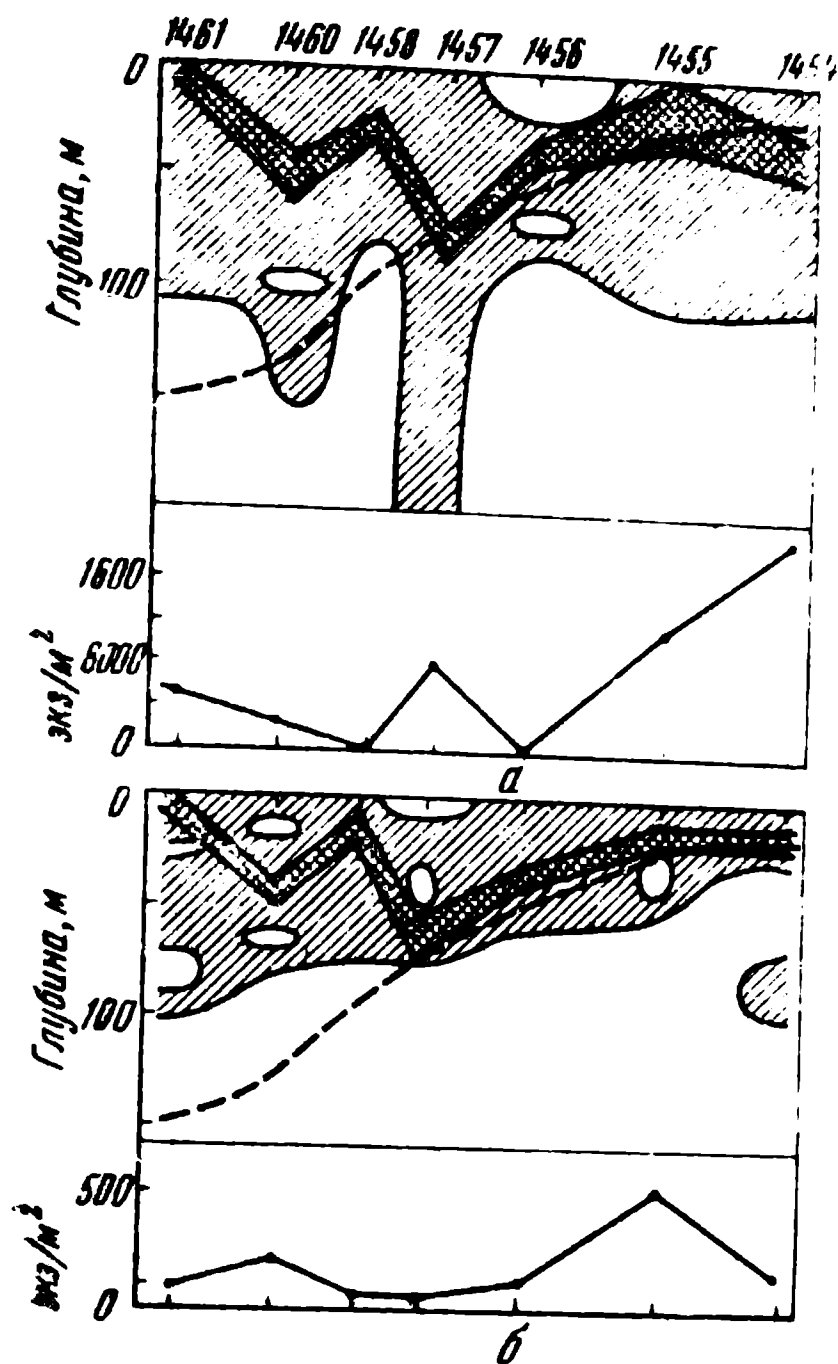


Рис. 5. Распределение *Paracalanus parvus* и *P. aculeatus* (а) и *Calocalanus pavo* (б)

Обозначения как на рис. 1

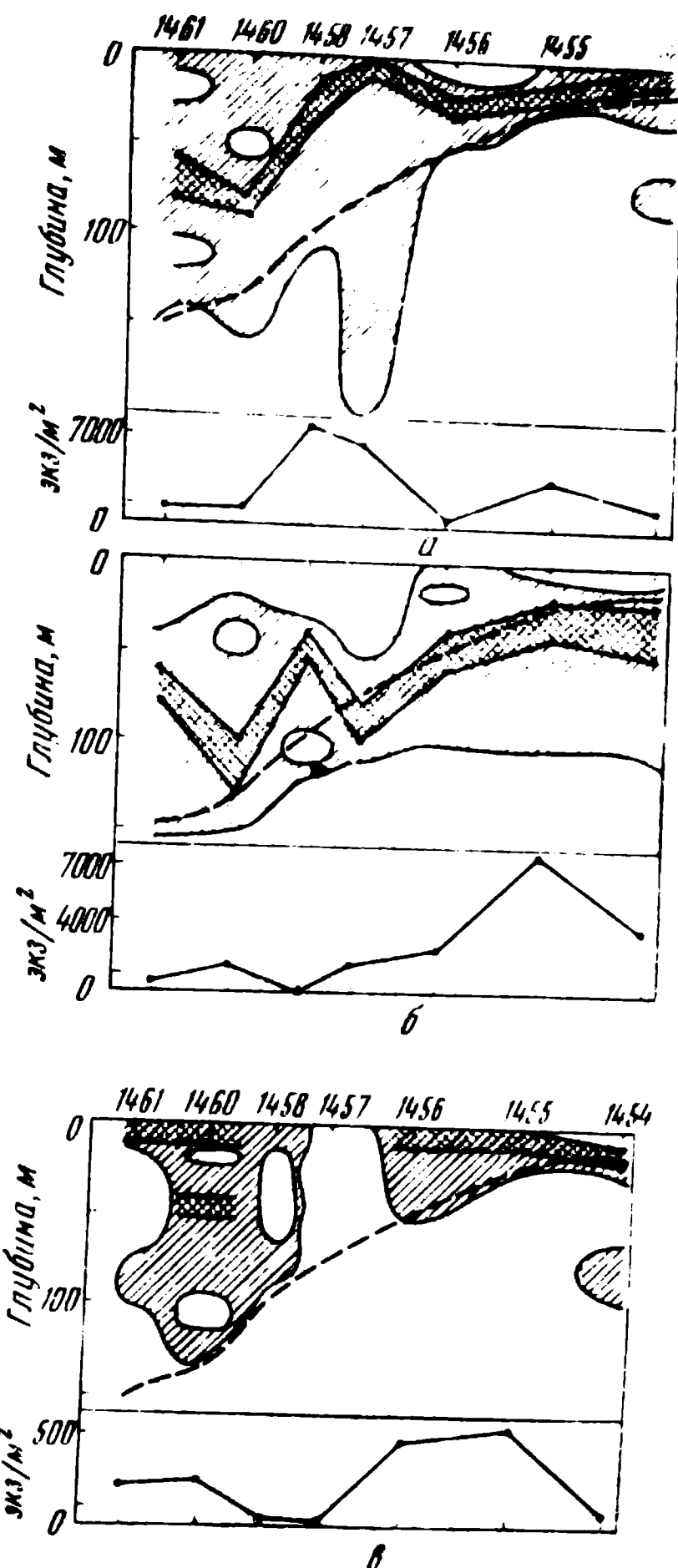


Рис. 6. Распределение *Clausocalanus furcatus* (а), *C. farrani* (б) и *C. mastigophorus* (в)

Обозначения как на рис. 1

Clausocalanus mastigophorus Claus. Нижняя граница обитания в восточной части разреза располагалась на глубине 20—30 м (единичные экземпляры отмечены на ст. 1454 в слое 60—90 м) и заглублялась до 100—130 м на западе, довольно хорошо совпадая со слоем максимальных градиентов температуры (рис. 6, в). Сверху распространение ограничено поверхностью и только на ст. 1454 вид не был обнаружен в слое 0—10 м. В целом диапазон обитания расширяется с востока (0—30 м) на запад (0—130 м). Численность сильно колебалась, максимумы (485—522 экз/м²) отмечены на ст. 1455 и 1456, минимум — на ст. 1458, а на ст. 1457 вид не был обнаружен. Высокие концентрации, как правило, приурочены к слою 0—10 м, однако на ст. 1460 они отмечены и в слое 40—50 м, а на ст. 1458 — на 60—70 м. В 1—3-й ночных сериях наиболее богаты были слои соответственно 0—10, 10—20 и 20—30 м.

Euchaeta marina Prestandrea. Основная часть популяции сосредоточена в верхнем перемешанном слое, незначительное число особей обитает глубже (рис. 7, а). Нижняя граница распространения заглубляется

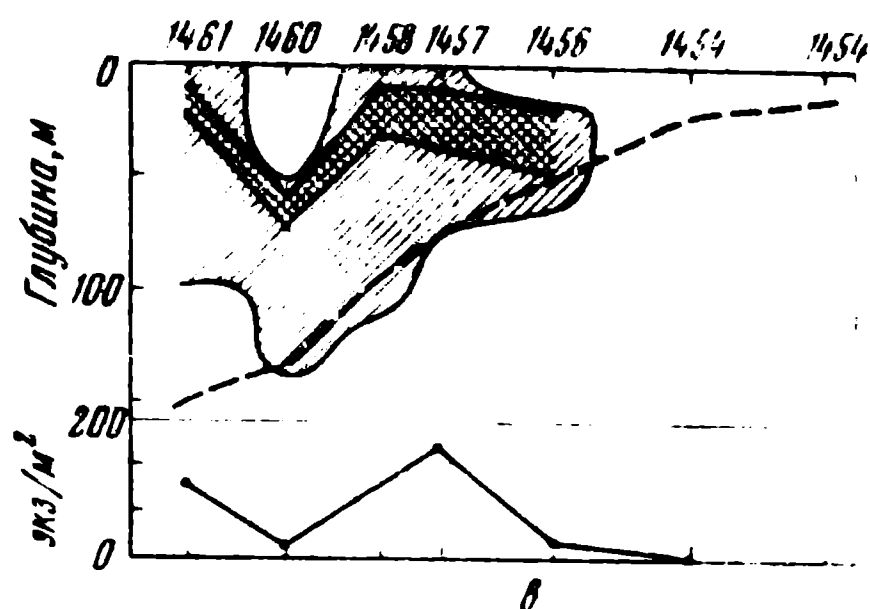
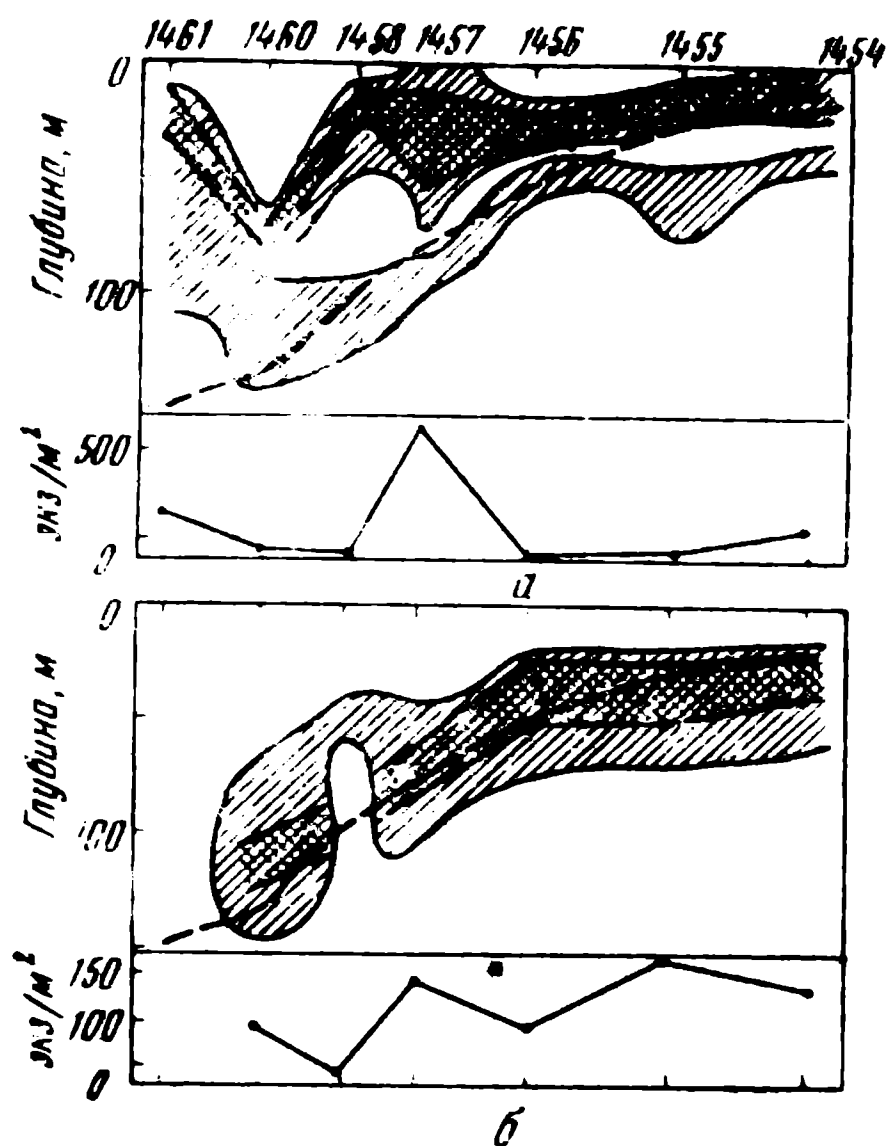


Рис. 7. Распределение *Euchaeta marina* (а), *E. longicornis* (б) и *Scolecithrix danae* (в)

Обозначения как на рис. 1

с 40—60 м в восточной части разреза до 110—140 м на западе, положение верхней колеблется от поверхности до 60 м. Общее число особей на разрезе невелико — 9—206 экз/м², только на ст. 1457 оно возросло до 594 экз/м². Слой максимальных концентраций располагался в пределах верхнего 50-метрового слоя, лишь на ст. 1460 был отмечен на 70—80 м. В двух ночных сериях (ст. 1454 и 1456) максимум несколько смещался вниз, на ст. 1458 он раздваивался и перемещался выше и ниже.

Euchaeta longicornis Giesbrecht. Вид характеризуется очень узким диапазоном вертикального распределения, постоянным на всем разрезе (рис. 7, б). Нижняя граница обитания на востоке располагалась на глубине 60—70 м и отчетливо заглублялась к западу до 150 м. Верхняя граница также погружалась от 20 до 80 м. Общая численность была максимальной на двух восточных станциях (138—163 экз/м²) и сильно колебалась в остальной части разреза (7—147 экз/м²), на самой западной станции вид не был обнаружен. Слой максимальных концентраций четко заглубляется с востока (20—40 м) на запад (100—120 м) и постоянно приурочен к слою максимального градиента температуры. В двух ночных сериях максимум незначительно перемещался в верхние слои при общем рассредоточении популяции по вертикали, в третьей серии положение максимума практически не изменялось.

Scolecithrix danae Lubbock встречен только на пяти западных станциях. Верхняя граница зоны обитания — поверхность, нижняя заглубляется в западном направлении от 60 до 90—130 м, совпадая со слоем максимальных градиентов температуры (рис. 7, в). Численность колебалась от 50—125 экз/м² в западной и центральной частях разреза до нуля в восточной. Слой максимальных концентраций лежит на глубинах 10—40 м и только на ст. 1460, где вид не был обнаружен в слое 0—50 м, он заглублялся до 60—70 м. В двух ночных сериях прослеживался подъем особей с образованием максимальных концентраций в слое 10—30 м на ст. 1456 и 0—10 м на ст. 1458.

Pleuromamma xiphius Giesbrecht обитает от 120—300 м до нижних горизонтов облова. Суммарная численность вида (I—VI стадии) колеба-

лась от 7 до 320 экз/м³, проявлялась тенденция ее возрастания в западном направлении. Максимальные концентрации лежали обычно в слое 400—500 м, на самой западной станции опускались до 500—750 м. Ночью на II—III полигонах наблюдался интенсивный подъем рачков в верхние слои и возникновение максимума на глубинах 50—80 м, под поверхностной экваториальной водной массой.

Pleuromamma quadrangulata Dahl. Половозрелые особи и копеподиты населяют главным образом глубины от 300 до 500 м, имеются единичные находения выше и ниже этого диапазона. Вид малочислен, его количество снижалось от 72 экз/м³ на востоке до нуля на двух западных станциях. Рачки, видимо, совершают интенсивные миграции: ночью на всех трех станциях они поднимались до 70—100 м в относительно больших концентрациях, но в поверхностную воду нигде не проникали.

Pleuromamma abdominalis Lubbock. Половозрелые рачки и копеподитные стадии встречаются в основном от 200 до 750 м, но на ст. 1458 поднимались до 100 м. Максимум численности наблюдался в средней части разреза (до 500 экз/м³). Наибольшие концентрации повсеместно были приурочены к слою 300—400 м, исключение составила западная станция, где самым богатым был слой 100—500 м. Ночью происходит интенсивный подъем всей популяции и образование скоплений в поверхностном или подповерхностном горизонте.

Pleuromamma gracilis Claus. Взрослые самки этого вида обитают в основном от 200 до 400 м, на ст. 1460 отмечены до 150 м, за этими пределами — единичные находения. Суммарная численность невелика (~100 экз/м³), увеличивается в западном направлении. Максимальные концентрации образуются днем в слое 300—400 м и перемещаются ночью в верхний 50-метровый слой.

Pleuromamma borealis Dahl. Нижняя граница обитания взрослых самок погружается в западном направлении от 300 до 750 м, верхняя граница колеблется от 100 до 200 м. Численность незакономерно менялась вдоль разреза, образуя пик (844 экз/м³) на ст. 1458. Положение максимума по вертикали днем на западе глубже, чем на востоке; ночью он повсеместно лежал в пределах верхних 50 м.

Acartia danae Ciesbrecht. Нижняя граница обитания находится на глубине 40—100 м, верхняя — на 10—20 м (рис. 8, а). Наибольшая численность (около 500 экз/м³) отмечена на двух восточных станциях. Западнее численность популяции четко и быстро уменьшается вплоть до полного ее исчезновения. Слой максимальных концентраций в относительно богатых водах был довольно постоянен по глубине: от 10—30 до 40 м, но на разных станциях был связан с разными типами вод. Ночные серии свидетельствуют о существовании вертикальных миграций, в которых участвует значительная часть популяции. Однако диапазон их невелик (10—30 м) и рачки достигали поверхности только на восточном полигоне (рис. 2).

Acartia negligens Dana. Нижняя граница обитания заглублялась с 30 м в восточной части разреза до 200 м в западной, единичные экземпляры были отмечены вплоть до 500 м. Верхняя граница, за исключением ст. 1456, доходит до поверхности, в результате диапазона вертикального распределения вида с востока на запад значительно расширяется (рис. 8, б). Общая численность сильно колеблется (11—955 экз/м³), высочайшая численность отмечена на ст. 1455, 1460, 1461, а на ст. 1454 днем вид не был обнаружен. Максимальные концентрации постоянно (за исключением ст. 1456) приурочены к слою 0—10 м. В ночное время происходит некоторое рассредоточение популяции по вертикали; на ст. 1454 было два максимума численности в слоях 0—10 и 20—30 м, на ст. 1458

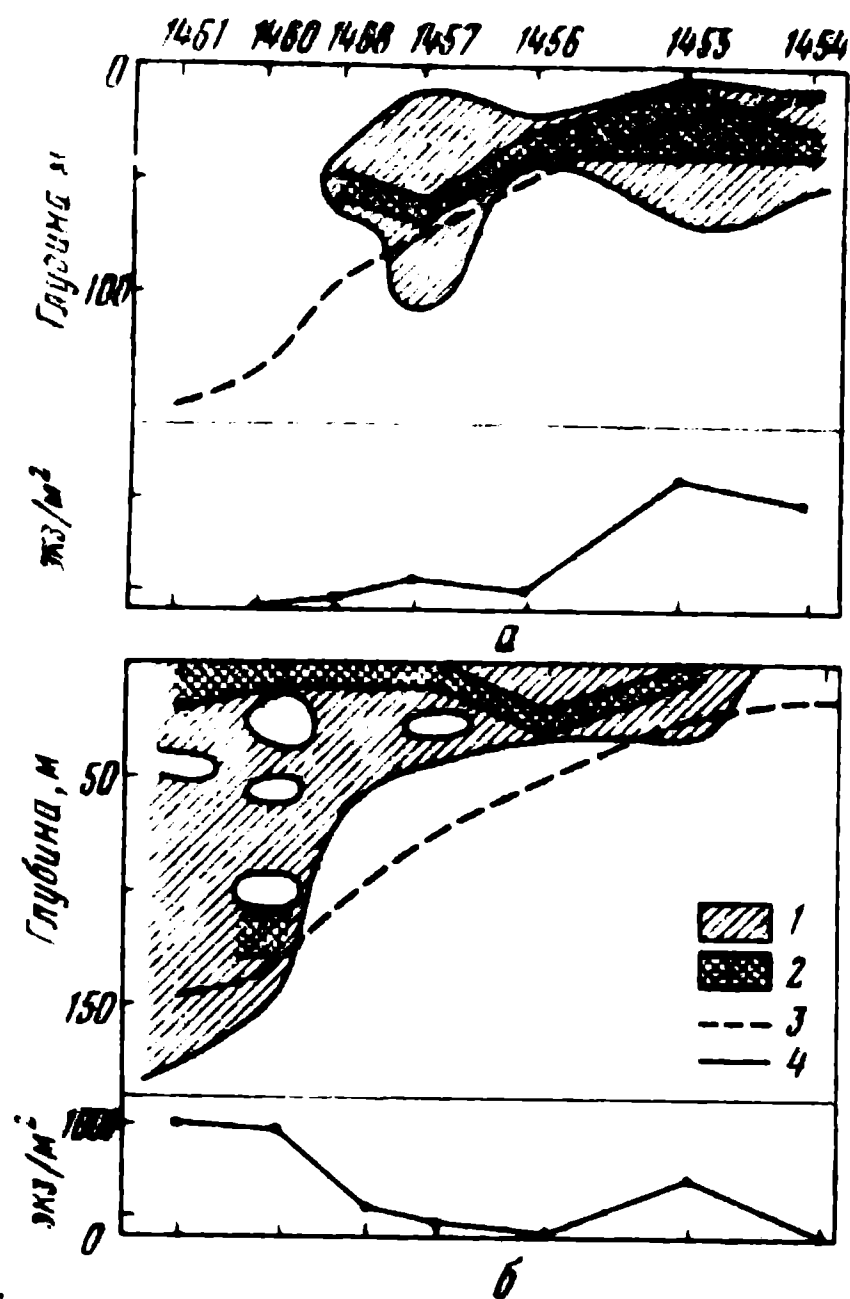


Рис. 8. Распределение *Acartia danae* (а) и *A. negligens* (б)

Обозначения как на рис. 1

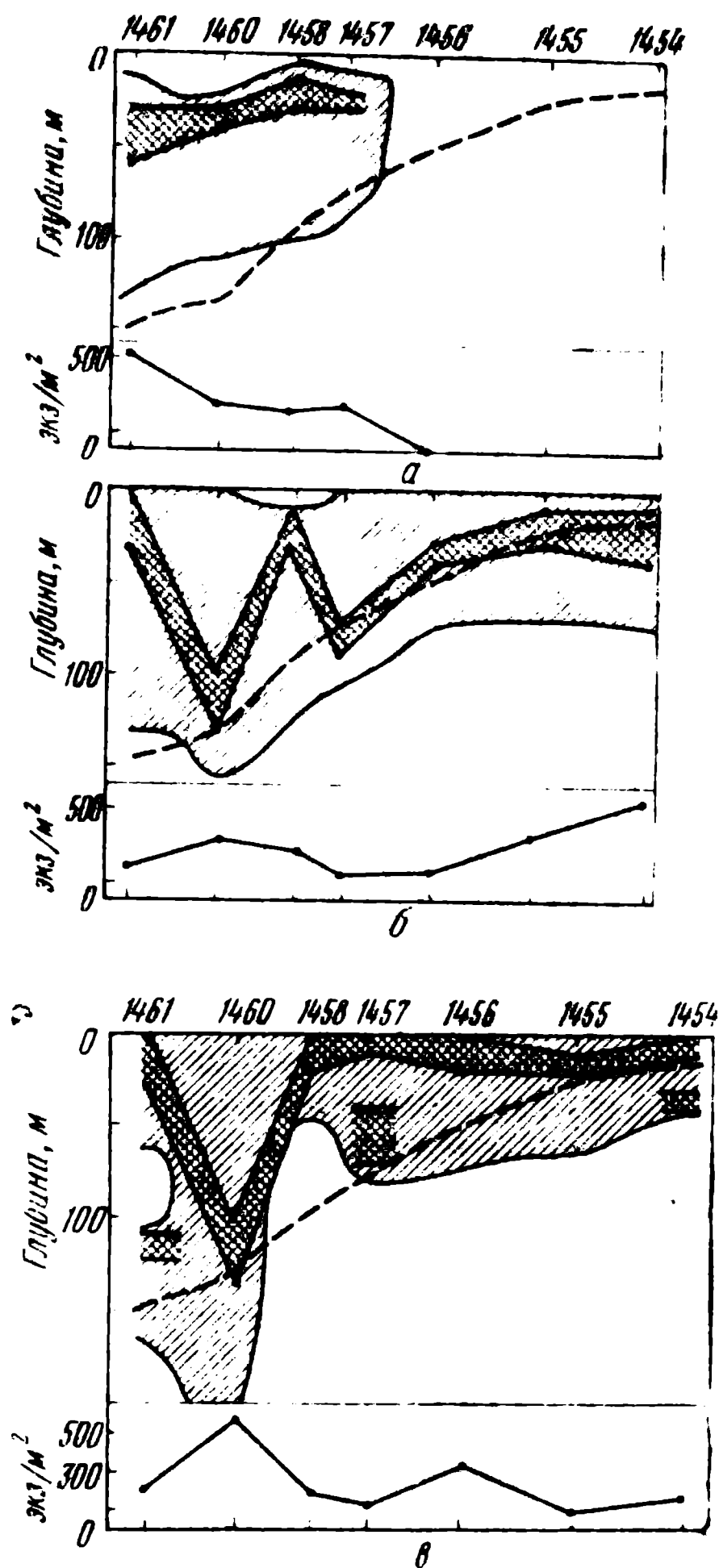


Рис. 9. Распределение *Pterosagitta draco* (а), *Sagitta enflata* (б) и *S. regularis* (в)

Обозначения как на рис. 1

на фоне довольно равномерного распределения отмечено увеличение концентрации в слое 50—60 м.

Pterosagitta draco Krohn населяет поверхностную воду до глубин 90 м в центральной и 130 м в западной частях разреза. Верхняя граница обычно на 10—20 м, на ст. 1458 немногочисленные особи отмечены и у поверхности (рис. 9, а). Численность отчетливо снижается с запада (510 экз/м³) к востоку, на трех восточных станциях вид не обнаружен. Положение слоя максимальных концентраций слабо заглубляется к западу с 10—30 м на ст. 1457—1458 до 30—60 м на ст. 1461. В ночные часы в одной серии единичные особи были отмечены в слоях 70—80 и 100—200 м, в другой — популяция равномерно была рассредоточена в слое 0—80 м с незначительным увеличением в слое 10—20 м.

Sagitta enflata Grassi населяет верхний слой воды до глубины 70 м на востоке и 130—150 м на западе разреза. Суммарная численность составляла 451 экз/м³ на первой станции и уменьшалась до 159—309 экз/м³ на последних (рис. 9, б). Глубины максимальных концентраций (9—18 экз/м³) лежали на востоке в пределах слоя 10—50 м, на западе ме-

нялись в большом диапазоне и находились в водах разных типов. Ночью наблюдалось перемещение максимума в слой 0—10 м на I и 10—20 м на II полигоне. На III распределение было значительно более сглаженным и слабо менялось во времени (рис. 2).

Sagitta regularis Aida. Основная масса популяции обитает в верхнем перемешанном слое. Нижняя граница (за исключением двух самых западных станций, где вид распространен до глубин 150—200 м) лежит на глубине 40—70 м, верхняя совпадает с поверхностью (рис. 9, в). Численность колеблется от 78 до 700 экз/м³, западная часть разреза несколько богаче восточной. Максимальные концентрации, как правило, приурочены к слою 0—10 или 0—20 м, часто наблюдался второй, более глубокий максимум, на ст. 1460 наиболее богат был слой 100—130 м. В ночных сериях перемещений максимума не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты могут быть обсуждены в разных аспектах. Из них наиболее интересны три: о границах обитания отдельных видов, о положении максимумов их численности¹ и о суточных изменениях распределения.

По характеру горизонта обитания изученные виды распадаются на несколько довольно четких групп.

1. Виды верхнего перемешанного слоя. Верхняя граница их обитания обычно совпадает с поверхностью или лежит вблизи нее, а нижняя располагается близ слоя максимальных градиентов температуры. Глубже указанного слоя эти виды если и отмечаются, то всегда в крайне малых концентрациях. Такое распределение наблюдалось у *U. darwini*, *C. furcatus*, *C. ravo*, *C. mastigophorus*, *E. marina*, *S. danae*, *P. draco* и *A. negligens*. Для всех них характерно четкое расширение зоны обитания в западном направлении. Согласно существующему делению (Гейнрих, 1960, 1961; Виноградов, Воронина, 1962, 1964), перечисленные формы входят в группу видов, живущих в поверхностной зоне (0—200 м) и имеющих максимум в ее верхних слоях. Применение дробных обловов позволило нам показать точную приуроченность стаций этой группы к естественному участку среды обитания и описать их пространственные изменения.

2. Виды поверхностной зоны, живущие в пределах верхнего 150—200-метрового слоя (изредка единичные находения глубже), т. е. занимающие поверхностную перемешанную воду и подстилающий ее слой с высокими градиентами температуры (Южное экваториальное течение и верхние слои течения Кромвелла). Сюда относятся: *N. minor*, *N. gracilis*, *E. attenuatus*, *E. subtenuis*, *P. parvus*, *P. aculeatus*, *C. farrani*, *E. longicornis*, *A. danae*, *E. enflata* и *S. regularis*. Верхние границы их обитания в дневное время иногда совпадают с поверхностью (*S. enflata*, *S. regularis*) или находятся немного глубже (*E. attenuatus*, *E. subtenuis*), иногда заглубляются в западном направлении (*E. longicornis*) или закономерно изменяются вдоль разреза (*N. gracilis*, *C. farrani*). Нижние границы некоторых видов этой группы — *E. attenuatus*, *S. enflata* — довольно близки к слою максимальных градиентов температуры в западной части разреза и проходят глубже нее на востоке, где этот слой приближается к поверхности. Виды *C. farrani*, *Paracalanus*, *E. subtenuis* населяют на востоке значительную часть вод, подстилающих верхний перемешанный слой, на западе же зона их обитания почти не выходит за пределы

¹ Из наших материалов следует, что у видов, занимающих сходные местообитания, положение слоев максимальных концентраций далеко не всегда одинаково. Поэтому эти вопросы мы рассматриваем отдельно.

последнего. Наконец у *N. gracilis*, *N. minor*, *E. longicornis* нижняя граница обитания идет более или менее параллельно слою максимальных градиентов температуры, но глубже него. Таким образом, виды поверхностной зоны иногда очень существенно различаются между собой по ширине зоны обитания. Их объединяет, во-первых, приуроченность к верхнему слою пелагиали, во-вторых, способность населять воды разных типов, свидетельствующая о значительной эврибионтности и безразличном отношении к термо- и пикноклину. В целом для большинства из них, как и для видов предыдущей группы, характерно расширение стаций с востока на запад, или, по крайней мере, тенденция к такому расширению. В цитированных выше работах *E. attenuatus* и *E. subtenuis* относили к видам верхней части поверхностной зоны, а остальных описывали как населяющих поверхностную зону и подстилающие ее слои. В этом случае материалы дробных ловов внесли большую детализацию в описание границ отдельных видов и уточнили их биологическую характеристику.

3. К интерзональным видам, обитающим в разные периоды времени то в поверхностной, то в глубинной зоне (Виноградов, 1968), из рассмотренных нами копепод относятся представители рода *Pleuromamma*. Поскольку в предшествующих экспедициях сборы обычно ограничивались горизонтом 500 м, данные об их вертикальном распределении были неполными. Оказалось, что днем максимальный диапазон распределения по вертикали и наибольшее проникновение в глубину типично для *P. xiphias*, несколько уже стация *P. abdominalis*, еще значительнее ограничены по глубине *P. quadrangulata* и *P. gracilis*. Интересной особенностью отличается *P. borealis*: ее нижняя граница погружается с востока на запад от 300 до 750 м. Несмотря на указанные расхождения по вертикали, все эти виды в светлое время суток обитают в двух водных массах: течении Кромвелла и антарктической промежуточной.

4. Эврибатные виды, встречающиеся практически во всей обловленной толще, охватывающей три водные массы: *R. nasutus* и *R. cornutus*. Этот тип вертикального распределения популяций ранее не описывался, *R. cornutus* характеризовался как интерзональный вид. Однако одновременное присутствие этих рачков в большом диапазоне глубин, в отличие от интерзональных животных, меняющих свое местонахождение в течение суток, является достаточным поводом для выделения такого распространения в особый тип.

Глубоководные или батипелагические виды, обильно представленные в нижних горизонтах облова, в данной работе не рассматриваются.

По положению слоя максимальных концентраций в светлое время суток¹ исследованные виды поверхностной зоны распадаются на три группы, у которых максимумы приурочены: А) к верхнему перемешанному слою, Б) к узкому слою максимальных градиентов температуры, В) меняют свое положение в довольно широком диапазоне и охватывают воды с разными гидрологическими характеристиками.

В первой, наиболее многочисленной группе видов слои максимумов постоянно расположены в пределах верхнего перемешанного слоя, однако по мере продвижения с востока на запад положение максимума у разных видов оказывается различным, что позволяет выделять 3 варианта распределения видов этой группы.

Первый вариант: *A. negligens* и *C. mastigophorus*. Максимум расположен в узком поверхностном слое 0—10, реже 10—20 м, только на отдельных станциях высокие концентрации отмечаются и на больших

¹ Поскольку амплитуда и интенсивность миграций большинства видов меняется от района к району, мы сочли целесообразным провести это деление без учета суточных различий в распределении.

глубинах. Распределение общей численности отличается неравномерностью и отсутствием выраженного преобладания в той или иной части разреза.

Второй вариант: *U. darwini*, *E. attenuatus*, *S. danae*, *P. draco*. У этих видов максимальная плотность популяций отмечена в поверхностных горизонтах, главным образом на глубинах 10—40, реже 10—60 м, только на ст. 1457 высокие концентрации *U. darwini* отмечены и в слое 0—10 м. Максимальные скопления отличаются большей вертикальной протяженностью и с запада на восток перемещаются из верхней в среднюю или нижнюю часть верхнего перемешанного слоя, прилежащую к границе температурного скачка. Для этих видов, особенно *S. danae* и *P. draco* характерно убывание общей численности с запада на восток.

Третий вариант: *C. furcatus*, *E. marina*, *C. pavo*, *S. regularis*. Положение максимумов незакономерно меняется в пределах перемешанного слоя. У *C. furcatus* и *S. regularis* диапазон глубин максимума велик (60—120 м), *E. marina* и *C. pavo* образуют максимум от поверхности до 60—70 м. У *S. regularis* можно отметить слабо выраженное увеличение численности в западной части разреза, у остальных видов какой-либо закономерной тенденции проследить не удастся.

Ко второй группе можно отнести *N. minor* и *E. longicornis*, максимальные концентрации которых четко связаны со слоем максимального градиента температуры и заглубляются вместе с ним с востока на запад. Тенденция приуроченности к слою скачка проявляется и в положении границ обитания этих видов, особенно *E. longicornis*. Количественное распределение этих видов характеризуется значительными колебаниями, высокие и низкие величины отмечаются в разных частях разреза.

Третью группу составляют наиболее эврибионтные виды *N. gracilis*, *E. subtenuis*, *A. danae*, *S. inflata*, *Paracalanus parvus*, *P. aculeatus*, *C. farrani*, *C. jobei*. Максимальные их концентрации могут располагаться в верхнем перемешанном слое, в слое максимального градиента температуры или под ним. Для *E. subtenuis* и *A. danae* характерно относительное постоянство максимумов по глубине, для остальных типичны значительные колебания глубин даже на соседних станциях, но в обоих случаях основная масса популяции на разных станциях оказывается в водах разного типа. Заметна тенденция повышения концентраций в восточной части разреза — самые высокие плотности отмечены в эвтрофных водах в слое скачка температуры или непосредственно под ним, что особенно выражено у мелких фильтраторов — *P. parvus*, *P. aculeatus* и *P. farrani*. Количество *A. danae* также снижается с 500—600 экз/м³ на востоке до нуля на западе.

У видов, максимумы которых варьируют по глубине как в пределах перемешанного слоя, так и во всей поверхностной зоне, положения максимумов менялись сходным образом. Так, на ст. 1460 наблюдалось заглубление слоя высоких концентраций *Sagitta regularis*, *Euchaeta marina*, *Scolecitrix danae*, *Sagitta inflata* и др., а у *Eucalanus attenuatus*, *Clausocalanus mastigophorus*, *Acartia negligens* возникал второй глубинный максимум. Сходная, но менее выраженная тенденция заглубления слоев высоких концентраций некоторых видов проявлялась на ст. 1457, а на ст. 1461 наблюдался их сдвиг в противоположном направлении. По-видимому, такая синхронность в изменении глубины скопления разных видов свидетельствует об их обусловленности одними и теми же факторами среды. Однако, имеющиеся гидрологические данные не дают оснований для конкретных предположений.

Интерзональные виды представлены в материале в незначительном количестве, поэтому окончательное суждение об их распределении

затруднительно, но изложенные выше данные позволяют предположить приуроченность дневных максимумов *P. gracilis*, *P. abdominalis* и *P. borealis* к нижним горизонтам водной массы течения Кромвелла, граница которой (Бубнов, Егорихин, 1975) на I—III полигонах проходит на глубине около 400 м и несколько заглубляется на западном полигоне. Характерно, что наибольшие концентрации двух видов *Pleuromamma* на западе разреза погружались вместе с этой границей. Максимум *P. xiphius* связан с верхними горизонтами антарктической промежуточной водной массы. Из эврибатных видов у *R. cornutus* максимум на большей части разреза лежит в слое 200—400 м, только на востоке заглубляется до 500 м. *R. nasutus* имеет своеобразное распределение с пиками у поверхности и в слое 400—500 м и с резким обеднением в водах течения Кромвелла.

Таким образом, заглубление слоя температурного скачка и расширение толщины перемешанного слоя с востока на запад однозначно сказывается только на границах обитания видов. Влияние гидрологических условий на положение слоев скоплений разных видов неодинаково, что обуславливает различия в их количественном распределении вдоль экватора. Так, поверхностные виды *A. negligens* и *C. mastigophorus* как в западной части разреза, где толщина перемешанного слоя 130 м, так и в восточной, где она около 18 м, образуют максимумы в слое 0—10 м. Изменение толщины перемешанного слоя не сказывается на узком слое оптимальных для этих видов глубин. На всем протяжении разреза они имеют возможность максимального увеличения численности, в результате их количественные колебания оказываются незакономерными. Таков же характер количественного распределения видов, имеющих максимум в любой части перемешанного слоя или в слое скачка температуры. В обоих случаях выбор видом оптимальных глубин массового развития не контролируется изменениями гидрологической структуры.

Иначе ведут себя виды, максимальные концентрации которых лежат в средней части перемешанного слоя. На западе оптимальный для них слой широк, и температурный скачок расположен ниже границы максимальной концентрации; массовое развитие может происходить в весьма протяженном слое, вследствие чего численность видов этой группы в западной части разреза наибольшая. На востоке диапазон оптимальных глубин резко сужается (до 8—10 м на ст. 1454 и 1455), что приводит к снижению количества особей (*U. darwini*, *E. attenuatus*), или на самых восточных станциях вид вообще «выклинивается» (*S. danae*, *P. draco*).

Противоположная тенденция характерна для видов третьей группы. Величина их максимальных концентраций значительно выше на востоке, в наиболее эвтрофных водах с самым высоким положением слоя температурного скачка, к западу же их количество закономерно снижается.

Аналогичная тенденция неравномерного распространения некоторых крупных копепод уже была отмечена (Guegredrat, 1971), таким образом, указанную закономерность распределения можно считать устойчивой.

Итак, максимальные скопления отдельных видов могут находиться в однородных водах или в водах разного типа, быть или не быть связанными с закономерно меняющимися с востока на запад гидрологическими условиями. В районах с наиболее интенсивным подъемом вод (ст. 1454, 1455) максимумы видов разных групп — приуроченных к поверхностным, подповерхностным, среднеглубинным горизонтам или к слою скачка практически сливаются воедино, в результате чего в узком слое создается резкое повышение биомассы планктона (рис. 10). Западные максимумы видов разных групп рассредоточиваются, изменения об-

Положение слоев (в м) максимальных концентраций некоторых массовых видов

Вид	I полигон	I полигон	III полигон	IV полигон
<i>Nannocalanus minor</i>	40—30	50—30	90—80	130—110
<i>Undinula darwini</i>	20—10	30—20	30—20	40—20
<i>Eucalanus attenuatus</i>	40—10	20—10	40—20	20—10
<i>E. subtenuis</i>	40—30	40—20	30—20	40—30
<i>Paracalanus parvus</i> + <i>P. aculeatus</i>	40—20	40—30	30—20	10—0
<i>Clausocalanus farrani</i>	40—20	60—40	50—40	80—60
<i>Cl. furcatus</i>	10—0	30—20	20—10	60—80
<i>Sagitta regularis</i>	10—0	20—0	10—0	30—0
<i>S. enflata</i>	40—10	40—30	30—20	30—0

щего количества планктона с глубиной становятся более сглаженными (таблица).

Распределение сестона определяется соотношением положений и степени перекрывания максимумов скоплений отдельных видов, что создает сложную картину и объясняет отсутствие однозначной связи между положением максимумов сестона и слоя температурного скачка (рис. 10). На ст. 1454, где слой скачка расположен ближе всего к поверхности, днем максимум сестона лежал на глубине 30—40 м, т. е. ниже слоя максимальных градиентов температуры. Ночью вследствие миграций планктеров он перемещался на глубину 0—10 м, выше слоя скачка. Аналогичная картина повторялась и на II полигоне (ст. 1456), только слой скачка температуры и максимума сестона располагались несколько глубже. Иное соотношение отмечается в западной части разреза. На ст. 1458 и особенно 1460 слой максимальных градиентов температуры лежал глубоко, и максимальные скопления сестона оказывались выше его, а суточные перемещения основной массы сестона ограничивались верхним перемешанным слоем.

Отмеченное нами разное отношение организмов к слою температурного скачка хорошо согласуется с рядом предыдущих исследований в морских бассейнах, проведенных с достаточной степенью детализации. В Осло-фьорде (Hansen, 1960) также были выделены группы видов, встречающихся над резко выраженным термоклином и не связанных с его положением. В Черном море (Петипа и др., 1960) прослеживается четкое разделение эпи- и батипланктонного комплексов по границе термоклина, но в ряде случаев максимумы видовых популяций отмечаются и в самом слое скачка или одновременно над и под ним. Несомненно, что влияние слоя скачка на распределение видов зависит и от абсолютных величин температурного градиента, который при малых значениях может не играть роль экологической границы (Angel, 1968). Однако и при очень хорошо выраженном слое скачка даже самки, самцы и копепода V стадии одного вида могут относиться к нему по-разному (Hansen, 1960). В таких случаях потребность копеподитов в миграциях может оказываться сильнее ограничивающего действия температурного градиента. Вполне вероятно, что и другие особенности биологии могут оказывать решающее влияние на характер распределения, преодолевая лимитирующее действие температурного скачка.

Важно отметить, что среди наблюдавшихся нами типов количественного распределения планктеров отсутствовал описанный для экваториальной Атлантики (Грузов, 1971; Vainbridge, 1972) тип с положением

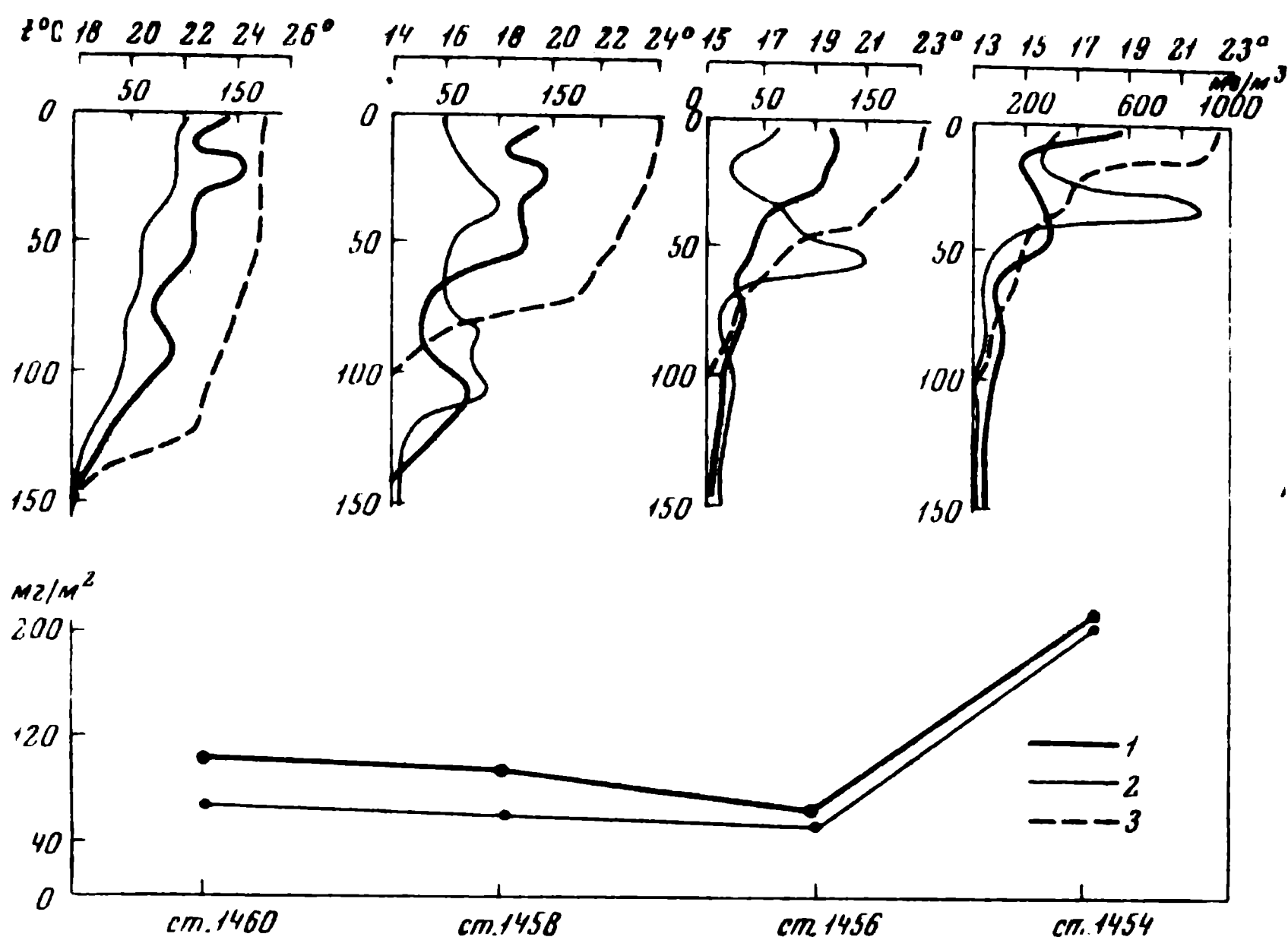


Рис. 10. Распределение сестона. Внизу — изменение объема сестона вдоль экватора,верху — вертикальное распределение сестона

1 — ночь; 2 — день; 3 — вертикальное распределение температуры

максимума под термоклином. В районах с высоким положением слоя скачка многие виды, как и в экваториальной Атлантике, образовывали большие скопления под ним, но при его заглублении переходили сначала в слой максимальных градиентов температуры, а затем в поверхностную воду (*Neocalanus gracilis*, *Acartia danae*, *Eucalanus subtenuis* и др.). В пределах последней их максимумы лежали иногда выше, иногда ниже максимумов видов переменного слоя. Таким образом, мы не можем согласиться с предложенным Л. Н. Грузовым (1971) делением фауны поверхностной зоны на два яруса. Существующее деление на а) виды верхних слоев поверхностной зоны (верхнего перемешанного слоя) и б) виды поверхностной зоны и подстилающих ее вод (Виноградов, Воронина, 1962; Виноградов, 1968) точнее.

Полученные данные демонстрируют способность некоторых видов по-разному реагировать на одни и те же факторы среды в разных регионах. Так, *Neocalanus gracilis* и *Eucalanus subtenuis* в Атлантике имеют максимум под скачком и поднимаются в слой высоких градиентов только в зоне с интенсивным подъемом вод и высоким положением слоя скачка (Грузов, 1971). В Тихом океане максимумы этих же видов при заглублении термоклина перемещались в поверхностную воду.

Сравнение дневных и ночных серий (рис. 2) позволило обнаружить интенсивные вертикальные миграции в зоне экваториальной дивергенции. У некоторых видов на I полигоне в миграции участвует практически вся популяция (*Undinula darwini*) или очень значительная ее часть (*Nannocalanus minor*, *Clausocalanus farrani*, *Acartia danae* и др.). Популяции некоторых видов ночью оказываются полностью сосредоточенными в верхнем 10-метровом слое (*Calocalanus pavo*, *U. darwini*, *C. furcatus*). Амплитуда этих перемещений невелика, иногда всего 10 м, но в

результате дружного подъема многих популяций максимум сестона ночью тоже перемещается к поверхности (рис. 10).

Одни виды мигрируют только в пределах верхнего перемешанного слоя, другие захватывают и подстилающие его воды. Важно отметить, что к поверхности в массе поднимаются также и те виды, четкий максимум которых днем располагается под очень резким градиентом температуры (до 0,9 град/м). Таким образом, разделение особей видов, обитающих в термоклине, на две популяции в экваториальной Атлантике (Грузов, 1971), нами не наблюдалось.

Интенсивные миграции небольшой амплитуды в зонах подъема вод с высоким положением термоклина ранее не были обнаружены, так как планктон отлавливали по протяженным слоям (Виноградов, Воропина, 1962, 1964). Некоторые авторы даже в принципе отрицали возможность таких перемещений в пределах однородного слоя вод (Беклемишев и др., 1973).

В западных районах вследствие увеличения глубины положения дневных максимумов ряда видов многие из них при подъеме не достигали поверхности (*C. pavo*, *N. minor* на II — *C. furcatus*, *A. danae*, *S. enflata* на II и III полигонах). У некоторых видов интенсивность миграций незакономерно менялась от станции к станции. В результате суммарный эффект миграций, судя по распределению сестона, оказался на II—III полигонах значительно меньшим, чем на I. К сожалению, применение для характеристики наблюдаемых вдоль экватора различий единой количественной оценки — коэффициента миграций (Виноградов, 1954) оказалось невозможным из-за изменения общего диапазона обитания большинства популяций.

На III полигоне у ряда видов наблюдалось расслоение популяций: после того как часть популяции поднялась ночью к поверхности, оставшаяся часть не сохраняла свое положение, а погружалась. Расстояние, на которое рачки перемещались вниз, было одинаковым у разных видов. Это наблюдалось у *E. subtenuis juv.*, *C. furcatus*, *C. farrani*, а также у приповерхностной *A. negligens* (рис. 2). Последовательность по вертикали глубинных ночных максимумов у разных видов осталась той же, что и днем. В настоящее время единственным объяснением такого являе-

	Положение день	максимума, м ночь	Величина переме- щения вниз, м
<i>E. subtenuis juv.</i>	20—40	50—40	30
<i>C. furcatus</i>	30—10	60—50	30
<i>C. farrani</i>	50—40	80—70	30
<i>A. negligens</i>	10—0	40—50	30

ния нам представляется пассивный перенос планктона внутренними волнами, амплитуда которых в этом районе (данные для ст. 1454) составляет 25 м (Федоров и др., 1975).

Сравнение суточных изменений распределения зоопланктона поверхностной зоны с данными по фитопланктону (Сорокин и др., 1975) дало неожиданный результат. Оказалось, что на ст. 1458 миграции рачков происходят в пределах слоя, где количество водорослей меняется несущественно, а на ст. 1454 поднимающиеся рачки пересекают горизонт, чрезвычайно богатый фитопланктоном, и собираются у поверхности, где он сравнительно беден. Это дает возможность предположить, что распределение водорослей может не влиять на суточные миграции их потребителей.

Сведения о миграциях интерзональных видов, ввиду их малочисленности, очень фрагментарны. Диапазон перемещения максимума видов

Pleuromamma довольно велик: 130—270 м. *P. xiphias* и *P. quadrangulata* не пересекают термоклин, *P. abdominalis*, *P. gracilis* и *P. borealis* преодолевают его и образуют ночной максимум в пределах перемешанного слоя, иногда непосредственно у поверхности.

ВЫВОДЫ

1. В экваториальной зоне в пределах верхнего 1000-метрового слоя выделяются 5 групп планктеров, различающихся по местообитанию: виды, связанные с поверхностной водной массой; виды населяющие (полностью или частично) поверхностную водную массу и подстилающий ее слой скачка температуры; интерзональные; эврибатные; батипелагические виды (последние в настоящей работе не рассматривались).

2. По характеру количественного распределения среди обитателей поверхностной зоны различаются виды, максимумы которых располагаются в пределах верхнего перемешанного слоя; в слое скачка температуры; виды, скопления которых не приурочены к определенному типу вод. Последние в районах с высоким положением термоклина концентрируются под ним, но при его заглублении перемещаются в поверхностную воду.

3. Характер вертикального распределения общей биомассы сетного зоопланктона (сестона) определяется соотношением максимальных скоплений отдельных видов и степенью их перекрытия и не имеет однозначной зависимости от положения термоклина.

4. Изменение численности вдоль экватора у группы видов, имеющих максимум концентрации в средней части перемешанного слоя, характеризуется четким увеличением в западном направлении; у видов, максимальные концентрации которых не приурочены к определенному типу вод, наибольшая численность наблюдается в эвтрофном восточном районе; у остальных групп она меняется незакономерно.

5. В пределах перемешанного слоя в зоне экваториальной дивергенции некоторые виды совершают суточные миграции малой амплитуды, в которых принимает участие большая часть популяции (до 100%). Резкий градиент температуры (до 0,9 град/м) не препятствует суточным перемещениям видов поверхностной зоны. Среди интерзональных планктеров одни поднимаются до поверхности, другие только до слоя температурного скачка.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В., Нейман А. А., Парин Н. В., Семин Г. И. 1973. Естественные участки морской среды обитания с биоценотической точки зрения.—Труды ВНИРО, 84.
- Бубнов В. А., Егорихин В. Д. 1975. Структура течений на экваторе в восточной части Тихого океана. Наст. сб.
- Виноградов М. Е. 1954. Суточные вертикальные миграции зоопланктона дальневосточных морей.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 8.
- Виноградов М. Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., «Наука».
- Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1962. Некоторые черты распределения зоопланктона на северной части Индийского океана.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 58.
- Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1964. Распределение планктона в водах экваториальных течений Тихого океана II. Вертикальное распределение отдельных видов.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 65.
- Гейнрих А. К. 1960. Основные типы вертикального распределения копепоид в центральной части Тихого океана.—Докл. АН СССР, 132, 4.
- Гейнрих А. К. 1961. О вертикальном распределении и суточных миграциях копепоид в районах к юго-востоку от Японии.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 51.
- Гейнрих А. К. 1968. Количественное распределение некоторых планктонных животных в западной части Тихого океана.—Планктон Тихого океана. М., «Наука».

- Грузов Л. Н. 1971. Формирование скоплений зоопланктона в пелагиали Гвинейского залива.—Труды АтлантиИРО, 37.
- Петипа Т. С., Сажина Л. И., Делало Е. П. 1960. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море в связи с гидрологическими условиями.—Докл. АН СССР, 183, № 4.
- Сорокин Ю. И., Суханова И. Н., Коновалова Г. В., Павельева Е. Б. 1975. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. Наст. сб.
- Федоров К. Н., Прохоров В. И., Бубнов В. А. 1975. Термохалинная мезоструктура экваториальной системы течений в восточной половине Тихого океана. Наст. сб.
- Шмелева А. А., Заика В. Е. 1973. Онтогенетические изменения в вертикальном распределении некоторых копепоид Адриатического моря.—Матер. Всес. симп. по изучен. Черного и Средиз. морей, использ. и охр. их ресурсов, ч. III. Киев, «Наукова думка».
- Angel M. V. 1968. The thermocline as an ecological boundary.—Sarsia, N 34.
- Bainbridge V. 1972. The zooplankton of the Gulf of Guinea.—Bull. Mar. Ecol., 3, N 1.
- Desrosieres R. 1969. Surface macrophytoplankton of the Pacific Ocean along the equator.—Limnol. and Oceanog., 14, N 4.
- Gueredrat J. A. 1971. Evolution d'une population de copepodes dans le systeme des courants équatoriaux de l'Océan Pacifique. Zoogeographie, écologie et diversité spécifique.—Mar. Biol., 9, N 4.
- Gueredrat J. A., Grandperrin R., Roger C. 1972. Diversité spécifique dans le Pacifique équatorial: évolution de l'écosystème.—Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr., 10, N 1.
- Hansen V. K. 1950. On the diurnal migration of zooplankton in relation to the discontinuity layer.—J. Cons., 17, N 2.

DISTRIBUTION OF THE NET ZOOPLANKTON ALONG THE EQUATOR

A. G. Timonin, N. M. Voronina

Summary

The material was collected at 7 stations along the equator between 97 and 155° W. Samples were taken with a JOM net (83/113 cm) at 10 m intervals down to 100—150 m and thereafter from the 150—200, 200—300, 300—400, 400—500, 500—750 and 750—1000 m layers. The distribution of 17 most common species of Calanoid copepods, 3 species of Chaetognatha and the total biomass of plankton (seston) is discussed. Within the layer investigated five groups of plankters are recognised differing in their habitats: 1—species associated with the surface water mass; 2—species inhabiting (entirely or partially) the surface water mass and the underlying layers with high temperature gradients; 3—interzonal species; 4—eurybathic species; 5—bathypelagic species. Among the inhabitants of the surface zone three groups of species are recognised according to their quantitative distribution: a) with maxima situated in the upper mixed layer, b) in the layer of highest temperature gradients, c) not confined to any definite type of water. Changes in abundance with advance along the Equator from east to west are characterized in species with maximum concentration in the upper mixed layer by an increase in a westward direction, while species not confined to any definite type of water are most abundant in the eutrophic eastern region; in the other groups changes in abundance follow no definite pattern. The character of the vertical distribution of seston depends on the relationship between the position of the maximum aggregations of separate species and the degree of their overlapping and does not depend on the position of the thermocline.

ТРОФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕЛАГИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ ЭКВАТОРИАЛЬНОГО АПВЕЛЛИНГА

М. Е. Виноградов, Т. Н. Семенова

Экваториальная зона восточной Пацифики — один из наиболее продуктивных районов тропической области открытого океана. Интенсивный апвеллинг, приуроченный непосредственно к экватору и развивающийся на фоне общепланетарного подъема вод в экваториальной зоне (Бурков, 1972), обуславливает обогащение эвфотических слоев биогенными элементами и высокую биомассу планктона.

Подъем вод прослеживается вдоль экватора по всей восточной половине Тихого океана, но глубина залегания верхней границы термоклина уменьшается с запада на восток, с приближением к поверхности течения Кромвелла. Это дает возможность сопоставить особенности структуры сообществ эвфотического слоя в точках с разной интенсивностью апвеллинга и оценить различные сукцессионные состояния и процессы в планктонных сообществах.

Исследования, проводившиеся в этом районе ранее, позволили обнаружить снижение биомассы фито- и зоопланктона в направлении с востока на запад (King, 1958; King, Demond, 1953; Gueredrat, 1971; Blackburn, 1966; Виноградов, Воронина, 1966, и др.) и одновременное увеличение роли макропланктона и мощности звукорассеивающих слоев (Воронина, 1964; Виноградов, Воронина, 1964). Практически не меняющиеся по сезонам характеристики распределения планктона (Blackburn a. oth., 1970) позволяют считать эти изменения постоянно присущими экваториальным сообществам.

Задачей настоящей работы был анализ некоторых структурных характеристик мезопланктона верхнего 200-метрового слоя воды на экваторе между о-вами Галапагос и Лайн (95—160° з. д.) и определение ряда параметров для построения математической модели функционирования сообщества. Исследовались изменения общей биомассы планктона и соотношение трофических групп, которые связаны со степенью «зрелости» сообществ (Vinogradov a. oth., 1972; Виноградов и др., 1973; Тимонин, 1972).

По мере созревания сообщества эвфотической зоны в нем снижается роль фитофагов и увеличивается роль хищников. Так, в зонах дивергенций в тропических районах Индийского океана фильтраторы составляют до 52% от общей массы планктона, а в зрелых сообществах олиготрофных вод халистаз их доля снижается до 25%, доля же хищников соответственно увеличивается (Timonin, 1971). В только что формирующихся сообществах перуанского апвеллинга хищники почти нацело отсутствуют или составляют менее 10% от общей биомассы зоопланктона. Эти изменения в разной степени затрагивают разные группы животных: каляноид, циклопид, щетинкочелюстных и др.

Мы попытались выяснить, сказываются ли изменения интенсивности экваториального апвеллинга на трофической структуре сообщества или же она во всем изученном районе сохраняет сходные черты, обусловленные тем, что течение Кромвелла приносит с запада воды, населенные «зрелым» сообществом, которое быстро смешивается с местными сообществами и влияет на их формирование и развитие.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения проводились на семи станциях на экваторе между $97^{\circ}30'$ и $154^{\circ}55'$ з. д. Планктон собирали стандартной планктонной сетью ДжОМ 80/113. На каждой станции, наряду с ловами по десяти-метровым слоям, выполнялось два дополнительных лова: над слоем термоклина и с глубины 200 м до верхней границы термоклина. Верхний — течения Кромвелла. Результаты обработки этих ловов и рассматриваются в настоящей статье. Кроме того, для ст. 1454 были использованы материалы трех дополнительных серий, взятых по 10-метровым слоям до 200 м. Все указанные ловы были проведены примерно в одно и то же время суток — около полудня.

При обработке материала животных определяли до вида или рода (редко до семейства), считали и измеряли. Подсчет велся в камере Богорова: крупных малочисленных животных просчитывали во всей пробе, массовых — в выборке. Всего анализировалось более 120 таксонов. Вес животных определялся по номограммам Л. Л. Численко (1968), исходя из размеров и формы тела. Животные, согласно литературным данным (Timonin, 1971; Петипа и др., 1971, и др.) были разделены на следующие трофические группы: фильтраторы; виды со смешанным характером питания; хищные Calanoida, Cyclopoida, Chaetognatha и др.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным К. Н. Федорова (1975), скорость подъема вод на всех станциях разреза была не очень высокой и у верхней границы течения Кромвелла, где восходящий поток имеет максимальную интенсивность, составляла $0,9-9,2 \cdot 10^{-3}$ см/сек, понижаясь с запада на восток по мере уменьшения глубины залегания этого течения. В то же время в приповерхностном слое (на глубине 10 м) скорость подъема была практически одинаковой по всему разрезу (табл. 1). Однако толщина верхнего перемешанного слоя сильно увеличивалась с востока на запад — с 10–15 до 100–150 м, так что даже при сходной скорости подъема интенсивность проникновения глубинных вод из градиентной зоны в поверхностный слой была различной. Кроме того, увеличение толщины нестратифицированных вод до степени, при которой они включают глубины, лежащие ниже компенсационной точки, неизбежно должно приводить к существенному снижению продукции и биомассы фитопланктона даже при достаточно высоком содержании в воде биогенных элементов, что в свою очередь не может не отразиться на массе и видовой структуре зооцены.

На наиболее восточной ст. 1454 течение Кромвелла подходит наиболее близко к поверхности. В этом районе, по данным экспедиций «Eastgoras» и «Alize», толщина верхнего перемешанного слоя не превышает 10 м, а иногда он совсем исчезает и слой скачка температуры и плотности начинается от поверхности. В период наших работ на этой станции самый верхний слой воды был занят пришедшими с юга водами

Т а б л и ц а 1
Характеристика интенсивности апвеллинга на экваторальных станциях
(по данным К. Н. Федорова, 1975)

Номер станции	Координаты	Дата	$\delta\theta, \frac{dz_{\max}}{m}$	Верхняя граница термоклина (по $t = 21^\circ$), м	Вертикальная скорость на границе течения Кромвелла ($W_p \cdot 10^3$), см/сек	Вертикальная скорость на глубине 10 м ($W_{10} \cdot 10^3$), см/сек
1454	01°02' ю ш., 97°03' з. д.	14.I	16—17	10—18	0,9—1,9	0,6—1,2
1455	00°01' ю. ш., 104°00' з. д.	20.I	25—30	10	2,7	0,9
1456	00°00' ю. ш., 122°20' з. д.	25.I	45—50	45	1,5—8,0	0,6—3,0
1457	00°00' ю. ш., 131°22' з. д.	27.I	75	67		
1458	00°01' ю. ш., 139°41' з. д.	30.I	95	79	1,7—3,2	0,5—2,7
1460	00°44' с. ш., 146°04' з. д.	1.II	135	125		
1461	00°00' ю. ш., 154°47' з. д.	4.II	150	145	7,0	0,9

Южного пассатного течения и верхняя граница слоя скачка (определяемая изотермой 21°) находилась в течение 5 суток на глубине 10—13 м. Термоклин имел резко выраженную двухступенчатую структуру с наибольшими градиентами в слоях 15—22 и 35—50 м. В соответствии с этим основная масса фитопланктона была сосредоточена в двух слоях: верхнем перемешанном с максимумом до 1200 мг/м^3 на глубине около 15 м и на глубине около 35 м (над вторым градиентным слоем) с биомассой до 450 мг/м^3 . Общая биомасса фитопланктона под 1 м^2 достигала 50 г (Сорокин и др., 1975). К этим же слоям была приурочена и основная концентрация зоопланктона, даже днем достигавшая в слое 0—10 м 460 мг/м^3 (318 мг/м^3 без мелких сифонофор и гребневиков). Ночью она увеличивалась до 1230 мг/м^3 (Флинт, 1975). В слоях 20—30 и 30—40 м биомасса зоопланктона днем достигала соответственно 191 и 277 мг/м^3 . Глубже его количество резко уменьшалось.

Основную массу зоопланктона в верхнем перемешанном слое днем составляли многочисленные щетинкочелюстные (главным образом *Sagitta enflata*), а также мелкие фильтраторы-фитофаги из родов *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Acrocalanus* и др. и хищные Cyclopoidea, преимущественно Copepoda (табл. 2). В ночных ловах их количество и роль в планктоне этого слоя сильно увеличивались. Те же формы преобладали и на глубине 20—40 м, где сверх того появилось большое количество (до 53 мг/м^3) *Eucalanus subtennis*.

На ст. 1455 температурная стратификация в принципе не отличается от предыдущей станции, хотя градиенты температуры были меньше, а вторая «ступенька» термоклина заглублена до 70—80 м. В результате подток глубинных вод в поверхностный слой более затруднен и биомасса как фито-, так и зоопланктона оказывается ниже. Соотношение трофических групп почти такое же, как на предшествующей станции.

Западнее ст. 1455 слой термоклина существенно заглубляется (табл. 1), одновременно увеличивается и глубина течения Кромвелла. Количество фитопланктона падает до $4,5 \text{ г/м}^2$ и в его распределении нет таких резких слоев концентраций, как в восточной части разреза (Сорокин и др., 1975). Более равномерным по вертикали оказывается и распределение зоопланктона, хотя на всех станциях, как и ранее, может быть прослежено два максимума концентрации: верхний, находящийся между 30 и 60 м, и нижний меньший, лежащий в слое скачка или выше него на глубине 70—120 м (Тимонин, Воронина, 1975). Общее количество зоопланктона в верхнем 200-метровом слое также постепенно

Т а б л и ц а 2
Соотношение трофических группировок мезопланктона (в % от общей биомассы)

Номер станции	Слой облова, м	Фильтра-торы	Зери-фаги	Cyclopoida	Хищные Calanoida	Chaetognatha	Прочие хищники	Все хищники (сумма)
1454	0—20	8,4	0,5	3,8	0,1	58,5	28,0	83,4
	20—200	52,6	1,6	12,6	4,0	21,0	5,5	43,2
	0—200	34,7	1,1	9,1	2,4	35,4	14,7	61,6
	0—200	37,7	1,1	10,0	2,5	40,1	6,5	59,1
	среднее *	37,7	1,1	10,0	2,5	40,1	6,5	59,1
1455	0—20	54,4	0,6	9,3	6,8	21,1	7,3	44,5
	20—200	34,0	4,1	7,0	7,4	43,4	2,9	60,9
	0—200	39,3	3,2	7,6	7,3	37,7	4,0	59,6
1456	0—45	40,9	0,8	24,5	5,5	12,9	2,8	45,7
	45—200	16,3	4,8	30,1	6,4	30,7	6,2	73,4
	0—200	34,1	2,7	27,1	5,9	21,2	4,4	53,6
1457	0—75	50,1	1,9	13,5	12,7	12,0	3,9	41,1
	75—200	16,2	4,7	30,0	5,7	30,7	6,2	72,6
	0—200	38,9	2,8	18,2	10,4	18,1	4,6	57,3
1458	0—75	40,3	2,9	11,2	2,2	37,0	5,0	55,4
	75—200	9,2	5,7	12,3	3,6	14,4	52,9	83,2
	0—200	25,7	4,2	11,7	2,8	26,3	27,4	63,2
1460	0—100	30,6	0,7	12,4	15,0	19,2	14,3	60,9
	100—200	36,1	5,1	15,5	5,0	9,5	28,3	58,3
	0—200	31,7	0,9	12,6	14,4	18,6	15,1	60,7
1461	0—120	44,8	4,9	10,5	13,6	16,7	7,1	47,9
	120—200	25,0	4,9	26,4	1,2	16,7	25,3	69,6
	0—200	41,0	4,9	13,6	11,2	16,7	10,6	54,1

* По 4 дневным сериям.

Т а б л и ц а 3
Изменения биомассы сетного планктона вдоль экватора (в мг/м³)

Слой облова	Номер станции						
	1454	1455	1456	1457	1458	1460	1461
0 м — верхняя граница термоклина	271,5	87,4	32,2	38,8	24,6	64,9	23,7
Верхняя граница термоклина — 200 м	42,3	30,4	28,1	10,0	13,4	4,4	8,9
0—200 м	65,3	36,2	28,9	20,0	17,7	34,6	18,1

уменьшается от 97 до 140° з. д. (табл. 3). Благодаря подъему вод, наблюдавшемуся на всех станциях экваториального разреза, даже там, где слой скачка лежит глубже 70—80 м, биомасса зоопланктона и соотношение трофических группировок существенно отличаются от олиготрофных районов с преобладающим опусканием вод, где слой скачка находится примерно на такой же глубине.

Соотношение фитофагов и хищников почти не меняется. Лишь на ст. 1458 с наиболее низкой биомассой зоопланктона, превалирование хищных форм над фитофагами оказывается большим, чем на предыду-

ших станциях. Однако среди самих фильтраторов к западу от ст. 1456 заметно увеличивается роль крупных копепоид (*Eucalanus subtenuis*, *E. attenuatus*, *Undinula darwini* и др.). Среди хищников ведущая роль принадлежит щетинкочелюстным и лишь западнее 140° з. д. с ними почти сравнивается количество сифонофор. Начиная со ст. 1456, где слой скачка лежит глубже 40—50 м и эвтрофные условия в поверхностных слоях сменяются мезотрофными, существенно увеличивается роль Cyclopoida (прежде всего Copepidae), составляющих 12—30% общей массы планктона и дающих биомассу до 10 мг/м^3 .

На ст. 1460 и особенно на ст. 1461, несмотря на более глубокое положение термоклина и низкую биомассу фитопланктона ($4,1 \text{ г/м}^2$ на ст. 1461), количество зоопланктона несколько увеличивается (табл. 3) главным образом за счет крупных копепоид фильтраторов (*Undinula darwini*, *Eucalanus subtenuis*) и хетогнат. Соотношение преимущественно растительных и преимущественно плотоядных животных немного смещается в сторону увеличения доли фитофагов (табл. 2).

Мы видели, что биомасса растительного мезопланктона в районе апвеллинга, т. е. в районе формирования сообществ, уступает биомассе хищников. Это вызывает недоумение: как может существовать сообщество, где хищные формы превалируют над растительными? Однако расчет энергетического баланса и продукции различных компонентов сообщества (включая микропланктон и простейших) показывает, что, по крайней мере, в слоях максимальной концентрации планктона чистая продукция сообщества положительна (Шушкина, Кисляков, 1975).

Сообщество экваториального района восточной части Тихого океана формируется под влиянием экваториального апвеллинга, обогащающего поверхностные слои биогенными веществами и способствующего развитию фитопланктона (т. е., создающего условия для начальных этапов формирования сообщества), и течения Кромвелла, несущего с запада воду, населенную весьма зрелым сообществом с большим количеством хищников. В результате интенсивного перемешивания в зоне апвеллинга (Федоров, 1975) значительная часть популяции фитопланктона уносится из эвфотической зоны в глубины, что замедляет нарастание его биомассы в поверхностных слоях. Одновременно в поверхностные слои проникают из глубины популяции животных, принесенные течением Кромвелла. Все это оказывает глубокое воздействие на структуру и процессы формирования сообществ зоны экваториального апвеллинга. Создается единое гетерогенное сообщество, населяющее экваториальные воды Южного пассатного течения и течения Кромвелла.

Очевидно, что идеализованное представление о начальном моменте формирования системы, когда к поверхности поднимается «пустая» глубинная вода, которая лишь через некоторое время начинает «цвести» фитопланктоном, а уже затем в ней достигает расцвета растительный и еще позже хищный зоопланктон, — реализуется только в районах с очень интенсивным подъемом вод, приходящим со значительной глубины. Например, такая картина наблюдается при интенсивном апвеллинге у берегов Перу. Напротив, там, где подъем вод происходит с небольшой глубины и не столь интенсивно, а поднимающаяся вода несет в себе сравнительно зрелое сообщество, вся система уже в зоне своего формирования приобретает ряд черт, присущих более зрелому сообществу.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурков В. А. 1972 Общая циркуляция вод Тихого океана. — Тихий океан, т. 10. «Наука».
 Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1963. Распределение планктона в водах экваториальных течений Тихого океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 71.

- Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1964. Некоторые особенности распределения планктона в водах экваториальных течений Тихого и Индийского океанов.— Океанол. исслед., № 13.
- Виноградов М. Е., Крапивин В. Ф., Меншуткин В. В., Флейшман Б. С., Шушкина Э. А. 1973. Математическая модель функционирования экосистемы пелагиали тропических районов океана.— Океанология, 13, № 5.
- Воронина Н. М. 1964. Распределение макропланктона в водах экваториальных течений Тихого океана.— Океанология, 4, № 5.
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. 1971. Изучение питания массовых форм планктона тропической области Тихого океана радиоуглеродным методом.— Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука»
- Сорокин Ю. И., Суханова И. Н., Коновалова Г. В., Павельева Е. Б. 1975. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. Наст. сб.
- Тимонин А. Г. 1972. Структура пелагических сообществ. Видовое разнообразие зоопланктонных сообществ северной части Индийского океана.— Океанология, 12, № 5.
- Тимонин А. Г., Воронина Н. М. 1975. Распределение сетного зоопланктона вдоль экватора. Наст. сб.
- Федоров К. Н. 1975. Оценка скорости подъема вод на экваторе. Наст. сб.
- Флинт М. В. 1975. Трофическая структура и вертикальное распределение трофических группировок мезопланктона на экваторе (97° з. д.). Наст. сб.
- Численко Л. Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л., «Наука».
- Шушкина Э. А., Кисляков Я. 1975. Оценка продуктивности зоопланктона в экваториальной части Тихого океана и в перуанском апвеллинге. Наст. сб.
- Blackburn M. 1966. Relationships between standing crops at three successive trophic levels in the eastern tropical Pacific.— *Pacif. Sci.*, 20, N 1.
- Blackburn M., Laurs R. M., Owen R. W., Zeitzschel B. 1970. Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific.— *Mar. Biol.*, 7, N 1.
- Gueredrat J. A. 1971. Evolution d'une population de copépods dans le système des courants équatoriaux de l'Océan Pacifique. Zoogeographie, écologie et diversité spécifique.— *Mar. Biol.*, 9, N 4.
- King J. E. 1958. Variation in abundance of zooplankton and forage organisms in the central Pacific in respect to the equatorial upwelling.— *Proc. 9th Pacif. Sci. Congr.*, 9, N 16.
- King J. E., Demond J. 1953. Zooplankton abundance in the Central Pacific.— *Fish. Bull.*, U. S., 54, N 82.
- Timonin A. G. 1971. The structure of plankton communities of the Indian Ocean.— *Mar. Biol.*, 9, N 4.
- Vinogradov M. E., Menshutkin V. V., Shushkina E. A. 1972. On mathematical simulation of a pelagic ecosystem in tropical waters of the ocean.— *Mar. Biol.*, 16, N 3.

A TROPHIC CHARACTERIZATION OF PELAGIC COMMUNITIES IN THE EQUATORIAL UPWELLING

M. E. Vinogradov, T. N. Semenova

Summary

An analysis is made of the structural characteristics of mesoplankton in the upper 200 m layer of the Pacific Ocean at the Equator (95 to 160° W): changes in east-west direction in total plankton biomass and in the relationship of trophic groups are associated with the degree of maturity of the community. It is concluded that the idealistic conception of the initiation of a succession (when «empty» water is rising to the surface and only after some time a mass development begins, first of phytoplankton, then of herbivore zooplankton, and still later of predatory zooplankton) is realized only in regions with a very intensive water ascent from considerable depths. In areas where the water ascends slow and from rather shallow depth and less intensively bringing with it a relatively mature community, the whole ecosystem already reaches a definite degree of maturity at the site of its formation. Depending on the hydrological conditions and on upwelling intensity the system may be more or less mature.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК МЕЗОПЛАНКТОНА НА ЭКВАТОРЕ (97° з. д.)

М. В. Флинт

Принято считать, что пищевые взаимоотношения создают «лицо» биоценоза. Взаимоотношения эти определяются относительной численностью отдельных видов (трофических группировок) и их пространственным распределением. Изменение любого из параметров — численности или положения в пространстве — приводит к изменению роли вида (трофической группировки) в сообществе и изменению напряженности пищевых взаимоотношений, если в других звеньях сообщества не произошло компенсирующих изменений.

В пелагических сообществах существенным аспектом пространственного распределения отдельных видов (трофических группировок) следует считать их распределение по вертикали. Знание деталей вертикального распределения исследуемых групп, наряду со сведениями об их количественном соотношении, позволит более реально оценивать трофические взаимоотношения, что необходимо при построении балансовых соотношений в экосистемах. Кроме того, самостоятельный интерес представляет анализ причин, обуславливающих те или иные количественные соотношения трофических группировок, ту или иную форму их вертикального распределения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положен материал, собранный во время 17-го рейса нис «Академик Курчатов» 16—17.I 1974 г. на ст. 1454 (01°02' ю. ш., 97°03' з. д.). Сетью ДжОМ 80/113 см (капроновое сито № 38 с ячейей 0,18 мм) облавливались горизонты протяженностью по 10 м от поверхности до 100 м, затем — слои 100—150 и 150—200 м. Всего было сделано три серии — две дневных и одна ночная. В течение суток судно могло дрейфовать через воды с разной плотностью и, возможно, разным составом планктонного населения. Сравнение двух дневных серий, взятых строго в одно и то же время, позволяет в какой-то мере скомпенсировать этот эффект.

По характеру питания мезопланктонные организмы объединены в шесть групп.

1. Тонкие фильтраторы (копеподы родов *Nannocalanus*, *Canthocalanus*, *Undinula*, *Mesocyclops*, *Clausocalanus*, *Paracalanus*, *Acrocalanus*, *Calocalanus* и все Appendicularia).

2. Грубые фильтраторы (копеподы родов *Neocalanus*, *Eucalanus*, *Rhincalanus*, *Temora*, *Lucicutia* и эвфаузииды рода *Euphausia*).

3. Организмы со смешанным характером питания (копеподы родов

Euaetideus, *Aetideus*, *Gaetanus*, *Euchirella*, *Scottocalanus*, *Lophothrix*, *Scaphocalanus*, *Scolecithrix*, *Scolecithricella*, *Pleuromamma*, *Centropages*, *Pontellina*, *Acartia* все Harpacticoida и Ostracoda).

4. Сосущие хищники (копеподы родов *Heterorhabdus*, *Haloptilus*, *Au-
gaptilus* и семейств Oithonidae, Oncaidae, Corycaidae).

5. Откусывающие хищники (копеподы рода *Euchaeta* и эвфаузииды родов *Stylocheiron* и *Nematoscelis*).

6. Захватывающие хищники (все Chaetognatha).

Выделение этих группировок до некоторой степени условно, однако анализ содержимого кишечника, морфологии ротовых придатков и исследования питания с помощью C^{14} позволяют говорить о преобладании у тех или иных животных определенного типа питания (Тимонин, 1973). Кроме того, обнаруженные закономерности распределения выделенных групп в водах разной структуры (Тимонин, 1973) говорят о том, что подобное деление не следует считать чисто формальным.

Под термином «трофическая структура сообщества» мы понимаем количественные соотношения выделенных трофических групп в сообществе, вернее, в той его части, о которой можно судить по результатам сетных ловов.

Описание гидрологии района см. Бубнов, Егорихин, 1975; Федоров, 1975; Федоров и др., 1975.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА МЕЗОПЛАНКТОНА

Согласно результатам предыдущих исследований (Виноградов, Воронина, 1963; King, Demond, 1953; King, Hida, 1957) район экваториальной дивергенции Тихого океана можно считать одним из самых продуктивных в Мировом океане. Особенно это относится к зоне восточнее 150° з. д. (Виноградов, Воронина, 1963; Blackburn a. oth., 1970). Существует мнение, что в водах между 95 и 105° з. д. планктонное сообщество находится на относительно ранних стадиях развития и «стареет» по мере продвижения на запад с поверхностным дрейфовым течением (Gueredrat, 1971; Gueredrat a. oth., 1972). «Старение» связывают с ослаблением дивергенции, повышением температуры и заглублением термоклина в направлении с востока на запад вдоль экватора. Если это так, то в разных районах экватора должны прослеживаться закономерные изменения в соотношении трофических групп мезопланктона, подобные описанным А. Г. Тимониным (1969, 1973) для сообществ разной степени зрелости. На 97° з. д. можно ожидать картину, типичную для интенсивного апвеллинга. Для таких районов характерны следующие соотношения биомассы трофических группировок (Тимонин, 1969, 1973): фильтраторы — $45-55\%$ (из них грубые фильтраторы — до 90%), животные со смешанным характером питания — $10-20\%$, хищники — $\sim 30\%$ (заглатывающие хищники — $\sim 10\%$, откусывающие — 15% и сосущие — 5%). Полученные нами результаты приведены в таблице. Наблюдаемые соотношения довольно постоянны. Их небольшое изменение в ночной серии объясняется, по-видимому, подъемом в верхние слои некоторого количества крупных хетогнат и хищных эвфаузинд.

В трех сериях, днем и ночью, преобладающей по биомассе группой оказываются хищники. Такая структура характерна для сообществ олиготрофных районов (Тимонин, 1969, 1973). Доминирующая группа хищников — Chaetognatha. Если исключить их из рассмотрения, полученная картина будет напоминать каноническую: преобладают фильтраторы (70% , главным образом за счет грубых фильтраторов), хищники играют второстепенную роль (24%).

Соотношение трофических групп мезопланктона в дневных и ночных сериях
(в % от общей биомассы)

Показатель	Фильтраторы			Организмы со смешанным ха- рактером пита- ния	Хищники			
	грубые	тонкие	всего		заглатыва- ющие	откусыва- ющие	сосу- щие	всего
Серия I: 11—13 час., 16.1	24	13	37	1	48	2	12	62
Серия II: 23 час. 16.1; 01 час., 17.1	21	10	31	1	53	5	10	68
Серия III: 11—13 час. 17.1	28	9	37	1	47	4	11	62

Объяснение наблюдаемому явлению можно предложить, основываясь на данных о вертикальной структуре течений на ст. 1454 и представлениях о формировании течения Кромвелла. Верхний слой 0—15 м в этом районе занимает вода, значительная часть которой поднялась из течения Кромвелла восточнее ст. 1454. Двигаясь на запад в поверхностном дрейфовом потоке, эта вода несет и свойственное зонам дивергенций планктонное население. Глубже 15 м располагаются воды течения Кромвелла, направленного на восток. Этот поток формируется водами тропической и субтропической зон южной Пацифики и водой Межпасатного противотечения (Rotschi, 1970; Tsuchiya, 1970). На всем протяжении течения Кромвелла довольно интенсивно подсасывает периферические воды южного тропического и южного субтропического круговоротов (Кнаусс, 1966; Rotschi, 1970; Федоров и др., 1975). Благодаря большой скорости зонального переноса втянутая в поток вода может за сравнительно короткое время (пока она не поднимется в верхние слои в апвеллинге) переместиться на значительное расстояние. Согласно Кнауссу (Кнаусс, 1966), время пребывания элементарного объема воды в течении Кромвелла (t) составляет $1,5 \cdot 10^6$ сек, т. е. 18 дней). За это время выделенный объем при скорости потока — минимальная величина $30—35$ см/сек⁻¹ переместится на расстояние 600 км. К. Н. Федоров с соавторами (1975), пришел к близким результатам: $t = 5—50$ суток, а путь, который пройдет за это время элементарный объем воды при скорости 1 м/сек составляет 430—4300 км. Таким образом, пелагические животные, попавшие в течение Кромвелла, могут переноситься за сравнительно короткое время на значительное расстояние. Можно предположить, что *Chaetognatha* втянуты в поток в олиготрофных водах западнее ст. 1454. Сосредоточение основной массы планктона над стрежнем течения Кромвелла и сильно развитое на этих горизонтах турбулентное перемешивание (Бубнов, 1975) способствует проникновению *Chaetognatha* в самые поверхностные слои. К этому же приводят и активные перемещения животных. Точно так же организмы поверхностного слоя могут легко проникать в верхнюю часть течения Кромвелла.

Совершать подобные перемещения с движущимся в широтном направлении потоком, по-видимому, могут многие группы пелагических организмов. Это позволяет предположить, что мезопланктонное сообщество на экваторе (во всяком случае, в восточно-экваториальном районе) формируется двумя источниками — поверхностным дрейфовым течением и течением Кромвелла, а структура сообщества зависит от относительного значения этих источников. Постоянство соотношений биомассы отдельных трофических групп на протяжении суток позволяет говорить об относительной стабильности механизмов, поддерживающих эти соотношения.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК

Картина вертикального распределения мезопланктона в слое 0—300 м на ст. 1454 в общих чертах соответствует тому, что было известно ранее для районов подъема вод (Виноградов, 1968). Основная масса организмов сконцентрирована в слое 0—100 м. Изменения биомассы в этом слое от серии к серии невелики и могут быть объяснены, как скачками фауны и хетогнат или «пятнистостью» распределения планктона. Для ночной и двух дневных серий характерно резкое сокращение биомассы всех трофических групп на глубине 60—70 м в дневных и 100 м в ночной серии (рис. 1). Почти полное отсутствие организмов в нижележащих слоях позволяет предположить большую эффективность механизмов, вызывающих это явление. Детальные исследования распределения температуры, солености, кислорода, нитратов и фосфатов в течении Кромвелла привели к представлению, что поток стратифицирован по вертикали и эта стратификация в какой-то мере связана с разным происхождением отдельных частей потока (Montgomery, Stroup, 1962; Rotschi, 1970; Tsuchiya, 1970). Подавляющая масса планктона связана с верхней частью течения, образованной поверхностными и подповерхностными водами Северного и Южного полушарий. Населенная крайне бедно глубинная часть течения, лежащая ниже ядра, образована промежуточными водами Южного полушария.

Полученную картину вертикального распределения планктона можно рассматривать как следствие описанной вертикальной стратификации течения Кромвелла. Кнаусс (1966) высказал предположение, что подъем вод происходит только в верхней части потока, над ядром, а в нижележащих слоях вода опускается. Смена знака происходит скорее всего в ядре течения. К такому же выводу пришел Рочи (Н. Rotschi, 1973). Предложенная ими схема меридиональной циркуляции изображена на рис. 2.

Резкое снижение обилия планктона на определенной глубине можно толковать как реакцию пелагических животных на опускание вод в нижней части течения Кромвелла. Изменение от серии к серии глубины, на которой уменьшается биомасса планктона, может быть связано с тем, что ядро течения Кромвелла, т. е. место, где подъем вод сменяется их опусканием, может значительно перемещаться по вертикали (от 40 до 100 м) даже за короткие промежутки времени (Бубнов, 1975; Бубнов, Егорихина, 1975, см. наст. сб.).

Суммарная биомасса мезопланктона и трофическая структура сообщества в слое 0—100 м в целом относительно постоянны, однако внутри этого слоя от серии к серии наблюдаются значительные изменения вертикального распределения отдельных группировок. Ночью в самом верхнем слое увеличивается биомасса грубых и тонких фильтраторов и заглатывающих хищников (рис. 1, а, б, г), по-видимому, вследствие того, что часть видов, входящих в эти группы, совершают суточные миграции небольшой амплитуды. Глубже 20 м эти группировки обнаруживают крайнюю неравномерность распределения по вертикали. В соседних десятиметровых слоях биомассы грубых фильтраторов могут различаться в 5 раз, тонких фильтраторов — в 11 раз, заглатывающих хищников — в 17 раз. Форма кривых вертикального распределения этих групп значительно меняется от серии к серии. Распределение других трофических группировок — откусывающих хищников, сосущих хищников и животных со смешанным характером питания не обнаруживает таких резких изменений от слоя к слою и мало меняется в течение суток.

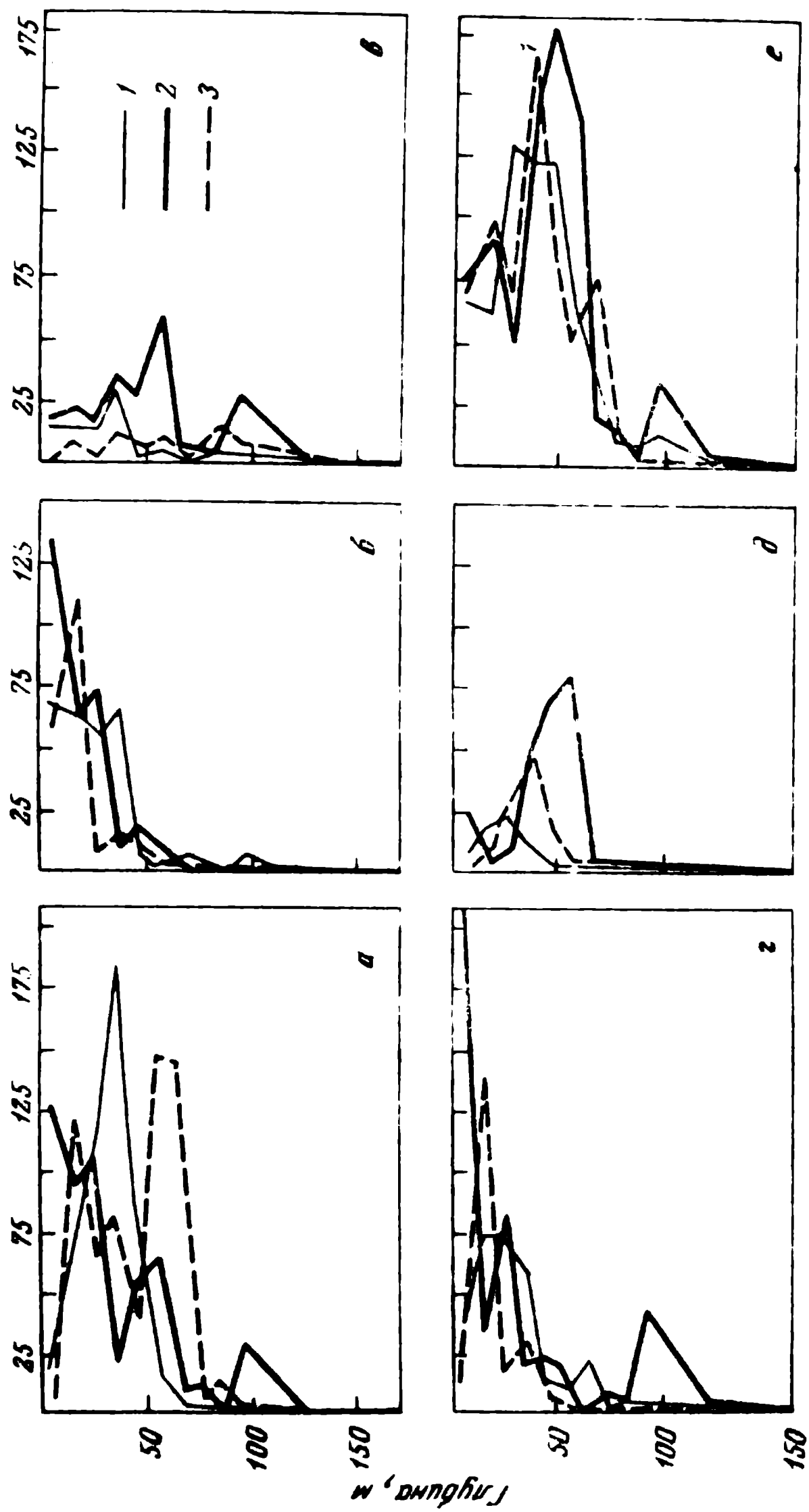
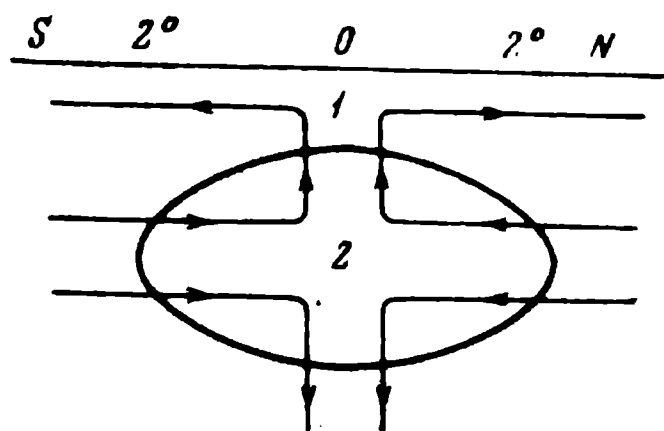


Рис. 1. Вертикальное распределение биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) трофических группировок мезопланктона: а — грубые фильтраторы; б — тонкие фильтраторы; в — виды со смешанным характером питания; г — заглатывающие хищники; д — откусывающие хищники; е — сосущие хищники; 1 — серия I; 2 — серия II; 3 — серия III; значения биомассы отнесены к средним соответствующих слоев

Рис. 2. Схема меридиональной циркуляции на экваторе, разрез по меридиану через верхний слой вод, вид с востока

1 — поверхностное дрейфовое течение; 2 — течение Кромвелла



(рис. 1, в, д). Максимум биомассы этих групп постоянно находится на глубине 30—60 м. Наш материал не дает достаточных оснований судить о механизмах, вызывающих такую неравномерность в вертикальном распределении некоторых трофических группировок.

ЛИТЕРАТУРА

- Бубнов В. А. 1975. Вертикальный турбулентный обмен в океане вблизи экватора. Наст. сб.
- Бубнов В. А., Егоришин В. Д. 1975. Структура течений на экваторе в восточной части Тихого океана. Наст. сб.
- Виноградов М. Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., «Наука».
- Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1963. Распределение планктона в водах экваториальных течений Тихого океана. I. Распределение биомассы планктона и горизонтальное распространение некоторых видов.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 21.
- Тимонин А. Г. 1969. Структура пелагических сообществ. Количественное соотношение различных трофических группировок планктона в фронтальных зонах тропической области океана.— Океанология, 9, № 5.
- Тимонин А. Г. 1973. Структура пелагических сообществ. Трофическая структура зоопланктонных сообществ северной части Индийского океана.— Океанология, 13, № 1.
- Федоров К. Н. 1975. Оценка скорости подъема вод на экваторе. Наст. сб.
- Федоров К. Н., Прохоров В. И., Бубнов В. А. 1975. Термохалинная мезоструктура экваториальной системы течений в восточной половине Тихого океана. Наст. сб.
- Blackburn M., Laurs R. M., Owen R. W., Zeitschel B. 1970. Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific.— Mar. Biol., 7, N 1.
- Gueredrat J. A. 1971. Evolution d'une population de copépods dans le système des courants équatoriaux de l'Océan Pacifique. Zoogeographie, écologie et diversité spécifique.— Mar. Biol., 9, N 4.
- Gueredrat J. A., Grandperrin R., Roger C. 1972. Diversité spécifique dans le Pacifique équatorial: évolution de l'écosystème.— Cah. ORSTOM., sér. Océanogr., 10, N 1.
- King J. E., Demond J. 1953. Zooplankton abundance in the central Pacific.— Fish Bull. U. S., 54, N 82.
- King J. E., Hida T. S. 1957. Zooplankton abundance in the central Pacific. P. II.— Fish. Bull., U. S., 57, N 118.
- Knauss J. A. 1966. Further measurements and observations on the Cromwell Current.— J. Mar. Res., 24, N 2.
- Montgomery R. B., Stroup E. D. 1962. Equatorial waters and currents at 150° W in July-August 1952.— John Hopkins Oceanogr. Studies, N 1.
- Rotschi H. 1970. Variations of equatorial currents.— Scientific exploration of the South Pacific. Washington.
- Rotschi H. 1973. Hydrology at 170° E in the South Pacific.— Oceanography of the South Pacific, 1972. Wellington.
- Tsuchiya M. 1970. Equatorial circulation of the South Pacific.— Scientific exploration of the South Pacific. Washington.

**TROPHIC STRUCTURE AND VERTICAL DISTRIBUTION
OF TROPHIC GROUPS
OF MESOPLANKTON AT THE EQUATOR (97° W)**

M. V. Flint

S u m m a r y

Plankton was collected with a JOM net at 10 *m* intervals from the surface to 100 *m*, and thereafter in the 100—150 and 150—200 *m* layers at station 1454 in the Eastern Pacific (01°02' S, 97°05' W) in a zone of well expressed water ascent. In the mesoplankton predators, mainly Chaetognatha, were dominating (62 to 68%), filter-feeders accounted for 31—37%, species with a mixed type of feeding for 1%. This picture differs from that earlier known for areas of upwelling. This difference is probably explained by an inflow of plankton organism carried with the Cromwell Current from the oligotrophic regions of the west. A characteristic feature of the distribution of all trophic groups is a sharp decrease in biomass in depths of 60—100 *m*, caused either by a different origin of the upper and lower parts of the Cromwell Current, or by the response of plankton organisms to the change of the sign of vertical transport from positive (upward) to a negative (downward) in the core of the current. During the night hours the biomass of coarse and fine filter-feeders and swallowing predators increases considerably in the uppermost water layers probably due to diel vertical migrations of some of species composing these groups.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ МИКРОРАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ТРОПИЧЕСКОЙ ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКЕ

А. Г. Тимонин

Детальные исследования распределения океанического планктона представляют в настоящее время особый интерес. При энергетическом и структурном подходе к исследованию экосистем пелагиали необходимы детальные представления о пространственном распределении организмов (Виноградов, 1971). Обнаружение в тропических районах океана резко выраженной стратификации планктонных сообществ (Виноградов, Гительзон, Сорокин, 1971) требует мелкомасштабного изучения вертикального распределения планктона, так как при стандартных методах сбора не удастся получить достаточно подробной картины его распределения ввиду того, что сеть при одном лове может пройти через узкие слои высоких и низких концентраций планктона (Тимонин, 1975). Для получения детализованной картины распределения планктона и влияния на него различных факторов целесообразно рассматривать распределение отдельных групп и видов пелагических организмов, собранных по возможно более дробным слоям. Наш материал, собранный по 10-метровым «микрослоям» с 3-часовыми интервалами в течение суток, открывает для этого достаточно широкие возможности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал был собран во время 50-го рейса нис «Витязь» в июле 1971 г. в экваториальном районе западной части Тихого океана (ст. 6493, 13° с. ш., 140° в. д.). Лов планктона производили сетью ДжОМ 80/113 см из сита № 38 в течение суток с интервалом между сериями в 3 часа. Пробы брали по 10-метровым слоям до глубины 150 м, далее по слоям 150—200, 200—300, 300—400, 400—500 м. Обработана 171 проба из 9 серий. В подавляющем большинстве проб материал просматривался тотально и только в очень богатых пробах просчитывалась 1/5 или 1/10 часть.

Станция выполнена в олиготрофных водах Северного пассатного течения. Наибольший градиент температуры отмечен на глубинах 150—200 м. Верхний перемешанный слой простирается до 50—80 м, но вертикальное распределение биогенов однородно во всем верхнем 150-метровом слое (Виноградов, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В пробах обнаружено 118 таксонов зоопланктона. Мы рассмотрим распределение только 26 видов, так как остальные представлены незначительным числом особей или встречаются в небольшом числе проб.

Neocalanus gracilis Dana распределен во всем исследованном слое до

500 м. Максимальные концентрации отмечены в дневные часы в слое 150—300 м, к ночи они перемещаются в слой 0—150 м.

Undinula darwini Lubbock (рис. 1). Диапазон обитания 0—140 м. В дневное время основная часть популяции держится в узком слое 70—80 м, ночью перемещается в поверхностный слой 0—30 м. Вечером и утром популяция сильно растянута по вертикали.

Nannocalanus minor Claus (рис. 1) встречен в основном в слое 0—200 м, глубже отмечены лишь единичные экземпляры. Днем рачки концентрируются в слое 140—200 м, ночью и вечером популяция довольно равномерно распределена в слое 0—100 м, утром — 50—200 м.

Eucalanus subtennis Giesbrecht. Немногочисленные взрослые и копеподитные стадии этого вида обнаружены только в дневных ловах в слое 300—400 м.

Rhincalanus cornutus Dana отмечен только в слое 300—400 м в утренних и дневных сериях в небольшом числе экземпляров.

Acrocalanus gracilis Giesbrecht не встречен глубже 40 м. Максимальные концентрации вида в разное время суток отмечены в слоях 0—10, 10—20, 20—30 м, закономерных суточных миграций не прослеживается.

A. longicornis Giesbrecht обнаружен в слое 0—120 м. Максимальные концентрации днем сосредоточены в слое 40—60 м, ночью 0—40 м.

A. monachus Giesbrecht распространен до глубин 120 м и практически не встречается в поверхностном слое 0—20 м. Максимальные концентрации в течение суток не закономерно перемещаются в диапазоне глубин 30—110 м.

Calocalanus pavo Dana встречается от поверхности до глубины 90 м. Утром рачки довольно равномерно распределены в слое 20—70 м, днем концентрируются в слое 30—40 м, ночью — в слое 0—30 м.

Clausocalanus furcatus Brady (см. ниже рис. 3) обитает в диапазоне глубин 0—120 м. Утром максимальные концентрации ограничены слоем 20—60 м, ночью рачки мигрируют к поверхности и концентрируются в слое 0—40 м. В дневные часы распределение характеризуется двухмаксимумной структурой: высокие концентрации на 20—60 и 90—120 м разделены слоями, где рачки обнаружены в незначительном количестве.

C. minor Sewell (см. ниже рис. 3) распределен в слое 0—200 м. В дневные часы рачки концентрируются на глубинах 100—130 м, остальное время суток популяция растянута по вертикали: утром в слое 30—120 м, ночью 0—70 м.

Euchaeta marina Prestandrea (рис. 2) встречена преимущественно в слое 0—200 м. Днем основная часть популяции ограничена слоем 140—200 м, ночью довольно равномерно растянута в слое 0—150 м. Суточные вертикальные миграции отчетливо выражены у разных возрастных стадий.

Scolecithrix danae Lubbock обнаружен от поверхности до глубины 140 м. Утром и днем рачки довольно равномерно распределены в слое 40—130 м, ночью концентрируются на глубине 0—50 м.

Pleuromamma abdominalis Lubbock распределена в диапазоне глубин 0—500 м и, очевидно, глубже, так как высокие концентрации отмечены и на 400—500 м. В светлое время суток рачки отсутствуют выше 300 м, максимум — на 300—500 м, ночью он перемещается в слой 0—150 м. Опускание начинается после полуночи и к 6 час все особи обнаружены только глубже 300 м.

P. borealis Fagga в дневные часы не встречена в поверхностном слое 0—200 м, максимум приурочен к 300—400 м. Ночная миграция приводит к перемещению большей части особей в слой 0—150 м с образованием максимума на глубине 60—80 м.

P. gracilis Claus днем также обнаружена только глубже 400 м, ночью поднимается в поверхностные воды и концентрируется в узком слое 30—50 м.

P. xiphias Giesbrecht распределена сходно с *P. abdominalis*. Дневной максимум расположен в слое 400—500 м, ночью рачки поднимаются в слой 0—200 м и образуют максимальные концентрации на глубинах 70—150 м.

Lucicutia flavicornis Claus (см. рис. 1) отмечена в слое 0—400 м. Распределение характеризуется значительной растянутостью по вертикали в любое время суток. Слабо выраженный максимум концентрации перемещается с глубин 150—200 м днем в слой 30—100 м ночью.

Haloptilus longicornis Claus встречен только глубже 130 м. Суточных миграций не прослеживается, максимальные концентрации отмечены в диапазоне глубин 150—400 м.

Candacia aethiopica Dana (см. рис. 1) обнаружена преимущественно в слое 0—60 м, единичные особи отмечены до 140 м. Закономерных суточных перемещений вид не совершает, в разное время суток максимальные концентрации отмечены в слоях от 0—10 до 20—30 м, в полночь — в слое 50—60 м.

C. bispinosa Claus. Рачки встречены главным образом в слое 70—200 м. Максимум концентрации незакономерно перемещается в течение суток на глубинах 100—150 м.

C. truncata Dana. В дневные часы вид локализуется на глубинах 70—90 м, остальное время суток обитает в более широком диапазоне — 10—150 м; максимум в ночные часы — в слое 30—50 м.

Acartia negligens Dana (рис. 1) распределена преимущественно в слое 0—90 м. Утром и днем популяция довольно равномерно распределена в слое 10—90 м, ночью концентрируется на глубинах 0—30 м.

Sagitta enflata Grassi. Вид встречен в диапазоне глубин 0—300 м. В течение суток положение слоя максимальных скоплений незакономерно меняется от 50 до 150 м, часто наблюдается двухмаксимумная структура распределения.

Euphausia brevis Hansen — активно мигрирующий рачок, в дневные часы обнаружен на глубинах 300—500 м, но обитает, очевидно, и глубже. Ночью популяция перемещается в поверхностные воды и образует максимум в слое 0—50 м.

E. tenera Hansen также не отмечена в дневное время выше 200—300 м. Ночью мигрирует в поверхностный слой 0—200 м и образует максимальные скопления на глубинах 50—70 м.

В большинстве случаев наши данные по микрораспределению видов в центральных водах хорошо подтверждают результаты предыдущих исследований (Гейнрих, 1960; Виноградов, Воронина, 1964) и укладываются в рамки предложенной М. И. Виноградовым (1968) классификации вертикального распределения тропического планктона. Однако, наши данные существенно детализируют эту картину и вносят некоторые изменения и дополнения в характеристики распределения ряда видов. Так, максимальная концентрация *Candacia aethiopica* не всегда приурочена к слою 0—25 м, как считается, а в разное время суток может находиться в любом слое от 0—10 до 40—50 м. *Acartia negligens*, относимая к обитателям слоя 0—200 м, в любое время суток встречена только в слое 0—100 м. *Clausocalanus furcatus* бывает наиболее многочислен не только в поверхностных слоях 0—25 или 25—50 м, но образует устойчивый максимум в слое 100—120 м. Максимум численности *Euchaeta marina* в течение суток не приурочен постоянно к верхнему слою, а смещается в дневное время до глубины 150 м. Приведенные примеры, число

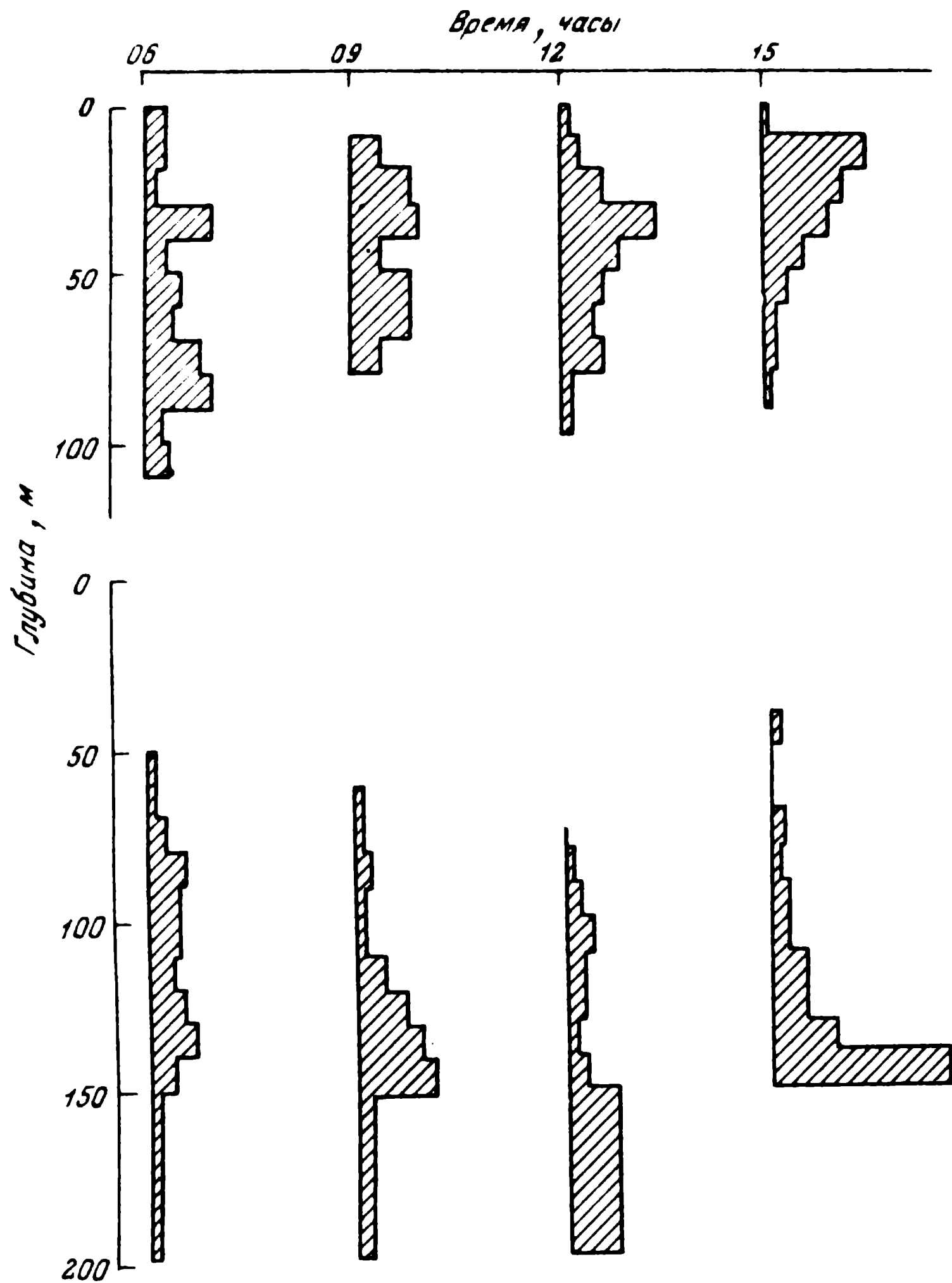
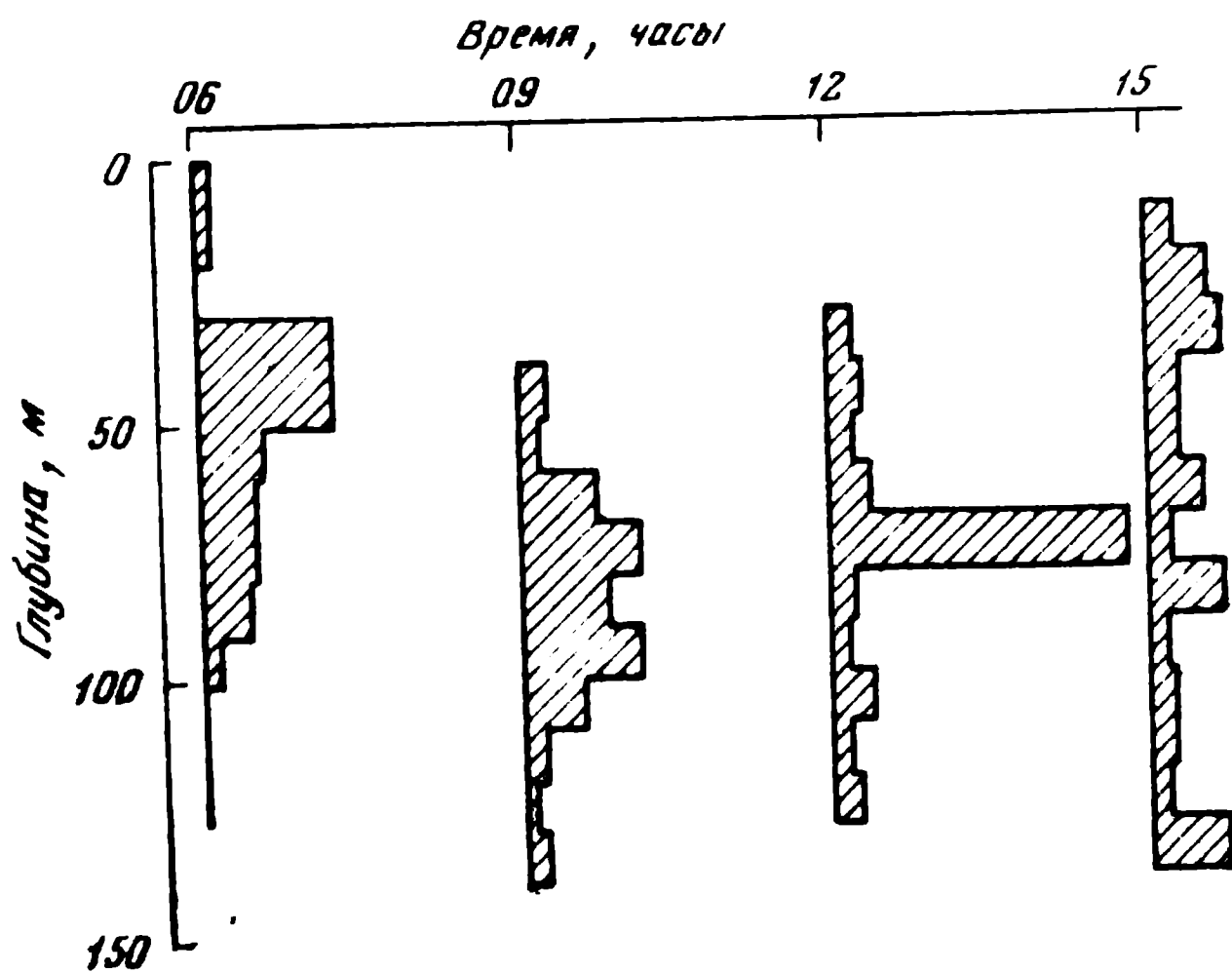
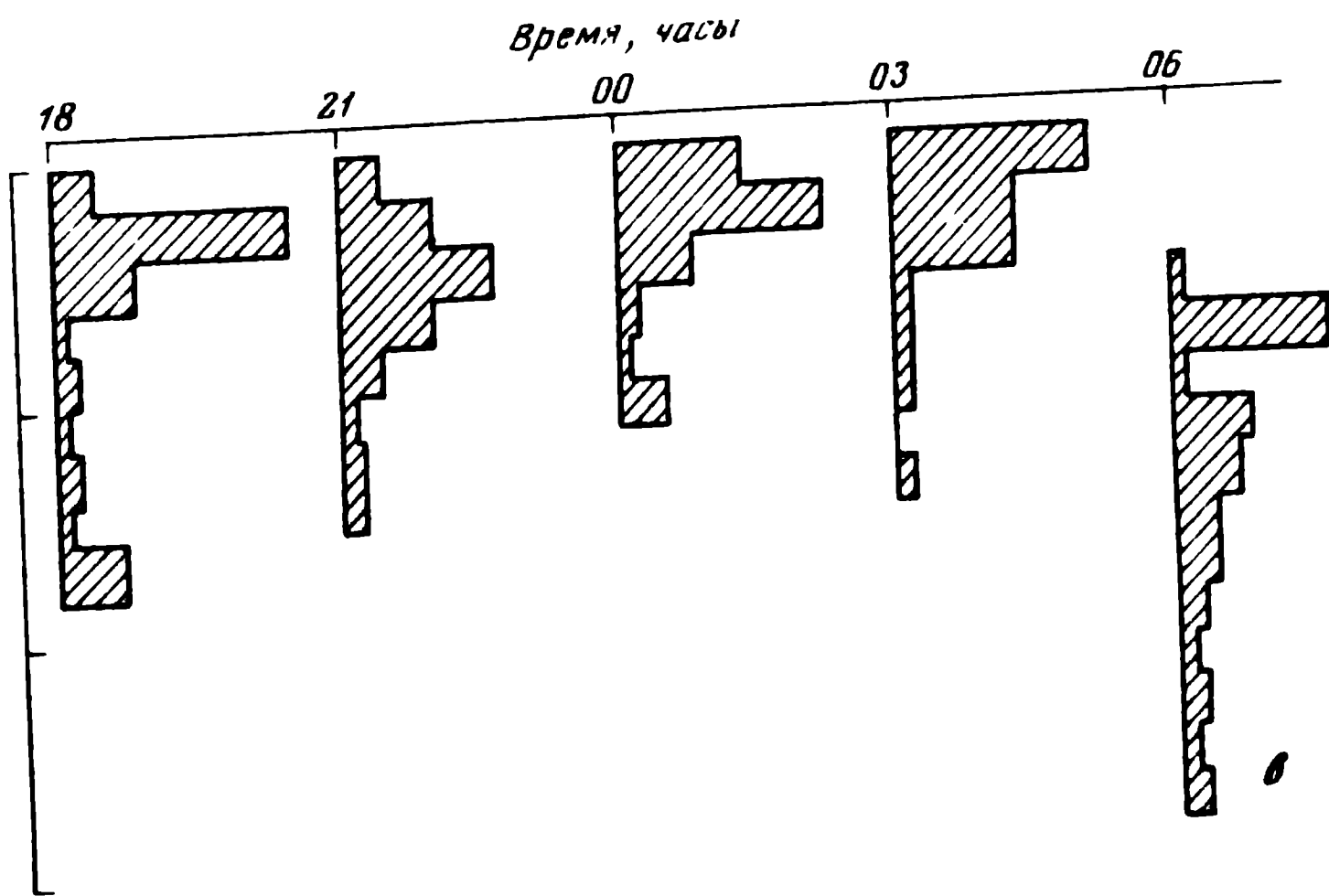
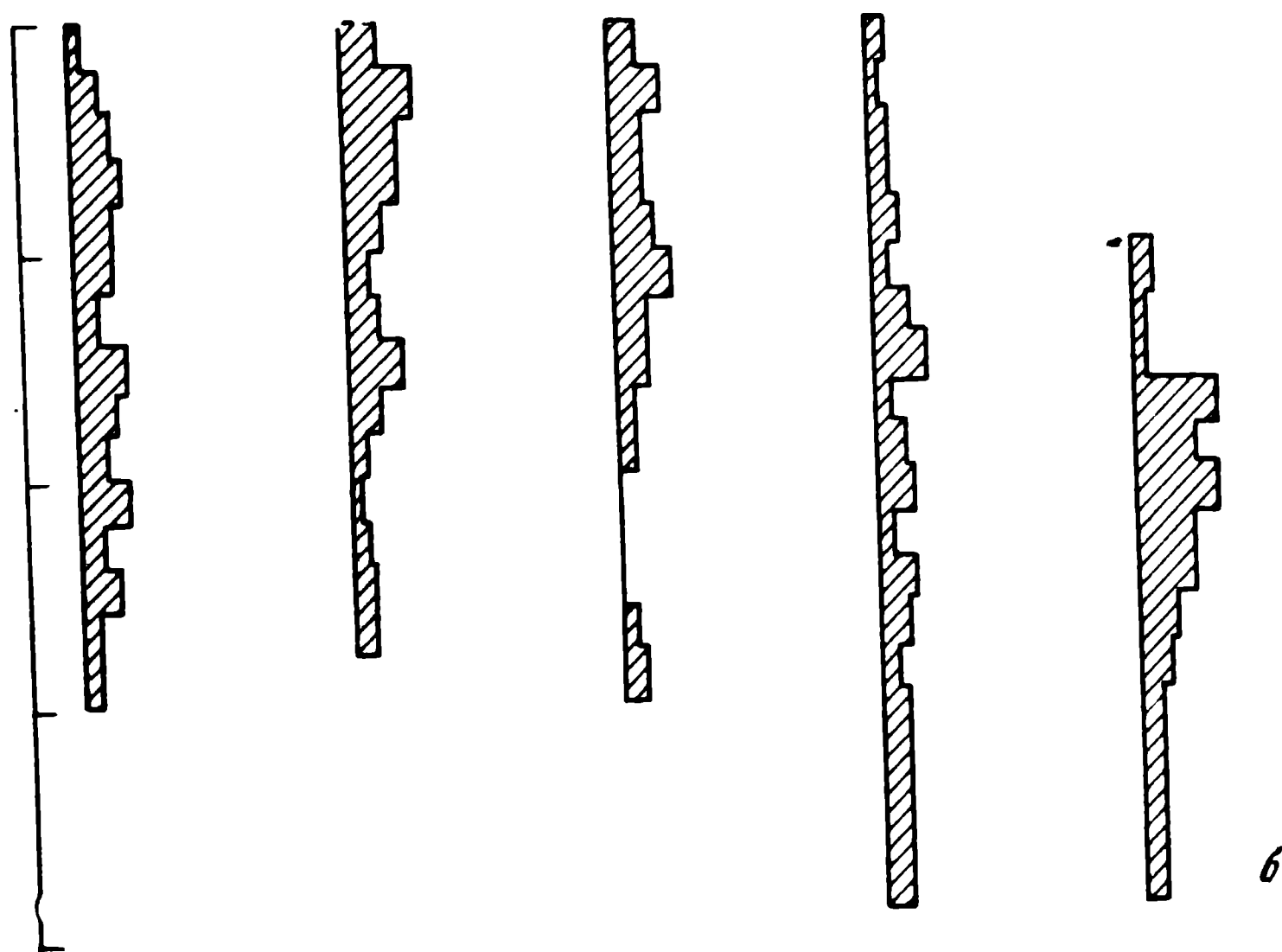
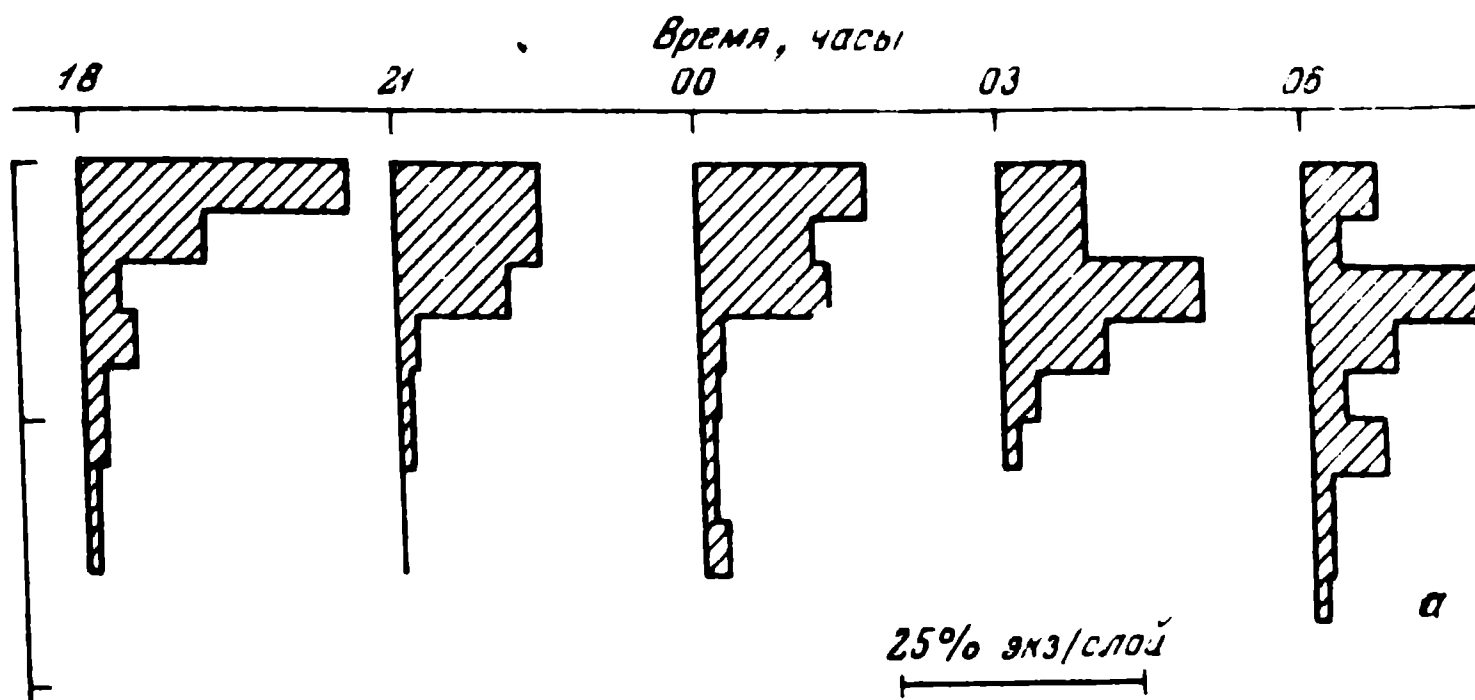


Рис. 1. Суточные изменения вертикального распределения планктонных копепоид

а — *Acartia negligens*,
 б — *Nannocalanus minor*,
 в — *Undinula darwini*,
 г — *Lucicutia flauicornis*,
 д — *Candacia aethiopica*





которых можно увеличить, показывают преимущество дробных по-
слойных микросборов для уточнения представлений о вертикальном рас-
пределении видов.

Существенный интерес представляет изменение характера распреде-
ления видов в течение суток. Для исследованных видов можно выделить
несколько типов вертикального распределения. Для первого типа харак-
терна растянутость по вертикали днем и концентрация в довольно уз-
ких слоях ночью: *N. gracilis*, *C. pavo*, *C. furcatus*, *A. monachus*, *A. negli-
gens*. Характерное для этой группировки перераспределение в течение
суток видно на примере *A. negligens* (рис. 1). Утром и днем высокие кон-
центрации рачков отмечены в слое 0—90 м. Миграция вверх начинается

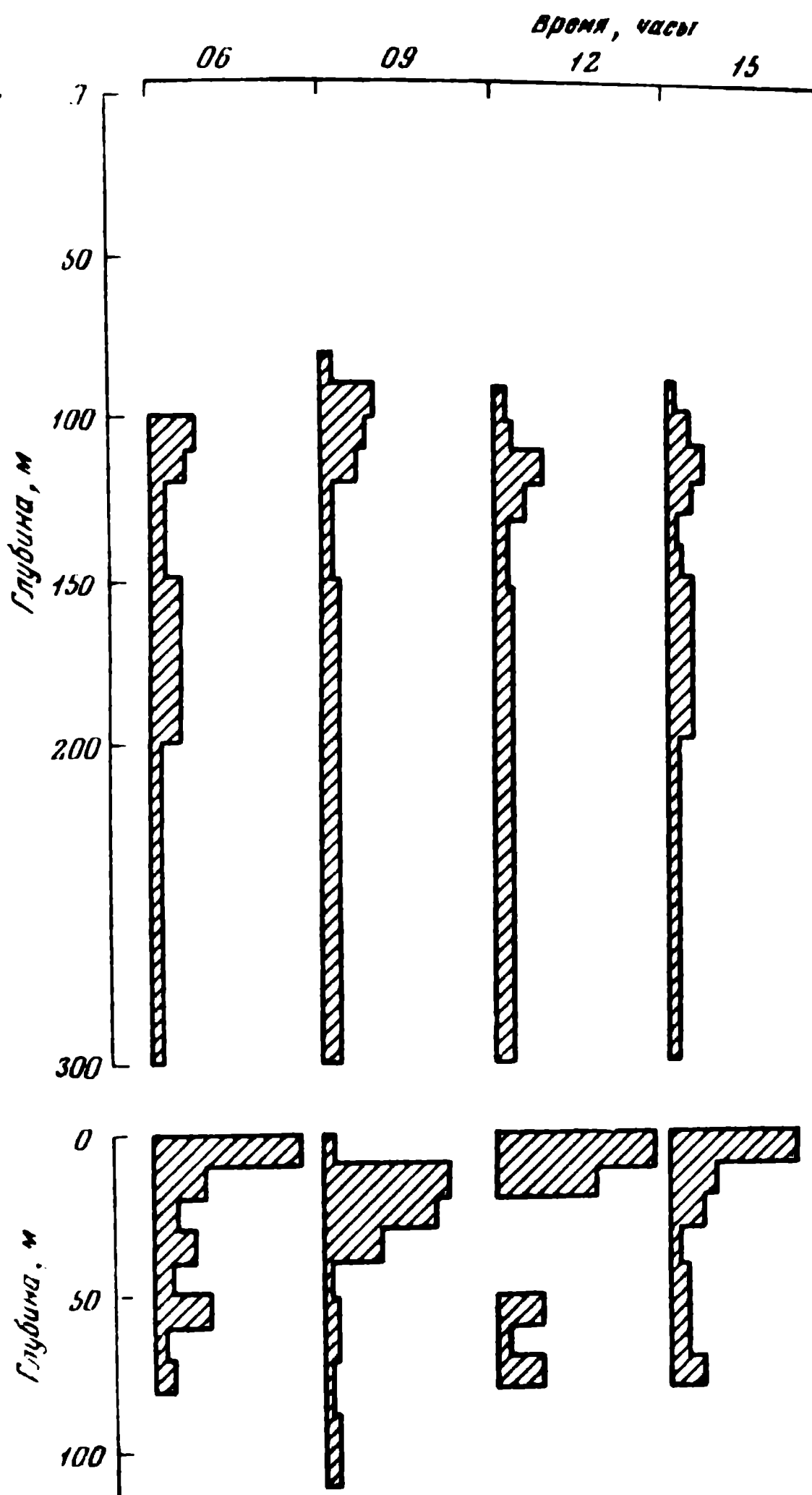
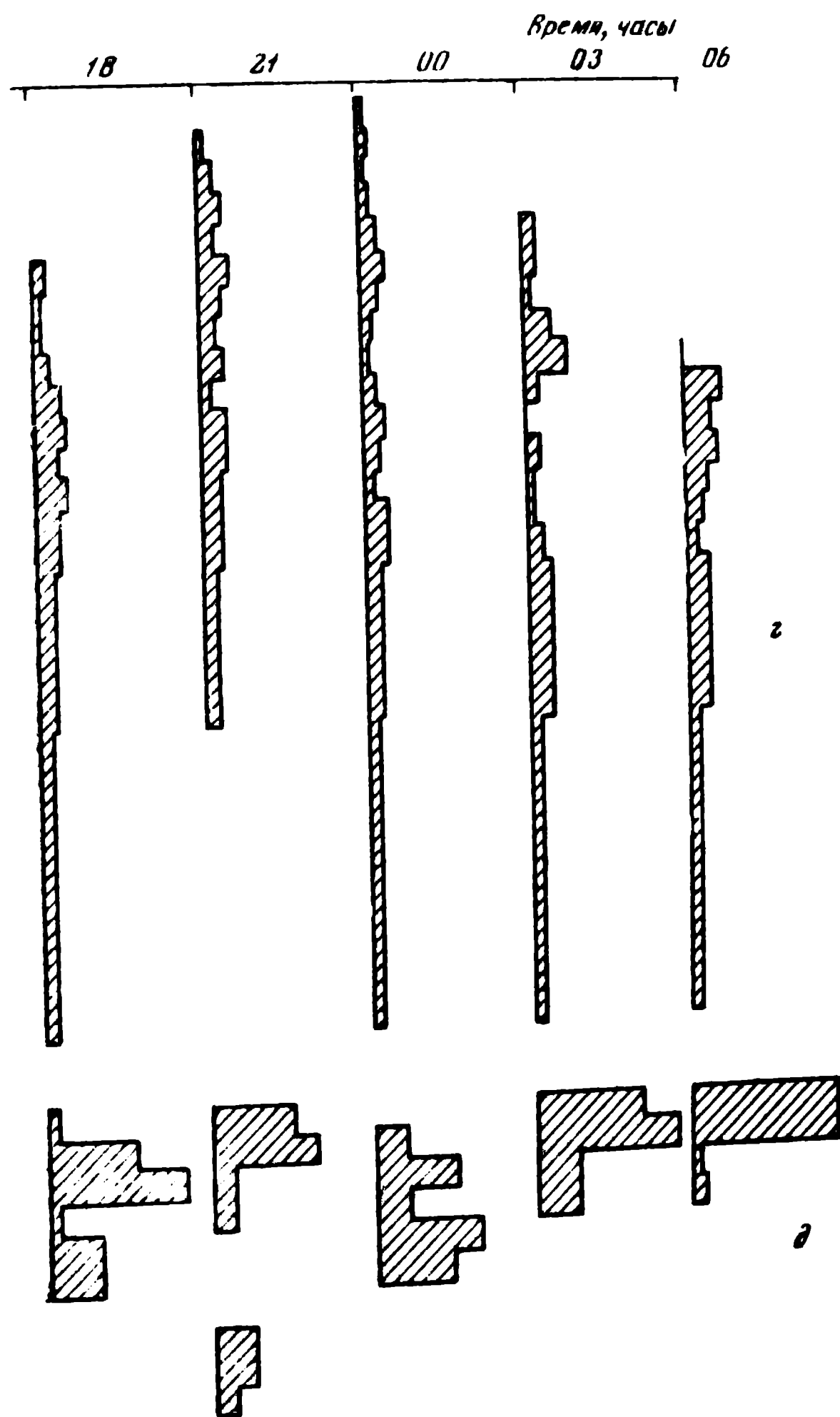


Рис. 1 (продолжение)

в 15 час, к 18 час большая часть рачков заканчивает подъем и концентрируется в слое 0—30 м. Такое распределение сохраняется всю ночь и только с 3 час рачки начинают покидать самые верхние слои, и максимум их численности перемещается в слой 20—30 м. Аналогично ведет себя *N. gracilis*, только диапазон его вертикальных перемещений гораздо больше. Днем популяция довольно равномерно растянута в слое 150—500 м, максимум численности расположен в слое 200—300 м. Резкий подъем особей можно заметить только в 18 час, когда практически все рачки оказываются в слое 0—150 м; к полуночи они концентрируются на глубине 10—40 м. Опускание начинается в 3 час утра, когда максимум перемещается в слой 20—80 м. Следует особо отметить *C. furcatus*,



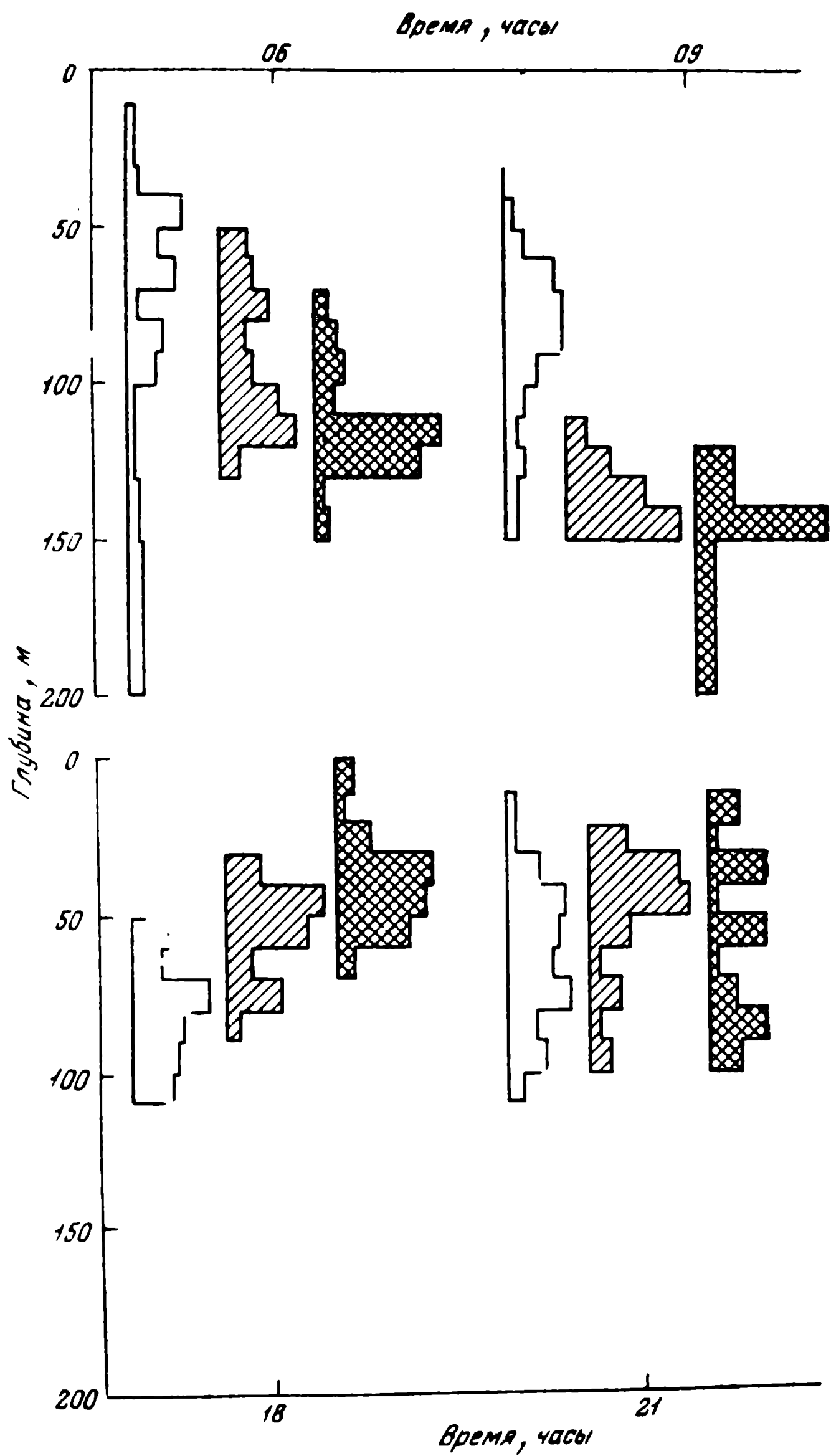
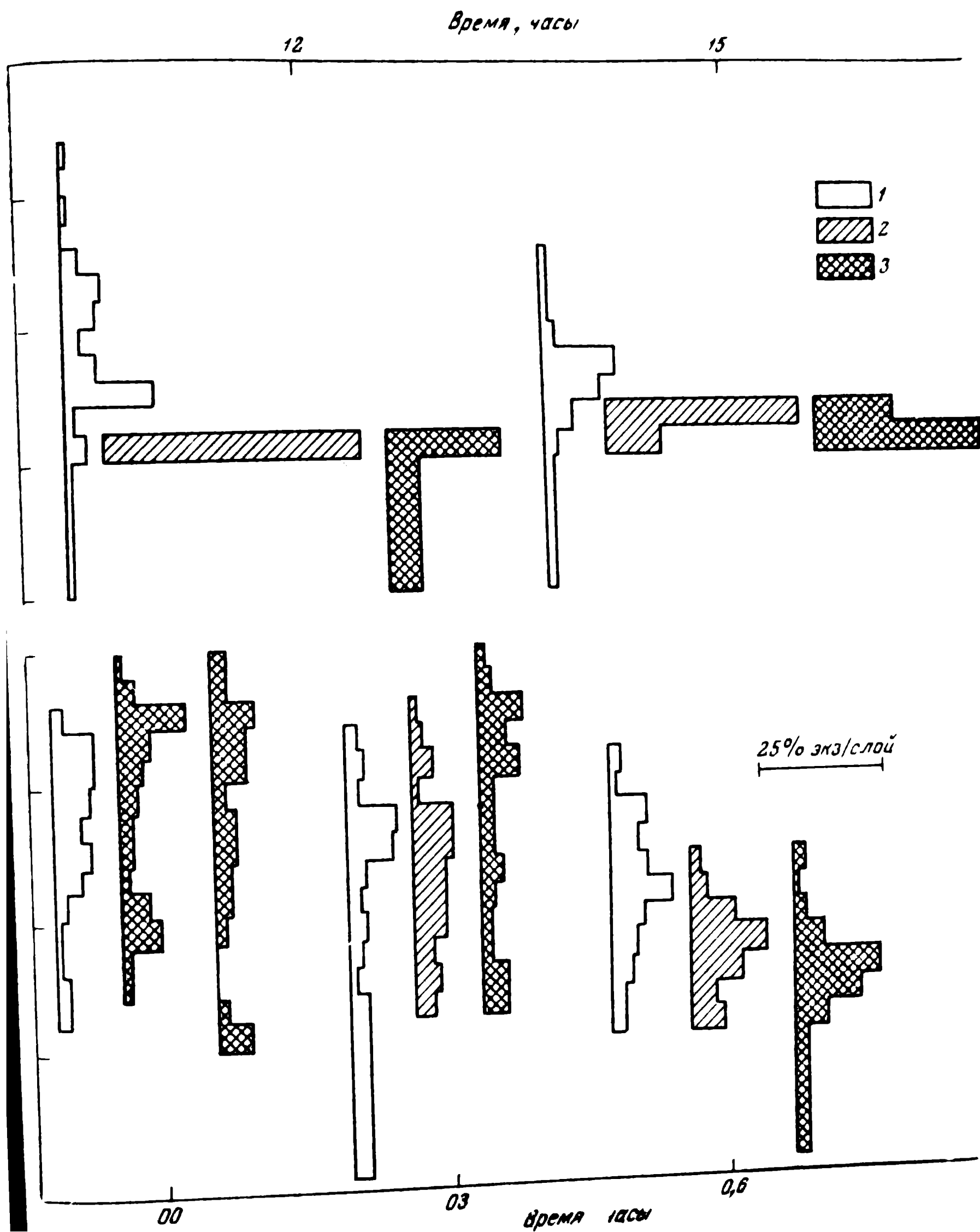


Рис. 2. Суточные изменения вертикального распределения разных возрастных стадий *Euchaeta marina*
1 — копепоиды III+IV стадий; 2 — копепоиды V стадии; 3 — взрослые особи



который с 21 до 3 час концентрируется в слое 0—40 м, днем же образует двухмаксимумную структуру с высокой плотностью популяций на глубине 0—40 и 90—120 м.

Второй тип распределения: популяции, в противоположность первому типу, растянуты по вертикали ночью, а днем сосредоточены в узких слоях воды: *N. minor*, *C. minor*, *E. marina*, *C. bispinosa*, *C. truncata*. *N. minor* (см. рис. 1) днем концентрируется в слое 130—200 м, а ночью равномерно распределен во всем 200-метровом слое. Еще четче такой характер распределения выражен у V копепоидитной стадии *E. marina*: в полдень все рачки удивительно четко локализованы в слое 140—150 м, ночью же равномерно распределены от поверхности до 140 м (см. рис. 2).

Представителем 3-го типа распределения может служить *Undinula darwini*. Этот вид (см. рис. 1) образует плотные концентрации в узких слоях днем (70—80 м) и ночью (0—30 м), в вечерние же и утренние часы популяция довольно равномерно распределена в слое 10—100 м.

К четвертому типу мы относим *A. longicornis*, *S. danae*, *L. flavicornis*, *S. enflata*, для которых характерно рассредоточение популяции в довольно протяженном столбе воды в течение всех суток. *L. flavicornis* (см. рис. 1) в светлое время суток обитает в слое 100—300 м, в полночь поднимается в слой 0—150 м. *S. enflata* не совершает суточных миграций и довольно равномерно распределена в слое 0—200 м.

Для *A. gracilis* и *C. aethiopica* (пятый тип распределения) характерна постоянная приуроченность к узким поверхностным слоям, независимо от времени суток (см. рис. 1). Суточных миграций у них не прослеживается, диапазон колебаний положения максимумов не превышает 30—40 м.

О характере суточного перераспределения по вертикали таких активных мигрантов, как виды родов *Pleuromamma*, а также *Euphausia brevis* и *E. tenera* трудно высказаться определенно, так как нижние границы их дневного обитания лежат глубже предела наших ловов. Однако концентрация этих видов в ночные часы в относительно узких слоях позволяет предположительно отнести их к первому типу.

При изучении суточных вертикальных миграций планктеров особенно важно, по возможности, рассматривать вертикальное распределение разных возрастных стадий. Наши материалы позволяют рассмотреть распределение возрастных групп *E. marina*: копепоидиты III+IV стадий, копепоидиты V стадии, взрослые особи (см. рис. 2). Этот вид характеризуется растянутостью популяции по вертикали в ночные часы и локализацией в узких слоях днем, однако разные стадии распределены по-разному. III—IV копепоидитные стадии характеризуются наибольшей растянутостью по вертикали. Утром гемипопуляция¹ расположена ближе всего к поверхности, максимум отмечен в слое 40—70 м, выше слоев максимальных концентраций более взрослых особей. Дневное опускание рачков приводит к заглублению максимума до 110—120 м в 12—15 час. Границы вертикального распределения при этом незначительно сужаются. Подъем рачков, начинающийся с 16—17 час, сразу же приводит к рассредоточению высоких концентраций в слое 50—100 м. С 21—22 до 0—1 час наибольшие концентрации находятся ближе всего к поверхности, в слое 30—80 м. Миграции характеризуются небольшой скоростью и малой амплитудой. К 18 час V копепоидиты и взрослые рачки, находившиеся днем глубже копепоидитов III—IV стадий, обгоняют их и держатся выше. К 3 час копепоидиты III и IV начинают опускаться

¹ Термин «гемипопуляция» употреблен вслед за Н. М. Ворониной (1970) для обозначения одновозрастной части популяции.

вглубь, взрослые особи в это время еще не начинали опускание. Однако малая скорость опускания III—IV стадий и высокая скорость миграций взрослых особей приводит к тому, что к 6—7 час популяция распределяется закономерным образом: чем рачки взрослее, тем глубже концентрируется их основная масса. Гемипопуляция V стадии *E. marina* утром растянута по вертикали в меньшей степени. Дневное опускание выражено очень четко и максимально в 12 час, когда все особи концентрируются в слое 140—150 м. Миграция вверх, начинающаяся после 15 час, характеризуется большей, по сравнению с III—IV копеподитными стадиями скоростью и большей амплитудой, в результате максимум численности V стадии оказывается ближе к поверхности, чем у более молодых рачков. Опускание начинается после полуночи и к 3 час они уже догоняют, а к 6 час перегоняют копеподитов III—IV стадий. Взрослые особи перемещаются в течение суток аналогично, только скорости их миграций выше, чем у копеподитов, и они обгоняют неполовозрелых по пути вверх и вниз.

Полученные нами результаты хорошо соответствуют данным Ю. А. Рудякова (1971), который на разных размерных группах остракоды *Cypridina sinuosa* показал, что скорости погружения и подъема увеличиваются с возрастом, и в течение суток взрослые особи постоянно обгоняют молодых.

Важнейший аспект вертикального распределения планктона — взаимораспределение экологически сходных видов и связанные с ним представления о конкурентных отношениях, слоях доминирования и т. д. На основании сравнения таких параметров, как «ядро популяции», «слой максимальной концентрации», «слой доминирования»... более или менее хорошо выраженные картины смены слоев доминирования экологически сходных видов (Виноградов, 1968; Гейнрих, 1957) интерпретируются как возникшие вследствие их конкурентных взаимоотношений. На основе «ступенчатости» распределения ядер видов, родов и даже семейств тропических ракообразных делается, например, вывод, что «*Cyclopoida*, как и все планктонные животные, подчиняются в своем распределении принципу конкурентного исключения, [который] проявляется в расхождении по глубине обитания ядер популяций» (Цалкина, 1971, стр. 211). Справедливо подчеркивается, что «изучение слоев доминирования... требует специальных методов лова со строгой дифференциацией по глубине, которые позволили бы изучить «микрослоистость» распределения планктона» (Виноградов, 1968; стр. 237). Полученные нами данные по микро-распределению выявляют более детальную, чем была получена ранее, картину распределения видов и, нам кажется, позволяют коснуться этого вопроса.

Рассмотрим вертикальное микрораспределение в разное время суток *U. darwini*, *N. minor*, *C. furcatus*, *C. minor*. Эти виды экологически сходны, особенно попарно (Тимонин, 1970). Все они являются тонкими фильтраторами, размеры тела взрослых рачков различаются незначительно (соответственно 2,0; 1,7; 1,2; 1,2 мм). Их распределение (рис. 3) характеризуется сильной неравномерностью, постоянным перераспределением в течение суток и изменением взаимного положения максимумов в процессе миграций. Рассредоточение популяций по вертикали максимально в дневные часы, меньше утром и минимально вечером и ночью. Максимальные концентрации всех четырех видов с 18 до 3 час, как раз тогда, когда происходит интенсивное питание рачков, отмечены в узком поверхностном слое, разобщения видов по вертикали, отмеченного ранее для тропиков (Виноградов, 1968; Цалкина, 1971), не наблюдается. Согласно же распространенному взгляду, конкурентное исключение видов должно

определяться в основном сходством спектров питания. На наш взгляд в планктоне тропических поверхностных вод трудно ожидать хорошо выраженного чередования слоев доминирования, так как в верхнем слое 0—100, 0—200 м обитает много видов планктеров со сходными спектрами питания и для разоб- щения по вертикали им просто не хватило бы места даже в случае постоянного в течение суток распределения. Учитывая же высокую интенсивность вертикальных миграций в тропиках (Виноградов, 1968) говорить о стабильном существовании слоев доминирования в течение суток тем более трудно. Приводимый для сравнения материал по бореальным районам, где число видов невелико (Виноградов, 1968), вряд ли может быть широко экстраполирован, а оперировать для аргументации списком видов и порядком мест, занимаемых в том или ином слое экологически не всегда сходными видами (Гейнрих, 1957), недостаточно.

Говоря о вертикальном распределении видов, мы намеренно не пользовались методом выделения ядер популяций или слоев максимальных концентраций (Moore, O'Berry, 1957). Конечно, оперирование понятием ядра популяций в принципе удобно, показательно, не загромождаст картину деталями фактического распределения и иногда очень хорошо схематизирует основные закономерности вертикального распределения видов в высоких и низких широтах и в водах разного типа (Виноградов, 1968; Воронина, 1972). Однако при интерпретации экологических взаимоотношений планктеров использование такого критерия может создать неверное представление о реально существующей картине.

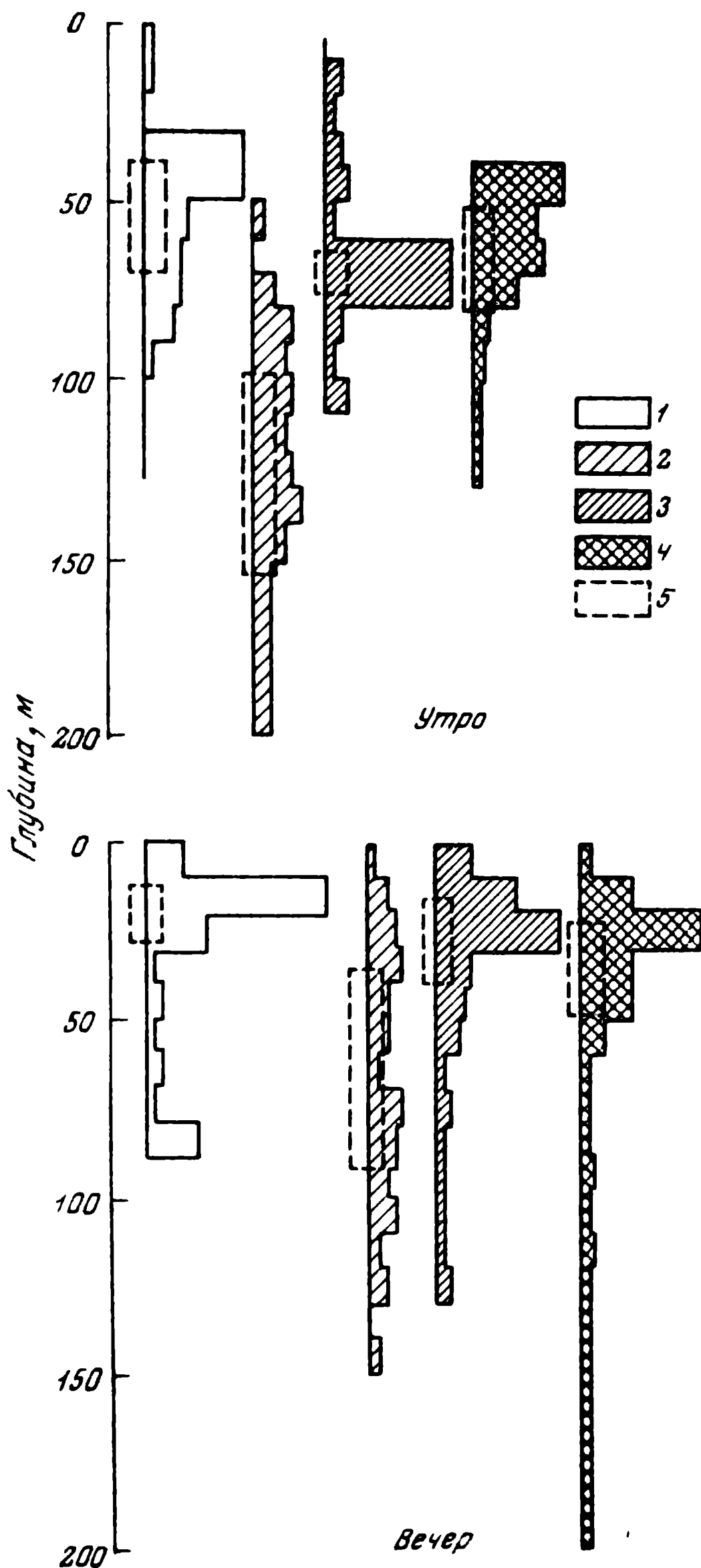
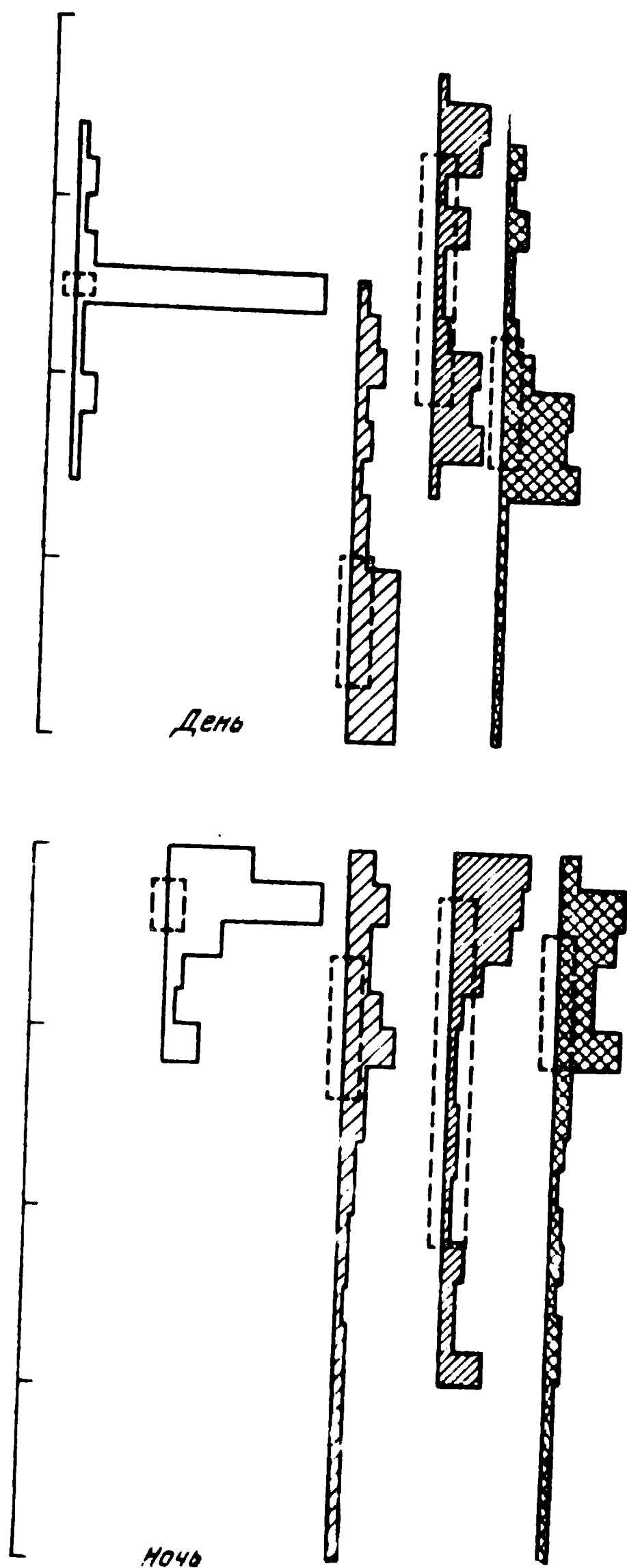


Рис. 3. Вертикальное распределение в течение суток массовых видов копепод-фильтраторов
1 — *Undinula darwini*; 2 — *Nauplocalanus minor*; 3 — *Clausocalanus furcatus*; 4 — *Clausocalanus minor*; 5 — положение ядер популяций



На рис. 3 показаны положения ядер популяций нескольких видов, рассчитанные по методу Мура и О'Берри (Моге, О'Берри, 1957). Видно, что ядро популяции в действительности может оказаться в слое высоких, средних или низких концентраций особей, а иногда даже практически на «пустом» месте (*Clausacalanus furcatus*). Слои повышенных концентраций особей могут быть расположены в любой части диапазона распространения популяции. Следовательно, даже при полном совпадении ядер популяций двух видов может наблюдаться частичное или почти полное расхождение слоев их максимальных концентраций по вертикали. Поэтому «ступенчатость» расположения ядер (Цалкина, 1971), а в действительности всевозможные комбинации положений ядер друг относительно друга, нельзя считать индикатором конкурентного исключения видов. Любое взаиморасположение ядер двух видов (кроме, разумеется, их отчетливого разобщения) может ничего не говорить о фактическом взаиморасположении максимумов популяций по вертикали.

Верхняя граница ядер, соответствующая положению 25—30% уровня концентраций, которой приписывается роль индикатора слоя максимальной концентрации (Моге, О'Берри, 1957), также не всегда отражает реальность. В разное время суток максимум концентраций вида (рис. 3) может быть в любой части зоны обитания вида, а положение 30% уровня может соответствовать слоям максимальных, средних и даже минимальных концентраций.

Полученные нами данные о вертикальном перераспределении максимумов популяций в течение суток хорошо совпадают с данными по остракодам (Рудяков, 1971) и перидиниям (Суханова, 1971), у которых также обнаружен феномен концентрации особей вблизи верхней или нижней

границ зоны обитания. У *Ceratium carriense* концентрация клеток вблизи нижней границы ядра оказывается довольно постоянной, а у остракоды *Cypridina sinuosa* асимметрия вертикального распределения закономерно меняется в течение суток. Максимальная асимметрия наблюдается при значениях скоростей, близких к нулю; ночью асимметрия положительна, а во время максимального дневного опускания отрицательна. По нашим данным, отрицательная асимметрия, т. е. концентрация особей вблизи нижней границы обитания, наблюдается у некоторых видов (*N. minor*, *C. minor*, *E. marina*) днем, у других же большую часть суток наблюдается положительная асимметрия.

Таким образом, ясно, что вертикальное распределение планктона в динамическом аспекте оказывается очень сложным. В течение суток происходит не только перераспределение видовых популяций и «пронизывание» быстрыми мигрантами слоев скоплений медленнее мигрирующих видов, но и постоянно перераспределяются слои экстремальных концентраций разных стадий каждого вида, изменяется симметрия их распределения. Этим и объясняется, на наш взгляд, отсутствие отмеченного выше пространственного разделения экологически сходных видов рачков-фильтраторов. В зоопланктоне тропических вод, учитывая его высокое видовое разнообразие, вертикальное разделение экологически сходных видов (при тщательном анализе их микрораспределения) вряд ли вообще может быть обнаружено. Принцип конкурентного исключения в таком случае либо не действует вообще, либо конкуренция поддерживается на крайне низком уровне. Если конкурентное исключение и существует, то разделение экологических ниш близких видов осуществляется не по вертикальному пространственному параметру, а по «микрогоризонтали», разным ритмам питания, темпам миграций, срокам развития генераций и т. д., подобно тому, что наблюдается в фитопланктоне (Hutchinson, 1961).

В заключение можно лишь сказать, что вертикальное распределение зоопланктона (при «микроподходе» к его изучению) оказывается значительно сложнее, чем это представлялось раньше.

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградов М. Е. 1968 Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., «Наука».
- Виноградов М. Е. 1971 50-й рейс инс «Витязь» — работы по проблеме управления в биологических системах пелагиали океана. — Океанология, 12, № 1.
- Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1964 Распределение планктона в водах экваториальных течений Тихого океана. II. Вертикальное распределение отдельных видов. — Труды ин-та океанол. АН СССР, 65.
- Виноградов М. Е., Гигельзон И. И., Сорокин Ю. И. 1971. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана» М., «Наука».
- Воронина Н. М. 1970. Вертикальное распределение массовой копеподы *Rhincalanus gigas* в Южном океане — Океанология, 10, № 5.
- Воронина Н. М. 1972 Вертикальная структура пелагического сообщества в Антарктике — Океанология, 12, № 3.
- Гейнрих А. К. 1957. Вертикальное распределение планктона в районе к юго-востоку от Бонинских островов — Докл. АН СССР, 117, № 2.
- Гейнрих А. К. 1960. Основные типы вертикального распределения копепод в центральной части Тихого океана. — Докл. АН СССР, 132, № 4.
- Рудиков Ю. А. 1971. Детали горизонтального распределения и суточные вертикальные миграции *Cypridina* (*Pugocypris*) *sinuosa*, (G. W. Müller) (Crustacea, Ostracoda) в западной части экваториальной Пацифики. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана» М., «Наука».

- Суханова И. Н. 1971. Вертикальное распределение некоторых видов перидиней в экваториальной части Тихого океана. Сб «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Тимонин А. Г. 1970. Структура планктонных сообществ северной части Индийского океана. Канд. дисс., Ин-т океанологии АН СССР. М.
- Тимонин А. Г. 1975. Микроподход к исследованию вертикального распределения планктона.— Океанология, 15.
- Цалкина А. В. 1971. Вертикальное распределение и суточные миграции массовых видов Cyclopoida (Copepoda) в западной экваториальной части Тихого океана — Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука»
- Moore H. B., O'Berry D. L. 1957. Plankton of the Florida Current. IV. Factors influencing the vertical distribution of some common copepods.— Bull. Sci. Gulf and Caribbean, 7, N 4.
- Hutchinson G. E. 1961. The paradox of the plankton.— Amer. Natur, 95, N 882.

VERTICAL MICRODISTRIBUTION OF ZOOPLANKTON IN THE TROPICAL WESTERN PACIFIC

A. G. Timonin

Summary

The diel distribution of 26 common species of zooplankton is discussed on the basis of plankton hauls made in 10 m «microlayers» in the tropical part of the Pacific Ocean (13° N, 140° E). Details of the vertical distribution of the species discussed are elucidated, and 5 types of diel redistribution of their populations are recognised. The migrations of three age stages in *Euchaeta marina* are considered. In this species the rate and range of migrations increase with age. The absence is noted of a spatial segregation of ecologically similar species of fine filter-feeders. The applicability of the principle of competitive exclusion for the interpretation of the vertical distribution of plankton species, as well as the criteria commonly used for its recognition, are critically discussed.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СУТОЧНЫЕ МИГРАЦИИ CYCLOPOIDA (COPEPODA) В ВОДАХ СЕВЕРНОГО ПАССАТНОГО ТЕЧЕНИЯ И В МОРЕ СУЛУ

А. В. Цалкина

Существенным моментом изучения сообществ пелагиали тропических районов океана являются исследования пространственной и видовой структуры сообщества, в особенности групп, играющих ведущую роль в общей массе планктона. Одной из таких групп являются Cyclopoidea. В статье рассматриваются детали вертикального распределения и его суточных изменений на примере двух станций, взятых с борта нис «Витязь» в 50-м рейсе в западной части Тихого океана в водах Северного пассатного течения (ст. 6493, 13°30'8 с. ш., 139°51'0 в. д., 2—3 VII 1971 г.) и в море Сулу (ст. 6490, 8°20'7 с. ш., 120°26'0 в. д., 23—24.VI 1971 г.).

Материал был собран сетью ДжОМ 80/113 см с фильтрующим конусом из капронового сита № 38. Серии ловов делали в течение суток через каждые 2 часа (ст. 6490) или 3 часа (ст. 6493). Верхние 150 м облавливались по 10-метровым слоям, глубже протяженность ловов увеличивалась, и облов велся по слоям 150—200, 200—300, 300—400 и 400—500 м. Для сокращения времени каждой серии лова производились одновременно двумя сетями с двух лебедок, отстоящих друг от друга на 11 м, с одной из них облавливались поверхностные, с другой — глубинные горизонты.

При камеральной обработке пробы со ст. 6493 просматривали тотально в камере Богорова под биноклем; при обработке гораздо более обильных проб со ст. 6490¹ объем пробы доводился до 100 мл, затем штемпель-пипеткой брали для исследования 20 мл (1/5 пробы). Отдельно просчитывали самок, самцов и копеподитные стадии рачков. Всего обработано 204 пробы.

Анализ распределения проводили для 13 видов из семейств Oithonidae, Oncaeiidae и Coxycidae, численность которых была достаточно велика, чтобы проследить детали их распределения (она составляла в сумме >50% общей численности рачков данного семейства): *Oithona plumifera**, *O. setigera**, *O. tenuis**, *Oncaea clevei*, *O. conifera**, *O. medla*, *O. mediterranea**, *O. minuta*, *O. venusta**, *Farranula concinna*, *F. gibbula*, *F. carinata*, *Onychocorycaeus agilis**.

¹ Из ловов на ст. 6490 мы рассматриваем результаты только первых 7 серий ловов из-за плохой сохранности остального материала.

* У видов, помеченных звездочкой, оказалось возможным просчитать копеподитные стадии.

РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ПЛАНКТОННАЯ ФАУНА

Станция 6490 в море Сулу выполнена в мезотрофном районе с относительно слабой стратификацией вод (рис. 1). Температура воды меняется от 29° на поверхности до 10° на 700—800 м. Наибольший градиент температуры — в слое от 30—50 до 200 м. Соленость меняется от 33,3—33,8‰ на поверхности до —34,50—34,55‰ на глубине, около 200 м и глубже остается почти постоянной. Течения очень слабые, максимальная скорость — 20 см/сек. Прозрачность вод понижена.

Ст. 6493 выполнена в четко стратифицированных олиготрофных водах Северного пассатного течения (рис. 1). Поверхностная водная масса распространяется до глубины 50—80 м. Глубже находится промежуточная водная масса повышенной солености, распространяющаяся до 250—270 м, с максимумом солености 34‰ на 150—180 м. Ее подстилает промежуточная водная масса пониженной солености, распространяющаяся до 900—1000 м; ее ядро с минимальной соленостью 34,3—34,4‰ лежит на глубине около 400 м. Наибольшие градиенты температуры приурочены к слою 150—200 м (0,017—0,035). Прозрачность вод значительна (Арсеньев, 1971; Ли, Михайлов, 1971).

Район Северного пассатного течения отличался бедностью планктона. Планктон моря Сулу был гораздо богаче. Количество циклопид в море Сулу в 5 раз больше, нежели в водах Северного пассатного течения (табл. 1).

Таблица 1

Среднесуточная численность массовых видов Cyclopoida в слое 0—500 м (в экз/м³)

Вид	Море Сулу, ст. 6490	Северное пассатное течение, ст. 6493
<i>Onychocorycaeus agilis</i>	1,3	0,4
<i>Farranula concinna</i>	0,8	1,9
<i>F. gibbula</i>	4,5	1,2
<i>F. carinata</i>	2,5	1,4
Все Corycaeidae	15,1	5,0
<i>Oncaea media</i>	19,1	4,1
<i>O. venusta</i>	27,5	1,1
<i>O. clevei</i>	4,5	0,4
<i>O. mediterranea</i>	3,6	4,0
<i>O. conferta</i>	5,4	1,0
<i>O. minuta</i>	6,8	0,7
Все Oncaeidae	72,2	12,3
<i>Olithona tenuis</i>	7,6	1,4
<i>O. plumifera</i>	22,9	8,7
<i>O. setigera</i>	3,5	0,8
Все Olithonidae	47,2	11,1
Все Cyclopoida (без Sapphirinidae)	134,5	28,4

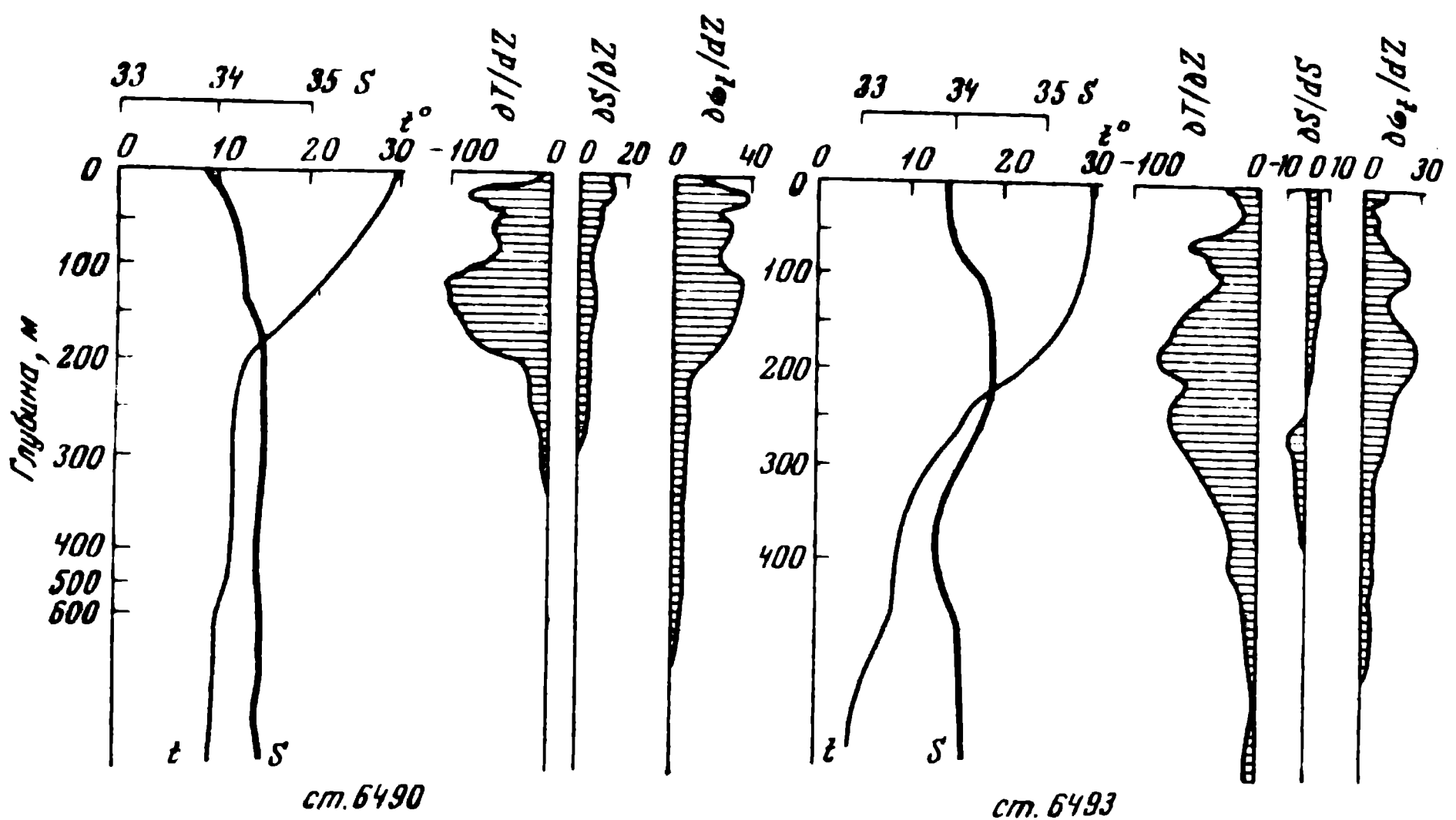


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры, солености и градиентов температуры, солености и плотности на ст. 6490 и 6493 (по Арсеньеву, 1971)

Колебания численности *Cyclopoida* в обловленном столбе воды в течение суток в обоих районах были невелики и носили незакономерный характер.

Общая биомасса зоопланктона (Тимонин, 1971) и биомасса *Cyclopoida* в слое 0—100 м в мг/м³ представлена ниже.

	Зоопланктон (весь)		<i>Cyclopoida</i>	
	ст. 6490	ст. 6493	ст. 6490	ст. 6493
День	32	6,2	7,0	1,2
Ночь	36	9,6		

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ CYCLOPOIDA

Неравномерность распределения планктона в толще воды и его способность скапливаться в узких слоях хорошо известны. Резкие различия в обилии планктона могут наблюдаться даже на кратчайших расстояниях, до 10 см (Della Croce, 1962; Della Croce, Sertorio, 1959; Cassie, 1963b; Wiebe, 1970). Правда, в большинстве работ, посвященных микро-распределению планктона, рассматривают только горизонтальное распределение животных. Однако толщина слоев скопления планктона по вертикали также может быть очень небольшой. Современные орудия лова позволяют обнаружить слои от 20—30 до 10 м толщиной (Виноградов и др., 1971; Гительзон и др., 1971; Сорокин, 1959, 1964, 1971; Longhurst, 1967; Wiebe, 1971 и др.). Естественно поэтому, что при обычно применяющихся стандартных слоях облова (0—25, 25—50, 50—100, 100—200, 200—500 м) удавалось получить лишь приблизительную картину распределения организмов по вертикали. Материал, собранный по 10-метровым слоям в слое 0—150 м, дает возможность

гораздо более детально судить о распределении циклопид, обитающих, в основном, в пределах 200-метровой поверхностной зоны океана.

В литературе имеются только разрозненные сведения, касающиеся микрораспределения немногочисленных представителей рассматриваемой группы — *Oithona sp.*, *Oithona similis*, *Corycaeus flaccus*, *Supphirina intestinalis*, *S. metallina* и некоторых других (Кусморская, 1950; Cassie, 1960, 1963a, б; Hardy, 1955; Longhurst, 1967; Wiebe, 1970). Эти авторы отмечали значительные (в 5 раз и более) колебания численности рачков в соседних узких слоях, разделенных малыми расстояниями.

В картине вертикального распределения массовых видов Cyclopoida обращает внимание поразительная неравномерность распределения рачков. Картина распределения изученных видов больше всего напоминает «требенку»: узкие слои повышенной и пониженной концентрации животных чередуются по вертикали. Численность рачков в соседних 10-метровых слоях может различаться в 5—25 раз.

Северное пассатное течение, ст. 6493 (рис. 2). Большинство изученных видов обитает в пределах верхних 150 м (*Onychocorycaeus agilis*, *Farranula concinna*, *F. gibbula*, *F. carinata*, *Oncaea clevei*, *O. media*, *Oithona tenuis*). Основная масса трех самых поверхностных видов находится круглосуточно в верхних 30 м (*On. agilis*) или в верхних 5 м (*F. concinna*), большая часть популяции *F. gibbula* днем находится в пределах 0—80 (120) м, ночью сосредотачивается в верхних 60 (80) м. Основная масса *F. carinata*, *Oncaea media*, *O. clevei*, *Oithona tenuis* обитает несколько глубже: *F. carinata* днем 70 (90)—150 м, ночью — 50—140 м, *O. media* днем 70—150, ночью — 0(20)—70 м, *O. clevei* днем — 70(90)—120 м, ночью — 0—100 м; *O. tenuis* круглосуточно находится в пределах 30—140 м. Обитающие глубже виды *Oncaea venusta* и *Oithona plumifera* встречаются в небольшом количестве и ниже 150 м, но основная масса популяции *O. venusta* днем находится в слое 90—150 м, ночью — на 20—110 (120) м, а значительная часть популяции *O. plumifera* круглосуточно обитает в слое 60—150 м. Основная масса *Oncaea mediterranea*, *O. conifera* и *Oithona setigera* днем встречается на глубине 150—300 м, к ночи рачки поднимаются ближе к поверхности: *O. mediterranea* — в слой 50—150 м, *O. conifera* — в слой 70—150 (200) м; *O. setigera* круглосуточно держится на глубине 100—400 м.

Обычно у изученных видов наблюдалось (рис. 2) несколько (2—3) довольно сильно выделяющихся примерно равных по численности скоплений или более или менее монотонное распределение рачков по вертикали, без ярко выраженных слоев максимумов и минимумов (*On. agilis* — круглосуточно, *F. concinna* — в 21—23 и 0—4 часа, *F. gibbula* — в 10, 12, 14 и 24 часа). В некоторых случаях картина распределения рачков одного вида может изменяться в течение суток независимо от смены дня и ночи. Например, *F. gibbula* образуют в 6 час ясно выраженные скопления в трех слоях: 0—10, 50—60 и 90—100 м, затем распределение их становится «волнообразным», в 16 час они образуют два максимума в слоях 50—60 и 100—110 м, а в 19 час и в 4 час — по одному максимуму соответственно в слое 10—20 м и 40—50 м.

При общей неравномерности распределения большинства видов по вертикали, не позволяющей усмотреть четкую схему их распределения, у некоторых иногда наблюдается один ясно выраженный слой максимальной концентрации.

Так, днем одномоксимумная картина распределения отмечена у *F. carinata*, максимальные скопления которых находятся в 12—14 час в слое 120—130 м (12,5 экз/м³) и в 15—17 час — на 90—100 и 100—110 м (18 и 12 экз/м³). В соседних слоях численность рачков составляла

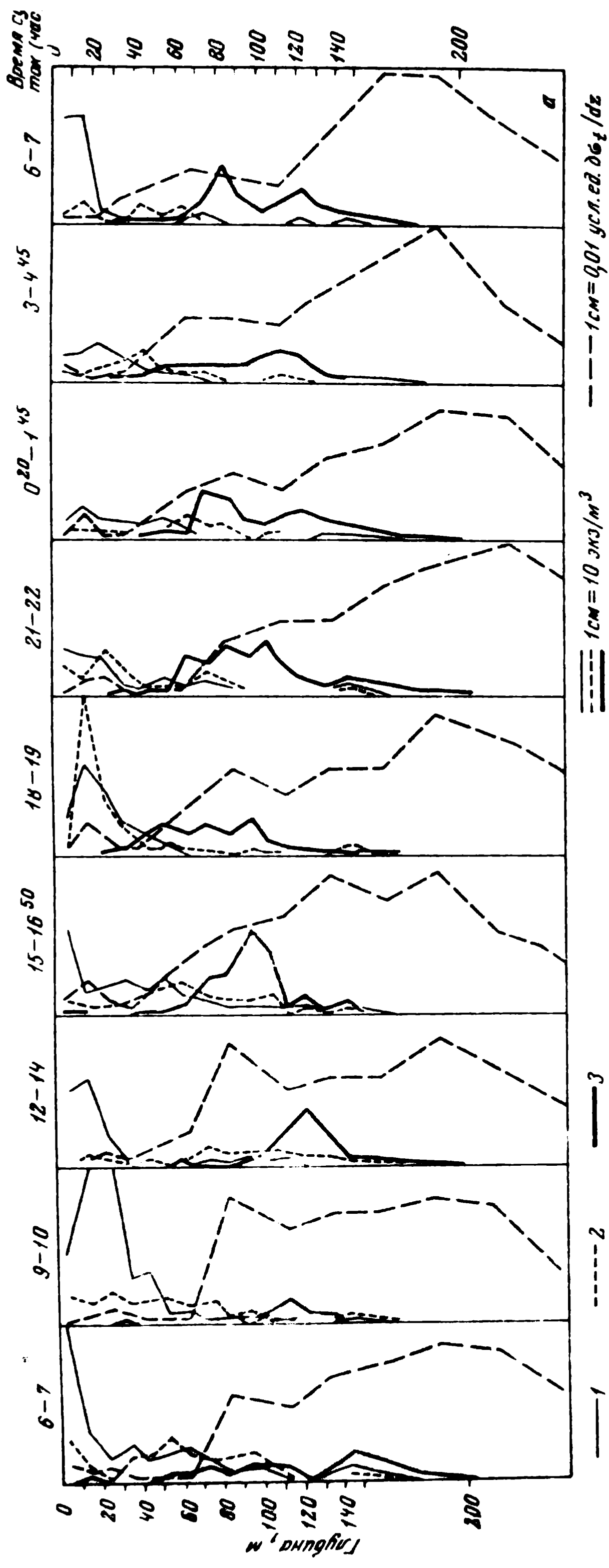


Рис. 2. Вертикальное распределение массовых видов Cyclopoidea (экз/м³) в течение суток в водах Северного пассатного течения

1 — Cyclopidae; 2 — *F. gibbula*; 3 — *F. carinata*; 4 — *Oithona*; 1 — *Oithona* sp.; 2 — *O. plumifera*; пунктир — градиент плотности

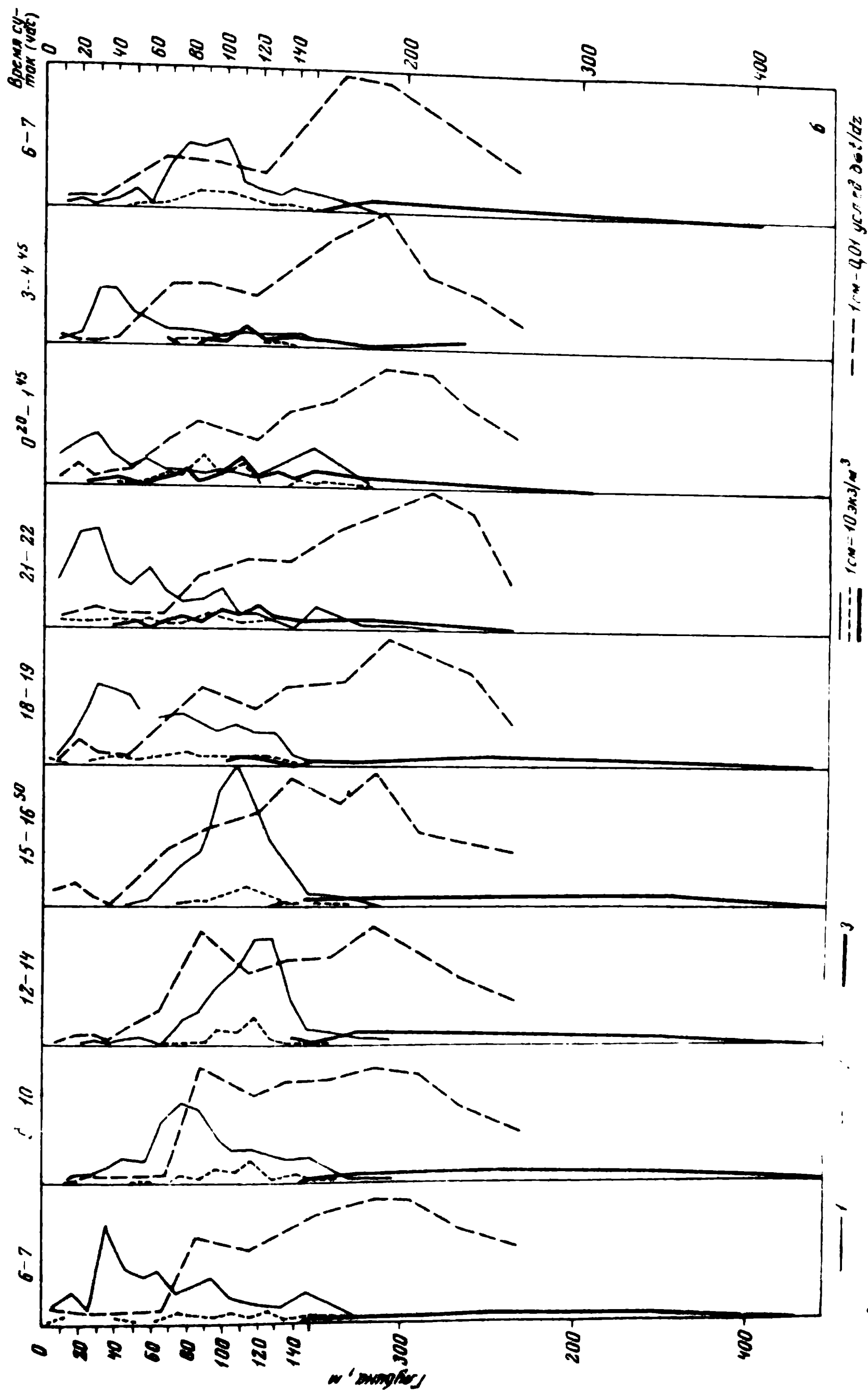


Рис. 2 (продолжение)

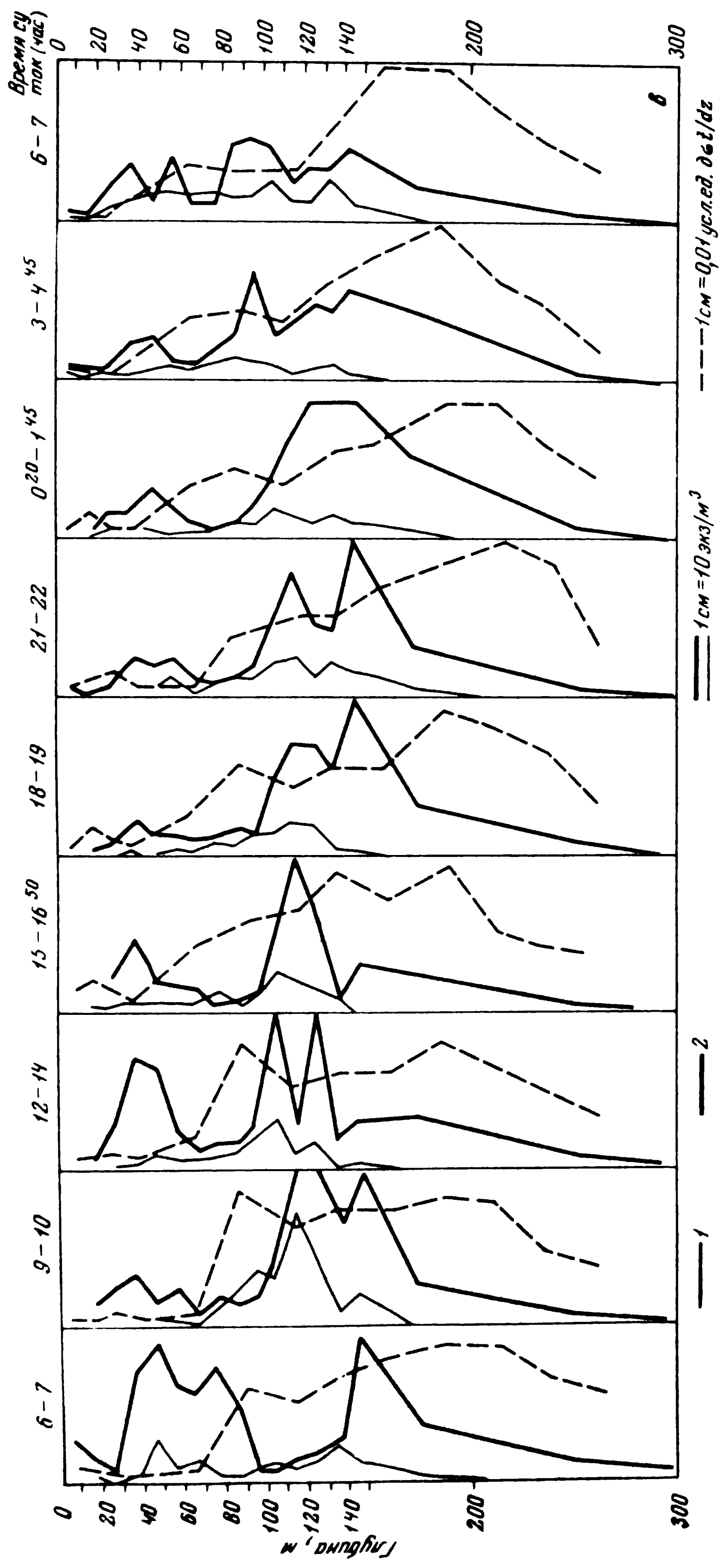


Рис. 2 (окончание)

1—7 экз/м³. С наступлением сумерек (16—18 час) максимум распадается, рачки начинают подъем к поверхности. *O. media* образуют днем (12—14 час) ярко выраженный максимум в слое 110—130 м (22,5 экз/м³ на 110—120 м, 22 — на 120—130 м), вечером (15—17 час) — в слое 90—110 м (23,7 экз/м³ на 90—100 м, 34,7 — на 100—110 м). Численность рачков в соседних слоях не более 20 экз/м³. С наступлением темноты максимум «расплывается». Один максимум образуют и *O. clevei* в 12—14 час на глубине 110—120 м (5 экз/м³), в 15—17 час на 110—130 м (3,7 экз/м³). Численность рачков в соседних слоях 0,9—1,0 экз/м³. В вечерние часы (18—22 час) часть популяции поднимается в поверхностные слои.

Численность рачков в соседних слоях различалась в этом районе максимально в 11 раз. Растяннутость слоев скоплений рачков не превышала 20 м, как правило, 10 м. Характерно существование пустых, «мертвых» слоев, где рачки того или иного вида не были обнаружены, хотя в соседних слоях они встречались (*F. concinna*, *F. gibbula*, *O. media*, *O. clevei* и др., см. рис. 2). Это явление отмечалось лишь на глубинах, где рачки были немногочисленны.

Море Сулу, ст. 6490 (рис. 3). Неравномерность распределения рачков в этом районе выражена еще сильнее, чем на ст. 6493. Численность рачков в соседних слоях может различаться более, чем в 25 раз. В водах моря Сулу с высоким положением верхней границы слоя скачка и пониженной прозрачностью основная масса рачков поднимается ближе к поверхности, чем в океанических водах, как это отмечалось и в других районах Индийского океана (Цалкина, 1972).

У большинства видов, населяющих в океанских водах слой 0—150 м, в море Сулу основная масса держится выше 100 м. У *O. agilis* и *F. concinna* она находится круглосуточно в верхних 30—60 м, массовые скопления приурочены к слою 0—20 м. Ниже 60 м рачки встречаются единично. *F. gibbula* образует днем скопления в слоях 0—20 и 30—40 м, ночью основная масса сосредоточена в верхнем 30-метровом слое. Максимальные скопления *F. carinata* наблюдаются днем в слое 50—80 м, но значительная часть популяции обитает и глубже, до 100 м. Ночью основная масса рачков поднимается в верхние 80 м, причем образуются несколько слоев скоплений с примерно одинаковой численностью. Скопления *O. clevei* отмечены днем в слоях 10—30 и 40—50 м, ночью основная масса животных держится в верхнем 30-метровом слое. Два последние вида в очень небольшом количестве встречены на большей глубине, даже глубже, чем в океанических водах (*O. clevei* до 400 м).

Oncaea media, *O. venusta*, *O. mediterranea*, *Oithona tenuis* встречаются, в основном, в пределах верхних 150 м; основные скопления *O. media* обнаружены в слоях 20—50 м (полдень), 40—70 и 100—120 м (14 и 16 час). Ночью скопления отмечены выше — в слоях 0—20 и 30—60 м (21—23 час). Максимальные скопления *O. venusta* на протяжении суток отмечены в верхнем 60-метровом слое, в пределах которого наблюдаются 2—3 слоя максимальных концентраций животных. *Oithona tenuis* круглосуточно держится в слое 40—100 (130) м, максимальные скопления отмечаются в слое 40—70 м. Как правило, одновременно наблюдаются 2—3 слоя максимумов, однако иногда (12—14 и 2 час) имеется один максимум концентрации рачков на глубине 40—50 м (днем) или 50—60 м (ночью). Основная масса *O. mediterranea* днем находится в слое 50—150 м, максимальная концентрация отмечена в слоях 50—60 м (12 час), 60—80 м (14 час), 70—80 и 120—130 м (17 час). Ночью основная масса популяции поднимается в верхние

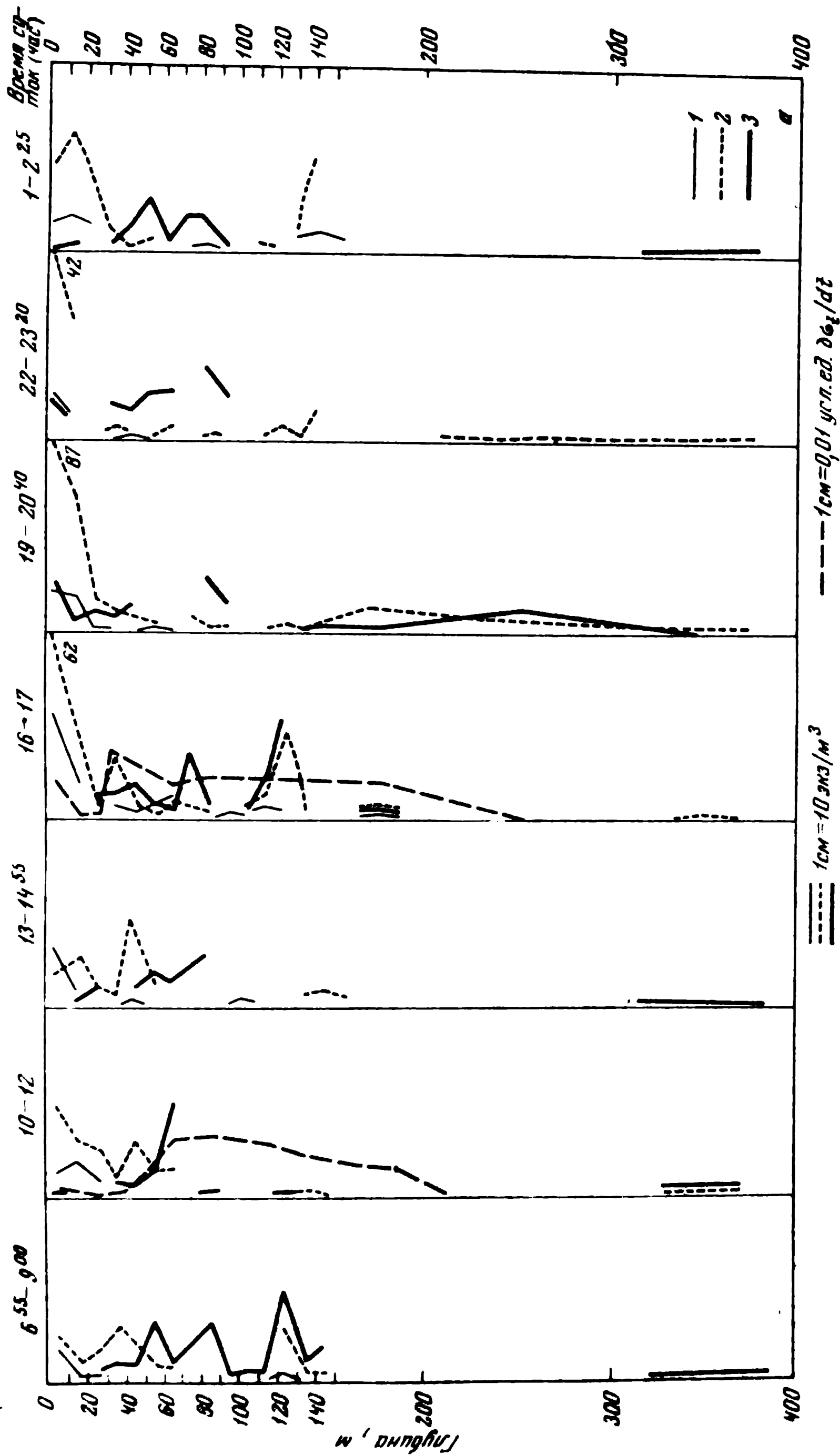
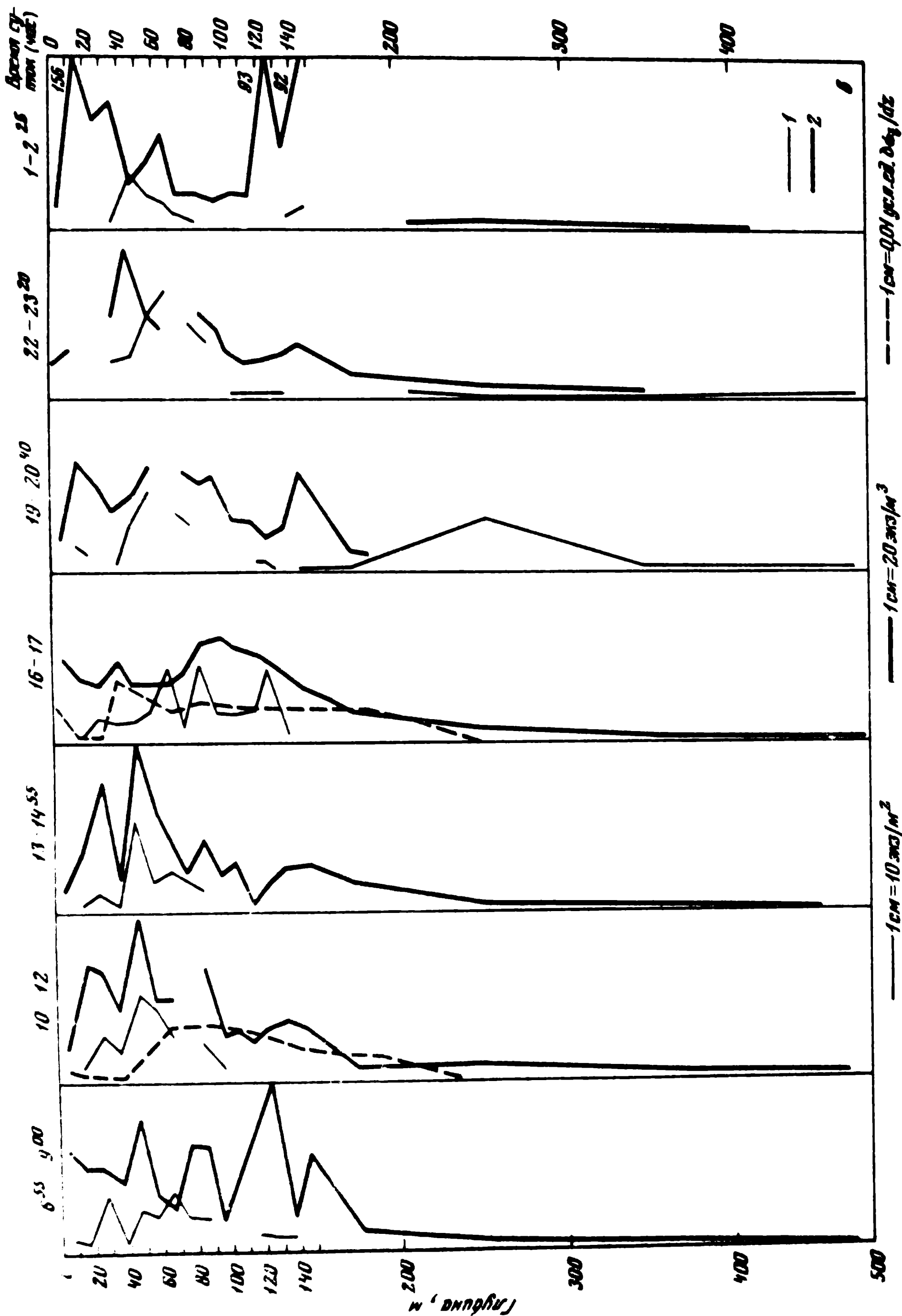


Рис. 3. Вертикальное распределение массовых видов Cyclopoidea (экз/м³) в течение суток в море Сулу. Обозначения как на рис. 2



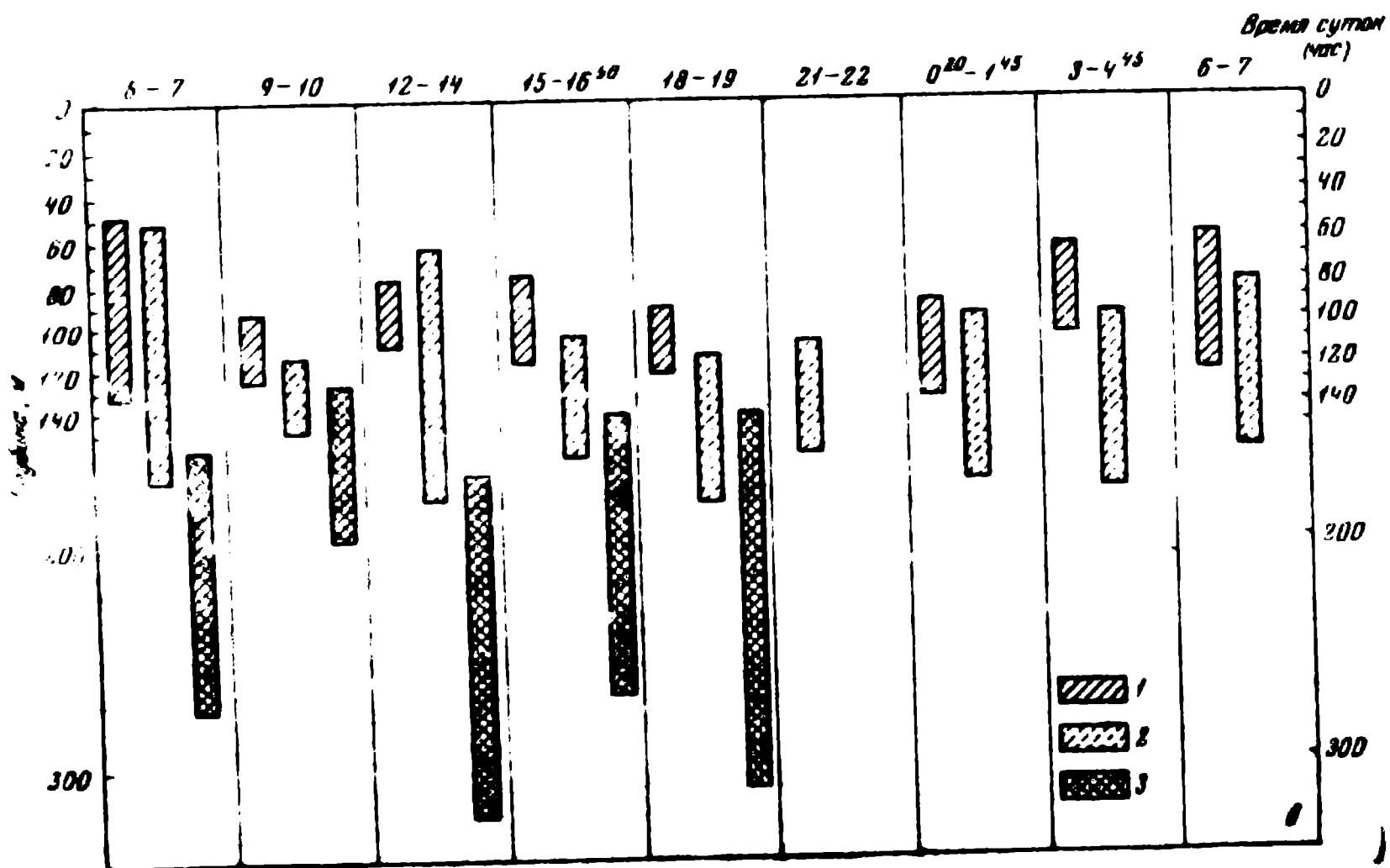
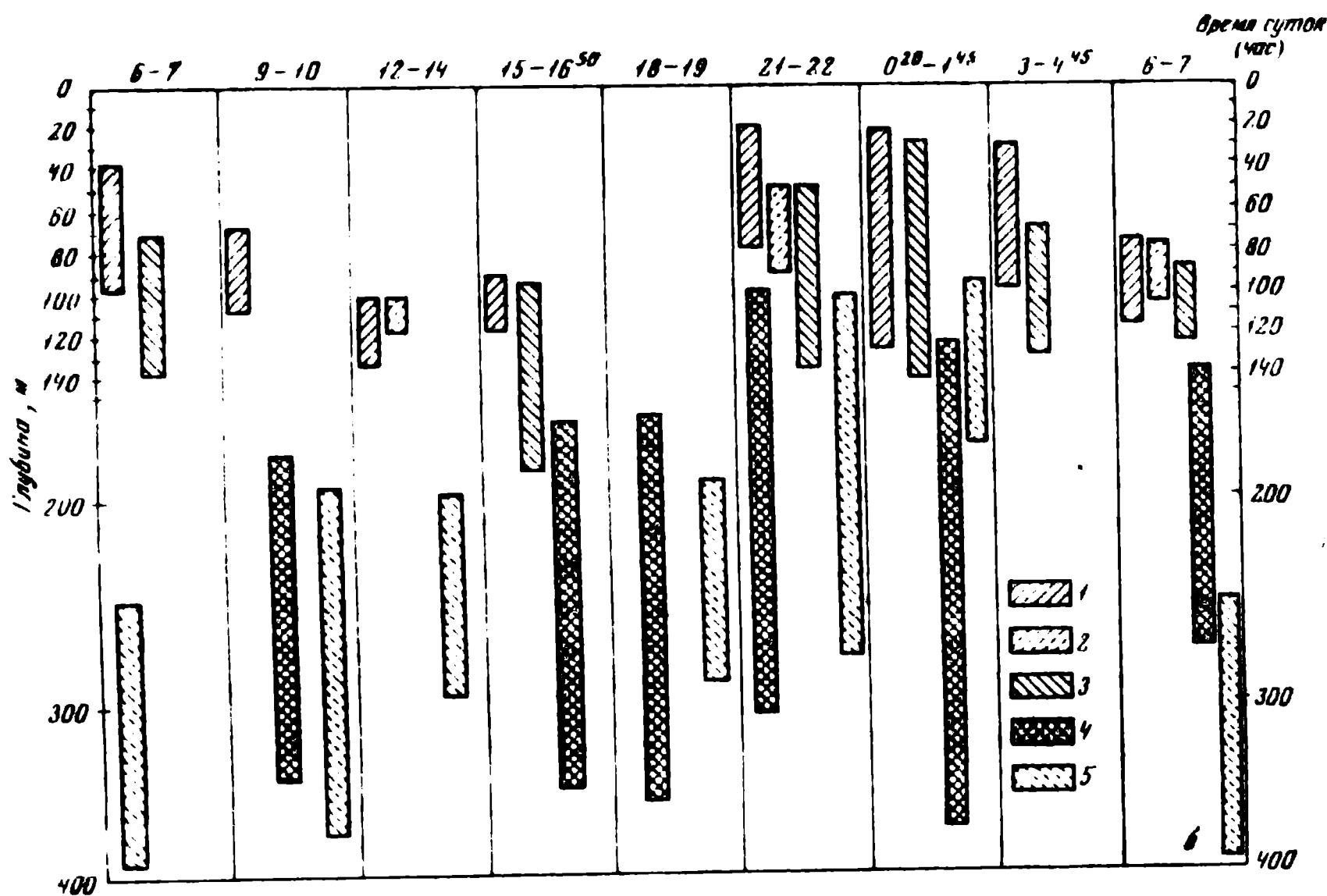
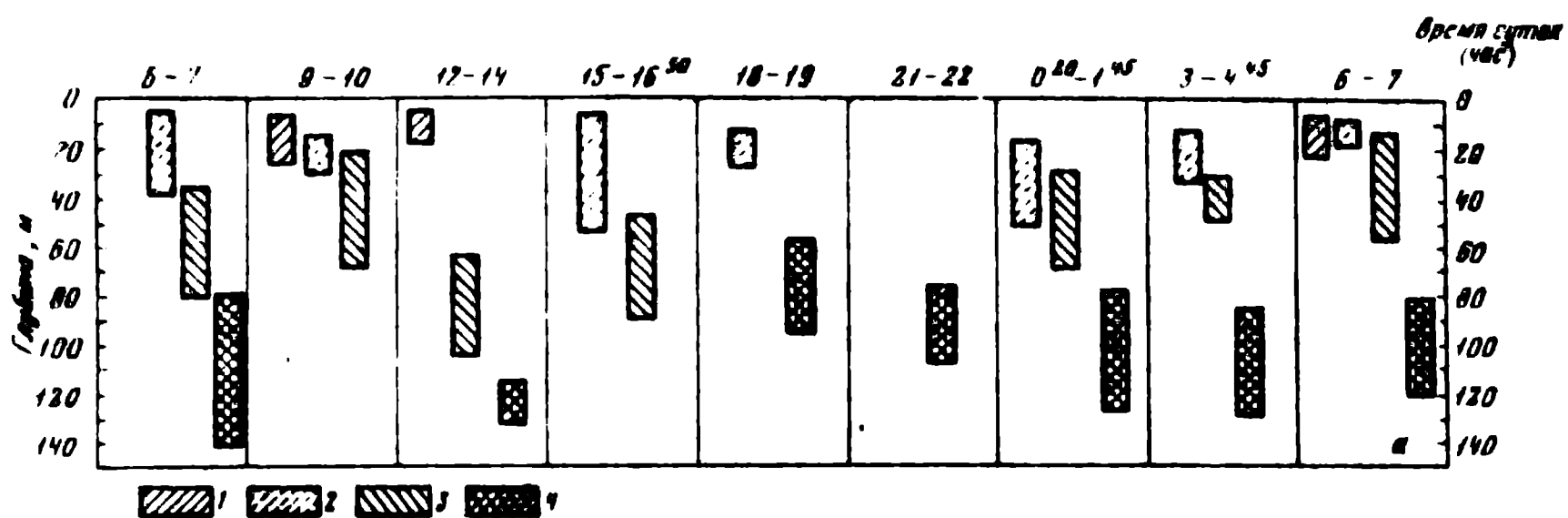
100 м, большая часть рачков скапливается на 30—80 (90) м, выделить слои максимальных скоплений не удается.

Рачки *Oithona plumifera*, *Oncaea minuta* и *O. conifera* в своем распределении захватывают и более глубокие слои — до 200 м. Рачки отмечались и глубже, но их скопления были невелики и непостоянны. Яркий пример неравномерного распределения дают *Oithona plumifera*, основная масса которых держится на протяжении суток в слое 0—150 м, образуя многомаксимумное распределение — до 10 слоев максимальных скоплений, причем слои со значительной концентрацией животных часто отделены друг от друга узкими — 10 м — бедными слоями. Распределение *O. minuta* во многом сходно с распределением *O. plumifera*. Основная масса рачков днем находится в слое 0—150 м, отмечается несколько слоев максимумов, верхний — в слое 60—70 м. К ночи рачки начинают подниматься, образуя скопления в слоях 0—20 и 40—50 м. В небольшом количестве рачки встречаются до 400 м. Большая часть популяции *O. conifera* днем находится на глубине 80—200 м, не образуя слоев скоплений. К ночи они мигрируют вверх и образуют скопления в слоях 30—60 м (полночь), 10—20 и 50—60 м (2 час). *O. setigera* круглосуточно держатся на глубине 50—250 м, образуя несколько слоев скоплений (рис. 3).

Таким образом, и в водах моря Сулу рачки распределены по вертикали неравномерно, причем эта неравномерность выражена еще резче — больше разница в концентрациях рачков в соседних слоях, большее число слоев максимальных скоплений, больше пустых слоев, где рачки не были обнаружены (главным образом, глубже 150—200 м). Картина распределения одного вида также может меняться независимо от времени суток (*F. carinata*, *Oithona tenuis*, *Oncaea mediterranea* и др.). Основная масса рачков в этом районе обитает несколько выше, чем в океанических водах, однако, единично рачки могут встречаться даже глубже, чем в прозрачных океанских водах. Растянутость слоев скоплений в этом районе — до ≥ 30 м.

Представляется интересным попытаться найти причины скоплений рачков в узких слоях. Касси (Cassie, 1960, 1963a) отмечает, что основными факторами, вызывающими неравномерность распределения планктона, могут быть физические свойства воды, влияние других организмов, а также особенности поведения изучаемых животных. Однако, до сих пор еще не удавалось получить такой комплекс данных, который помог бы решить этот вопрос. Мы сделали попытку сравнить полученную картину микрораспределения рачков с гидрологическими и оптическими данными. Оказалось, что на ст. 6493 изменения по вертикали численности большинства видов не совпадают с изменениями величины градиента плотности в пределах верхних 150 м (см. рис. 1 и 2). Лишь верхняя граница слоя скачка (150—175 м) с максимальными плотностными градиентами (0,035) оказывает некоторое влияние на вертикальное распределение рачков. Для ряда видов верхняя граница слоя скачка является нижним пределом распространения, а для *Oncaea mediterranea* и *O. conifera* — верхней границей дневного обитания.

Воды моря Сулу слабо стратифицированы по вертикали, а при этом слои скоплений могут «размазываться», становиться более широкими (Виноградов и др., 1971; Гительзон и др., 1971) и небольшая часть популяции может погрузиться на несвойственные виду большие глубины. Верхняя граница слоя скачка плотности расположена здесь близко к поверхности — 30—50 м, в результате популяции почти всех рачков (кроме обитающих у самой поверхности *O. agilis* и *F. concinna* в значительной части оказались приурочены к зоне больших плотностных



градиентов, в то время как в океанических районах рачки держались выше (рис. 1, 3). Наибольшие скопления рачков отмечались в самой верхней части слоя скачка (30—60 м), где градиенты плотности максимальны, реже несколько глубже (60—80 м) или, в основном, ночью, над верхней границей слоя скачка (0—30 м).

В целом, однако, и здесь мы не обнаружили сколько-нибудь значительных совпадений между вертикальным распределением рачков и величинами градиентов плотности (рис. 1, 3).

Необходимо отметить, что непосредственно над верхней границей слоя скачка (слой 20—30 или 30—40 м) количество рачков резко уменьшается, иногда до нуля (распределение *O. media* ночью, *O. minuta*, *F. carinata* и др. — рис. 3, а, б). Объяснения этому явлению пока нет.

Представляется интересным сравнение картины вертикального распределения Cyclopoidea с распределением Calanoida (данные А. Г. Тимонина) и фитопланктона (данные И. Н. Сухановой), поскольку некоторые циклопоиды ведут полупаразитический образ жизни, прикрепляясь к крупным планктонным животным и питаясь их соками (Wickstead, 1962), а другие являются хищниками (Marshall, Orr, 1966) или фитофагами (Gauld, 1966).

Вертикальное распределение мелких и крупных Calanoida и фитопланктона также неравномерно: и те, и другие образуют слои повышенной концентрации. Но обнаружить сколько-нибудь четких совпадений в распределении видов Cyclopoidea, Calanoida и фитопланктона нам не удалось, за исключением, пожалуй, скопления циклопоид и клеток фитопланктона в слоях с максимальными градиентами плотности и вблизи них в море Сулу.

Мы сравнили полученные нами данные по распределению циклопоид с результатами батифотометрического зондирования на тех же станциях (Гительзон, 1971). Четкого соответствия между глубиной залегания и протяженностью слоев максимумов свечения и глубиной залегания, протяженностью и численностью скоплений Cyclopoidea и глубиной залегания и протяженностью слоев максимумов и минимумов свечения отметить также не удастся. По-видимому, в создании слоев максимумов биолюминесценции, регистрируемых батифотометром, Cyclopoidea играют сугубо подчиненную роль.

Для более полной характеристики особенностей вертикального распределения Cyclopoidea рассмотрим расположение ядер их популяций. Ранее уже отмечалось (Цалкина, 1970, 1971, 1972), что ядра видов одного семейства (по крайней мере, их верхние границы) не совпадают по глубине. В табл. 2 указано положение и величины растянутости ядер популяций изученных видов ядер в изученных и некоторых других районах.

В Северном пассатном течении (рис. 4) и в районах, сходных с ним по гидрологии, характер расположения ядер популяций массовых видов практически одинаков. Совпадают, в общем, глубины нахождения границ ядер и величины их растянутости. Порядок расположения по вершинам ядер и величины их растянутости. Порядок расположения по вершинам ядер популяций видов, совершающих регулярные суточные миграции, днем и ночью практически один и тот же (иногда ядро популяции *O. conifera* оказывается выше *O. mediterranea*). Растянутость ядер

Рис. 4. Расположение ядер популяций массовых видов Cyclopoidea в водах Северного пассатного течения

а — Corycaeidae: 1 — *Onychocorycaeus agilis*, 2 — *Farranula concinna*, 3 — *F. gibbula*, 4 — *F. carinata*, 5 — *Oncasella media*, 6 — *Oncasella media*, 2 — *O. clevei*, 3 — *O. venusta*, 4 — *O. mediterranea*, 5 — *O. conifera*, 6 — *Oithonidae*: 1 — *Oithona tenuis*, 2 — *O. plumifera*, 3 — *O. setigera*

популяций, как правило, тем больше, чем глубже обитает вид (табл. 2). Уже отмечавшееся нами (Цалкина, 1970, 1972) уменьшение растянутости ядер мигрирующих видов ночью и на этот раз, как и ранее, наблюдали не у всех видов: только у *O. venusta* и *O. mediterranea*.

Поскольку популяции рачков в море Сулу сближены по вертикали и «поджаты» к поверхности, порядок расположения ядер популяций (рис. 5) становится менее четким, ядра налегают друг на друга. Подобное явление наблюдается и в некоторых районах Индийского океана, где слой скачка расположен близко к поверхности (табл. 3). С другой стороны, поскольку рачки, хотя и в малых количествах, опускаются на

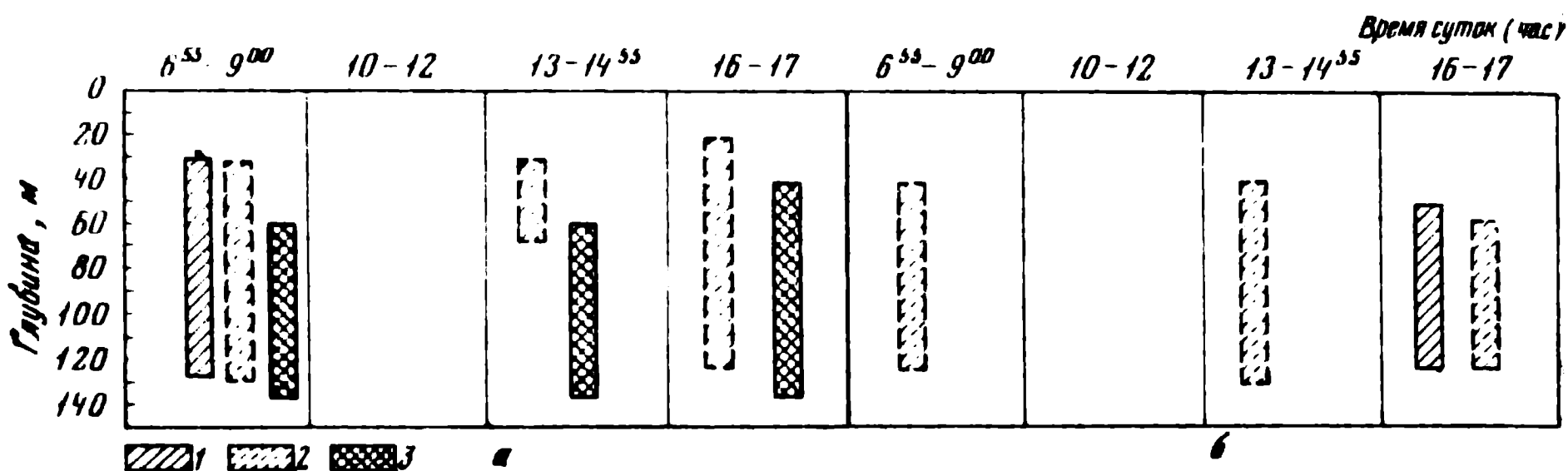


Рис. 5. Расположение ядер популяций массовых видов Cyclopoidea в море Сулу

а — Oncaelidae: 1 — *Oncaea media*; 2 — *O. venusta*, 3 — *O. minuta*; б — Oithonidae: 1 — *Oithona tenuis*, 2 — *O. plumifera*.

значительные глубины, растянутость ядер в море Сулу, как правило, больше, чем в океанических водах.

Как было показано, вертикальное распределение рачков часто представляет картину перемежающихся по вертикали максимумов численности, так что наиболее «весомые» части популяции могут быть разделены значительными зонами, в которых количество рачков очень невелико (рис. 2, а, *F. carinata* — 6—7 и 21—22 час, *F. gibbula* — 6—7 час, рис. 2, в, *O. tenuis*, *O. plumifera* — 6—7 час и др.). В этих случаях положение ядер популяций не дает нам реального представления о вертикальном распределении видов. Понятно, что при более протяженных слоях облова эти детали часто остаются незамеченными.

СУТОЧНЫЕ МИГРАЦИИ

Суточные миграции Cyclopoidea и их изменения в районах с различной стратификацией вод были подробно рассмотрены ранее (Цалкина, 1970, 1971, 1972), мы лишь кратко остановимся на некоторых их особенностях.

Мигрирующие виды начинают подъем в поверхностные слои, когда освещенность начинает уменьшаться: в обоих районах она резко падает с 16 час (Самойленко, 1971). В период максимальной освещенности (12—14 час) рачки опускаются до максимальных глубин.

Мы разделили все массовые виды на мигрирующие и немигрирующие или очень слабо мигрирующие (табл. 3). Коэффициенты миграций рассчитывались для тех глубин, в пределах которых обитало более 90% рачков. Амплитуда миграции рассчитывалась по 50-процентному уровню (табл. 4). При анализе данных оказалось, что некоторые виды, которые по величине K_{50} мы отнесли к немигрирующим ($K_{50} < 10\%$), на самом деле совершают суточные миграции очень малой амплитуды

Таблица 2

Глубина нахождения (крайние значения) и растянутость (средняя величина в скобках) ядер популяций массовых видов в разных районах

Вид	А			
	Тихий океан			
	Северное пассатное течение (ст. 6493)		Западная экваториальная часть (Цалкина, 1970, 1971)	
	день	ночь	день	ночь
<i>Onychocorycaeus agilis</i>	5—35 (19)		—	
<i>Farranula concinna</i>	5—55 (27)		9—35 (24)	
<i>F. gibbula</i>	48—105 (43)	28—72 (32)	21—40 (27)	
<i>F. carinata</i>	101—131 (19)	78—129 (41)	64—102 (37)	
<i>Oncaea media</i>	93—132 (28)	21—130 (78)	46—120 (65)	15—101 (45)
<i>O. venusta</i>	96—186 (90)	26—142 (53)	61—130 (75)	20—119 (55)
<i>O. clevei</i>	102—120 (18)	48—90 (36)	71—125 (29)	55—100 (29)
<i>O. mediterranea</i>	161—340 (143)	100—276 (108)	110—230 (84)	80—165 (50)
<i>O. conferta</i>	197—336 (118)	96—178 (137)	210—270 (80)	121—198 (50)
<i>O. minuta</i>	—		55—125 (21)	
<i>Olithona tenuis</i>	48—132 (44)		65—145 (54)	
<i>O. plumifera</i>	52—179 (71)		—	
<i>O. setigera</i>	128—349 (144)			

Вид	А			
	Индийский океан			
	Экваториальное противотечение (Цалкина, 1972)		Муссонное течение (Цалкина, 1972)	
	день	ночь	день	ночь
<i>Onychocorycaeus agilis</i>	6—46 (27)		7—29 (20)	
<i>Farranula concinna</i>	21—86 (53)		44—89 (39)	
<i>F. gibbula</i>	61—134 (49)		113—174 (38)	
<i>F. carinata</i>	—		24—51 (27)	74—198 (124)
<i>Oncaea media</i>	60—91 (39)	31—83 (52)	88—137 (71)	16—79 (63)
<i>O. venusta</i>	61—114 (58)	—		25—96 (49)
<i>O. clevei</i>	—		80—125 (78)	120—106 (76)
<i>O. mediterranea</i>	125—176 (51)	61—149 (88)	126—186 (125)	105—158 (53)
<i>O. conferta</i>	132—298 (166)	96—202 (106)	127—226 (99)	51—176 (60)
<i>O. minuta</i>	181—330 (155)	—		108—171 (63)
<i>Olithona tenuis</i>	39—96 (45)		35—91 (50)	
<i>O. plumifera</i>	51—99 (49)		44—96 (101)	
<i>O. setigera</i>	66—23 (150)		76—214 (118)	

(*F. carinata* и *O. clevei* в западной экваториальной Пацифике, *O. venusta* и *F. gibbula* в море Сулу). $K_{\%}$ мы рассчитываем для слоя, в котором находится основная масса популяции данного вида, но если рачки мигрируют в узком диапазоне глубин с очень малой амплитудой, то величина $K_{\%}$ может не давать представления о перемещении рачков. Таким образом, к мигрирующим видам ($K_{\%} > 10\%$, амплитуда миграций ≥ 10 м) мы относим *Farranula gibbula*, *F. carinata*, *Oncaea*

Продолжение 2 табл.

Вид	Б			
	Индонезийские моря		Индийский океан	
	Море Сулу (ст. 6490)		Экваториальная дивергенция (Цалкина, 1972)	
	день	ночь	день	ночь
<i>Onychocorycaeus agilis</i>	—	—	11—50 (36)	
<i>Farranula concinna</i>	—	—	42—123 (64)	
<i>F. gibbula</i>	—	—	42—123 (64)	
<i>F. carinata</i>	41—63 (22)	—	62—124 (62)	26—86 (60)
<i>Oncaea media</i>	29—65 (36)	—	63—198 (136)	34—154 (128)
<i>O. venusta</i>	—	—	—	—
<i>O. clevelandi</i>	—	—	64—156 (81)	53—136 (78)
<i>O. mediterranea</i>	—	—	112—242 (132)	70—159 (91)
<i>O. conifera</i>	59—137 (78)	—	92—244 (152)	57—173 (116)
<i>O. minuta</i>	24—124 (50)		32—89 (45)	
<i>Oithona tenuis</i>	30—132 (71)		44—169 (101)	
<i>O. plumifera</i>	—	—	64—212 (135)	
<i>O. setigera</i>	—	—	—	

Примечание. Учитывались только те серии, в которых распределение рачков было непрерывным по вертикали. В группы А и Б объединены районы, сходные по гидрологическому режиму. Виды каждого семейства перечислены согласно возрастающей глубине положения ядер популяций.

Таблица 3
Интенсивность миграций массовых видов (K%) в разных районах

Вид	А				Б	
	а	б	в	г	д	е
	K% ₅₀	K% ₃₀₀	K% ₅₀₀	K% ₅₀₀	K% ₅₀	K% ₅₀₀
<i>Onychocorycaeus agilis</i>	—0,1	—	—	—	—3	—
<i>Farranula concinna</i>	4	0,4	—2,3	3,6	3	11,4
	K% ₁₅₀	—	—	—	K% ₁₀₀	—
<i>F. gibbula</i>	10	9	0,1	—2,0	6	4,4
<i>F. carinata</i>	9	20	—8,2	—6,0	2	5,0
<i>Oncaea clevelandi</i>	5,9	17	—	—	4	—
<i>On. media</i>	14	23	12,5	19,2	10 (K% ₁₅₀)	8,3
<i>Oithona tenuis</i>	5	9	—9,8	2,1	—1,9 (K% ₁₅₀)	2,0
	K% ₂₀₀	—	—	—	K% ₂₀₀	—
<i>Oncaea venusta</i>	11	9	1,1	11,6	6,2 (K% ₁₅₀)	8,0
<i>Oithona plumifera</i>	—3	7	6,5	2,2	—4,8	—4,2
	K% ₃₀₀	—	—	—	—	—
<i>Oncaea mediterranea</i>	12	32	14,0	12,4	10 (K% ₁₅₀)	3,1
<i>O. conifera</i>	15	62	28,9	24,6	12,5	11,9
<i>Oithona setigera</i>	3	5	1,5	—7,6	3,8	—4,5
<i>Oncaea minuta</i>	—	—	24,0	8,1	12,2	15,9

Примечание. А и Б — группы районов, сходных по гидрологическому режиму; а, б — Тихий океан, в, г, д, е — Индийский океан.
а — Северное пассатное течение (ст. 6493), б — Западная экваториальная часть (Цалкина, 1970, 1971), в — Экваториальное противотечение (Цалкина, 1972), г — муссонное течение (Цалкина, 1972), д — море Сулу (ст. 6490), е — Экваториальная дивергенция (Цалкина, 1972).

Таблица 4
Амплитуда миграций массовых видов *Cyclopoida* в разных районах (в м)

Вид	А				Б	
	а	б	в	г	д	е
<i>Farranula gibbula</i>	40—70	—	—	—	20	—
<i>Oncaea media</i>	90—100	80—85	40	65	40	30
<i>O. venusta</i>	90—100	—	5	40	30—40	25
<i>O. mediterranea</i>	100—110	125	50	42	40—50	10
<i>O. conifera</i>	120—130	125	97	83	100	40
<i>F. carinata</i>	40—50	70	—	—	30	—
<i>Oncaea clevei</i>	50—60	50	—	—	20—30	—

Примечание. Для районов а и д амплитуда высчитывалась по 50-процентному уровню, для районов б—г и е высчитывалась средняя амплитуда перемещений максимумов концентраций. Обозначения районов и их групп см. табл. 3.

media, *O. clevei*, *O. venusta*, *O. mediterranea*, *O. conifera*. Соответственно, к немигрирующим видам ($K_{\%} < 10\%$, амплитуда миграций < 10 м) относятся *On. agilis*, *F. concinna*, *Oithona tenuis*, *O. plumifera*, *O. setigera*.

Поднятие рачков в поверхностные слои в океанических водах происходит не одновременно. Например, на ст. 6493 максимальная численность *O. media* в слоях 10—30 м была в 22 час, *O. venusta* — в 1 час, *O. clevei* обнаружены у поверхности в 18—22 час (рис. 2, б). Такое же расхождение мигрирующих видов во времени поднятия в поверхностные слои мы отмечали ранее (Цалкина, 1970, 1971). В море Сулу такого расхождения заметить не удалось из-за скопления популяций всех видов в поверхностных слоях.

Коэффициенты интенсивности миграции рачков в обоих исследованных районах оказались довольно сходными, с тенденцией к ослаблению интенсивности и амплитуды миграций в море Сулу, чего и следовало ожидать в водах с высоким положением слоя скачка и меньшей прозрачностью (Виноградов, Воронина, 1962; Цалкина, 1972). Коэффициенты интенсивности и амплитуда миграций большинства изученных видов оказались близкими к величинам, полученным для них в сходных гидрологических районах Тихого и Индийского океанов (Цалкина, 1970, 1971, 1972).

Сравнивая данные, полученные при облове по 10-метровым слоям, с данными, полученными при обработке проб со стандартных горизонтов (Цалкина, 1970, 1971, 1972), мы видим, что большая дробность облова позволила уточнить границы обитания большинства видов, особенно населяющих верхние 150 м; обнаружить резко выраженную неравномерность вертикального распределения рачков; установить наличие узких слоев, где рачки отсутствуют, хотя в соседних 10-метровых слоях они встречены; выявить суточные миграции даже у тех видов, амплитуда перемещений которых не превышала 20 м и которые ранее относились к немигрирующим.

ЛИТЕРАТУРА

- Арсеньев В. С. 1971. Отчет начальника гидрологического отряда в 50-м рейсе и/с «Витязь». — Отчет 50-го рейса и/с «Витязь», 1. Архив Ин-та океанол. АН СССР.
- Виноградов М. Е., Воронина Н. М. 1962. Некоторые черты распределения зоопланктона северной части Индийского океана. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 58.
- Виноградов М. Е., Гительзон И. И., Сорокин Ю. И. 1971. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоны тропических вод океана. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Гительзон И. И. 1971. Отчет начальника отряда биолюминесценции в 50-м рейсе и/с «Витязь». — Отчет 50-го рейса и/с «Витязь», 1. Архив Ин-та океанол. АН СССР.
- Гительзон И. И., Левин Л. А., Шевырногов А. П., Утюшев Р. Н., Артемкин А. С. 1971. Батифотометрическое зондирование пелагиали и возможности его применения для исследования пространственной структуры биоценозов. Сб. «Функционирование пелагических сообществ в тропических районах океана». М., «Наука».
- Кусморская А. П. 1950. О зоопланктоне Черного моря. — Тр. АзЧерНИРО, 14.
- Ли М. Е. Г., Михайлов Э. А. 1971. Результаты гидрооптических измерений в 50-м рейсе и/с «Витязь». — Отчет 50-го рейса и/с «Витязь», 2. Архив Ин-та океанол. АН СССР.
- Самойленко В. С. 1971. Облачность, радиация и освещенность на исследовательских полигонах в 50 рейсе. — Отчет 50-го рейса и/с «Витязь», 2. Архив Ин-та океанол. АН СССР.
- Сорокин Ю. И. 1959. О влиянии стратификации водных масс на первичную продукцию фотосинтеза в море. — Журн. общ. биол., 20, № 6.
- Тимонин А. Г. 1971. Отчет начальника отряда планктона. — Отчет 50-го рейса и/с «Витязь», 1. Архив Ин-та океанол. АН СССР.
- Цалкина А. В. 1971. Вертикальное распределение и суточные миграции массовых видов Cyclopoida (Copepoda) в западной экваториальной части Тихого океана. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Цалкина А. В. 1972. Вертикальное распределение и суточные миграции Cyclopoida (Copepoda) в северо-восточной части Индийского океана. — Океанология, 12, № 4.
- Cassie R. M. 1960. Factors influencing the distribution pattern of plankton in the mixing zone between oceanic and harbour waters. — New Zeal. J. Sci., 3, N 1.
- Cassie R. M. 1963. Multivariate analysis in the interpretation of numerical plankton data — New Zeal. J. Sci., 6, N 1.
- Cassie R. M. 1963. Microdistribution of plankton. — Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1.
- Della Croce N. 1962. Aspects of microdistribution of the zooplankton. — Rapp. Cons Intern. Expl. Mer., 153.
- Della Croce N., Sertorio T. 1959. Microdistribuzione dello zooplankton. — Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genoa, 29.
- Gauld D. T. 1966. The swimming and feeding of planktonic copepods. — Some contemporary studies in marine science. London.
- Hardy A. C. 1955. A further example of the patchiness of plankton distribution. — Deep-Sea Res., Suppl. 3.
- Longhurst R. A. R. 1967. Vertical distribution of zooplankton in relation to the Eastern Pacific oxygen minimum. — Deep-Sea Res., 14, N 1.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1966. Respiration and feeding in some small copepods. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 46, N 3.
- Sorokin Ju. I. 1964. On the primary production and bacterial activities in the Black Sea. — J. Cons. Intern. Expl. Mer., 29, N 1.
- Sorokin Ju. I. 1971. Bacterial population as components of oceanic ecosystems. — Mar. Biol., 11, N 2.
- Wickstead J. H. 1962. Food and feeding in pelagic copepods. — Proc. Zool. Soc. London, 139, pt. 4.
- Wiebe P. H. 1970. Small-scale spatial distribution in oceanic zooplankton. — Limnol. and Oceanogr., 15, N 2.
- Wiebe P. H. 1971. A computer model study of zooplankton patchiness and its effects on sampling error. — Limnol. and Oceanogr., 16, N 1.
- Zalkina A. V. 1970. Vertical distribution and diurnal vertical migration of some Cyclopoida (Copepoda) in the tropical region of the Pacific ocean. — Mar. Biol., 5, N 4.

**VERTICAL DISTRIBUTION AND DIEL MIGRATIONS
OF CYCLOPOIDA (COPEPODA)
IN THE NORTHERN EQUATORIAL CURRENT
AND IN THE SULU SEA**

A. V. Zalkina

S u m m a r y

A study was made of the distribution of 13 common species of Cyclopoida at two 24-hour stations during 50th cruise of the R/V «Vityaz» in the Northern Equatorial Current of the Pacific Ocean and in the Sulu Sea. Samples were taken at 10 *m* intervals down to 150 *m* and thereafter at 50—100 *m* intervals to a depth of 500 *m*, every 2—3 hours. Cyclopoids were found to be 5 times more abundant in the mesotrophic Sulu Sea than in the oligotrophic area of the Northern Equatorial Current. The vertical boundaries of the ranges of a number of mainly epipelagic species are established with greater precision. Migratory and non-migratory species are recognised; it is shown that some species formerly considered as non-migratory actually perform diel migrations though within a very narrow range. The vertical distribution of the species under review is very irregular, their abundance in adjacent 10 *m* layers may differ by several times or even several tens of times. Owing to this uneven vertical distribution and the presence of thin layers of dense aggregations intercepted by «empty» layers, the analysis of the distribution of populations nuclei fails in some cases to give a true idea of the actual distribution of the species.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ

Ю. А. Рудяков

Наблюдения за распределением зоопланктона в естественных условиях часто приводят к заключению, что со слоем максимальных гидрологических градиентов связаны некоторые процессы, определяющие глубину обитания и характер вертикального распределения отдельных видов (см. Raumont, 1963; Виноградов, 1968; Беклемишев, 1969). Литературные данные и собственные наблюдения свидетельствуют о том, что удельный вес большинства форм зоопланктона значительно отличается от удельного веса окружающей воды (Рудяков, 1972). Следовательно, для большей части зоопланктона пикноклин не может представлять существенной физической преграды. Вертикальное распределение таких групп планктона есть результат взаимодействия двух процессов — пассивного перемещения организмов под влиянием силы тяжести и их активного перемещения. Теоретические соображения (Bidder, 1929) и результаты наблюдений (Parker, 1902; Esterly, 1919; Gardiner, 1933; Harris, 1963; Blaxter, 1973; Richter, 1973) говорят, что в среднем скорости пассивного и активного перемещения имеют разные знаки, то-есть, усилия организма в общем направлены на компенсацию пассивного перемещения. Поэтому, зная зависимость скорости пассивного и активного перемещения от факторов среды, можно определить предполагаемые параметры вертикального распределения отдельных однородных групп особей.

Скорость пассивного перемещения легко может быть измерена непосредственно (Яшнов, 1969). Гораздо сложнее определить вертикальную компоненту скорости активного перемещения. Эта скорость есть функция одной из характеристик физиологического состояния особей, которую мы называем двигательной активностью.

Известно, что двигательная активность особи может быть обусловлена фазой суточного ритма (Harris, 1963; Enright, Hamner, 1967; Rудяков, 1970), давлением (Knight-Jones, Morgan, 1966), освещенностью (Siedentop, 1930; Stehn, 1931; Blaxter, 1973), температурой (Siedentop, 1930; Welsh, 1932; Sullivan, 1954; Herter, 1962). Однако данные об этом противоречивы и носят, в основном, качественный характер, а поэтому непригодны для адекватного описания и, тем более, прогнозирования вертикального распределения тех или иных групп особей. Для получения нужных сведений необходимо проведение более детальных экспериментов.

Слабее всего изучена зависимость двигательной активности беспозвоночных от температуры, что и продиктовало первоочередной выбор этого фактора для экспериментального рассмотрения.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Понятие «двигательная активность» нуждается в некоторой конкретизации. Теоретически, двигательную активность следовало бы измерять количеством энергии, которую организм тратит на перемещение в пространстве в единицу времени, т. е. в единицах мощности. Однако, в настоящее время мы не можем предложить схемы эксперимента, в котором мощность можно было бы непосредственно измерить. Пока возможны лишь относительные измерения.

Наблюдения над ракообразными показывают (Southward, Crisp, 1965; Gamble, 1970), что планктонный рачок может находиться либо в состоянии покоя (пассивная фаза), либо совершать активные движения (активная фаза). Очевидно, что мощность, т. е. двигательная активность, прямо пропорциональна интенсивности плавательных движений, продолжительности активной фазы и частоте периодов активности.

Измерения были проведены по методике, сходной с предложенной Хойзнером и Энрайтом (Heusner, Enright, 1966). В качестве датчика использовали микротермосопротивление МТ-54, включенное по мостовой схеме. Рабочая часть термистора была расположена в центре стеклянной измерительной камеры объемом 0,6 мл, имеющей форму открытого снизу цилиндра с высотой, приблизительно равной диаметру. Заполнив камеру водой, ее устанавливали с небольшим зазором над дном большего по объему стеклянного цилиндра с морской водой так, чтобы щель между камерой и дном была достаточна для обеспечения водообмена внутри камеры, но помещенное в камеру животное не могло через нее ускользнуть. После этого цилиндр помещали в термостатируемую ванну, установленную на мягкой поролоновой подставке (для снижения вибрации от судового двигателя) и надежно закрытую от посторонних источников света. Нужный температурный режим создавали ультратермостатом типа NBE с охлаждающей фарфоровой бочкой. Для регистрации был применен самописец типа Н 373-2 со скоростью движения бумаги 10 мм/мин.

Описанный метод не позволяет измерить интенсивность плавательных движений, так как амплитуда соответствующих импульсов на диаграмме, видимо, зависит от температуры. Кроме того, во время изменения температуры происходило искажение формы импульсов. Поэтому длительность вспышек активности могла быть измерена только при постоянной температуре. Другим недостатком этой методики следует признать большую инерционность датчика, приводящую к нелинейности при измерении длительности вспышек активности; этот недостаток удалось до некоторой степени уменьшить тем, что при обработке диаграмм длительность активной фазы измеряли на уровне 50% ее амплитуды. Еще один недостаток принятой методики — необходимость использования в опыте лишь одной особи. Только при этом условии возможна однозначная расшифровка полученных записей, и датчик может работать удовлетворительно (не происходит взаимного наложения сигналов от разных особей, разрушения градиентного слоя у поверхности термистора и, следовательно, потери чувствительности). Естественно, что результаты таких опытов сильно зависят от состояния изучаемого животного, так что приходилось исключать из рассмотрения результаты опытов, в ходе выполнения или непосредственно после окончания которых животное погибает. Кроме того, каждый эксперимент должен был неоднократно повторяться для получения надежных оценок измеряемых величин. При учете всех изложенных соображений становится очевидным, что рассчитывать на успешное применение данной методики можно было только имея однородный экспериментальный

материал, т. е. животных, которых можно длительное время (не менее нескольких суток) содержать в лабораторных условиях. Судя по нашим наблюдениям, этим требованиям вполне удовлетворяют некоторые виды остракод рода *Conchoecia* и копеподы рода *Sapphirina*. Эти рачки очень удобны для исследований двигательной активности и в другом отношении: движения их ножек, связанные с дыханием, не приводят к перемещению особи в пространстве.

Большинство проведенных в рейсе экспериментов было выполнено на остракодах *C. atlantica*, которые при 23° жили в лабораторном кристаллизаторе более трех недель и после окончания работы были выпущены обратно в море. Несмотря на малые размеры измерительной камеры, эти крупные (до 5 мм) рачки, видимо, легко переносили 10—12-часовые эксперименты, так как сразу же после окончания очередного опыта охотно обгрызали предложенные им кусочки рыбы или кальмара.

Все эксперименты были проведены по единой схеме. Регистрация двигательной активности начиналась с исходной температуры (23 или 26°), при которой рачки содержались не менее нескольких часов, и продолжалась при ступенчатом охлаждении до 11 или 14°, а затем при ступенчатом нагреве до начальной температуры. Через каждые 3°, как при охлаждении, так и при нагреве, температуру выдерживали постоянной на протяжении 30 мин. Изменение температуры на 3° занимало около 20 мин. Длительность каждого эксперимента составляла около 10 час. Всего было выполнено 13 опытов с *C. atlantica*, и по одному с *C. striola*, *Euchaeta marina* и *Sapphirina* sp. Данные об изменениях двигательной активности трех последних видов, естественно менее надежны и использовались только для сопоставлений.

Всего проведено 237 измерений частоты и 1647 — длительности вспышек активности. Результаты предварительно осреднялись и обрабатывались на ЭВМ «Минск-2» по схемам взвешенного регрессионного (Steel, Torgie, 1960) и ковариационного (Снедекор, 1961) анализа.

Полученный материал позволяет сопоставить двигательную активность при стабильных значениях температуры 26, 23, 20, 17, 14 и 11° во время охлаждения; при стабильных значениях температуры 14, 17, 20, 23 и 26° во время нагрева; в процессе снижения температуры от 26 до 23°, от 23 до 20° и т. д.; в процессе повышения температуры от 11 до 14°, от 14 до 17° и т. д.

Избранный диапазон температуры соответствует температурным условиям обитания *C. atlantica* в природе (Deevey, 1968).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

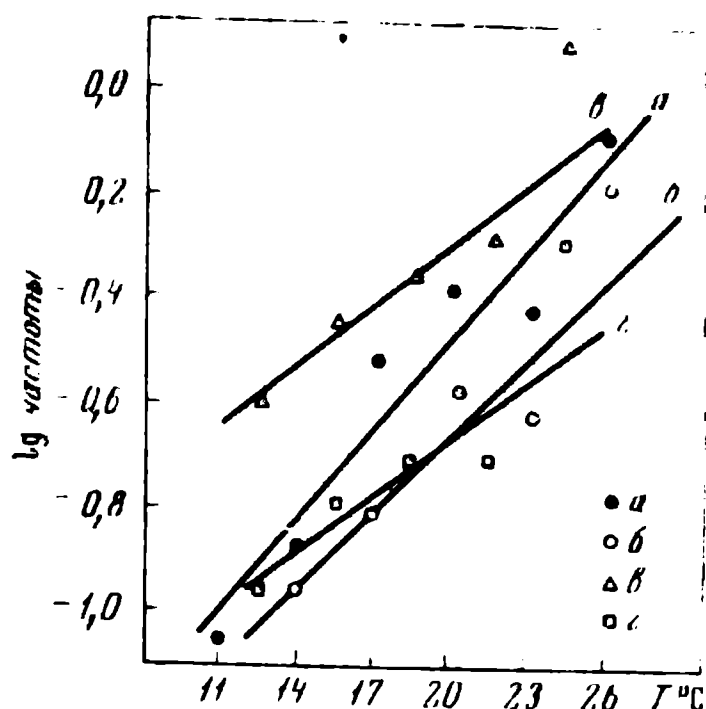
Изменения логарифма частоты вспышек активности, измеренной во время остановок в процессе охлаждения и нагрева *C. atlantica*, приведены на рис. 1. Логарифм частоты прямо пропорционален температуре¹. Проведенный ковариационный анализ свидетельствует о том, что обе линии регрессии для постоянных значений температуры можно считать параллельными, однако линия а (рис. 1) расположена над осью абсцисс значимо выше линии б. Разность приведенных средних равна 0,157 и существенна при $P < 0,05$.

Таким образом, двигательная активность животного в данный момент определяется не только температурой в этот же момент времени. Оказывается весьма существенным температурный режим в предше-

¹ Этот вывод справедлив и по отношению к другим изученным видам.

Рис. 1. Частота вспышек активности *Conchoecia atlantica*

а — при постоянных значениях температуры во время нагрева; б — то же во время охлаждения; в — во время изменения температуры (со скоростью $\sim 0,1$ град/мин) при охлаждении; г — то же при нагреве



ствующий период: при одной и той же температуре частота вспышек активности будет больше у того животного, которое до этого находилось в более теплой воде.

К тому же выводу приводит анализ данных, полученных в процессе изменения температуры (рис. 1, линии в, г), однако, здесь разница между линиями регрессии для случая понижения и повышения температуры еще значительнее. Разность приведенных средних равна 0,357 и существенна при $P < 0,05$.

Линии регрессии, соответствующие изменениям частоты при нагреве (рис. 1, линии б, г), не различаются при 5-процентном уровне значимости (разность приведенных средних составляет всего 0,005). Иное при охлаждении (линии а, в): при фиксированных значениях температуры частота значимо ниже, чем в процессе снижения температуры. Разность приведенных средних равна 0,219 и при $P \leq 0,01$ заключена в пределах от 0,015 до 0,423. Это значит, что при охлаждении со скоростью около $0,1^\circ$ в минуту частота увеличивается в среднем в 1,7 раза (максимально в 2,7 раза) по сравнению с частотой при начальной температуре. Некоторое различие в угле наклона рассматриваемых линий регрессии указывает на то, что с понижением начальной температуры степень увеличения частоты при охлаждении возрастает. Однако, достоверность различия не достигает 5-процентного уровня значимости.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что во время перехода температуры на новый уровень одновременно происходят два процесса, влияющие на частоту вспышек активности. Можно предположить, что один из них связан с механизмом терморцепции, влияние которого на частоту вспышек активности определяется знаком разности температур организма и среды. Если она положительна (организм теплее), то двигательная активность увеличивается; если отрицательна, то активность не меняется. Второй процесс, видимо, есть следствие общей зависимости скорости химических реакций от температуры. Форма распределений длительности активной и пассивной фаз (рис. 2) по мнению Б. Я. Виленкина, наблюдавшего аналогичную организацию активности у баянусов (устное сообщение), может служить указанием на случайный характер переходов из состояния покоя в активное состояние или наоборот. Возможно, что с понижением температуры снижается спонтанная активность нервной системы, и, как следствие, снижается вероятность перехода организма из одной фазы активности в другую. Некоторым подтверждением этой точки зрения служит то, что при низких постоянных значениях температуры уменьшение частоты вспышек активности и у *C. atlantica*

и у *C. striola* сопровождается увеличением средней длительности активной фазы (рис. 3). Коэффициент регрессии логарифма длительности на температуру в среднем равен — 0,0254 и при 5-процентном уровне значимости находится в интервале от — 0,0342 до — 0,0167. Это значит, что при снижении температуры на 10° длительность активной фазы возрастает в 1,8 раза (при 5-процентном уровне значимости от 1,5 до 2,2 раза).

Коэффициенты регрессии логарифма частоты на температуру при постоянных значениях температуры различаются у исследованных видов не существенно. Значение этого коэффициента в среднем равно 0,0486 (при 5-процентном уровне значимости от 0,0402 до 0,0571), т. е. при уменьшении температуры на 10° частота уменьшается в 3,1 раза (от 2,5 до 3,7 раза). Таким образом зависящие от уровня температуры изменения частоты и длительности активной фазы приблизительно компенсируют друг друга и их суммарное влияние на двигательную активность и, следовательно, на скорость движения оказывается небольшим. По-видимому, в естественных условиях наибольшее влияние на скорость активного движения оказывают изменения частоты активной фазы при изменениях температуры, которые животное испытывает при вертикальных перемещениях в условиях температурного градиента.

Результаты проведенного исследования вполне соответствуют имеющимся сведениям о температурной чувствительности животных. По-видимому, в диапазоне значений температуры, соответствующих температурным условиям обитания организмов в природе, при более высоких константных значениях температуры (или при достаточно низкой скорости увеличения температуры), как правило, наблюдается монотонное увеличение скорости биологических процессов. Этот вывод подтверждается исследованиями частоты (см. Проссер, Браун, 1967; Widdows, 1973) и мощности (см. Harvey, 1928) сердечных сокращений у различных животных, скорости фильтрации у двусторчатых моллюсков (см. Проссер, Браун, 1967), скорости движения диатомей (Hopkins, 1963), членистоногих (Welsh, 1932; см. Кашкаров, 1938) и, возможно, рыб (см. Sullivan, 1954); Павлов, Сабуренков, 1974), частоты биения ножек балянусов (Southward, 1962), скорости потребления животными кислорода (см. Newell, 1970), частоты дыхательных движений и общей активности рыб (Breder, 1951; Horn, Riggs, 1973), активности ракообразных (Fuss, Ogren, 1966) и насекомых (Matthews, 1942), а также частоты импульсов в нервных волокнах с предположительно терморецепторной функцией (Herter, 1962; Muggay, 1971). Эта закономерность, видимо, представляет собой результат изменения скорости межмолекулярных взаимодействий и не имеет отношения к терморецепторным способностям животных. Подобное влияние температуры может иметь важное экологическое значение. Однако, как видно из наших результатов, у животных имеются механизмы, способные до некоторой степени компенсировать соответствующие изменения скорости отдельных процессов.

Более сложен эффект скорости изменения температуры. Данные электрофизиологии свидетельствуют, что частота импульсов в нервных волокнах в процессе охлаждения возрастает, а в процессе нагрева снижается. Частота импульсов в тепловых волокнах изменяется в обратную сторону (Herter, 1962). Как показано выше, частота вспышек активности *C. atlantica* временно возрастает в процессе охлаждения, но не подвержена кратковременным изменениям в процессе нагрева. Напротив, у *Leptodora kindti* частота взмахов антенн временно увеличивается при нагреве и уменьшается при охлаждении (наши данные). Аналогично меняется частота сердечных сокращений у некоторых моллюсков (Segal, 1962; Widdows, 1973). Подобно этому у карпа частота дыхательных движений

Рис. 2. Распределение длительностей активной (А) и пассивной (Б) фаз двигательной активности *C. atlantica*

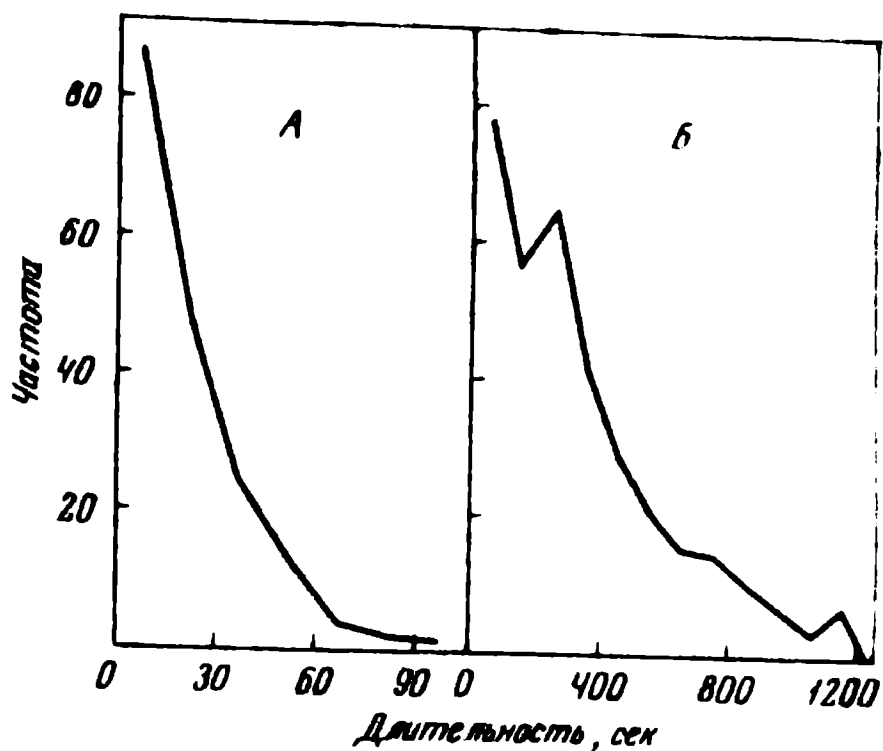
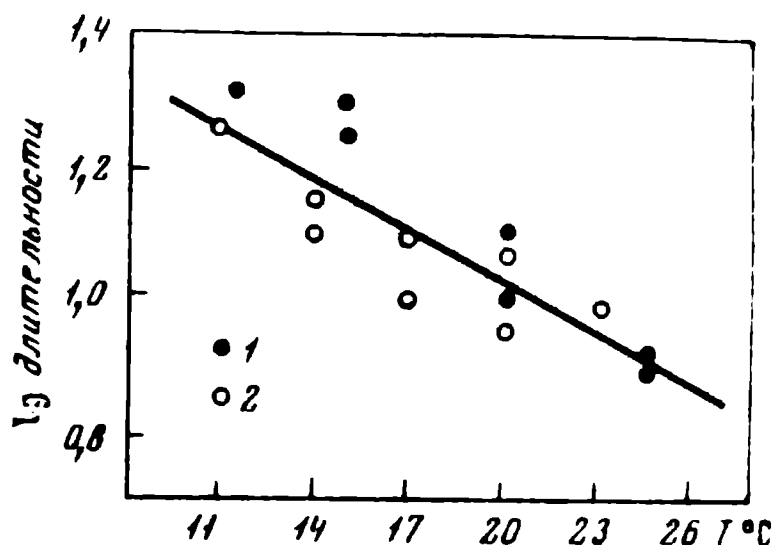


Рис. 3. Зависимость длительности активной фазы от температуры у *C. striola* (1) и *C. atlantica* (2)



временно увеличивается при переносе рыбы в более теплую воду (Meuvis, Hents, 1957). Эти примеры свидетельствуют, что изменения процессов жизнедеятельности, зависящие от скорости изменения температуры, могут происходить по-разному у разных животных и какие-либо обобщающие заключения здесь пока невозможны.

Поиски терморецепторных образований у пойкилотермных животных, в частности, беспозвоночных пока не увенчались успехом, а поэтому сама возможность их существования оспаривается. Например, существует мнение (Späth, 1967), что у рыб нет специализированных терморецепторов, и восприятие температуры осуществляется путем изменения чувствительности механорецепторов. Это заключение хорошо аргументировано. Однако, применявшаяся методика позволяет считать наблюдавшиеся вспышки активности спонтанными, т. е. структуры, служащие для восприятия изменений температуры у исследованных ракообразных, видимо, достаточно специализированы.

Как показывают результаты математического моделирования вертикальных миграций (Меншуткин, Рудяков, см. наст. сб.), зависимость скорости подъема от направления и величины скорости изменения температуры оказывает мощное стабилизирующее влияние на вертикальное распределение зоопланктона. Это позволяет надеяться, что дальнейшее углубление наших знаний о восприятии температуры планктонными беспозвоночными окажется весьма полезным для понимания многих аспектов их биологии и распределения в естественных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М., «Наука».
- Виноградов М. Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона М., «Наука».
- Кашкаров Д. Н. 1938. Основы экологии животных. Л., Медгиз.
- Меншуткин В. В., Рудяков Ю. А. 1975. Математическое моделирование суточных вертикальных миграций зоопланктона. Наст. сб.
- Павлов Д. С., Сабуренков Е. Н. 1974. Скорости и особенности движения рыб.— Основные особенности поведения и ориентации рыб. М., «Наука».
- Проссер Л., Браун Ф. 1967. Сравнительная физиология животных. М., «Мир».
- Рудяков Ю. А. 1972. Скорость пассивного вертикального перемещения планктонных организмов.— Океанология, 12, № 6.
- Снедекор Дж. У. 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М., Сельхозиздат.
- Яшинов В. А. 1969. Практикум по гидробиологии. М., «Высшая школа».
- Bidder G. P. 1929. Geotropism and antennae.— *Nature*, 123, N 3108.
- Blaxter J. H. S. 1973. Monitoring the vertical movement and light responses of herring and plaice larvae.— *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 53, N 3.
- Breder C. M. 1951. Studies on the structure of the fish school.— *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 98, N 1.
- Deevey G. B. 1968. Pelagic ostracods of the Sargasso Sea off Bermuda.— *Bull. Peabody Mus. nat. Hist.*, 26.
- Enright J. T., Hamner W. M. 1967. Vertical diurnal migration and endogenous rhythmicity.— *Science*, 157, N 3791.
- Esterly C. O. 1919. Reactions of various plankton animals with reference to their diurnal migration.— *Univ. Calif. Publs. Zool.*, 19.
- Fuss C. M., Ogren L. H. 1966. Factors affecting activity and burrowing habits of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad.— *Biol. Bull.*, 130, N 2.
- Gamble J. C. 1970. Effect of low dissolved oxygen concentrations on the ventilation rhythm of three tubicolous crustaceans, with special reference to the phenomenon of intermittent ventilation.— *Mar. Biol.*, 6, N 2.
- Gardiner A. C. 1933. Vertical distribution in *Calanus finmarchicus*.— *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 18, N 2.
- Harris J. E. 1963. The role of endogenous rhythms in vertical migration.— *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 43, N 1.
- Harvey H. W. 1928. Biological chemistry and physics of sea water. Cambridge.
- Heusner A. A., Enright J. T. 1966. Long time activity recording in small aquatic animals.— *Science*, 154, N 3748.
- Herter K. 1962. Der Temperatursinn der Tiere.— Die neue Brehm — Bücherei.— Wittenberg.
- Hopkins J. T. 1963. A study of the diatoms of the Ouse estuary, Sussex. I. The movement of the mud-flat diatom flora in response to some chemical and physical changes.— *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 43, N 3.
- Horn M. H., Riggs C. D. 1973. Effects of temperature and light on the rate of air breathing of the bowfin, *Amia calva*.— *Copeia*, 4.
- Knight-Jones E. W., Morgan E. 1966. Responses of marine animals to changes in hydrostatic pressure.— *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 4.
- Matthews H. D. 1942. On the stridulation of insects.— *Science*, 95.
- Meuwis A. L., Heuts M. J. 1957. Temperature dependence of breathing rate in carp.— *Biol. Bull.*, 112, N 1.
- Murray R. W. 1971. Temperature receptors.— *Fish physiology*, 5. Sensory Systems and electric organs. New York — London.
- Newell R. C. 1970. Biology of intertidal animals. London.
- Parker C. H. 1902. The reactions of copepods to various stimuli and the bearing of this on daily depth migration.— *Bull. U. S. Fish Comm.*, 21.
- Raymont J. E. G. 1963. Plankton and productivity in the oceans. Oxford.
- Richter G. 1973. Field and laboratory observations on the diurnal vertical migration of marine gastropod larvae.— *Netherl. J. Sea. Res.*, 7.
- Rudjakov J. A. 1970. The possible causes of diel vertical migrations of planktonic animals.— *Mar. Biol.*, 6, N 2.
- Segal E. 1962. Initial response of the heart rate of a gastropod, *Acmaea limatula*, to abrupt changes in temperature.— *Nature*, 195, N 4842.
- Siedentop W. 1930. Physiologische Beobachtungen an *Leptodora kindtii*.— *Arb. Ung. Biol. Forsch. Inst.*, 3.
- Southward A. J. 1962. On the behaviour of barnacles. IV. The influence of temperature on cirral activity and survival of some warm-water species.— *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 42, N 2.

- Southward A. J., Crisp D. J.* 1965. Activity rhythms of barnacles in relation to respiration and feeding.— *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 45, N 1.
- Späth M.* 1967. Die Wirkung der Temperatur auf die Mechanoreceptoren des Knochenfisches *Leuciscus rutilus* L.— *Z. Vergl. Physiol.*, 56.
- Steel R. G. D., Torrie J. H.* 1960. Principles and procedures of statistics with special reference to the biological sciences. New York.
- Stehn W. C.* 1931. The activating influence of light upon certain aquatic arthropods — *J. Exptl. Zool.*, 59.
- Sullivan C. M.* 1954. Temperature reception and responses in fish.— *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 11, N 2.
- Welsh J. H.* 1932. Temperature and light as factors influencing the rate of swimming of larvae of the mussel crab, *Pinnotheres maculatus* Say.— *Biol. Bull.*, 63, N 2.
- Widdows J.* 1973. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis* — *Mar. Biol.*, 20, N 4.

INFLUENCE OF TEMPERATURE ON THE LOCOMOTOR ACTIVITY OF PLANKTON CRUSTACEANS

Yu. A. Rudyakov

Summary

A study was made of temperature-dependent changes in the locomotor activity of four species of plankton crustaceans (ostracods, copepods). The locomotor activity of an animal at a given moment depends not only on the temperature at this instant, but on the thermal regime during the preceeding period too. The logarithm of the frequency of bursts of activity is directly proportional to temperature. These processes are approximately compensating each other and are presumably the result of a lowering of the spontaneous activity of the nervous system under conditions of cold. Besides these responses to absolute temperature values it is found that the rate of temperature changes has a specific effect on activity. The response is obtained only on cooling and manifests itself in a temporary increase in the frequency of bursts of activity. The data obtained are discussed in the light of the existing conceptions of thermoreception in poikilothermic animals.

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ ЗООПЛАНКТОНА

В. В. Меншуткин, Ю. А. Рудяков

Явление суточных вертикальных миграций пелагических животных давно привлекает внимание исследователей. Посвященные этой теме исследования можно разделить на три группы. Первая, наиболее обширная, включает результаты наблюдений за ходом процесса в естественных условиях. В работе второй группы обсуждаются наблюдения за перемещениями животных в искусственно созданных условиях — в сосудах различного объема. И в том, и в другом случае исследователь может лишь отметить результаты некоторых процессов, причины которых от него скрыты. Третью группу составляют физиологические исследования, результаты которых позволяют судить об элементарных реакциях животных на изменения параметров среды. Однако, физиологические данные до сих пор использовались только для подтверждения или критики гипотез, основанных на полевых данных. Последние обычно характеризуются низкой воспроизводимостью, поэтому интерпретация результатов физиологических опытов зачастую бывает вольной и противоречивой.

Метод математического моделирования позволяет подойти к изучению вертикальных суточных миграций с иной стороны: на основе некоторой гипотезы с использованием физиологических данных можно попытаться воссоздать ход процесса в машинном эксперименте. Успешное завершение этой работы будет свидетельствовать о состоятельности принятой гипотезы. Кроме того, созданная модель может послужить инструментом для изучения влияния на ход миграции некоторых изменений исходных предпосылок и параметров.

В качестве проверяемой была принята следующая гипотеза (Rudjakov, 1970): распределение однородной группы особей по глубине есть результат пассивного перемещения под влиянием силы тяжести и направленного в противоположную сторону компенсационного активного движения; периодические изменения освещенности синхронизируют ритмы двигательной активности отдельных организмов или же непосредственно индуцируют соответствующие изменения скорости активного движения особей, в результате чего средняя глубина их нахождения периодически колеблется.

По результатам экспериментального изучения пелагических остракод, изученных в этом отношении наиболее полно, среднюю скорость их погружения можно принять обратно пропорциональной вязкости и равной 40 м/час при 25° (Рудяков, 1972а, б). Скорость активного подъема была принята пропорциональной двигательной активности, т. е. зависящей от скорости изменения температуры: при скорости охлаждения 0,1 град/мин скорость подъема увеличивается максимально в 3 раза, а при нагреве с той же скоростью не изменяется (Рудяков, 1975).

Модель суточных вертикальных миграций зоопланктонных ракообразных построена на основе метода Монте-Карло. Перемещение каждой

особи рассматривается отдельно, общая картина вертикальных миграций складывается из траекторий всех организмов, составляющих популяцию. Алгоритм поведения особи строится на вероятностной основе.

На блок-схеме моделирующего алгоритма (рис. 1) кружками обозначены логические операторы, заштрихованными квадратами — датчики случайных чисел, прямоугольниками — арифметические и прочие операторы.

Вся толща воды до глубины 400 м разбита по вертикали на 10-метровые интервалы, помеченные индексом z с нумерацией от поверхности. Работа модели начинается с засылки в каждый такой слой некоторого исходного количества рачков N_0 , одинакового для всех слоев.

Временной шаг модели τ составляет 15 мин, таким образом сутки разбиваются на 96 отрезков времени. В течение каждого такого отрезка движение особи вниз и вверх рассматривается отдельно в виде последовательных перемещений. Продолжительность функционирования модели ограничивается максимальным числом шагов τ^m .

Скорость погружения планктонного рачка (u) полагалась зависящей от вязкости воды. Вязкость же считалась функцией температуры (T_s); эффектом влияния на вязкость воды солености и давления в рассматриваемой задаче вполне можно пренебречь.

Кроме постоянной составляющей скорости погружения (u), в модели учитывалась еще и пульсационная составляющая (u'), зависящая от разброса значений скорости погружения у разных особей. Функция распределения пульсационной составляющей аппроксимировалась симметричным прямоугольным распределением с максимальным отклонением от средней u_0 , получившим в модели оценку 10 м. Вероятности p'_u и p''_u принимались равными $1/2$ и $1/2$. Опускание особи в течение 15-минутного интервала (в шкале 10-метровых слоев) определялось по соотношению:

$$z_1 = z + \frac{u + u'}{\Delta z},$$

где z — слой первоначального положения особи, z_1 — слой расположения особи после опускания, Δz — толщина элементарного слоя воды.

Скорость активного движения планктонного рачка (w) полагалась зависящей от суточного ритма активности животного (C), градиента температуры (Δ) в процессе опускания и пульсационной составляющей скорости активного движения (w'), зависящей от степени синхронизации суточных ритмов отдельных особей и от разброса их реакций на скорость изменения температуры. Суточный ритм активности особи описывался соотношением:

$$C = K_a + K_r \sin \frac{2\pi\tau}{96},$$

где K_a — среднесуточная скорость активного движения, K_r — полуамплитуда суточного изменения скорости.

При $K_a < K_r$ в течение части суток возможно активное погружение рачка, при $K_a > K_r$ имеет место только активное перемещение к поверхности воды.

Зависимость скорости всплытия от градиента температуры ($\Delta = T_s - T_{s1}$) описывалась ступенчатой функцией, причем значение w_1 соответствовало градиентам $0,5^\circ$, w_2 — от $0,5$ до 1° , а w_3 — $>1^\circ$. Переменным w_1 , w_2 и w_3 были присвоены значения 1, 2 и 3 соответственно. Влияние вязкости на скорость всплытия, очевидно, находится в пределах ошибки определения зависимости скорости от градиента температуры, поэтому при определении w вязкостные эффекты отдельно не учитывались.

Механизм определения пульсационной составляющей скорости всплытия (w') аналогичен подобной процедуре для скорости погружения.

Результирующее положение особи после элементарного акта погружения и последующего всплытия определяется по формуле:

$$z_2 = z_1 - \frac{w \cdot C + w'}{\Delta z},$$

где z_1 — слой расположения особи после опускания, z_2 — слой расположения особи после подъема.

Естественным ограничением перемещения вверх служит поверхность воды. Особи, выходящие из рассматриваемого в модели 400-метрового слоя воды в направлении ко дну, считались погибшими и в последующих шагах не рассматривались.

В процессе прохождения одного шага по времени последовательно рассматривались вертикальные перемещения каждой особи и из распределения N_i , соответствующего началу временного интервала в 15 мин, формировалось распределение N_i' , соответствующее концу этого интервала. Последующая обратная пересылка сопровождалась статистической обработкой данных о вертикальном распределении зоопланктона, которая включала в себя определение средней глубины положения популяции (\bar{Z}), дисперсии (σ^2) и асимметрии (A) вертикального распределения.

Модель была реализована на бортовой вычислительной машине «Минск-2» нис «Академик Курчатов». Программа была записана на языке АЛГОЛ-60. На прохождение одного часа работы модели уходило около 2 мин машинного времени при численности популяции около 200 особей. В качестве датчика случайных чисел использовались табличные значения, соответствующим образом закодированные и введенные в оперативную память машины.

Созданная модель проверялась путем сравнения данных о ее функционировании с фактическими наблюдениями над вертикальными суточными миграциями остракод *Cypridina sinuosa*, полученными в 44-м рейсе нис «Витязь» на ст. 6033 (Рудяков, 1971). В качестве входа модели использовали температурную кривую для ст. 6033 (Арсеньев и др., 1971). Полуамплитуду изменения скорости активного движения K_a приняли равной 40 м/час, а фазу синусоидального изменения двигательной активности и значение среднесуточной скорости движения K_s подбирали в процессе математического эксперимента.

Исследование чувствительности разработанной модели к точности определения отдельных параметров показало необходимость надежного определения величин, влияющих на скорость всплытия (K_a , K_s и w). Например, при $K_a = 43$ м/час модель не могла устойчиво существовать, так как в течение трех суток за пределы слоя 0–400 м уходило более 90% всех особей популяции. Среднесуточная скорость активного движения 54 м/час обеспечивала возможность существования популяции неограниченно долгое время, а увеличение скорости K_a до 60 м/час приводило к тому, что все особи большую часть времени проводили в верхнем 20-метровом слое. Приведенные значения скорости отражают конкретную конструкцию модели и никак не могут считаться универсальными константами. Однако, обращает на себя внимание необходимость определения биологической характеристики (скорость активного движения) с точностью порядка 10%, что редко выполняется в практике биологического эксперимента.

Суточные изменения вертикального распределения планктонных ракообразных, полученные в модели при $K_a = 55$ м/час (рис. 2 и 3, 2), характеризуются резким подъемом популяции к поверхности в ночные

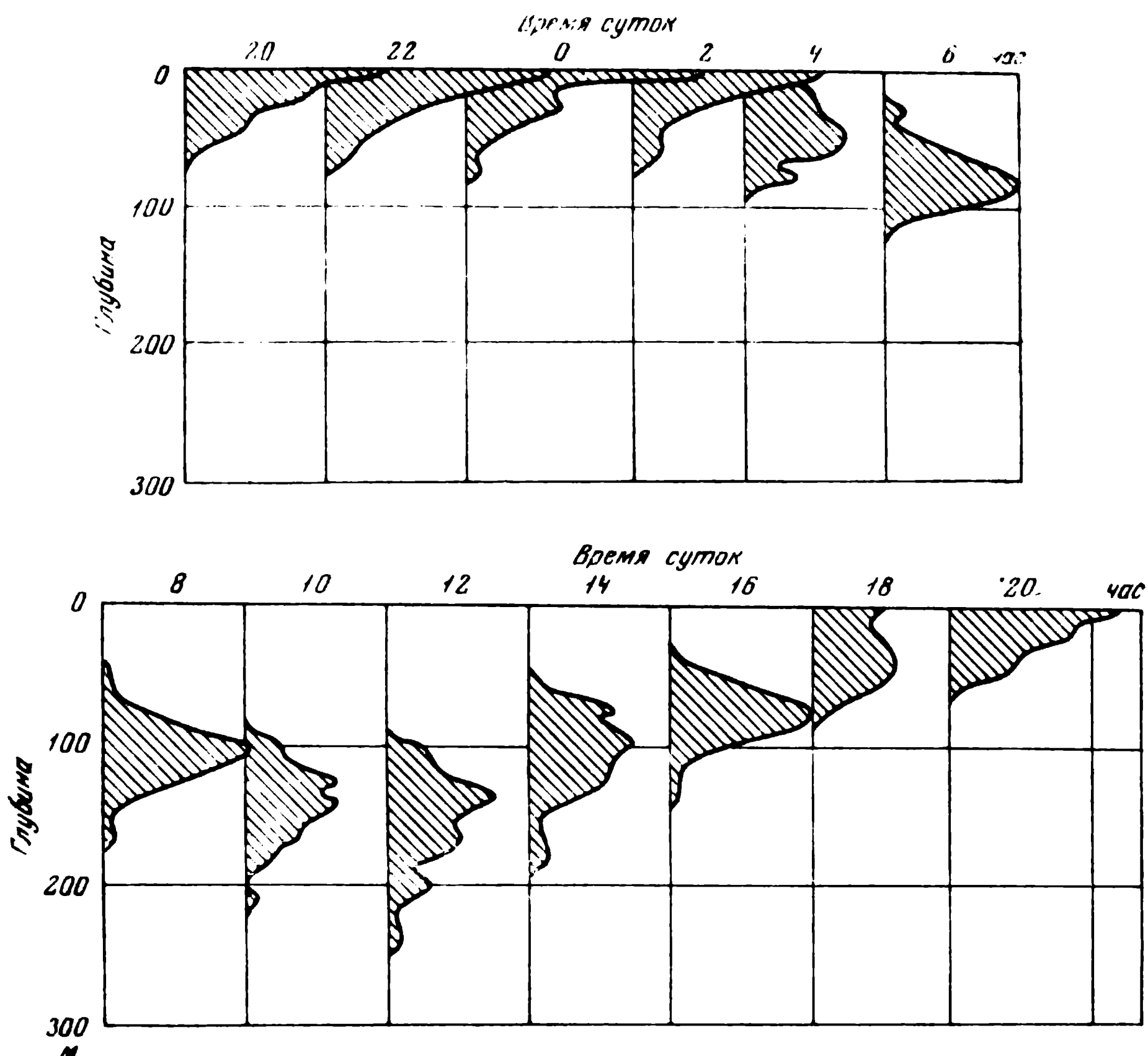


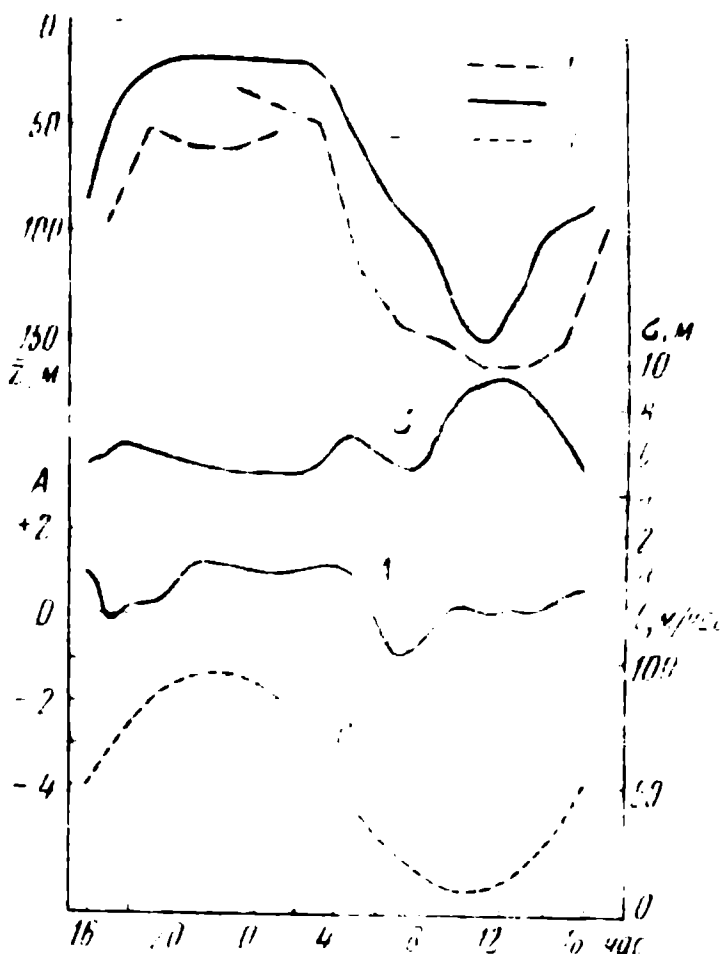
Рис. 2. Суточные изменения вертикального распределения рачков по данным модельного эксперимента

часы (19—03 час). В это время мода распределения числа особей по глубине находится в слое 0—10 м, среднее квадратическое отклонение относительно мало ($\sigma = 5$ м), асимметрия велика и положительна. В утренние часы (03—05 час) популяция отрывается от поверхности, что сопровождается изменением знака асимметрии распределения. Около полудня положение популяции стабилизируется в области максимального градиента температуры, в диапазоне глубин 80—220 м. При этом вертикальное распределение характеризуется повышением среднего квадратического отклонения ($\sigma = 9$ м) и слабой положительной асимметрией. Массовое всплытие особей в вечернее время сопровождается сокращением размытости распределения ($\sigma = 5$ м) и около 18 часов кратковременным появлением отрицательной асимметрии.

Характер суточных изменений вертикального распределения остракод младшей возрастной группы на ст. 6033 (рис. 3, 1) хорошо согласуется с данными модели, хотя в модельном эксперименте средняя глубина и дисперсия оказались ниже, чем в природе. Без сомнения, путем тщательного подбора значений K_0 , K_1 , μ , и ψ , можно добиться еще большего со-

Рис. 3. Суточные изменения средней (\bar{Z}), среднего квадратического отклонения (σ) и асимметрии (A) распределения особей по глубине, а также активности животных (C)

1 — данные наблюдений на ст. 6033; 2 — данные модели; 3 — принятый в модели суточный ход двигательной активности рачков



ответствия данных модели экспериментальным, но мы не ставили перед собой такую задачу.

Основной смысл проделанной работы заключается в том, что разработан и опробован на конкретном материале метод синтеза динамики суточных вертикальных распределений планктонных ракообразных на основе знания физиологических характеристик отдельной особи и гидрологических характеристик района обитания. Оказалось, что для объяснения механизма суточных вертикальных миграций достаточно, чтобы у каждой особи имелся эндо- или экзогенный ритм активности и существовала бы физиологическая система, формирующая определенный тип двигательной реакции на скорость изменения температуры среды. Последнее совершенно не отрицает возможности существования других механизмов регуляции суточных вертикальных перемещений (например, на основе барорецепции). Однако, полученные результаты позволяют говорить о том, что в созданной модели отражены настолько существенные черты физиологического механизма, управляющего вертикальными миграциями, что каких-либо дополнительных гипотез для объяснения обычно наблюдаемых суточных изменений распределения планктона по глубине не требуется.

ЛИТЕРАТУРА

- Арсеньев В. С., Галеркин Л. И., Плахин Е. А., Саложников В. В. 1971. Основные черты гидрологии и гидрохимии района исследований 44-го рейса «Витязя». Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Рудяков Ю. А. 1971. Детали горизонтального распределения и суточные вертикальные миграции *Cypridina* (*-Pyrocypis*) *sinuosa* (G. W. Müller) (Crustacea, Ostracoda) в западной части экваториальной Пацифики. — Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Рудяков Ю. А. 1972а. Скорость пассивного погружения пелагической остракоды *Cypridina sinuosa* (G. W. Müller) в связи с явлением суточных вертикальных миграций — Океанология, 12, № 5.
- Рудяков Ю. А. 1972б. Скорость пассивного вертикального перемещения планктонных организмов. — Океанология, 12, № 6.
- Рудяков Ю. А. 1975. Влияние температуры на двигательную активность планктонных ракообразных. Наст. сб.
- Rudjakov J. A. 1970. The possible causes of diel vertical migrations of planktonic animals. — Mar. Biol., 6, N 2.

**MATHEMATICAL SIMULATION
OF THE DIEL VERTICAL MIGRATIONS
OF ZOOPLANKTON**

V. V. Menshutkin, Yu. A. Rudjakov

S u m m a r y

The method of mathematical simulation permits on the basis of the available hypotheses to synthesize the dynamics of diel vertical migrations of zooplankton, proceeding from the values of the physiological characteristics of the individual and the hydrological characteristics of its habitat. Sufficient for the explanation of the migration mechanism is the presence in each individual of a diel rhythm of activity and capability to respond in a definite manner to the rate of changes in the temperature of its environment. Judging from the data of a model experiment, the process of migration under natural conditions is strongly affected by the ratio of the rates of passive sinking and active movement of animals.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК РЫБ В ВОСТОЧНО-ЭКВАТОРИАЛЬНОМ РАЙОНЕ ТИХОГО ОКЕАНА

Н. Н. Горбунова

Вертикальное распределение икры и личинок рыб в тропических районах океана изучалось до сих пор сравнительно слабо, хотя сведения о глубинах, на которых происходит икрометание и развитие молоди, необходимы для познания жизненных циклов рыб и выяснения их биоценотических связей. Особый интерес представляет выяснение зависимости вертикального распределения икры и личинок рыб от структуры водных масс в различных районах океана.

Ранее нами рассматривалось вертикальное распределение личинок рыб в западных районах тропической зоны Тихого океана в условиях конвергенции или слабого подъема глубинных вод (Горбунова, 1971). В 17-м рейсе нис «Академик Курчатов», на 4 экваториальных полигонах проводилось изучение вертикального распределения икры и личинок рыб в условиях хорошо выраженного подъема глубинных вод.

В этом рейсе для сбора ихтиопланктона впервые была применена новая конструкция закрывающихся сетей горизонтального лова: буксируемые горизонтальные сети — БГС (рис. 1), что обеспечило полноценный сбор ихтиопланктона и дало более четкое представление о видовом составе и послойном распределении икры и личинок рыб. Новая конструкция была разработана А. Г. Понсовым в Институте океанологии АН СССР.

Сети рассчитаны на одновременный сбор ихтиопланктона на 5 горизонтах со свободно меняющимся расстоянием между горизонтами облова. Каждая секция серии состоит из двух ихтиопланктонных сеток с диаметром 0,5 м, мягко прикрепленных к штанге, закрепленной у основания замыкателя. Секция имеет замыкатель с посыльным грузиком и прикрепляется к тросу зажимом. Сети изготовлены из капронового сита № 14 по типу сетей Джеди. Буксировка производилась при скорости судна 3—4 узла в течение 20 мин, через одну сеть профильтровывалось около 300 м³ воды. Буксируемыми горизонтальными сетями было собрано 156 проб ихтиопланктона на 4 полигонах, расположенных на экваторе 97°, 122°, 139° и 155° з. д. В верхнем 200-метровом слое облавливалось не менее 15 горизонтов. Расстояние между горизонтами облова в слое 0—100 м составляло 5—10 м, в слое 100—200 м — увеличивалось до 50 м.

Динамическая структура верхнего 500-метрового слоя в изученном районе определяется разнонаправленными потоками Южного пассатного течения, подповерхностного течения Кромвелла и глубинного западного течения.

В верхнем 200—250-метровом слое были пойманы личинки около 90 видов рыб (приложение 1). Почти на всех горизонтах преобладали личинки мезопелагических рыб, среди которых наиболее многочисленны-

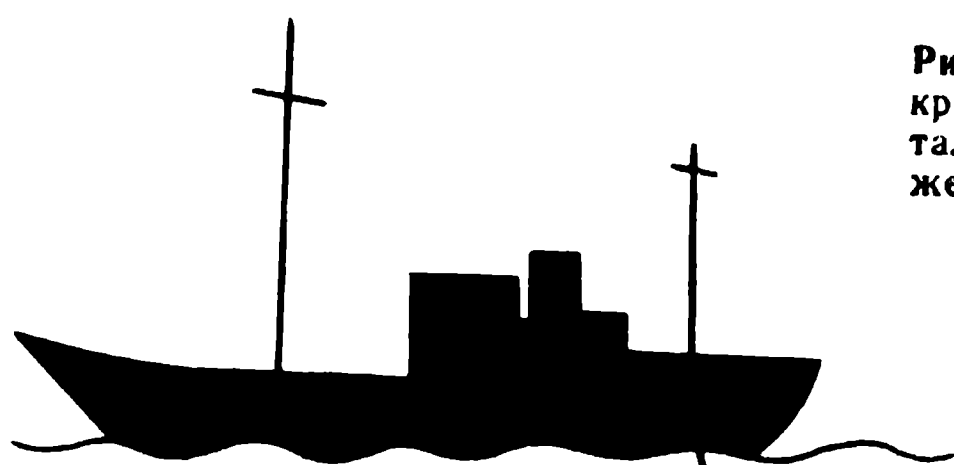
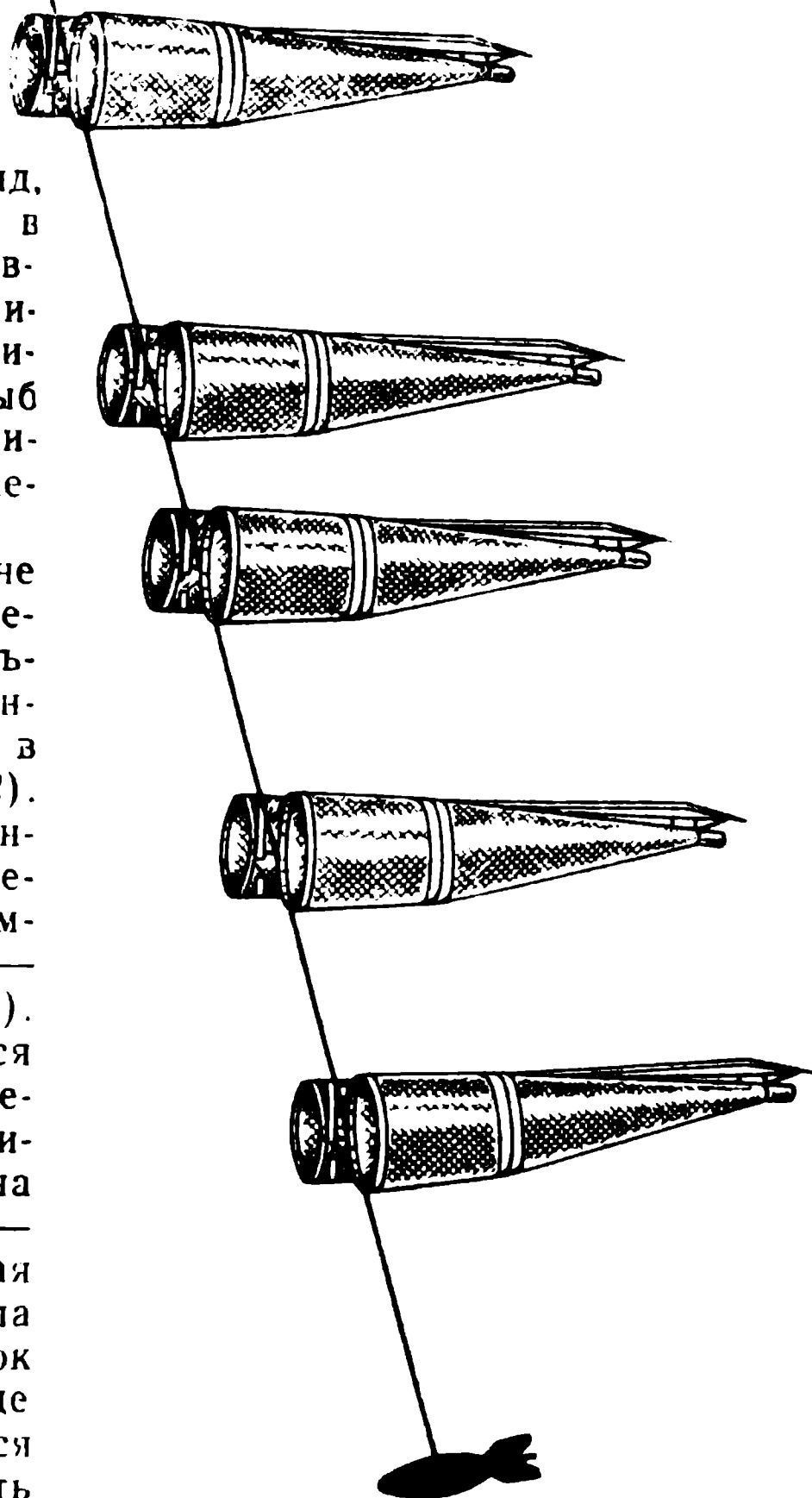


Рис. 1. Серия буксируемых закрывающихся сетей горизонтального лова в рабочем положении



ми были личинки миктофид, винцигуэрий и циклотон, в меньшем количестве, но сравнительно часто ловились личинки глубоководных рыб; личинки эпипелагических рыб встречались в уловах значительно реже и в малом количестве.

На первом полигоне (ст. 1454, 97° з. д.), где отмечался наиболее мощный подъем вод, наибольшая численность личинок отмечалась в слое 10—50 м (приложение 2). В светлое время суток численность личинок в уловах не превышала 68 экз/1000 м³, в темное повышалась до 120—140 экз/1000 м³ (рис. 2). В этом районе отмечается сравнительно интенсивный нерест рыб; отмечено два максимума количества икры — на глубине 5 м и в слое 150—200 м (рис. 2). Наибольшая численность икры достигала 30 экз/1000 м³. Уловы личинок возрастают в слое 5—50 м, где температура воды понижается от $22,5^{\circ}$ до 17° ; их численность там составляет 46—144 экз/1000 м³. На I полигоне встречались личинки 43 видов рыб, среди них 14 видов миктофид, 4 гоностомиевых, 15 видов глубоководных и 10 эпипелагических рыб.

По частоте встречаемости и численности как в дневных, так и в ночных уловах доминировали личинки *Vinciguerria lucetia*, *Cyclothone acclinidens*, *Diogenichthys laternatus*, *Notoscopelus resplendens* и *Lampanyctus*, spp. Личинки этих видов встречались в верхнем 100—150-метровом слое, поднимаясь почти к самой поверхности. Это можно объяснить только воздействием сильного подъема глубинных вод, так как

обычно они обитают значительно глубже, например, личинки *Diogenichthys laternatus* глубже термоклина, другие виды редко поднимаются в верхний 20—25-метровый слой.

Концентрация и распределение по слоям личинок заметно меняются в течение суток: ночью численность личинок достигает 100—140, днем не превышает 70 экз/1000 м³. На I полигоне встречались личинки прибрежных рыб, что, по-видимому, обуславливается их выносом из прибрежных районов.

На II полигоне (ст. 1456, 122° з. д.), где толщина Южного пассатного течения возрастает до 40 м, а течения Кромвелла уменьшается до 180 м, численность и видовое разнообразие личинок рыб заметно увеличиваются. Здесь пойманы личинки 52 видов рыб, среди них 28 видов миктофид, 5 гоностомиевых, 16 видов глубоководных и 3 вида эпипелагических рыб. Личинки неритических видов рыб не встречались. Икра встречалась, в основном, в слое 0—60 м, ее количество составляло 40 экз/1000 м³ (рис. 2, а). Численность личинок значительно возрастает (рис. 2, б) глубже верхнего слоя 15 м и до глубины 200 м колеблется от 80 до 360 экз/1000 м³; наибольшая концентрация личинок — в слое 25—65 м, до 120—180 экз в пробе.

По частоте встречаемости и численности преобладали личинки *Diogenichthys laternatus*, *Myctophum nitidulum*, *M. asperum*, *Hugophum proximum*, *H. reinhardti*, *Notoscopelus resplendens*, *Notolychnus valdiviae*, *Symbolophorus evermanni*, *Vinciguerrria lucetia*, *Cyclothone signata*, *C. acclinidens*. Число доминирующих видов увеличилось, появились новые формы, которые на I полигоне отсутствовали или встречались единично: *M. nitidulum*, *M. asperum*, *S. evermanni*, *H. reinhardti*, *H. proximum*, *Notolychnus valdiviae*, *C. signata*. Значительно увеличилась частота встречаемости личинок *Paralepididae*, *Diaphus*, *Lampanyctus*.

На III полигоне (ст. 1458, 140° з. д.) верхний однородный слой занимает горизонт 0—35 м, течение Кромвелла 35—370 м. Здесь отмечается интенсивное икрометание многих видов рыб, численность икры в слое 0—100 м достигает 120 экз/1000 м³ (рис. 2, а). Численность личинок, за исключением 2—3 ловов была заметно меньше, чем на II полигоне (2, б). Ночью наибольшая концентрация личинок отмечалась на горизонтах 65 и 80 м (до 180 экз/1000 м³), днем — на 35 и 50 м. На 35 м численность личинок составляла почти 300 экз/1000 м³, преобладал *Lampanyctus*, на 50 м она достигала 566 экз/1000 м³, там было поймано много личинок *Vinciguerrria lucetia*.

Распределение личинок в пределах слоя 0—100 м неравномерно, максимальные уловы приурочены к большим глубинам, чем на I и II полигонах. На III полигоне пойманы личинки 57 видов рыб, в том числе 26 миктофид, 4 гоностомиевых, 17 видов глубоководных и 10 эпипелагических рыб. Состав доминирующих видов снова несколько меняется: наиболее часто и в большем количестве попадались личинки *Stemonosudis macrura*, *Hugophum reinhardti*, *H. proximum*, *Diaphus* sp., *Symbolophorus evermanni*, *Myctophum nitidulum* и рода *Lampanyctus*.

На IV полигоне (ст. 1461, 155° з. д.) верхний однородный слой занимал горизонт 0—30 м, толщина течения Кромвелла увеличилась до 440 м. Уловы икры и личинок рыб значительно возрастают, изменяется видовой состав ихтиопланктона. Здесь встречены личинки 70 видов рыб, среди которых 25 миктофид, 7 гоностомиевых, 20 видов глубоководных и 18 эпипелагических рыб. В доминирующую группу входят личинки *Vinciguerrria nimbaria*, *Cyclothone signata*, *Hugophum reinhardti*, *Symbolophorus evermanni*, *Lampanyctus* spp., *Bregmaceros maclellandi*, значительно возрастает численность личинок нескольких видов *Paralepididae*. Боль-

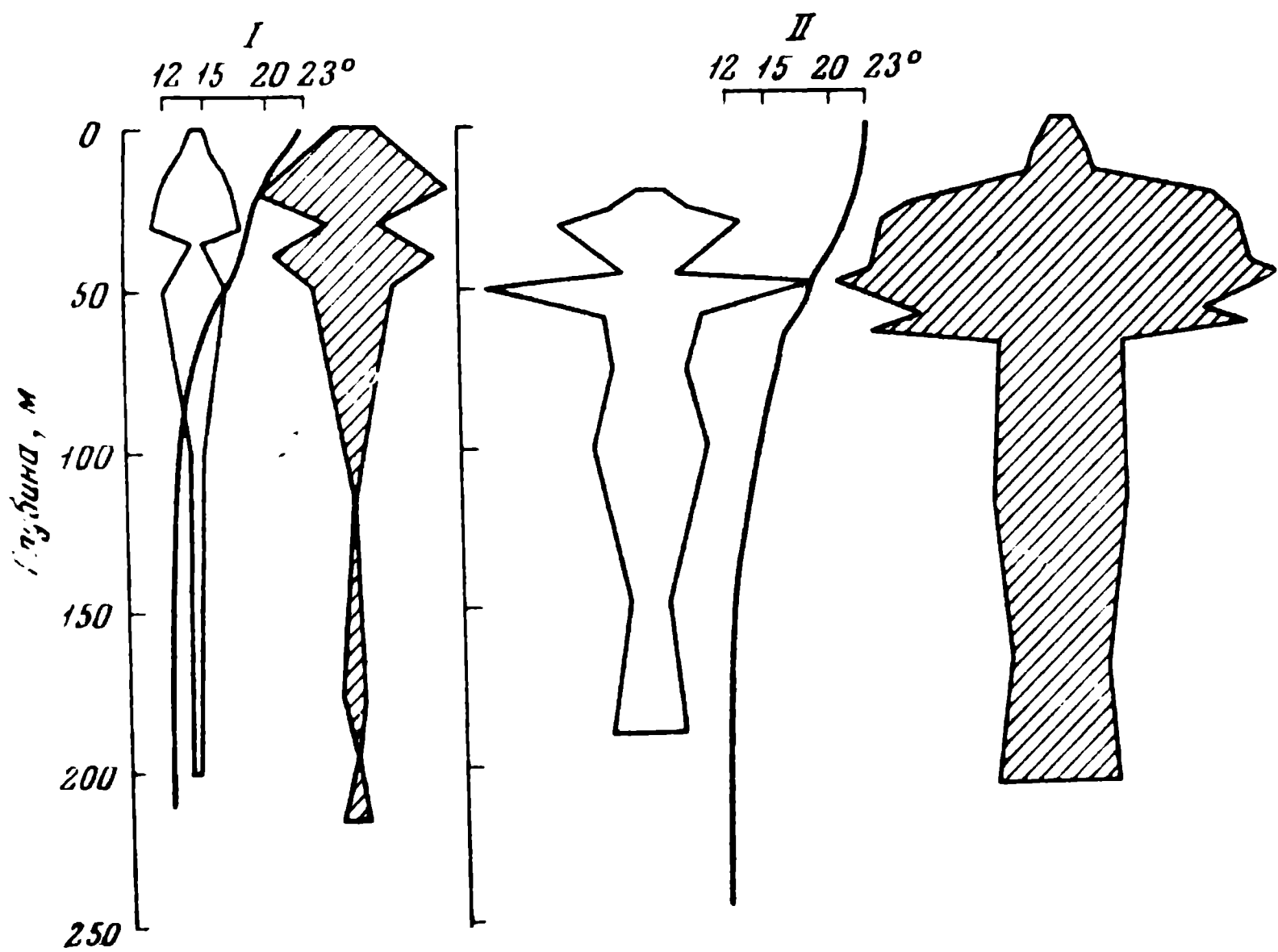
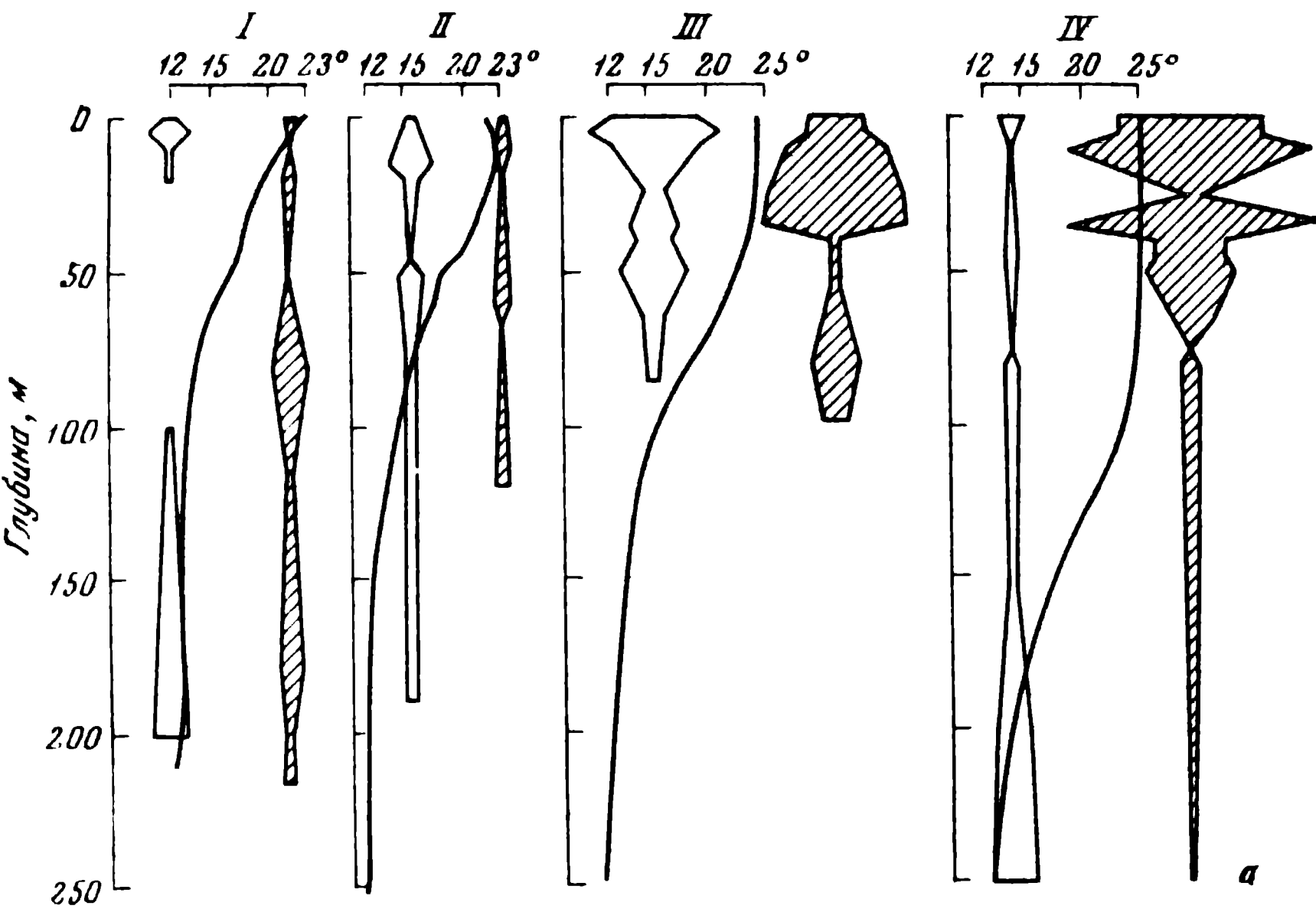


Рис. 2. Вертикальное распределение икры (а) и личинок (б) рыб на I—IV полигонах. Сплошная линия на том же в следующих рисунках — температурная кривая. Римские цифры — номера полигонов.

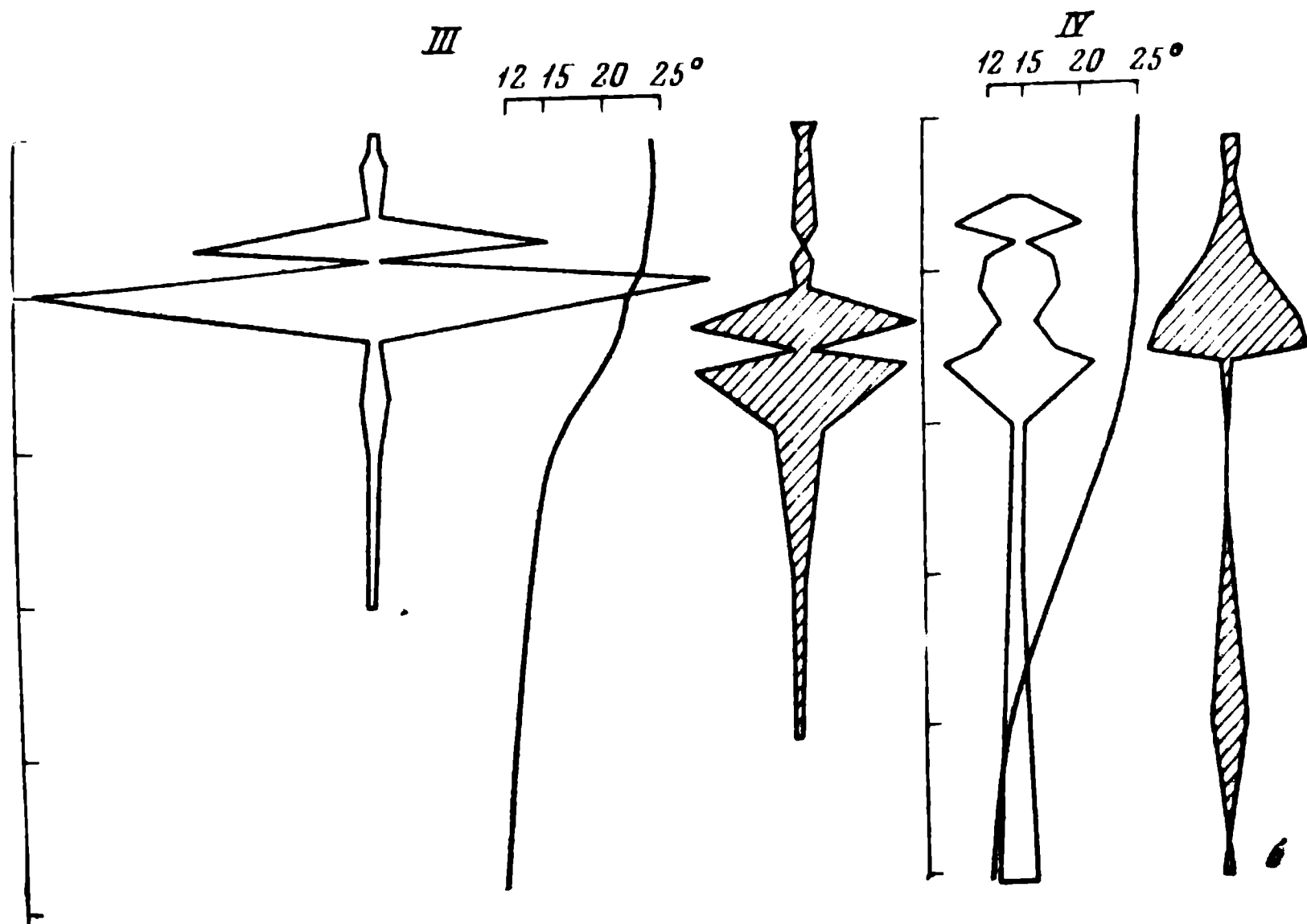
шое количество икры в уловах свидетельствует о интенсивном пересте рыб; численность икры в ночных уловах в несколько раз выше, чем в дневных. Днем наибольшая численность икры (34—40 экз/1000 м³) отмечалась в слое 200—250 м, в поверхностном слое было до 20 экз/1000 м³. Ночью в слое 0—35 м количество икры составляло 120—200 экз/1000 м³, глубже 70 м икра рыб ловилась единично.

Численность личинок в ночных уловах также значительно больше, чем в дневных. Днем повышенная концентрация личинок отмечается на горизонте 35 м и в слое 45—80 м. Ночью больше всего личинок ловилось в слое 40—75 м, их видовое разнообразие значительно увеличивалось, например на 75—80 м встречались личинки 20—30 видов рыб.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК МИКТОФИД

Личинки миктофид были наиболее многочисленной группой на всех четырех полигонах. На I полигоне отмечено 14 видов, западнее же их число увеличивалось почти до 30. На всех 4 полигонах миктофиды входили в группу доминирующих видов.

На I полигоне одной из доминирующих форм были личинки восточно-тихоокеанского эндемика *Diogenichthys laternatus*. Постэмбриональное развитие *D. laternatus*, по имеющимся сведениям, проходит при сравнительно низких температурах, обычно глубже слоя термоклина. На I полигоне личинки *D. laternatus* ловились от 15 до 215 м, наиболее многочисленны они на 30—80 м (рис. 3). Наибольшие концентрации личинок отмечались в ночное время, особенно на горизонтах 40—50 м. Личинки совершают вертикальные миграции, не поднимаясь, однако, ночью выше 15 м. Они попадались при температуре 12—21°. Нахождение личинок *D. laternatus* на глубине 15 м при температуре 21,0° можно объяснить



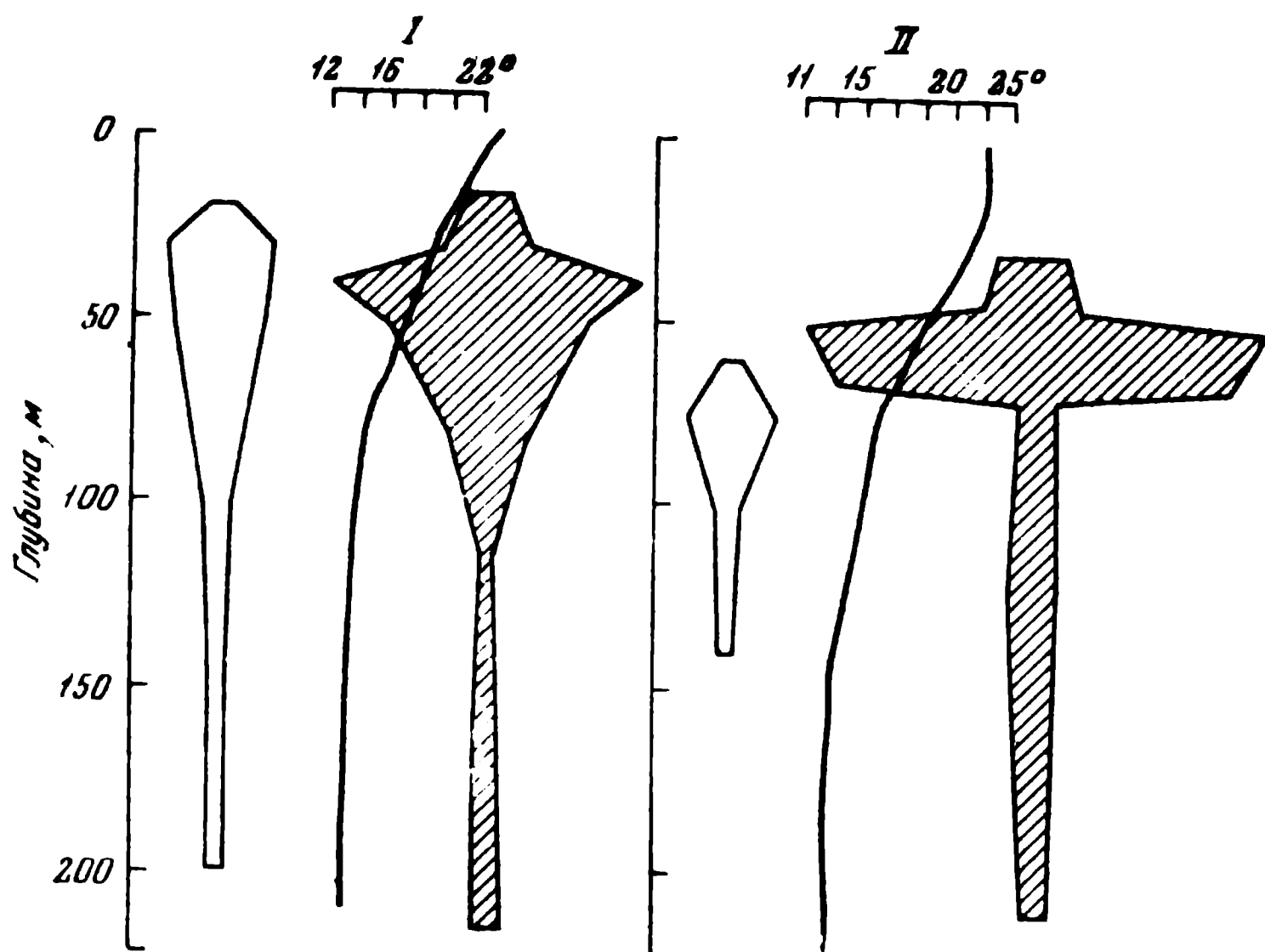


Рис. 3. Вертикальное распределение личинок *Diogenichthys laternatus*

подъемом к поверхности холодных глубинных вод. На II полигоне численность личинок в уловах не уменьшилась, однако максимум их численности сместился на большие глубины: днем они не встречались выше 50 м, ночью поднимались лишь до 30 м. Наибольшая численность личинок *D. laternatus* отмечалась днем на горизонте 75 м, ночью на 50—65 м. По данным наших ловов, развитие личинок *D. laternatus* происходит при температуре 12—21° с оптимумом 17—18°. Западнее п-ва Калифорния (25—28° с. ш.) личинки *D. laternatus* встречались в слое 70—90 м при температуре 16° (Ahlstrom, 1959). На III и IV полигонах от поверхности до 250 м были отмечены лишь единичные личинки *D. laternatus*: на III полигоне на глубине 35 м при температуре 24°, на IV — на 250 м при 12°.

Личинки *Myctophum nitidulum* (рис. 4, а), развитие которых также проходит при относительно низкой температуре, встречались на всех 4 полигонах, в наибольшем количестве на II. Днем на II полигоне личинки *M. nitidulum* не встречались выше 45 м, ночью они поднимались к самой поверхности. Наибольшие концентрации личинок *M. nitidulum* отмечаются днем глубже 100 м, ночью на 50 и 65 м. Личинки *M. nitidulum* встречены при температуре 12—23°, больше всего при 12,5—18°. На I полигоне они попадались единично, днем на глубинах 30—50 м при температуре 17—18°, ночью — на 15—40 м при температуре 20—23°. Мощный подъем глубинных вод выносит личинок *M. nitidulum* в несвойственные им обычно поверхностные слои. На III и IV полигонах личинки *M. nitidulum* опускаются в более глубокие слои, глубже 60 м.

На II полигоне в уловах появляются немногочисленные личинки *Myctophum asperum* (рис. 4, б). В дневное время они встречались на глубине 60 м, в ночное от 15 до 70 м (температура 16—23°). На III полигоне этот вид попался лишь однажды (ночь, глубина 100 м, температура 16°). На IV полигоне частота встречаемости личинок *M. asperum* несколько возрастает, они встречались днем на 55—250 м, ночью на 45—75 м (температура 12—25°).

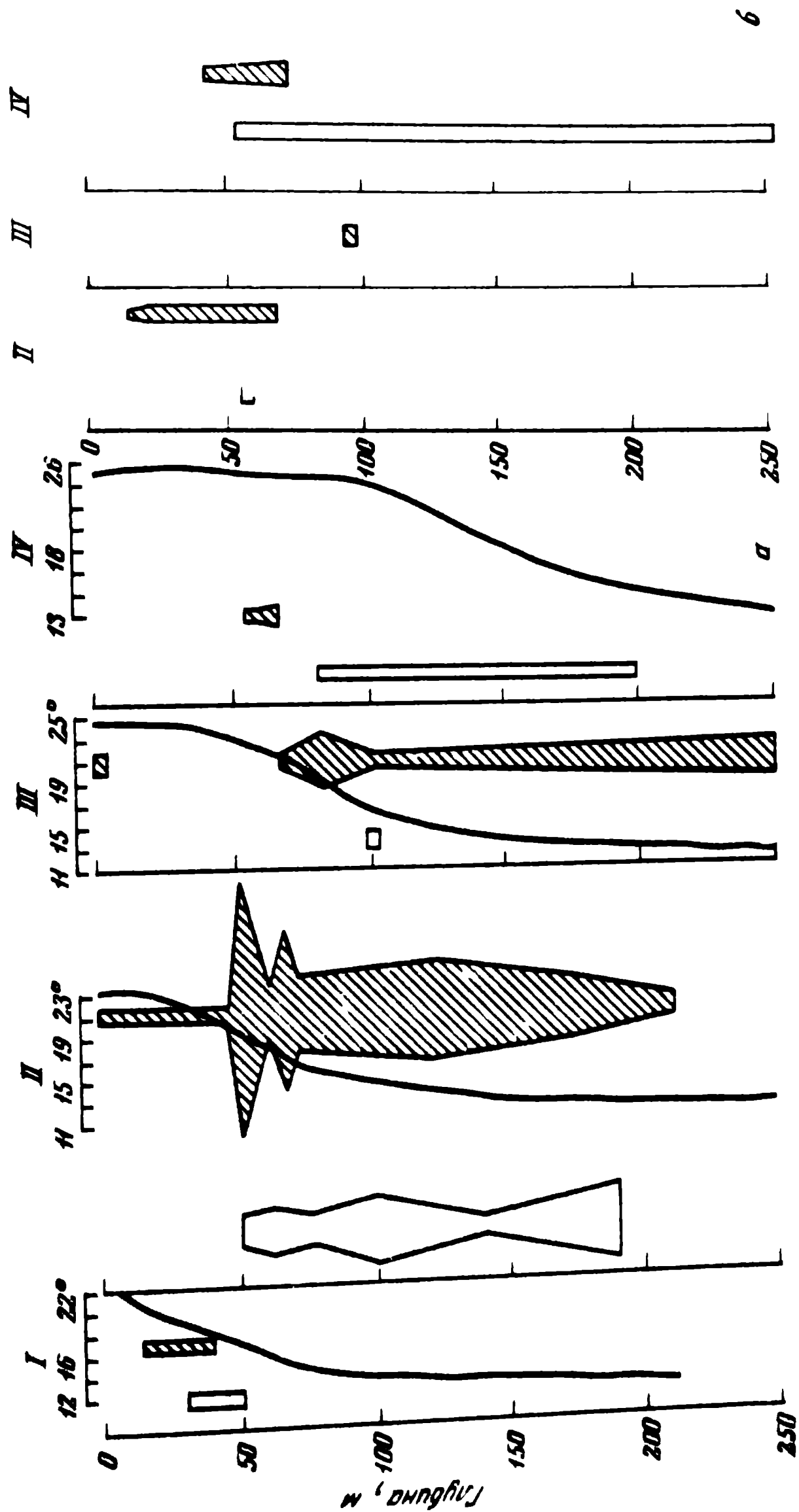


Рис. 4. Вертикальное распределение личинок *Moxostoma nitidulum* (а) и *M. asperum* (б)

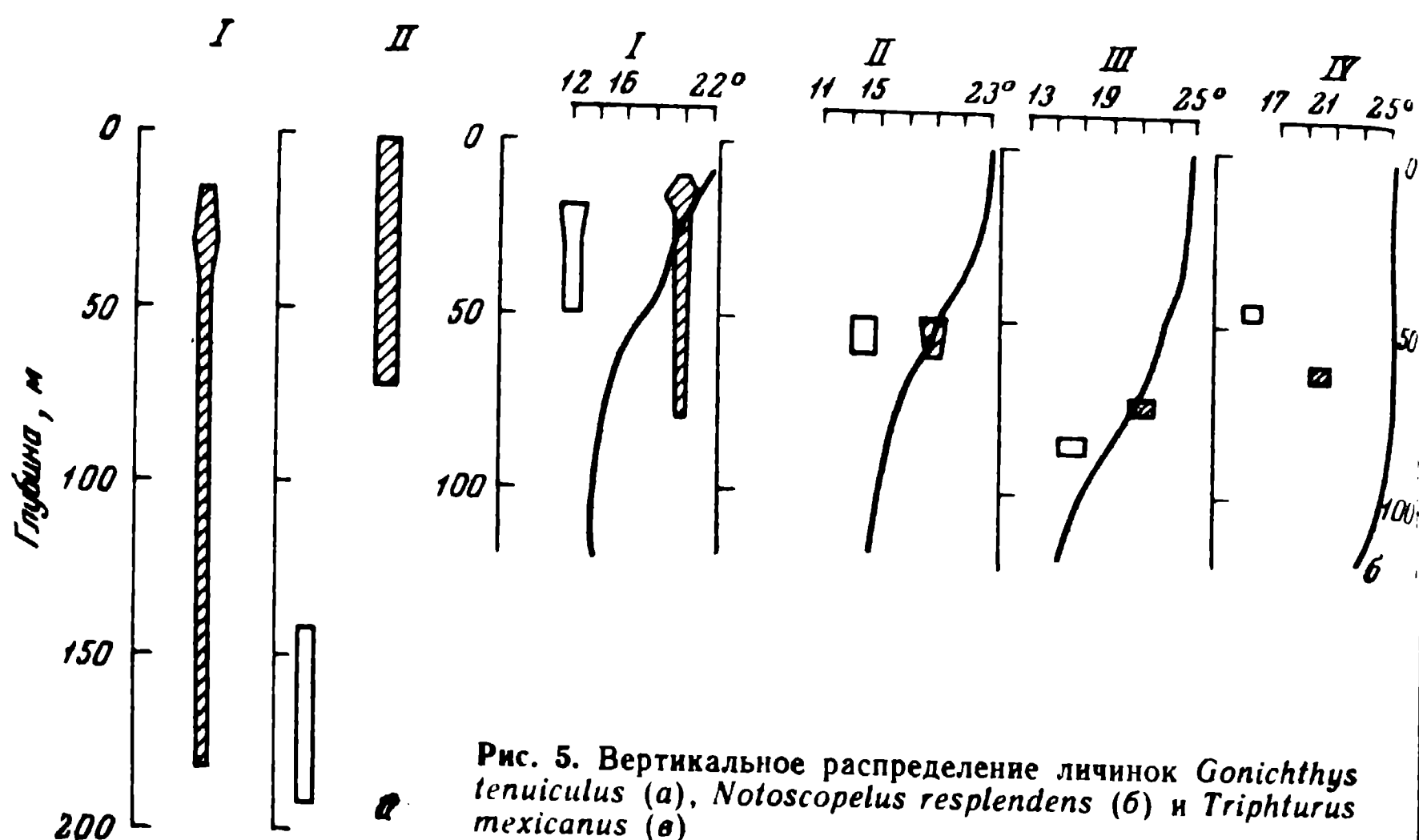


Рис. 5. Вертикальное распределение личинок *Gonichthys tenuiculus* (а), *Notoscopelus resplendens* (б) и *Tripturus mexicanus* (в)

Личинки *Myctophum spinosum* встречались только на III и IV полигонах. На III полигоне днем было поймано 5 личинок на горизонте 50 м при температуре 22,6°, ночью — тоже 5, в слое 75—80 м (19—20°). На IV полигоне личинки этого вида встречались единично (днем на 55 и 200 м, ночью на 65 м). Температура воды на горизонтах поимки личинок *M. spinosum* 12—25°.

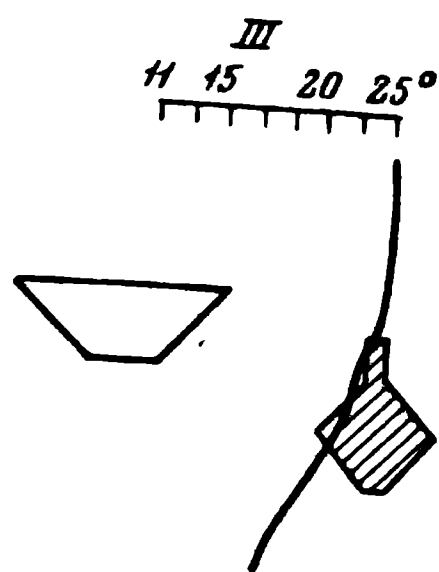
Личинки *M. selenops* встречались единично только на IV полигоне.

Вертикальное распределение личинок *Myctophum nitidulum*, *M. asperum* и *M. spinosum* сходно. Они, как правило, встречаются глубже 50 м при сравнительно низкой температуре, исключение составляет лишь I полигон, где подъем глубинных вод нарушает типичную картину вертикального распределения. Личиночное развитие *Myctophum californiense* и *M. margaritatum* у Калифорнии (25—30° с. ш.) также проходит в прохладных водах: они встречались от 28 до 100 м при температуре 11—16° (Ahlstrom, 1959).

Личинки *M. nitidulum*, *M. spinosum* и *M. asperum* совершают суточные вертикальные миграции, амплитуда суточных перемещений составляет несколько десятков метров. Взрослым формам этих видов, принадлежащих к группе «приповерхностных» миктофид также свойственны ночные подъемы к поверхности, днем они опускаются до 500 м (Беккер, 1967). Мальки и молодь этих видов в большом количестве встречается ночью в самом поверхностном слое воды (Парин и др., 1972).

На I — II полигонах встречались личинки восточнотихоокеанского эндемика *Gonichthys tenuiculus* (рис. 5, а). На I полигоне они попадались от 15 до 180 м при температуре 13—21°, на II полигоне держались днем в слое 140—170 м, ночью поднимались в слой 0—70 м. Личинкам этого вида свойственны суточные вертикальные миграции с амплитудой перемещения до 100 м.

На всех полигонах в небольшом количестве встречались личинки *Notoscopelus resplendens* (рис. 5, б). Они, по-видимому, не совершают суточных вертикальных миграций. На I полигоне они встречались на горизонтах 15—80 м, на II полигоне — 50—60 м, на III — 75—85 м, на IV — 45—65 м. Личинки ловились при температуре 14—25°.



На III полигоне было встречено сравнительно много личинок *Triphoturus mexicanus*, они держались в слое 35—80 м (рис. 5, в).

Личинки широко распространенного тропического вида *Notolychnus valdiviae* встречались на всех полигонах, особенно на II (рис. 6, а). На I полигоне этот вид отмечен лишь однажды на 15 м, на II—личинки *N. valdiviae* ловились от 20 до 210 м, на III и IV—от 75 до 100 м. Температура воды на этих горизонтах была 12—24°.

На II—IV полигонах встречались личинки *Symbolophorus evermanni* (рис. 6, б). На II полигоне они ловились в слое 20—50 м, на III—50—100 м, на IV—в верхнем 250-метровом слое воды, поднимаясь ночью почти к поверхности. Температура воды, при которой встречались личинки

S. evermanni, составляла 12—25°. Личинки этого вида, вероятно, не совершают суточных вертикальных перемещений в течение суток. В западно-тропическом районе Тихого океана они встречались в слое 50—150 м как в светлое, так и в темное время суток при температуре 25—28° (Горбунова, 1971). Личинки *S. evermanni* развиваются при температуре воды не менее 18°.

Сравнительно часто и в довольно большом количестве встречались личинки *Hugophum proximum* и *H. reinhardti*. Наибольшая численность *H. proximum* (рис. 7, а) отмечалась на II полигоне, где они встречались в верхнем 200-метровом слое воды; на III и IV полигонах они встречались не глубже 80 м. Личинки *H. reinhardti*, наиболее многочисленные также на II полигоне, встречались там от 25 до 200 м, на III полигоне только до 140 м, на IV—в слое 10—80 м (рис. 7б). Температура воды, при которой встречались личинки обоих видов, 13—25°. Личинки, по-видимому, совершают суточные вертикальные миграции, поднимаясь ночью к поверхности.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК ГОНОСТОМИД

Среди личинок гоностомиевых рыб наиболее многочисленны были личинки *Vinciguerrria lucetia*, *V. nimbaria*, *Cyclothone signata* и *C. acclinidens*. Значительно реже встречались личинки *Diplophos taenia*, *Ichthyococcus irregularis*, *Gonostoma elongatum*.

Личинки восточнотихоокеанского эндемика *V. lucetia* встречались на I—III полигонах, на IV полигоне его заменяет широкоотропический вид *V. nimbaria* (рис. 8). Численность личинок *V. lucetia* (рис. 8, а) на I полигоне достигала 55 экз в одном лове. Они держались в слое 0—50 м, поднимаясь ночью к поверхности, наибольшая численность личинок была на глубине 10—20 м. На II полигоне численность личинок достигала 130 экз в одном лове, они встречались в слое 0—200 м, давая максимум на 25—50 м. На III полигоне численность личинок *V. lucetia* уменьшается; там появляются личинки *V. nimbaria*. На IV полигоне количество *V. nimbaria* возрастало, но не превышало 30 экз/лов, они держались, в основном, в слое 0—100 м.

Личинки *Cyclothone acclinidens* встречались на всех полигонах (рис. 9, а). На I полигоне они ловились от поверхности до глубины 50 м, на II—они держались ночью в слое 30—70 м, на III полигоне попадались еди-

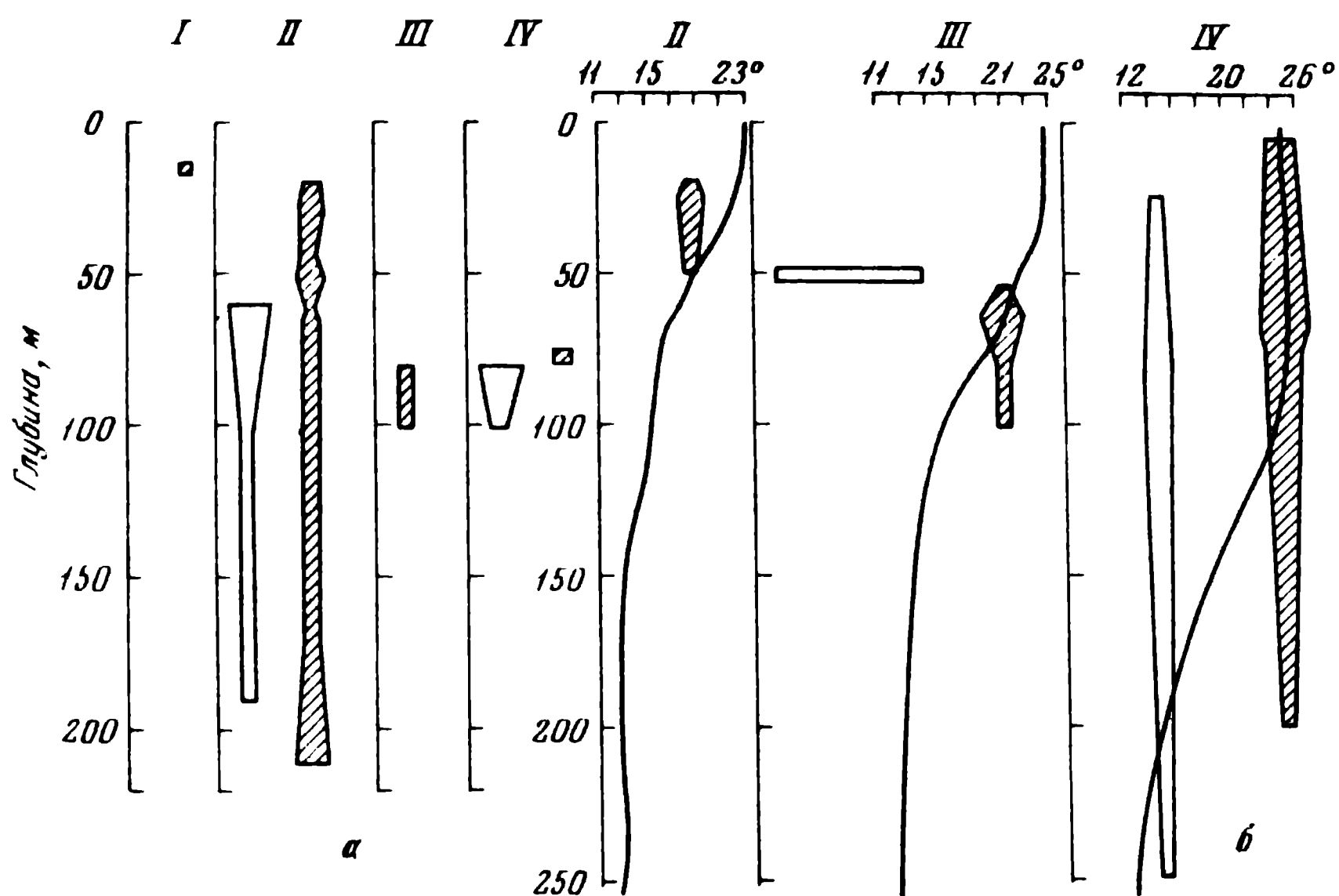


Рис. 6. Вертикальное распределение личинок *Notolychnus valdiviae* (а) и *Symbolophorus evermanni* (б)

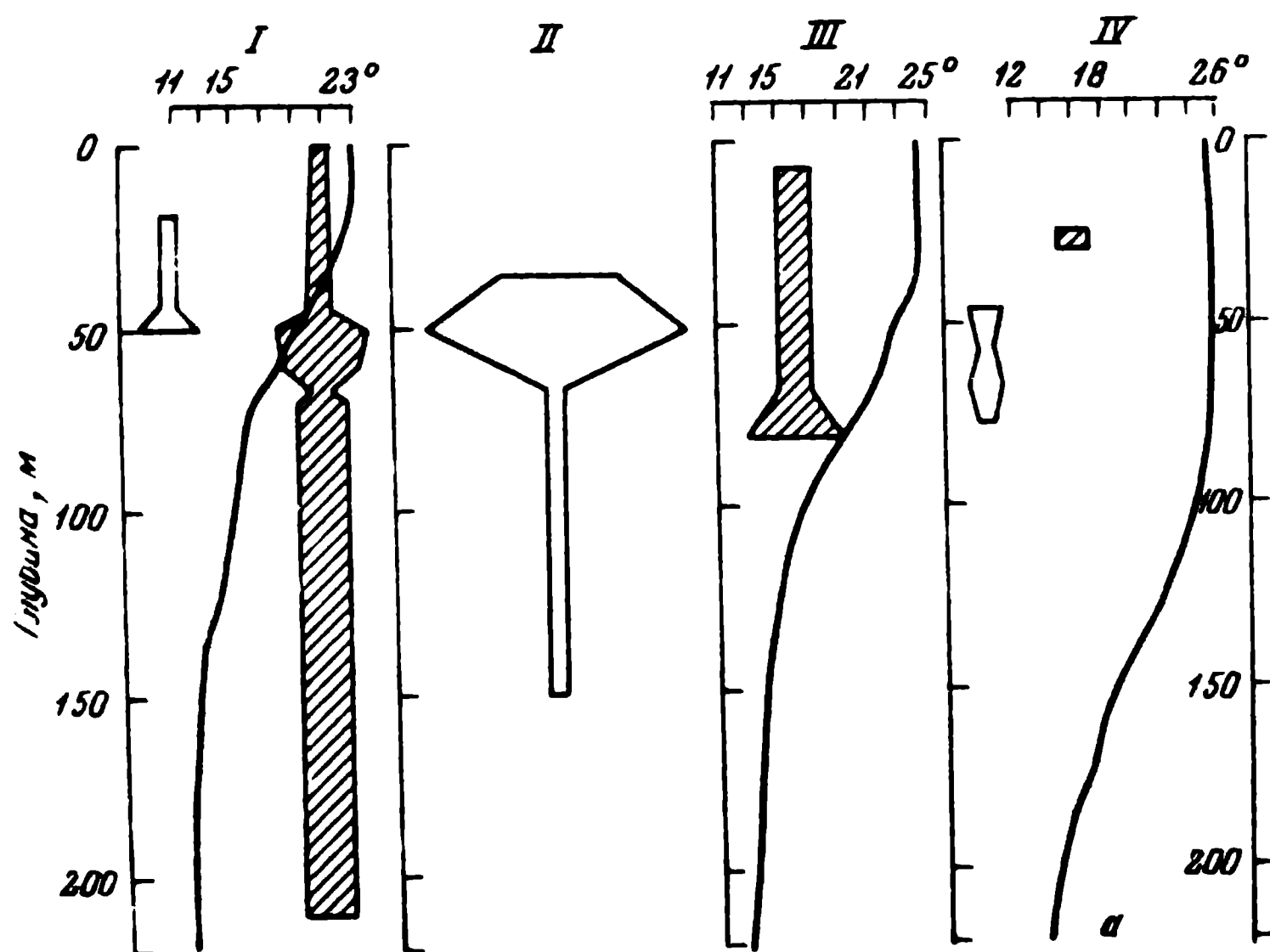


Рис. 7. Вертикальное распределение личинок *Nudorhynchus proximus* (а) и *N. reinhardti* (б)

нично, на IV — наибольшее количество личинок (17 экз/лов) поймано днем на 35 м. Личинки ловились при температуре 17—25°. Личинки *C. signata* (рис. 9, б) встречались в меньшем количестве — до 5—7 экз/лов. На I полигоне они были встречены в слое 10—20 м, на II — 210 м, на III и IV — 35—100 м. Одним из доминирующих видов на IV полигоне был *Bregmaceros maclellandi*. Личинки этого вида встречались от 10 до 150 м, наибольшая численность в слое 55—75 м при температуре около 25° (рис. 10).

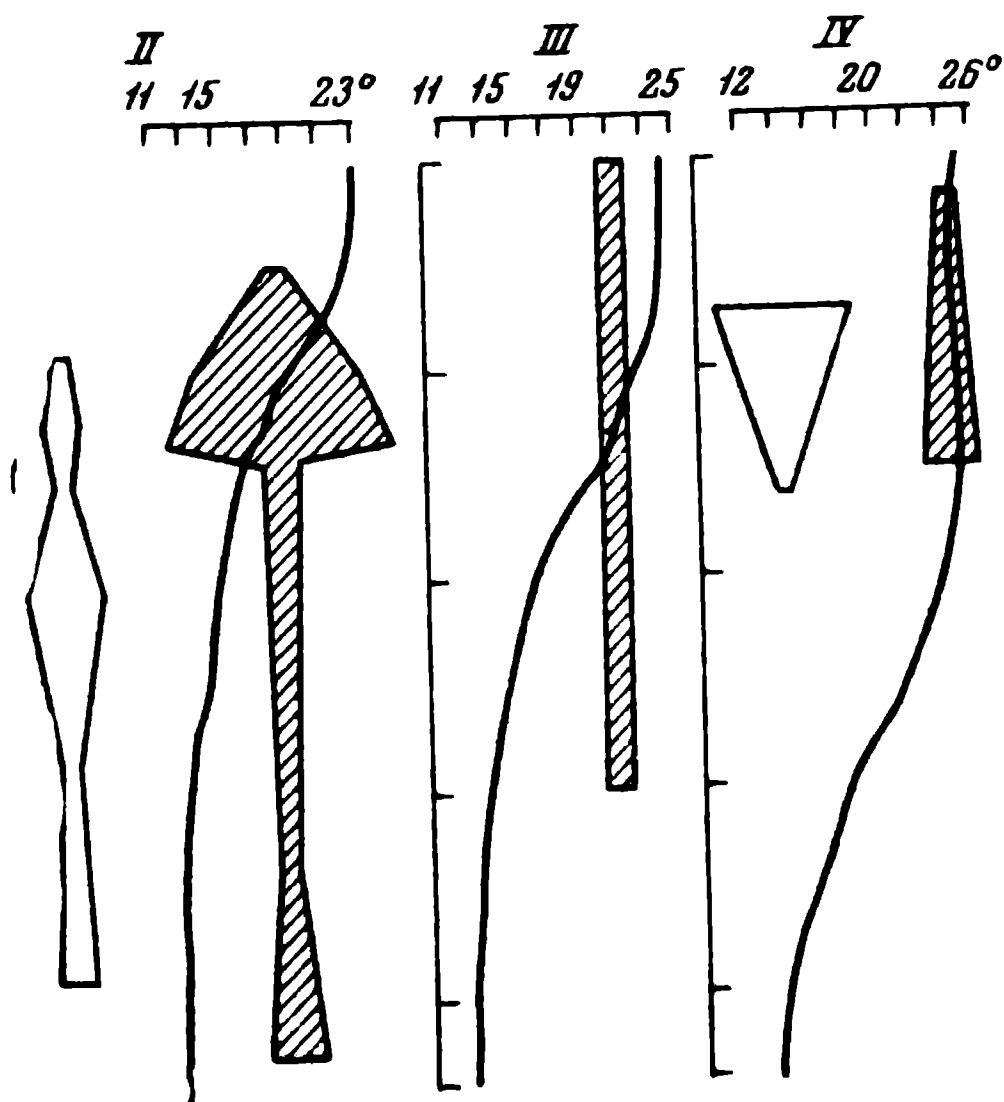
ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По мере продвижения с востока на запад видовой состав ихтиопланктона обогащался. На I полигоне встречены личинки 43 видов рыб, на IV полигоне — 70 видов. На всех полигонах отмечался нерест рыб, особенно интенсивный на III—IV полигонах. Количество икры в ночных уловах всегда было больше, чем в дневных. Период личиночного развития проходит в районах икрометания, что подтверждается сходным размерным составом личинок на всех полигонах.

Наибольшая численность личинок в уловах отмечалась на II и III полигонах. На каждом полигоне можно выделить свою группу доминирующих видов.

Почти на всех горизонтах в уловах преобладали личинки мезопелагических рыб, наиболее многочисленны были личинки миктофид, винцигуэррий и циклотон, в меньшем количестве, но сравнительно часто ловились личинки глубоководных рыб, личинки эпипелагических рыб встречались редко.

На I полигоне, где подъем глубинных вод был наиболее мощным, максимальная численность личинок отмечалась в слое 10—50 м. На II полигоне слой максимума сместился на 25—65 м, на III и IV полигонах — еще глубже.



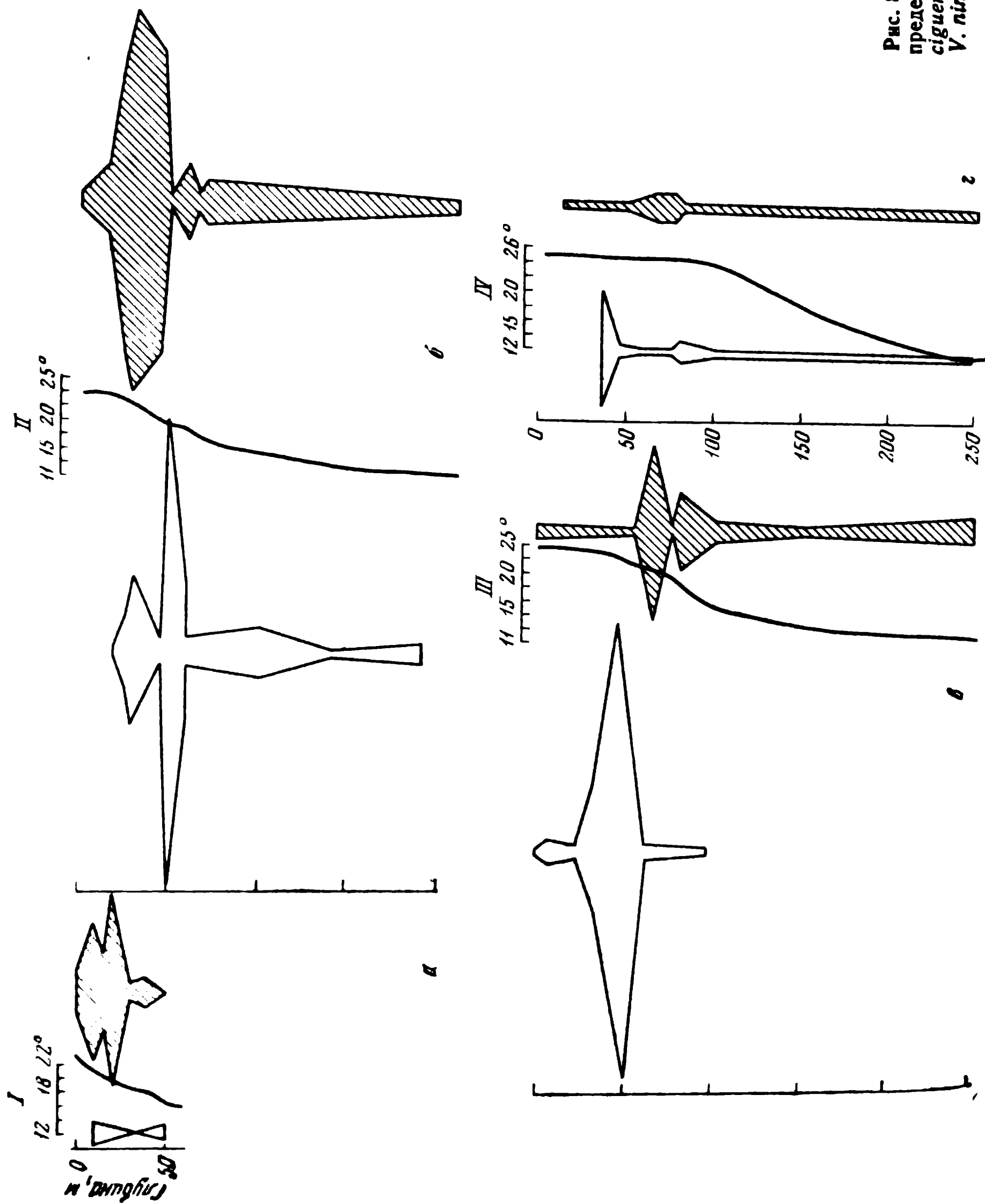


Рис. 8. Вертикальное распределение личинок *Vinsiguerria lucetia* (a—б) и *V. nimbaria* (в)

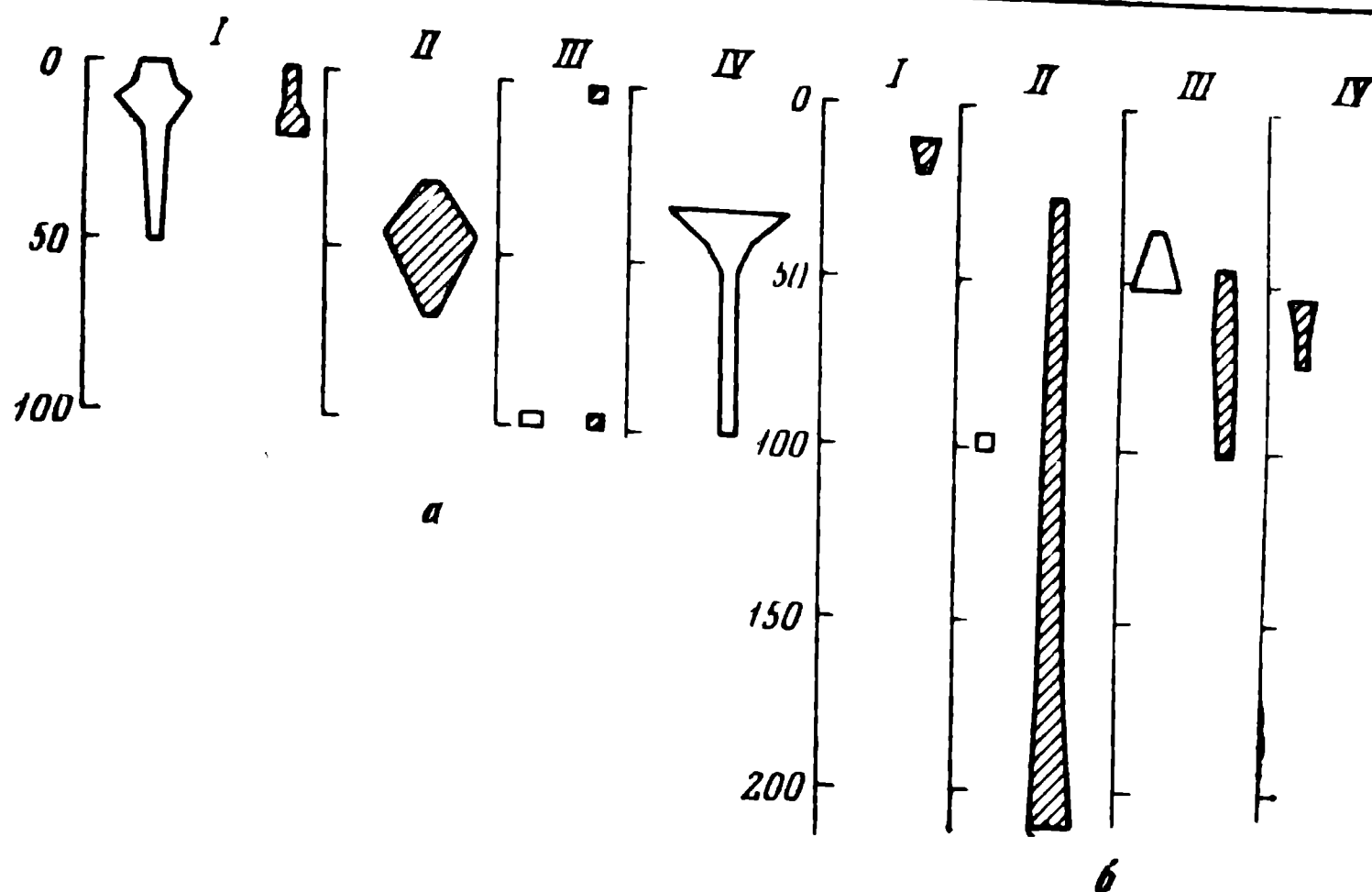


Рис. 9. Вертикальное распределение личинок *Cyclothone acclinidens* (а) и *C. signata* (б)

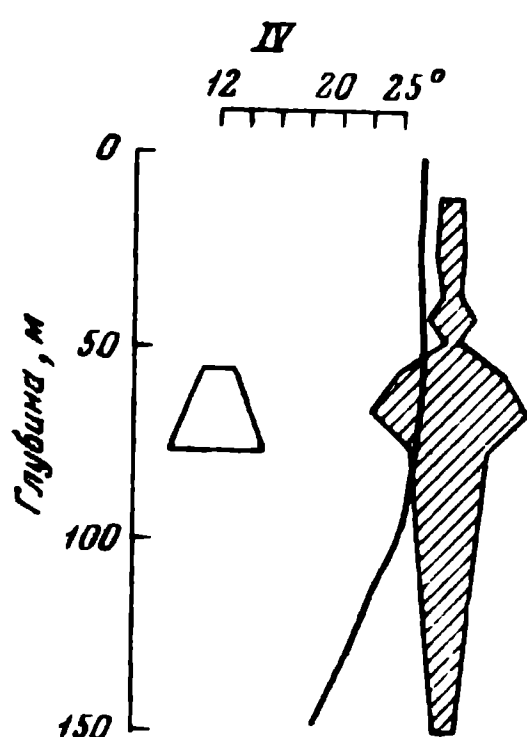


Рис. 10. Вертикальное распределение личинок *Bregmaceros Macclellandi*

На I полигоне в верхнем слое 0—20 м в значительном количестве встречались личинки *Cyclothone acclinidens*, *Vinciguerria lucetia*, *Lampanyctus* sp., *Myctophum nitidulum*, которые на западных станциях, где мощность верхнего слоя вод с температурой выше 20° возрастала, держались значительно глубже. Такое постепенное погружение отмечается для личинок *Vinciguerria lucetia*, *Cyclothone signata*, *C. acclinidens*, *Myctophum nitidulum*, *M. asperum*, *M. spinosum*, *Diogenichthys laternatus*, *Notolychnus valdiviae*, *Notoscopelus resplendens*, *Lampanyctus* sp.

Личинки большинства видов рыб совершают суточные вертикальные миграции, поднимаясь ближе к поверхности в темное время суток. Значительные вертикальные перемещения совершают личинки родов *Myctophum*, *Hugophum*, *Gonichthys*.

Приложение 1

Видовой состав личинок рыб в восточно-экваториальном районе Тихого океана

Вид	ПолYGON			
	I ст. 1454	II ст. 1456	III ст. 1458	IV ст. 1461
Сем. Gonostomatidae				
<i>Vinciguerrria lucetia</i> (Garman)	+	+	+	—
<i>Vinciguerrria nimbaria</i> (Jordan et Williams)	—	—	—	+
<i>Cyclothone signata</i> (Garman)	+	+	+	+
<i>Cyclothone acclinidens</i> Garman	+	+	+	+
<i>Ichthyococcus irregularis</i> Bechnitzer et Böhlke	—	+	—	+
<i>Diplophos taenia</i> Günther	—	+	—	+
<i>Gonostoma elongatum</i> (Bussing)	—	—	—	+
<i>Gonostoma</i> sp.	+	—	—	+
Сем. Myctophidae				
<i>Myctophum asperum</i> (Richardson)	—	+	+	+
<i>Myctophum spinosum</i> (Steindachner)	+	—	+	+
<i>Myctophum nitidulum</i> Garman	+	+	+	+
<i>Myctophum selenops</i> Tåning	—	—	+	+
<i>Myctophum</i> sp.	—	+	—	—
<i>Notoscopelus resplendens</i> (Richardson)	+	—	+	+
<i>Triphoturus mexicanus</i> (Gilbert)	+	+	+	+
<i>Notolychnus valdiviae</i> (Brauer)	+	+	+	+
<i>Diogenichthys laternatus</i> (Garman)	+	+	+	—
<i>Diogenichthys atlanticus</i> (Tåning)	—	+	—	—
<i>Gonichthys tenuiculus</i> (Garman)	+	+	—	—
<i>Gonichthys venetus</i> (Becker)	—	+	+	+
<i>Symbolophorus evermanni</i> (Gilbert)	—	+	+	+
<i>Symbolophorus</i> sp.	—	—	—	+
<i>Hygophum proximum</i> Becker	+	+	+	+
<i>Hygophum reinhardtii</i> (Lütken)	—	+	+	+
<i>Hygophum</i> sp.	—	+	+	—
<i>Lampanyctus ritteri</i> Gilbert	—	+	—	—
<i>Lampanyctus idostigma</i> Parr	+	+	—	+
<i>Lampanyctus omostigma</i> Gilbert	+	+	—	—
<i>Lampanyctus parvicauda</i> Parr	+	—	—	—
<i>Lampanyctus</i> sp.	+	+	+	+
<i>Loxina rara</i> (Lütken)	—	+	—	—
<i>Diaphus termophilus</i> Tåning	—	+	—	—
<i>Diaphus luetkeni</i> (Brauer)	—	—	—	+
<i>Diaphus</i> spp.	+	+	+	+
Сем. Paralepididae				
<i>Paralepis</i> sp.	+	+	+	—
<i>Macroparalepis</i> sp.	—	+	—	+
<i>Lestrolepis</i> sp.	—	—	—	+
<i>Stemonosudis macrura</i> (Ege)	—	+	+	+
<i>Stemonosudis elongata</i> (Ege)	+	—	+	+
<i>Pontosudis advena</i> Rolan	—	—	+	+
<i>Lestidlops pacificum</i> (Parr)	+	—	—	—

Приложение 1 (продолжение)

Вид	Полигон			
	I ст. 1454	II ст. 1456	III ст. 1458	IV ст. 1461
Сем. Stomiatidae				
<i>Stomias</i> sp.	+	+	+	+
Сем. Melanostomiatidae				
<i>Melanostomias</i> sp.	—	+	—	+
<i>Batophilus</i> sp.	+	+	+	+
Сем. Chauliodontidae				
<i>Chauliodus</i> sp.	—	—	+	+
Сем. Melamphaetidae				
<i>Melamphaes</i> sp.	—	+	—	—
<i>Scopelogadus</i> sp.	+	—	+	+
Сем. Bathylagidae				
<i>Bathylagus nigrigenys</i> Parr	+	+	+	—
Сем. Evermannellidae				
<i>Evermannella</i> spp.	—	—	+	+
Сем. Astronesthidae				
<i>Astronesthes</i> sp.	—	+	—	+
Сем. Sternoptychidae				
<i>Argyropelecus</i> sp.	+	+	—	+
Сем. Scopelarchidae				
<i>Scopelarchus</i> sp.	+	+	+	—
Сем. Ceratidae				
Gen. sp.	—	+	—	+
Сем. Moridae				
<i>Melannonus</i> sp.	—	—	+	—
Сем. Cheilodipteridae				
<i>Howella</i> sp.	—	—	+	+
Сем. Bregmacerotidae				
<i>Bregmaceros maclellandi</i> Thompson	—	—	—	+
<i>Bregmaceros atlanticus</i> Goode et Bean	—	+	—	+
Сем. Nomeidae				
<i>Nomeus albula</i> (Meusch)	+	—	+	—
<i>Psenes</i> sp.	—	—	+	+
<i>Cubiceps</i> sp.	—	+	+	+
Сем. Coryphaenidae				
<i>Coryphaena hippurus</i> Linné	—	—	—	+
<i>Coryphaena equisetis</i> Linné	—	—	+	—
Сем. Gempylidae				
<i>Gempylus serpens</i> Cuvier	—	—	+	+
<i>Gempylidae</i> gen. sp.	—	—	+	+

Приложение 1 (окончание)

Вид	Полигон			
	I ст. 1454	II ст. 1456	III ст. 1458	IV ст. 1461
Сем. Scombridae				
<i>Katsuwonus pelamis</i> (Linne)	—	—	—	+
<i>Thunnus alalunga</i> (Gmelin)	—	—	—	+
<i>Thunnus albacares</i> (Lowe)				
Сем. Exocoetidae				
<i>Exocoetus volitans</i> Linné	—	—	+	—
Serranidae gen. sp.	+	—	—	—
Bramidae gen. sp.	+	—	+	+
Labridae gen. sp.	+	—	—	+
Carangidae gen. sp.	—	+	—	+
Mullidae gen. sp.	+	—	—	—
Apogonidae gen. sp.	+	—	—	—
Lophidae gen. sp.	—	—	+	—
Diodontidae gen. sp.	—	—	—	+
Сем Bothidae				
<i>Bothus</i> sp.	+	—	—	—

Приложение 2

Вертикальное распределение икры и личинок (в экз/1000 м³)

Гори- зонт лова, м	Численность икры				Численность личинок				Количество видов			
	Ст. 1434	Ст. 1456	Ст. 1458	Ст. 1461	Ст. 1454	Ст. 1456	Ст. 1458	Ст. 1461	Ст. 1454	Ст. 1456	Ст. 1458	Ст. 1461
1		2				3				4		

А. Дневные ловы

1	4	14	70	20	6	0	2	0	1	0	2	0
5	32	—	110	—	20	—	4	—	2	—	1	—
10	2	—	66	2	42	—	20	0	3	—	4	0
15	—	40	—	—	—	0	—	—	—	0	—	—
20	2	12	—	—	52	18	—	—	9	5	—	—
25	—	6	22	0	—	60	14	8	—	7	2	3
30	0	6	—	—	68	144	—	—	8	7	—	—
35	0	—	40	0	6	—	298	108	3	—	13	15
40	—	—	34	0	—	—	14	12	—	—	4	5
45	0	2	—	6	—	33	—	53	—	7	—	12
50	—	20	58	—	52	262	566	—	8	12	22	—
55	—	—	0	—	—	—	—	66	—	—	—	14
60	—	0	—	—	—	74	—	—	—	11	—	—
65	—	—	18	0	—	—	12	34	—	—	3	11
70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
75	—	4	—	2	—	60	—	66	—	12	—	10
80	—	—	—	8	—	—	—	126	—	—	—	20

Приложение 2 (окончание)

Гори- зонт лова, м	Численность икры				Численность личинок				Количество видов			
	Ст. 1454	Ст. 1456	Ст. 1458	Ст. 1461	Ст. 1454	Ст. 1456	Ст. 1458	Ст. 1461	Ст. 1454	Ст. 1456	Ст. 1458	Ст. 1461
1		2				3				4		

А. Дневные ловы

85	—	—	6	—	—	—	18	—	—	—	5	—
90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
100	2	0	0	0	8	92	12	12	3	14	5	4
120	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
150	24	0	0	6	6	28	4	6	3	10	2	4
170	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
190	—	2	—	—	—	56	—	—	—	8	—	—
200	34	—	—	34	4	—	—	26	2	—	—	11
215	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
250	—	—	—	40	—	—	—	36	—	—	—	1

Б. Ночные ловы

1	6	4	38	124	26	12	16	0	4	5	7	0
5	—	—	46	120	—	—	4	12	—	—	2	2
10	2	6	76	200	96	44	0	10	6	6	0	4
15	1	0	—	—	120	50	—	—	20	6	—	—
20	2	2	—	—	144	126	—	—	9	13	—	—
25	—	0	114	18	—	248	0	6	—	15	0	2
30	0	2	—	—	46	282	—	—	7	16	—	—
35	—	—	120	217	—	—	16	18	—	—	4	12
40	0	—	6	60	126	—	2	34	9	—	1	14
45	—	0	6	61	—	304	8	44	—	12	2	14
50	1	0	—	—	60	356	—	—	5	14	—	—
55	—	—	6	70	—	—	6	70	—	—	3	17
60	—	12	—	—	—	226	—	—	—	14	—	—
70	—	0	—	—	—	104	—	—	—	11	—	—
75	—	—	0	2	—	—	12	137	—	—	6	33
80	32	—	34	6	36	—	180	2	6	—	20	1
100	0	—	18	0	15	—	38	2	3	—	11	1
115	4	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—	—
120	—	10	—	—	—	106	—	—	—	12	—	—
150	—	—	0	0	—	—	10	12	—	—	3	5
170	—	0	—	—	—	82	—	—	—	10	—	—
180	24	—	—	—	14	—	—	—	3	—	—	—
200	6	—	0	4	2	—	2	24	1	—	1	5
210	—	0	—	—	—	98	—	—	—	13	—	—
215	16	—	—	—	14	—	—	—	4	—	—	—
250	—	—	0	2	—	—	82	6	—	—	8	3

ЛИТЕРАТУРА

- Беккер В. Э. 1967. Светящиеся анчоусы (сем. *Myctophidae*). Тихий океан. Биология Тихого океана, кн. 3. М., «Наука».
- Горбунова Н. Н. 1971. Вертикальное распределение икры и личинок рыб в западных районах тропической зоны Тихого океана. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Парин Н. В., Горбунова Н. Н., Чувасов В. М. 1972. Количественное распределение приповерхностного ихтиопланктона в западной части Тихого океана.— Океанология, 12, № 6.
- Ahlstrom E. 1959. Vertical distribution of pelagic fish eggs and larvae off California and Baja California.— Fish. Bull. U. S., 60, № 161.

VERTICAL DISTRIBUTION OF FISH LARVAE IN THE EASTERN EQUATORIAL PACIFIC OCEAN

N. N. Gorbunova

Summary

The vertical distribution of fish eggs and larvae was studied at 4 polygons on the Equator (97, 122, 139, 155° W) during 17th cruise of the R/V «Akademik Kurchatov» in January-February 1974. A new model of towed closing horizontal nets was used for collecting ichthyoplankton. 15 levels were sampled within the 0—250 m layer. An enrichment of species composition was observed in an east-west direction: at the easternmost I polygon larvae of 43 fish species were collected, among them many endemics of the Eastern Pacific, as compared with 70 species at the westernmost polygon IV. At 1st polygon the greatest number of larvae were confined to the 10—50 m layer, farther west the layer of maximal concentrations shifts to greater depths. As the thickness of the upper mixed layer with temperatures above 20°C increases, the layers inhabited by the larvae of *Vinciguerria lucetia*, *Cyclothone signata*, *C. acclinidens*, *Myctophum nitidulum*, *M. asperum*, *M. spinosum*, *Diogenichthys laternatus*, *Notolychnus valdiviae*, *Notoscopelus resplendens*, *Lampanyctus* sp., gradually shift to greater depths. The larvae of most fish species perform diel vertical migrations, rising at night nearer to the surface. Considerable vertical displacements are performed by the larvae of *Myctophum*, *Hygophum*, *Gonichthys*.

**СМЕНА ПЕЛАГИЧЕСКИХ ИХТИОЦЕНОВ
НА ЭКВАТОРИАЛЬНОМ РАЗРЕЗЕ
В ТИХОМ ОКЕАНЕ МЕЖДУ 97 и 155° з. д.**

Н. В. Парин

В 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» в январе-феврале 1974 г. был выполнен экваториальный разрез в восточной части Тихого океана между 97 и 155° з. д.

Исследованный район океана характеризуется сложной термогалинной и динамической структурой (Федоров и др., 1975; Бубнов, Егорихин, 1975), обусловленной сменой по вертикали потоков разного направления — Южного пассатного течения, экваториального подповерхностного противотечения Кромвелла и глубинного течения. Южное пассатное течение, имеющее незначительную вертикальную мощность (от 10 м на 97° з. д. до 75 м на 155° з. д.), несет на запад поверхностную воду, занимающую верхний квазиоднородный слой с температурой 22—25°. В течении Кромвелла, нижняя граница которого расположена на глубине 350—400 м, переносится на восток водная масса, формирующаяся в западной части экваториальной Пацифики и постепенно трансформирующаяся в ходе движения. Глубинное течение имеет юго-западное направление и поддерживается за счет промежуточных антарктических вод. Весь разрез проходил в зоне экваториального апвеллинга, интенсивность которого убывала по мере перемещения к западу.

Ихтиологические работы проводились на 4 многосуточных полигонах, центры которых находились в следующих точках: полигон I, ст. 1454—01°01' ю. ш., 97°03' з. д.; полигон II, ст. 1456—00°00', 122°05' з. д.; полигон III, ст. 1458—1459—00°01' ю. ш., 139°41' з. д.; полигон IV, ст. 1461—00°00', 154°47' з. д. Материал собирали разноглубинным тралом Айзекса — Кидда (РТАК), буксируемым нейстонным тралом (БНТ) и сачками с привлечением рыб электросветом (табл. 1). Кроме того, по всему маршруту в светлое время суток проводили визуальный подсчет количества вспугнутых судном летучих рыб. В сборе и обработке материалов, кроме автора, принимали участие Ю. И. Сазонов, Б. И. Федоряко и В. М. Чувасов, которым я выражаю искреннюю благодарность.

Разноглубинным незамыкающимся тралом Айзекса-Кидда (длина бима 220 см, площадь входного отверстия 5,5 м², кутовая часть из 4 мм капроновой дели) на каждом полигоне выполнена серия ночных ловов, обычно в две последовательные ночи, на глубинах от 20—100 до 650—800 м (табл. 2). Глубина траления в некоторых случаях определялась по показаниям самописцев МГГ и ТАГ, но чаще рассчитывалась по длине ваера, как это делалось в предыдущих рейсах (Виноградов, Парин, 1973; Парин и др., 1973).

Каждое траление длилось 1 час, а на горизонтах менее 100 м — 30 мин при средней скорости судна 4 узла. Объем воды, прошедшей

Таблица 1

Число тралений РТАК и БНТ и продолжительность световых ловов (час)
на полигонах

Орудие лова	Номер станции				
	1454	1456	1458-59	1461	Всего
РТАК	10	8	12	10	40
БНТ	8	13	10	14	45
Сачок на свет	18,5	9,0	9,5	22,0	59,0

через трал за 1 час, условно принимался равным $5,5 \text{ м}^2 \times 7200 \text{ м} = 40\,000 \text{ м}^3$, хотя в действительности он, конечно, варьировал в зависимости от направления и силы течения на горизонте траления. Все пересчеты для определения биомассы произведены так же, как в работе Виноградова и Парина (1973), но без вычисления прилова при подъеме трала, не имеющего смысла при весьма относительных данных о глубине траления и обловленном объеме воды. Поэтому полученные цифры имеют сугубо приблизительный характер.

Ловы БНТ проводились для сбора приповерхностных миктофид параллельно с тралениями РТАК (описание орудия лова и методики работ см. Парин и др., 1972). При скорости 4 узла в течение 20-минутного лова облавливалось около 400 м^3 воды.

Для привлечения рыб светом применялась подводная лампа мощностью 1500 вт, а для лова — закидные сачки. Во время световых станций производился подсчет всех подошедших к источнику света рыб, в том числе и избежавших поимки.

Визуальный учет летучих рыб, вспугнутых судном, проводили с одного (правого) борта. Рыбы, вылетающие поодиночке или маленькими стайками (до 10 экз.), просчитывались поштучно; более крупные стаи учитывались отдельно и число рыб в них оценивалось приблизительно с точностью до 10 экз. Было принято, что в 50-метровой полосе от форштевня и борта взлетают все летучие рыбы и при крейсерской скорости судна 17 узлов за 1 час их количество учитывается на площади $1,55 \text{ км}^2$.

Полученные материалы позволяют охарактеризовать некоторые элементы эпи- и мезопелагического ихтиоценов в четырех точках экваториальной дивергенции, хотя, конечно, не дают исчерпывающего представления об этих ихтиоценох.

ВИДОВОЙ СОСТАВ

Судя по полученным данным, видовой состав эпипелагических рыб, привлекаемых светом, в исследованном районе довольно постоянен (табл. 3). Некоторые из пробелов в таблице, касающиеся *Euleptorhamphus viridis*, *Exocoetus volitans*, *Cheilopogon dorosomacula*, *Coryphaena hippurus* и *Nomeus albulus*, несомненно объясняются только неполнотой сборов, и лишь для *Ch. xenopterus*, *Hirundichthys marginatus* и *Cololabis adocetus* (восточнотихоокеанские виды) и *Ch. cf. nigricans* и *H. albitaculatus* (западнотихоокеанские виды) эти пробелы отражают действительные различия в географическом распространении.

Среди поднимающихся ночью к поверхности миктофид, входящих в так называемую никтоэпипелагическую группировку, также имеются

Таблица 2
Время, место и глубина тралений РТАК

Номер трала	Дата (1974 г.)	Время (местное)	Координаты начала траления		Длина треса, м	Глубина лова м, м
1	2	3	4		5	6
Ст. 1454						
1	15—16.I	23.50—00.50	1°54' ю. ш.	97°00' з. д.	500	(180)
2	18.I	17.25—18.25	1°47'	97°18'	3220	800
3		20.00—21.00	0°45'	97°16'	2200	(850)
4		21.40—22.10	0°52'	97°15'	220	100
5		22.25—22.55	0°52'	97°13'	45	20
6		23.05—23.35	0°53'	97°12'	110	50
7	18—19.I	00.00—01.00	0°54'	97°10'	800	(280)
8	19.I	01.40—02.40	0°55'	97°07'	1100	400
9		03.20—04.20	1°02'	97°05'	500	(180)
10		05.05—06.05	1°03'	97°01'	1500	520
Ст. 1456						
11	23.I	20.00—21.00	0°01'	122°14'	3000	750
12		22.10—23.10	0°01' с. ш.	122°13'	1500	(500)
13	23—24.I	23.45—00.45	0°03'	122°12'	500	220
14	24. I	01.05—01.35	0°05'	122°08'	200	80
15		01.50—02.20	0°07'	122°08'	100	45
16		02.40—03.40	0°10'	122°05'	800	(320)
17		04.15—05.15	0°15'	122°01'	1100	(400)
18		06.05—07.05	0°12'	122°02'	2100	640
Ст. 1458						
19	28.I	18.40—19.40	0°04' с. ш.	139°07' з. д.	3300	(650)
20		20.57—22.57	0°06'	139°15'	1500	(400)
21		22.35—23.35	0°09'	139°22'	500	(170)
22	28—29.I	23.50—00.20	0°12'	139°21'	200	80
23	29.I	00.40—01.10	0°13'	139°24'	100	50
24		01.35—02.35	0°14'	139°27'	800	(230)
25		03.10—04.10	0°13'	139°32'	1100	(300)
26**		04.40	0°13'	139°37'	2100	—
27	30.I	04.00—05.00	0°12'	139°34'	800	230
28		05.30—06.30	0°09'	139°30'	1500	(400)
Ст. 1459						
29	31.I	19.45—20.45	0°10'	142°12'	2400	(600)
30		22.05—23.05	0°12'	142°26'	500	(170)
Ст. 1461						
31	2.II	22.50—23.50	0°00'	154°42'	1500	(320)
32	3.	00.45—01.45	0°09' ю. ш.	154°42'	800	(190)
33		18.55—19.55	0°01'	154°47'	3150	650
34***		21.00—22.00	0°00'	154°59'	1100	(260)
35		22.35—23.35	0°00'	155°04'	500	(150)
36	3—4.II	23.50—00.20	0°00'	155°05'	270	90
37	4.II	00.40—01.10	0°00'	155°07'	100	40
38		01.45—02.45	0°01'	155°02'	1100	(260)
39		03.35—04.35	0°00'	155°03'	1800	(370)
40		05.30—06.30	0°02'	155°02'	2400	510

* В скобках рассчитанный горизонт траления.
*** Оборвана верхняя подбора.

** Траление на горизонте не проводилось.

Таблица 3
Встречаемость эпипелагических рыб на полигонах
(по ловам взрослых особей и мальков)

Вид	Номер станции			
	1454	1456	1458	1461
<i>Euleptorhamphus viridis</i>	+	—	—	—
<i>Oxyorhamphus micropterus</i>	+	+	+	+
<i>Exocoetus volitans</i>	—	+	+	+
<i>E. monocirrhus</i>	+	+	+	+
<i>Chellopogon xenopterus</i>	+	—	—	—
<i>Ch. cl. nigricans</i>	—	—	+	+
<i>Ch. dorosomacula</i>	—	+	+	+
<i>Hirundichthys marginatus</i>	+	—	—	—
<i>H. albimaculatus</i>	—	—	+	+
<i>Cololabis adocetus</i>	+	—	—	—
<i>Naukratus ductor</i>	+	+	+	+
<i>Coryphaena equisetis</i>	+	+	+	+
<i>C. hippurus</i>	+	—	+	+
<i>Gempylus serpens</i>	+	+	+	+
<i>Nomeus albulus</i>	+	—	+	+

Таблица 4
Количество никтоэпипелагических миктофид в ночных уловах БНТ

Вид	Номер станции			
	1454	1456	1458—1459	1461
<i>Hygophum proximum</i>	25	7 *	10	2
<i>H. reinhardti</i>	—	5	12	21
<i>Myctophum nitidulum</i>	56 *	526*	252*	131*
<i>M. spinosum</i>	—	12	18	54
<i>M. asperum</i>	—	—	9	—
<i>M. aurolaternatum</i>	1 *	—*	4 *	1
<i>Symbolophorus evermanni</i>	2	7	18	12
<i>Gonichthys tenuiculus</i>	288	54	10	—
<i>G. venetus</i>	—	—	11	9
<i>Notoscopelus resplendens</i>	— *	1	—	—
Всего экз.	372	612	344	240
В среднем на 1 лов	46,5	47,1	34,4	17,1

Примечание. * Отмеченные виды ловились также сачком на световых станциях.

виды с ограниченным распространением (табл. 4). В восточной части исследованного района (ст. 1454) встречено 6 видов «приповерхностных» светящихся анчоусов, среди которых резко доминировал *Gonichthys tenuiculus* (77% всех особей). На полигоне II (ст. 1456) видовой состав изменился незначительно — добавились 2 вида (*Hygophum rein-*

hardtii и *Myctophum spinosum*), а ведущая роль перешла к *M. nitidulum* (86% улова). На следующем полигоне (ст. 1458—1459) исчезает *Notoscopelus resplendens* и появляются *M. asperum* и *G. venetus*; доминирующее положение по-прежнему сохраняет *M. nitidulum* (73%). Наконец, на крайней западной станции 1461 из списка видов выбывают *G. tenuiculus*, эндемичный для восточной экваториальной Пацифики, и *M. asperum*. Здесь также доминирует *M. nitidulum*, но на его долю приходится лишь немногим более половины улова (54%).

Наиболее репрезентативные данные получены для мезопелагических ихтиоценов, систематический состав которых и количественные соотношения видов достаточно хорошо отражены уловами РТАК. Полный список пойманных на полигонах рыб включает 159 видов из 45 семейств. Среди них есть весьма редкие формы, описание которых предполагается привести в специальной работе.

СПИСОК РЫБ, ПОЙМАННЫХ РТАК НА ПОЛИГОНАХ 17-го РЕЙСА НИС «АКАДЕМИК КУРЧАТОВ»

После видовых названий указаны номера РТАКов, в уловах которых встречен вид, в скобках — число пойманных экземпляров и размер (SL) в мм. Знаком * отмечены виды, эндемичные для восточной части Тихого океана, знаком — виды, отсутствующие в ней. Определения видов рода *Cyclothone* проверены и исправлены В. А. Мухачевой, рода *Diaphus* — В. Э. Беккером.

Dalatiidae

Isistius brasiliensis — 25(1 : 264); 30(2 : 312, 393).

Searsiidae

Searsia hoefoedi — 3(3 : 112—120); 10(3 : 119—131); 12(1 : 123).

* *Microrictus taaningi* — 3(1 : 71); 11(1 : 125).

Platytrichtes apus — 2(1 : 158).

Bathylagidae

* *Bathylagus nigrigenys* — 2(4 : 27—42); 3(2 : 35—71); 4(6 : 29—68); 6(59 : 20—76); 7(4 : 23—74); 8(4 : 35—109); 9(7 : 25—71); 10(2 : 35—52); 11(8 : 21—61); 14(3 : 45—61); 15(2 : 28, 35); 16(2 : 30, 47); 17(1 : 24); 22(1 : 45); 27(1 : 26); 40(1 : 92).

— *Bathylagus bericoides* — 16(1 : 124); 18(1 : 134); 31(1 : 61).

Opisthoproctidae

— *Winteria telescopa* — 33(1 : 112)

Gonostomatidae

Diplophos taenia — 35(4 : 57—148).

* *Vinciguerrria lucetia* — 1(29 : 21—37); 2(1 : 32); 3(6 : 15—57); 4(16 : 19—51); 5(29 : 14—51); 6(188 : 15—55); 7(31 : 15—48); 9(25 : 17—57); 10(7 : 20—39); 11(2 : 14—24); 12(5 : 18—29, 5); 14(15 : 19—34); 15(7 : 16—25); 16(3 : 15—18); 17(3 : 15—25).

— *Vinciguerrria nimbaria* — 14(5 : 19—33); 15(14 : 16—39); 16(5 : 18—41); 19(9 : 12—21); 21(5 : 14—19); 22(31 : 14—35); 23(40 : 12—20); 24(1 : 16); 25(8 : 13—44); 26(4 : 12,5—42); 30(7 : 14—35); 31(13 : 13—28); 32(7 : 14,5—37); 33(8 : 14—32); 34(4 : 16—33); 35(25 : 18—40); 36(4 : 14—26); 38(18 : 16—40); 39(7 : 15—33); 40(1—40).

* *Ichthyococcus irregularis* — 1(1—22); 2(2 : 47, 29); 3(1—21); 7(6 : 14—33); 8(3 : 15—62); 9(3 : 12—29); 10(2 : 30, 40); 17(1 : 14).

— *Gonostoma elongatum* — 1(5 : 131—169); 2(1 : 142); 7(4 : 161—201); 8(1 : 179); 9(2 : 169, 185); 12(4 : 200—210); 17(3 : 205—225); 18(2 : 202, 208); 19(2 : 98, 213); 20(2 : 83, 220); 21(5 : 82—138); 26(1 : 82); 28(1 : 215); 30(10 : 81—104); 31(1 : 41); 32(11 : 40—114); 35(26 : 25—47); 38(2 : 28, 41); 39(8 : 30—109); 40(3 : 47—221).

— *Gonostoma atlanticum* — 28(1 : 60); 31(1 : 50); 32(1 : 45); 38(2 : 47, 53); 39(2 : 45, 50); 40(1 : 48).

— *Cyclothone alba* — 38(1 : 18).

* *Cyclothone signata* — 2(46 : 12—30); 3(12 : 13—29); 4(3 : 18—22); 8(118 : 12—28); 10(4 : 23—29); 11(7 : 18—31); 12(56 : 18—31); 13(10 : 20—30); 17(24 : 14—24); 18(243 : 12—30); 19(3 : 20—21); 28(1 : 26); 29(2 : 23, 24); 31(1 : 26); 32(1 : 21); 33(2 : 20, 23); 40(2 : 20, 20).

Cyclothone acclinidens — 2(198 : 23—45); 3(248 : 15—45); 4(16 : 22—45); 8(2 : 15, 15); 10(60 : 21—44); 11(102 : 18—46); 12(102 : 15—44); 13(5 : 24—38); 18(57 : 18—38); 19(54 : 21—43); 21(1 : 32); 28(12 : 21—41); 29(16 : 24—39); 30(3 : 27—38); 33(94 : 19—45); 35(2 : 34, 38); 40(226 : 26—42).

Cyclothone pallida — 3(1 : 42); 10(1 : 39); 11(3 : 27—35); 13(1 : 25); 19(1 : 43); 28(1 : 32); 29(1 : 32); 33(28 : 18—50); 35(2 : 26, 42); 38(1 : 47); 40(10 : 30—55).

— *Cyclothone pseudopallida* — 3(1 : 59); 10(3 : 35—40); 11(1 : 35); 12(12 : 27—45); 13(7 : 28—48); 19(1 : 25); 28(8 : 20—42); 33(2 : 27, 42); 38(1 : 38); 40(5 : 34—47).

Cyclothone obscura — 2(1 : 42).

Danaphos oculatus — 12(1 : 34); 19(8 : 17—33); 28(2 : 30, 40); 40(1 : 30).

Valenciennellus tripunctulatus — 18(1 : 22); 33(1 : 21).

Sternoptychidae

*Sternoptyx diaphana*¹ — 2(3 : 27—40); 3(5 : 20—27); 4(1 : 26); 10(1 : 20); 11(9 : 17—41); 12(1 : 21); 19(1 : 18); 33(34 : 13—24); 34(2 : 16, 18); 40(7 : 14—40).

Argyropelecus affinis — 2(2 : 16, 17); 3(7 : 17—77); 7(3 : 18—23); 8(15 : 14—51); 9(1 : 19); 10(4 : 75—88); 12(21 : 16—84); 18(14 : 13—83); 19(3 : 16—54); 28(1 : 56); 38(2 : 18, 45).

* *Argyropelecus lychnus* — 1(3 : 13—32); 2(1 : 65); 3(5 : 14—44); 4(10 : 18—31); 7(10 : 26—45); 8(11 : 12—56); 9(8 : 13—31); 10(1 : 13); 13(2 : 36, 48); 16(1 : 37); 17(2 : 66, 73); 18(5 : 22—78).

— *Argyropelecus sladeni* — 12(1 : 33); 16(2 : 37, 42); 17(8 : 23—56); 19(2 : 16, 28); 20(20 : 29—55); 26(1 : 47); 27(6 : 32—66); 21(3 : 30—52); 28(4 : 22—38); 29(1 : 43); 31(8 : 10—43); 38(1 : 16); 32(6 : 32—39); 39(8 : 16—52).

Polyipnus omphus? — 18(1 : 24).

Polyipnus sp. — 13(1 : 32).

Chauliodontidae

* *Chauliodus barbatus* — 2(1 : 61); 3(5 : 66—94); 8(1 : 98).

— *Chauliodus sloani* — 2(1 : 73); 4(1 : 77); 11(1 : 23); 12(2 : 197, 213); 15(1 : 27); 18(3 : 193—227); 19(4 : 42—247); 20(1 : 234); 21(2 : 26, 141); 22(19 : 24—45); 25(1 : 36); 26(3 : 32—55); 28(3 : 37—210); 30(2 : 30—102); 31(3 : 51—117); 32(7 : 39—125); 33(6 : 53—278); 34(1 : ~100); 35(12 : 85—110); 38(2 : 56, 97); 40(2 : 40, 210).

Stomiatidae

* *Stomias colubrinus* — 3(1 : 247); 9(2 : 139, 236).

* *Stomias atriventer* — 1(4 : 137—184); 4(1 : 145); 5(1 : 32); 6(2 : 90, 212); 8(1 : 142); 9(1 : 175); 10(1 : 160); 13(4 : 142—152); 17(3 : 148—153); 18(2 : 150, 162).

— *Stomias affinis* — 17(1 : 123); 22(1 : 61); 30(3 : 83—96); 32(1 : 94); 35(2 : 75, 75+); 40(1 : 84).

Macrostomias longibarbus — 18(1 : 152); 27(1 : 324); 40(1 : 142).

Astronesthidae

— *Astronesthes indicus* — 4(2 : 104, 113); 9(1 : 101); 14(1 : 89); 32(2 : 60, 67).

Astronesthes boulengeri — 3(1 : 32); 8(1 : 50); 10(1 : 58); 14(1 : 49).

— *Astronesthes splendidus* — 30(1 : 83); 35(1 : 73).

Astronesthes cyaneus — 20(1 : 90); 22(1 : 70); 26(1 : 56); 30(1 : 39); 32(1 : 44).

¹ Род *Sternoptyx* долгое время считался монотипическим, но Бэрд (Baird, 1971) различает в его составе 3 вида, в том числе один восточнотихоокеанский. Это разделение, по-видимому, вполне оправданно, однако отличительные признаки видов не имеют хватуся, что не позволяет надежно использовать их в практических целях.

Astronesthes sp. — 5(1 : 52).

— *Borostomias elucens* — 29(1 : 225); 40(1 : 57).

— *Borostomias panamensis* — 18(1 : 33).

* *Heterophotus ophistoma* — 8(1 : 248); 17(1 : 240); 21(1 : 137); 29(1 : 275).

Melanostomiidae

— *Eustomias bifilis* — 22(1 : 58).

— *Eustomias bulbosus* — 34(1 : 161).

— *Thysanactis dentex* — 33(2 : 68, 69).

Photonectes caeruleus — 40(1 : 85).

Photonectes phyllopogon — 21(1 : 76).

Photonectes sp. — 32(1 : 67).

— *Echiostoma barbatum* — 40(1 : 335).

Melanostomias biserialis — 21(1 : 201); 24(1 : 73); 25(1 : 64); 28(1 : 142); 33(1 : 74).

Melanostomias valdiviae — 32(2 : 84, 84).

Leptostomias sp. — 14(1 : 52).

* *Bathophilus filifer* — 3(1 : 76); 5(1 : 39); 6(1 : 78); 7(1 : 53); 11(1 : 64); 18(1 : 66).

Malacosteidae

Malacosteus niger — 2(1 : 107); 3(1 : 97); 10(4 : 86—149); 20(1 : 50); 32(1 : 84); 33(2 : 98—177); 40(2 : 101, 125).

Aristostomias xenostoma — 9(1 : 96); 22(1 : 41); 27(1 : 102); 33(1 : 72).

Aristostomias photodactylus? — 24(1 : 61).

Idiacanthidae

Idiacanthus fasciola — 22(1 : 214); 26(1 : 112); 40(1 : 68).

* *Idiacanthus antrostomus* — 14(3 : 100—177); 18(1 : 192); 19(1 : 165).

Eutaeniphoridae

Eutaeniphorus festivus — 21(1 : 50).

Paralepididae

Stemonosudis macrura — 35(1 : 89).

Scopelosauridae

Scopelosaurus sp. — 7(1 : 127); 30(3 : 34—67); 31(2 : 47, 48); 32(9 : 32—46).

Evemannellidae

— *Odontostomops normalops* — 24(1 : 64); 26(1 : 108); 31(1 : 58); 40(1 : 41).

— *Coccorela atrata* — 21(2 : 45, 50); 24(1 : 51); 25(1 : 54); 26(1 : 53); 32(1 : 58).

— *Evermannella indica* — 10(1 : 52); 19(3 : 30—61); 21(3 : 34—47); 24(1 : 27); 31(1 : 40).

Scopelarchidae

Benthalbella sp. — 10(1 : 43); 12(1 : 51).

Myctophidae

Protomyctophum cf. *crockeri* — 8(1 : 39).

Electrona rissoi — 16(1 : 38); 31(5 : 42—46); 32(1 : ~15); 38(1 : 48); 39(5 : 36—45).

— *Hygophum proximum* — 3(1 : 14); 4(1 : 21); 5(3 : 18—20); 10(1 : 17); 11(2 : 12, 32); 13(1 : 31); 14(3 : 16—25); 15(6 : 16—31); 18(3 : 16—44); 19(3 : 18—32); 22(5 : 26—50); 23(1 : 41); 24(1 : 18); 25(4 : 20—41); 36(22 : 23—34).

— *Hygophum reinhardtii* — 14(4 : 17—47); 18(1 : 21); 21(1 : 50); 22(1 : 53); 23(1 : 58).

* *Diogenichthys laternatus* — 1(5 : 19—24); 2(7 : 13, 29); 3(14 : 10—15); 4(14 : 12—24); 5(200 : 11—30); 6(47 : 10—30); 7(12 : 12—27); 8(15 : 18—25); 9(36 : 13—30); 10(10 : 19—29); 11(16 : 11—24); 12(37 : 11—25); 13(11 : 11—23); 14(28 : 11—26); 15(239 : 11—28); 16(27 : 11—27); 17(9 : 11—27); 18(14 : 11—24); 22(2 : 12, 27).

— *Diogenichthys atlanticus* — 19(1 : 13); 23(2 : 21, 22); 32(1 : 20); 33(2 : 13, 13); 34(1 : 15); 36(7 : 12—20).

Myctophum aurolaternatum — 5(2 : 26, 104); 6(1 : 35); 14(1 : 28); 32(1 : 39).

Myctophum nitidulum — 1(5 : 28—39); 3(1 : 15); 5(3 : 24—34); 6(4 : 31—41); 8(1 : 37); 14(3 : 16—45); 15(7 : 16—52); 16(2 : 18, 23); 19(2 : 16, 20); 22(9 : 30—61); 23(6 : 18, 57); 24(1 : 54); 29(2 : 40, 52).

Myctophum asperum — 22(1 : 46).

- Myctophum spinosum* — 32(2 : 37, 54); 33(1 : 32); 35(1 : 52).
 — *Myctophum lychnobium* — 37(1 : 28).
Myctophum selenoides — 31(2 : 47, 54); 39(1 : 56).
Symbolophorus evermanni — 4(1 : 24); 22(2 : 31, 31); 25(2 : 22, 32); 28(1 : 34); 31(2 : 33, 43); 33(8 : 17—35); 34(1 : 26); 35(13 : 26—44); 38(1 : 34); 40(1 : 19).
 * *Gonichthys tenuiculus* — 1(6 : 28—49); 4(3 : 22—36); 5(2 : 22, 48); 6(1 : 43); 7(1 : 30); 8(2 : 31, 38); 9(4 : 26—30); 10(1 : 39); 11(1 : 22); 14(1 : 46); 15(1 : 29).
 — *Gonichthys venetus* — 25(1 : 23).
 — *Diaphus problematicus* — 19(1 : 51); 21(1 : 51); 31(2 : 45, 93); 34(1 : 44); 35(5 : 43—57).
 — *Diaphus signatus* — 21(1 : 56); 22(3 : 30—36); 23(1 : 32); 25(1 : 35); 30(2 : 49, 51); 31(1 : 30); 35(6 : 29—55); 39(2 : 56, 57).
 — *Diaphus schmidtii* — 22(1 : 29); 23(2 : 25, 34); 24(1 : 31); 25(2 : 28, 39); 33(1 : 36); 34(1 : 51).
 — *Diaphus malayanus* — 29(1 : 31); 31(1 : 32); 33(1 : 30); 35(1 : 32); 38(1 : 32); 40(1 : 31).
 — *Diaphus cf. splendidus* — 25(1 : 35); 31(1 : 38); 33(3 : 44—53); 34(1 : 44); 35(13 : 34—49); 38(1 : 35); 39(1 : 50); 40(1 : 41).
 — *Diaphus jenseni* — 31(2 : 31, 32); 38(1 : 31).
 — *Diaphus regani* — 19(1 : 56); 20(2 : 50, 63); 31(1 : 53); 32(2 : 52, 53); 35(9 : 51—62); 38(1 : 59).
 — *Diaphus cf. taaningi* — 35(1 : 34).
 — *Diaphus luetkeni* — 14(1 : 32); 19(1 : 22); 20(1 : 39); 25(1 : 50); 26(1 : 36); 27(1 : 47); 30(2 : 17, 41); 31(6 : 29—52); 32(3 : 26—37); 34(1 : 28); 35(2 : 24, 28); 39(1 : 31).
 — *Diaphus termophilus* — 12(7 : 34—49); 13(1 : 20); 14(19 : 20—35); 15(1 : 18); 16(4 : 22—36); 17(32 : 25—50); 18(4 : 32—42); 19(3 : 30—34); 28(7 : 43—55); 29(1 : 48); 38(1 : 51).
 — *Diaphus lucidus* — 18(1 : 118); 19(1 : 110); 21(2 : 110, 125); 24(1 : 120); 28(1 : 112); 29(1 : 25); 30(1 : 30); 32(1 : 86); 33(2 : 101, 111).
 — *Diaphus cf. theta* — 2(1 : 12); 3(2 : 11, 11); 4(1 : 14); 6(6 : 13—27); 7(1 : 25); 8(1 : 52); 10(3 : 14—18).
 — *Diaphus parri* — 31(5 : 36—51); 38(3 : 38—61); 39(3 : 38—45); 40(2 : 36, 41).
 — *Diaphus fulgens* — 19(1 : 39); 23(1 : 34); 31(4 : 31—41); 34(3 : 32—39); 38(1 : 33); 40(1 : 38).
 — *Diaphus cf. holti* — 12(1 : 38); 13(4 : 44—47); 14(11 : 33—46); 15(1 : 29); 16(10 : 29—53); 17(1 : 54); 18(1 : 37); 19(1 : 49); 20(3 : 49—65); 24(1 : 32); 25(1 : 60); 26(1 : 47); 27(2 : 56, 65); 29(2 : 50, 57).
Diaphus spp. — 20(4 : 13—40); 23(4 : обрывки); 24(4 : 40—50); 25(4 : 35— ~ 50); 29(7 : 16— ~ 60); 30(5 : 16—57); 31(2 : 31, 36); 33(1 : 14); 35(23 : 15—65 + обр.); 39(7 : 23—32).
Notolychnus valdiviae — 2(1 : 22); 4(1 : 19); 6(5 : 15—22); 7(1 : 21); 11(1 : 16); 13(1 : 12); 15(5 : 14—16); 16(6 : 16—19); 17(8 : 16—23); 18(1 : 18); 19(2 : 16, 16); 20(1 : 16); 22(2 : 16, 17); 24(1 : 21); 25(3 : 16—21); 27(3 : 21—22); 31(5 : 15—21); 32(9 : 19—23); 33(2 : 21, 21); 35(6 : 20—22); 38(1 : 18); 39(5 : 17—23).
Taaningichthys bathyphilus — 2(1 : 52); 11(2 : 34, 38); 40(1 : 43).
Lampadena luminosa — 14(1 : 85).
Lampadena urophaos — 31(1 : 101).
 * *Triphoturus mexicanus* — 1(3 : 17—66); 2(6 : 25—71); 3(4 : 19—72); 4(5 : 12—65); 6(37 : 15—28); 7(1 : 68); 8(6 : 57—68); 9(3 : 21—28); 10(20 : 38—71); 18(1—71).
Triphoturus microchir — 8(1 : 29); 10(1 : 26).
Triphoturus nigrescens — 12(3 : 33—37); 14(1 : 35); 15(6 : 21—39); 17(1 : 26); 18(10 : 34—41); 19(23 : 31—38); 20(1 : 31); 21(1 : 31); 22(10 : 32—41); 23(7 : 16—36); 24(4 : 32—36); 25(29 : 23—42); 26(4 : 32—37); 27(14 : 25—38); 28(30 : 32—39); 29(10 : 34—38); 30(6 : 31—37); 31(2 : 33, 37); 32(7 : 26—36); 33(18 : 26—40); 35(4 : 25—35); 38(3 : 37—39); 39(1 : 29); 40(8 : 29—38).

Lampanyctus tenuiformis — 7(1 : 78); 8(1 : 83); 22(1 : 36); 28(1 : 49); 30(1 : 33); 31(1 : 32); 34(1 : 28).

Lampanyctus steinbecki — 35(1 : 22); 38(1 : 39).

* *Lampanyctus omostigma* — 3(2 : 27, 95); 4(1 : 30); 5(4 : 24—41); 6(9 : 23—89); 10(3 : 59—64); 12(1 : 26); 13(1 : 62); 14(1 : 64); 15(29 : 16—51); 16(3 : 27—31); 17(2 : 28, 63); 18(7 : 26—67); 19(3 : 32—63); 22(2 : 41, 41); 26(3 : 32—36); 28(1 : 31); 29(1 : 24); 30(2 : 36, 36).

Lampanyctus parvicauda — 2(2 : 25, 29); 3(1 : 32); 9(1 : 86); 19(1 : 34); 34(1 : 33); 40(1 : 25).

— *Lampanyctus hubbsi* — 11(1 : 51); 19(8 : 25—78); 21(2 : 37, 89); 22(14 : 27—84); 23(5 : 25—77); 24(1 : 63); 25(1 : 79); 26(2 : 64, 83); 27(3 : 31—47); 28(6 : 27—69); 29(5 : 31—75); 30(7 : 29—86); 31(6 : 33—82); 32(9 : 33—76); 33(2 : 42, 81); 34(1 : 38); 35(17 : 40—82); 40(2 : 31, 51).

Lampanyctus niger s. l.¹ — 1(2 : 89—97); 8(3 : 35—37); 11(4 : 53—74); 12(5 : 48—155); 14(7 : 42—53); 16(4 : 65—68); 17(11 : 46—69); 18(32 : 36—77); 19(25 : 25—91); 20(7 : 41—69); 21(29 : 36—96); 22(5 : 22—39); 24(13 : 58—87); 25(19 : 44—91); 26(4 : 52—72); 27(14 : 36—92); 28(31 : 36—93); 29(28 : 40—93); 30(6 : 36—90); 31(31 : 66—96); 32(13 : 50—95); 33(70 : 34—100); 38(12 : 70—85); 39(7 : 65—88); 40(34 : 42—96).

* *Lampanyctus idostigma* — 2(1 : 27); 4(6 : 19—48); 6(31 : 17—70); 7(2 : 16, 21); 8(3 : 37—98); 9(2 : 33—58); 10(6 : 31—76); 18(2 : 85, 90).

*Bolinichthys pyrsoobolus*² — 4(1 : 22); 8(1 : 27); 9(1 : 27); 17(1 : 33); 19(1 : 21); 26(1 : 31); 28(1 : 29); 30(1 : 38); 32(1 : 22); 33(2 : 16, 16); 38(1 : 32).

— *Ceratoscopelus warmingi* — 31(2 : 25, 56); 32(3 : 24—74); 35(4 : 62—66); 38(1 : 57).

Notoscopelus resplendens — 1(1 : 31); 5(23 : 28—56); 6(9 : 19—31); 7(2 : 28, 30+); 8(2 : 26—34); 10(2 : 31, 48); 14(1 : 67).

Neoscopelidae

* *Scopelengys dispar* — 11(2 : 167, 170); 40(3 : 57—89).

Giganturidae

Gigantura vorax — 10(1 : 50+); 13(1 : 58).

Bathyleptus sp. — 40(3 : 58—71).

Serrivomeridae

Serrivomer sp. — 1(2 : 185+, 248); 3(2 : 225, 237); 10(1 : 257); 29(1 : 60+); 34(3 : 190+ +2 обрывка); 40(2 : 198 и обрывок).

Stemonidium hypomelas — 40(1 : 285).

Nemichthyidae

* *Nemichthys fronto* — 17(1 : ~1200).

— *Nemichthys scolopaceus* — 19(1 : 545); 21(2 : 480, 585); 28(1 : ~580); 34(1 : ~450).

Avocettina infans — 25(1 : 405); 32(1 : 410); 39(1 : 485); 40(1 : 310).

Derichthyidae

Derichthys serpentinus — 16(1 : 144).

Melanonidae

Melanonus sp. — 1(2 : 107, 142); 3(1 : 108); 8(1 : 91); 9(2 : 90, 110); 10(2 : 107, 126); 14(2 : 24, 38); 17(1 : 138); 20(1 : 142); 27(1 : 38); 28(2 : 49+, 65); 33(2 : 120, 150); 38(1 : 83).

Bregmacerotidae

— *Bregmaceros maclellandi* — 13(2 : 16, 17); 14(1 : 25); 31(1 : 72); 32(2 : 41, 90); 33(4 : 18—24); 34(2 : 25, 29); 35(1 : 21).

Macrouridae

Lyconus sp. — 11(1 : 31).

Nezumia sp. — 3(1 : 120+); 10(1 : 70+).

Sphagemacrurus sp. — 39(1 : 150).

¹ *L. niger* в действительности представляет собой сборную группу (Бенкер, 1967; Clarke, 1973).

² *B. pyrsoobolus* был недавно разделен на 3 близких вида (*Nafpraktitis*, *Nafpraktitis*, 1969), различение которых при плохой сохранности материала весьма затруднительно.

Stylephoridae

Stylephorus chordatus — 19(2 : 100, 233); 21(1 : 51); 28(4 : 176—254); 39(1 : 116); 40(1 : 155).

Radilcephalidae

Radilcephalus elongatus — 24(1 : 177).

Melamphaeidae

*Scopelogadus mizolepis*¹ — 1(6 : 23—61); 2(1 : 37); 3(9 : 24—79); 4(6 : 19—48); 7(7 : 30—87); 8(9 : 48—86); 9(10 : 11—57); 10(10 : 52—85); 12(3 : 80—102); 13(1 : 40); 17(3 : 36—45); 18(2 : 16, 79); 19(1 : 84+); 21(1 : 16); 28(1 : 36); 29(6 : 38—106); 40(1 : 67).

Poromitra megalops — 3(5 : 24—36); 4(1 : 32); 10(5 : 43—93); 11(3 : 25—45); 12(3 : 26—51); 19(1 : 40); 40(6 : 46—51).

Poromitra crassiceps — 2(4 : 55—116); 3(7 : 27—47); 11(1 : 21); 12(1 : 110); 31(1 : 48).

* *Melamphaes laeviceps* — 3(1 : 32).

* *Melamphaes spinifer* — 16(1 : 46).

Melamphaes janae — 10(1 : 19).

Scopeloberyx opisthopterus — 2(3 : 27—28); 3(3 : 21—26); 11(2 : 32, 33); 40(3 : 23—32).

Scopeloberyx robustus — 21(2 : 21, 22); 40(1 : 21).

Anoplogasteridae

Anoplogaster cornuta — 1(1 : 77); 2(1 : 122); 7(2 : 83, 92); 10(3 : 77—83).

Diretmidae

Diretmus sp. 1 — 16(1 : 60); 31(1 : 33).

Diretmus sp. 2 — 24(2 : 60, 65); 30(2 : 44, 56); 39(1 : 52).

Diretmus argenteus — 17(3 : 34—35); 29(1 : 37); 31(2 : 29—31); 32(1 : 28); 39(1 : 25).

Caristiidae

Caristius sp. 1 — 28(1 : 87).

Caristius sp. 2 — 28(1 : 59).

Platyberyx sp. — 1(1 : 59).

Bramidae

Brama dussumieri — 32(2 : 34, 40).

Cheilodipteridae

Howella sp. 1 — 19(1 : 13); 24(1 : 33); 32(3 : 27—52).

Howella sp. 2 — 31(2 : 37, 51).

Gempylidae

Nealotus tripes — 33(1 : 96).

Gempylus serpens — 23(1 : 29); 38(1 : 27).

Trichiuridae

Benthodesmus vitiazi — 20(1 : 383).

Benthodesmus sp. 1 — 14(1 : 172).

Benthodesmus sp. 2 — 33(1 : 183).

Nomeidae

Psenes sp. — 5(1 : 36).

Cubiceps carinatus — 32(1 : ~20).

Tetragonuridae

Tetragonurus sp. — 36(1 : 11).

Scorpaenidae

Ectreposebastes imus — 7(3 : 146—167).

Molidae

Mola sp. — 33(1 : 90).

Ogcocephalidae

Halieutea(?) sp. — 40(1 : 31).

Melanocetidae

Melanocetus niger — 40(1 : 30).

¹ *S. mizolepis* — полигамический вид (Ebeling, Weed, 1963), представленный в нашем материале двумя подвидами.

Ceratiidae

Cryptopsaras couesii — 6(1 : 30); 22(1 : 56)

Gigantactidae

Gigantactis cf. *perlatus* — 4(1 : 52).

Oneirodidae

Oneirodes sp. — 2(1 : 33); 19(1 : 21).*Microlophichthys microlophus* — 3(1 : 21).*Chaenophryne* sp. — 28(1 : 37).

Видовой состав мезопелагических ихтиоценов на разных полигонах заметно различается, так как разрез, начатый в восточной экваториальной Пацифике, которая населена весьма своеобразной фауной глубоководных пелагических рыб (Ebeling, 1962; Парин и др., 1973), был доведен до середины Тихого океана, находящейся за пределами распространения этой фауны. Правда, среди пойманных рыб, как и повсюду в Тропической области, преобладают виды с широкотропическим типом распространения (а также формы, ареалы которых пока не могут быть типизированы из-за малого числа ловов или недостаточной таксономической изученности). Однако, кроме них в уловах представлены виды, имеющие более ограниченное распространение, в частности, циркумэкваториальные (*Cyclothone acclinidens*, *Diaphus luetkeni*, *D. lucidus* и др.), экваториальные восточнотихоокеанские (*Bathylagus nigrigenys*, *Vinciguerria lucetia*, *Argyrolepecus lychnus*, *Bathophilus filifer*, *Triphoturus mexicanus*, *Melamphaes spinifer* и др.), экваториальные индозападнотихоокеанские (*Eustomias bulbornatus*, *Myctophum aurolaternatum*, *Diaphus regani* и др.), экваториально-периферические (*Bathylagus bericoides*, *Winteria telescopa*, *Diogenichthys atlanticus* и др.), центральные (*Hugophum reinhardti*, *Gonichthys venetus*) и широко распространенные виды, отсутствующие, однако, в восточной Пацифике (*Vinciguerria nimbaria*, *Gonostoma atlanticum*, *Stomias affinis*, *Thysanactis dentex*, *Ceratoscopelus warmingi*, *Nemichthys scolopaceus* и др.). Для выявления пространственных изменений в составе ихтиоценов рассматриваемого района Тихого океана существенно проанализировать распределение только двух ихтиогеографических групп видов — эндемичной для восточной Пацифики и отсутствующей в ней (в списке рыб, пойманных РТАК, эти виды отмечены знаками * и —).

Представители обеих групп обнаружены на всех полигонах, но в разном численном соотношении (табл. 5). Наибольшее количество во-

Таблица 5

Зоогеографический состав мезопелагических ихтиоценов на полигонах

Виды	Номер станции			
	1454	1456	1458—1459	1461
Восточнотихоокеанские	16	17	5	2
Отсутствующие в восточной экваториальной Пацифике	7	15	34	42
Прочие	44	38	40	55
Всего	67	70	79	99
Коэффициент фаунистического сходства *	40		30	49

* Процентное отношение числа общих видов к суммарному числу видов на сравниваемых полигонах

сточнотихоокеанских видов и наименьшее количество видов, не обитающих в восточной Пацифике, как и следовало ожидать, зарегистрировано на ст. 1454. На следующей станции эти две группы были представлены почти одинаковым количеством видов, а на двух западных полигонах резко преобладали рыбы, отсутствующие в восточной части Тихого океана. Занос последних к району о-вов Галапагос происходит, по всей вероятности, в потоке течения Кромвелла, а восточные эндемики переносятся на запад глубинным течением.

Особый интерес представляет поимка на ст. 1454 и 1456 особей *Astrosthes boulengeri* — вида, который был ранее известен только с периферии центральных водных масс Южного полушария и из Перуанского течения (Bussing, 1966; Парин и др., 1973). Эти находки явно свидетельствуют об участии вод этого течения в формировании промежуточной водной массы на экваторе и о распространении их по крайней мере до 122° з. д. С другой стороны, характерные центральные виды (*Hugophunt reinhardtii*, *Gonichthys venetus*) были встречены лишь на двух средних полигонах, по-видимому, наиболее подверженных влиянию южного субтропического круговорота.

Приведенные данные показывают, что все полигоны можно считать расположенными в зоне фаунистического смешения, хотя на крайней западной станции примесь «восточных» видов сводится к ничтожному минимуму. Тем не менее, граница, отделяющая своеобразный восточнотихоокеанский участок Экваториальной провинции, судя по нашим данным, вполне однозначно должна быть проведена между ст. 1456 и ст. 1458, т. е., между 122 и 140° з. д. Коэффициент видового сходства мезопелагических ихтиоценов этих двух полигонов имеет минимальное значение (см. табл. 5).

ДОМИНИРУЮЩИЕ ФОРМЫ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МЕЗОПЕЛАГИЧЕСКИХ ИХТИОЦЕНОВ

Одной из основных структурных характеристик ихтиоценов служит видовое разнообразие, зависящее не только от числа видов, но и от количественного соотношения особей.

На всех полигонах хорошо выделяются отдельные доминирующие виды, достигающие в уловах наибольшей численности. В число 10 ведущих форм входят (указан % от общего числа пойманных особей):

на ст. 1454 — *C. acclinidens* (21,4), *V. lucetia* (18,4), *D. laternatus* (18,1), *C. signata* (9,7), *B. nigrigenys* (4,4), *T. mexicanus* (4,3), *S. mizolepis* (2,9), *A. lychnus* (2,5), *N. resplendens* (2,0), *A. affinis* (1,6);

на ст. 1456 — *C. signata* (25,6), *D. laternatus* (24,4), *C. acclinidens* (16,6), *D. termophilus* (4,3), *L. niger* (4,3), *L. omostigma* (2,8), *A. affinis* (2,2), *V. lucetia* (2,2), *D. holti* (1,8), *V. nimbaria* (1,5);

на ст. 1458—1459 — *L. niger* (19,4), *T. nigrescens* (14,8), *V. nimbaria* (12,2), *C. acclinidens* (9,1), *L. hubbsi* (4,9), *Ch. sloani* (3,7), *A. sladeni* (3,6), *G. elongatum* (2,2), *M. nitidulum* (2,1), *C. signata* (1,8);

на ст. 1461 — *C. acclinidens* (25,4), *L. niger* (13,2), *V. nimbaria* (6,3), *G. elongatum* (4,0), *S. diaphana* (3,4), *C. pallida* (3,2), *L. hubbsi* (2,9), *Ch. sloani* (2,6), *H. proximum* (2,4).

Восточнотихоокеанские виды присутствуют в списках доминирующих форм только на ст. 1454 (7 видов) и 1456 (4 вида). С другой стороны, виды, отсутствующие в восточной Пацифике, входят в число доминирующих форм на трех западных полигонах (соотв. 2, 5 и 5 видов).

В целом доминирование отдельных видов заметнее проявляется на двух восточных полигонах, чем на двух западных (табл. 6). Оценка видового разнообразия по индексу α (номограмма приведена в работе Ру-

Таблица 6
Доля доминирующих видов (в %) в мезопелагических ихтиоценох и коэффициент их видового разнообразия

Показатель	Номер станции			
	1454	1456	1458—1459	1461
Доля трех ведущих видов	57,9	68,6	46,4	44,9
Доля десяти ведущих видов	85,3	85,7	73,8	74,2
Индексы разнообразия:				
α	13	14	20	24
H , бит	3,5	3,2	3,9	3,9

Таблица 7
Плотность популяций отдельных доминирующих видов (% от максимальной)

Вид	Номер станции			
	1454	1456	1458—1459	1461
<i>Triphoturus mexicanus</i>	100	4	—	—
<i>Notoscopelus resplendens</i>	100	7	—	—
<i>Vinciguerrria lucetia</i>	100	16	—	—
<i>Argyrolepecus lychnus</i>	100	30	—	—
<i>Bathylagus nigrigenys</i>	100	24	3	3
<i>Scopelogadus mizolepis</i>	100	19	29	3
<i>Diaphus termophilus</i>	—	100	24	1
<i>Diaphus cf. holti</i>	—	100	46	—
<i>Lampanyctus omostigma</i>	31	100	23	—
<i>Cyclothone signata</i>	37	100	17	1
<i>Dlogenichthys laternatus</i>	64	100	1	—
<i>Argyrolepecus affinis</i>	80	100	7	4
<i>Triphoturus nigrescens</i>	—	21	100	41
<i>Argyrolepecus sladeni</i>	—	50	100	69
<i>Lampanyctus hubbsi</i>	—	38	100	89
<i>Diaphus cf. splendidus</i>	—	—	2	100
<i>Cyclothone pallida</i>	7	5	18	100
<i>Sternoptyx diaphana</i>	25	15	1	100
<i>Diaphus luetkeni</i>	—	1	51	100
<i>Gonostoma elongatum</i>	29	15	22	100
<i>Chauliodus sloani</i>	6	28	49	100
<i>Vinciguerrria nimbaria</i>	—	17	69	100
<i>Lampanyctus niger</i>	1	33	83	100
<i>Cyclothone acclinidens</i>	87	24	12	100

дзякова, 1964) и информационному индексу H (таблицы: Черныш, Надякова, 1964), рассчитанным для каждой станции, также показывает, что ихтиоцены I и II полигонов, расположенных в восточном участке Экваториальной провинции, значительно уступают по разнообразию ихтиоценом центральной экваториальной Пацифики.

Небезынтересно рассмотреть изменения численности отдельных видов на разрезе. С этой целью для всех полигонов была вычислена плотность

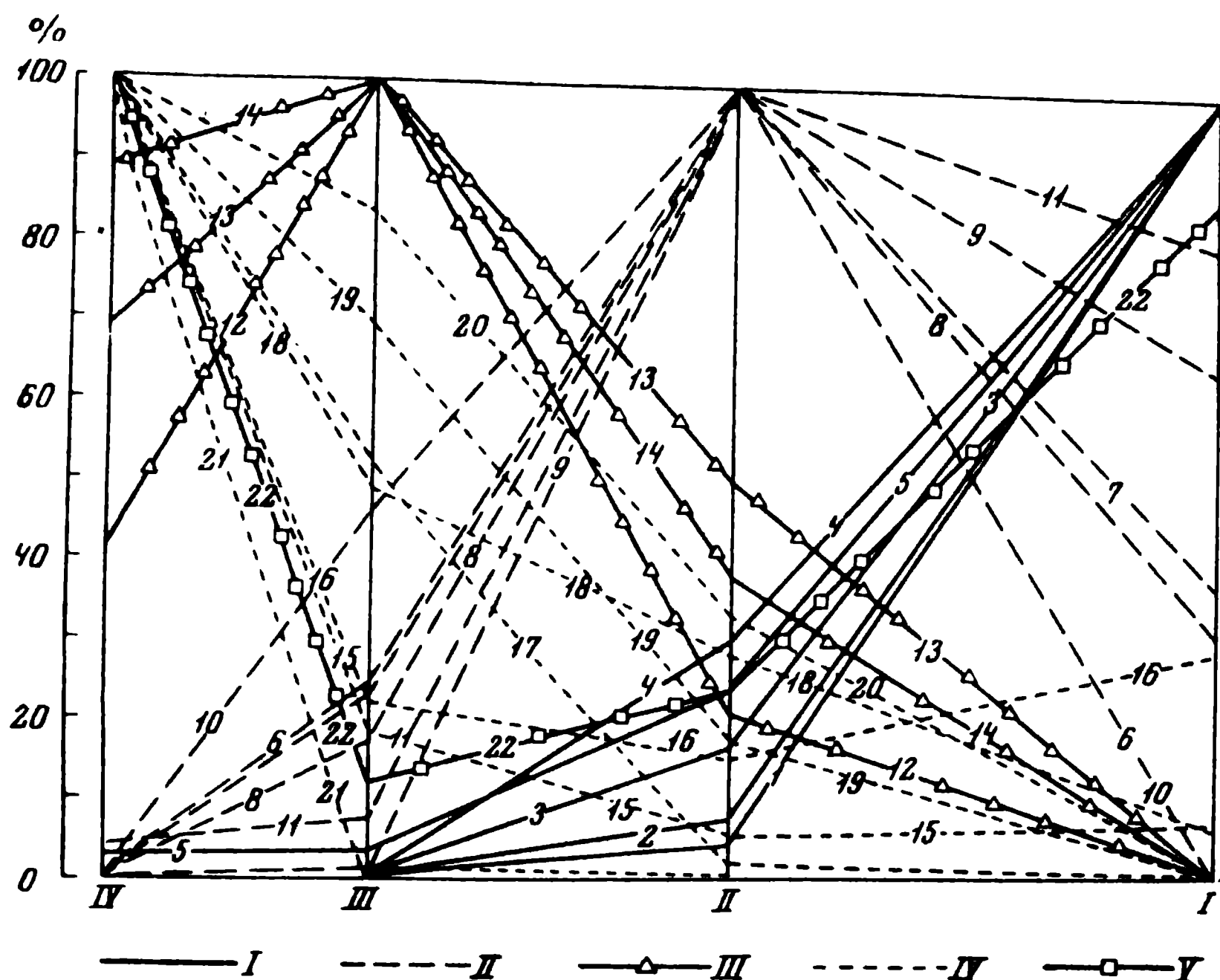


Рис. 1. Численность доминирующих видов мезопелагических рыб на полигонах (% от максимальной)

Изменения численности всех видов, достигающих наибольшей численности на одном полигоне обозначены одинаковой линией (I — ст. 1454, II — ст. 1456, III — ст. 1458—1459, IV — ст. 1461, V — ст. 1454 и 1461). Цифрами обозначены: 1 — *T. mexicanus*; 2 — *N. resplendens*; 3 — *V. lucetia*; 4 — *A. lychnus*; 5 — *B. nigrigenys*; 6 — *D. termophilus*; 7 — *S. omostigma*; 8 — *C. signata*; 9 — *D. laternatus*; 10 — *D. cf. holti*; 11 — *A. affinis*; 12 — *T. nigrescens*; 13 — *A. sladeni*; 14 — *L. hubbsi*; 15 — *C. pallida*; 16 — *G. elongatum*; 17 — *D. luetkeni*; 18 — *Ch. sloani*; 19 — *V. nimbaria*; 20 — *L. niger*; 21 — *D. cf. splendidus*; 22 — *C. acclinidens*.

популяций (экз. на 10 000 м³ для обловленного столба воды¹) 24 видов, входящих в число доминирующих форм. Оказалось, что отдельные виды могут иметь наибольшую плотность на любом из полигонов; эта плотность принималась за 100% и по отношению к ней определялась относительная плотность для других станций (табл. 7).

Можно выделить 5 типов изменения численности видов на разрезе (рис. 1). На крайнем восточном полигоне максимальную плотность популяций имеют 6 видов, из которых 5 относятся к числу восточнотихоокеанских эндемиков — *T. mexicanus*, *V. lucetia*, *A. lychnus*, *B. nigrigenys*, *S. mizolepis* (представлен в восточной Пацифике подвидом — *S. mizolepis bispinosus*, который замещается номинотипическим подвидом в других районах Тропической области, включая центральную часть Тихого океана), а *N. resplendens*, по-видимому, имеет в этом районе обособленную популяцию. На ст. 1456 достигают наибольшей численности 3 восточнотихоокеанских вида — *L. omostigma*, *C. signata* и *D. laternatus* и 2 вида — *D. termophilus* и *D. holti*, не встречающиеся на востоке океана. Далее к западу на ст. 1458—1459 находится количественный макси-

¹ Расчеты плотности популяций проводилось способом, предложенным Виноградовым и Парным (1973) для определения биомассы макропланктона.

мум 3 широкораспространенных в Тихом океане видов, а на ст. 1461 — максимум еще 8 видов, ареалы которых относятся к этому же типу. В особую категорию нужно, по-видимому, выделить *C. acclinidens*, численность которой особенно велика на крайних западной и восточной станциях, но по непонятной причине понижена на обоих промежуточных полигонах.

Таким образом, мезопелагические ихтиоцены восточной и западной пар полигонов, мало различающиеся в отношении зоогеографического состава и видового разнообразия, оказались существенно отличными по относительной плотности популяций отдельных видов. Этот интересный вопрос требует дальнейшего изучения.

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Для сравнительной количественной оценки эпипелагических ихтиоценов были использованы данные о подходах летучих рыб и змеиных макрелей (*Gempylus serpens*) к источнику света на станциях и о биомассе никтоэпипелагических миктофид, а также учеты вылетов летучих рыб при прохождении маршрута (табл. 8).

На световых станциях число подходов рыб изменялось примерно на порядок, но на этих цифрах могло отразиться то обстоятельство, что работы на полигонах, растянувшиеся почти на месяц, проходили при разных фазах Луны (полнолуние было в начале разреза). Влияние различной освещенности, возможно, сказывалось и на биомассе светящихся анчоусов, поднимающихся ночью к поверхности воды. С другой стороны, изменения численности вспугнутых судном летучих рыб, естественно, никак не связанные с фазами Луны, вполне соответствуют изменениям количества рыб по данным ночных наблюдений и ловов (рис. 2), что свидетельствует об адекватности полученных данных реальной картине количественного распределения рыб в поверхностном слое.

Наиболее продуктивным по эпипелагическим рыбам оказался III полигон (ст. 1458—1459), наименее продуктивным — самый западный IV

Таблица 8

Количественные характеристики эпипелагических ихтиоценов

Показатель численности	Номер станции			
	1454	1456	1458—1459	1461
Число подходов к свету (экз/час)				
летучие рыбы	1,0	0,7	10,2	2,0
змеиные макрели	0,6	0,7	2,6	0,3
Биомасса никтоэпипелагических миктофид (мг/м³)				
средняя	31,5	33,7	83,0	6,0
размах колебаний по пробам *	13,2—49,7	6,5—150,7	28,7—203,0	1,0—23,2
Количество летучих рыб на дневных переходах между полигонами				
средняя численность (экз/км²)	60—45	20—210—410	230—220—80	
средняя биомасса (кг/км²) **	8—5	3—17—27	17—15—7	

* Значительные колебания биомассы обусловлены стабильностью миктофид.

** При расчете биомассы был принят средний вес летучих рыб, вылетающих поодиночке, 150 г, средний вес рыб в стаях — 50 г.

полигон (ст. 1461); оба восточных полигона занимают по большинству показателей промежуточное положение. Эти данные могут быть истолкованы как проявление сукцессии сообществ в восточной половине экваториальной Пацифики.

Прежде чем перейти к обсуждению количественного распределения мезопелагических рыб, следует кратко остановиться на общей количественной характеристике макропланктона (по данным ловов РТАК). Биомасса макропланктона и его вертикальное распределение на разных полигонах существенно различались (рис. 3). На обоих восточных полигонах исключительно богатыми оказались верхние горизонты (20—80 м), в которых суммарная биомасса (без кишечнополостных и сальп) составляла 33—44 мг/м³ за счет огромного количества эвфаузий, в основном *Euphausia eximia* (24—40 мг/м³). Глубже — в стрессе течения Кромвелла биомасса резко убывает, но на глубине 300—400 м имеется второй, хотя и не столь сильный максимум (до 17—20 мг/м³), совпадающий с максимумами биомассы рыб (12—13 мг/м³) и креветок (4—5 мг/м³). Еще глубже биомасса макропланктона постепенно снижается, но всюду в пределах обловленного слоя остается выше, чем в подповерхностном минимуме. Средняя биомасса макропланктона для слоя от поверхности до глубины 750—800 м составила 16,8 мг/м³ на ст. 1454 и 14,9 мг/м³ на ст. 1456.

На двух западных полигонах кривые вертикального распределения биомассы более сглажены и приповерхностный максимум отсутствует, заменяясь минимумом в поверхностном квазиоднородном слое. Эвфаузий здесь почти нет, но в большом количестве ловятся пиромы (они не включались в общий вес макропланктона), наибольшая биомасса которых отмечена на глубине 40—150 м (5 мг/м³ на ст. 1458, 1 мг/м³ на ст. 1461) и около 650 м (2—4 мг/м³). Биомасса *Decapoda* невелика и, как в других районах Тропической области (Виноградов, Парин, 1973) достигает наибольших величин на глубине около 300 м (2—3 мг/м³). На крайнем западном полигоне обращает на себя внимание увеличение (до 24 мг/м³) биомассы на самом нижнем из обловленных горизонтов — 650 м, обусловленное возрастанием веса рыб (16,5 мг/м³) и головоногих (6 мг/м³). В целом оба западных полигона значительно беднее восточных: на ст. 1458—1459 средняя для обловленного слоя биомасса макропланктона составляет всего 5,7 мг/м³, на ст. 1461—8,2 мг/м³. Обе цифры, впрочем, находятся на уровне показателей для довольно продуктивных вод западной тропической Пацифики (4,0—7,2 мг/м³; Виноградов, Парин, 1973).

На всех полигонах и почти на всех горизонтах (за исключением богатых эвфаузидами верхних слоев на восточных полигонах) рыбы составляют преобладающую часть макропланктона. В общем улове их доля варьирует от 34% (54% без учета трех верхних горизонтов) на ст. 1454 и 38% (80% без двух верхних горизонтов) на ст. 1456 до 73% на ст. 1458—1459 и 68% на ст. 1461. При пересчете на биомассу (т. е., с учетом разности показателей между горизонтами тралений) процент рыб определяется на полигонах I—IV соответственно в 47, 45, 76 и 68%, что более точно отражает их количественную роль.

Вертикальное распределение биомассы мезопелагических рыб в общем мало отличается от распределения всего макропланктона, и только на верхних горизонтах двух восточных полигонов имеет существенно иной характер. На ст. 1454 имеется два максимума биомассы мезопелагических рыб (рис. 4, А), из которых верхний расположен на глубине 50 м и образован, главным образом, *Bathylagus nigrigenys* (6,4 мг/м³ из суммарной биомассы 11,0 мг/м³), а нижний — на глубине около 300 м

Рис. 2. Количественное распределение эпипелагических рыб на I—IV полигонах (% от максимального)

1 — биомасса миктоэпипелагических миктофид; 2, 3 — число подходов к свету змеиных макрелей (2) и летучих рыб (3); 4 — количество летучих рыб вспугнутых судном на маршруте

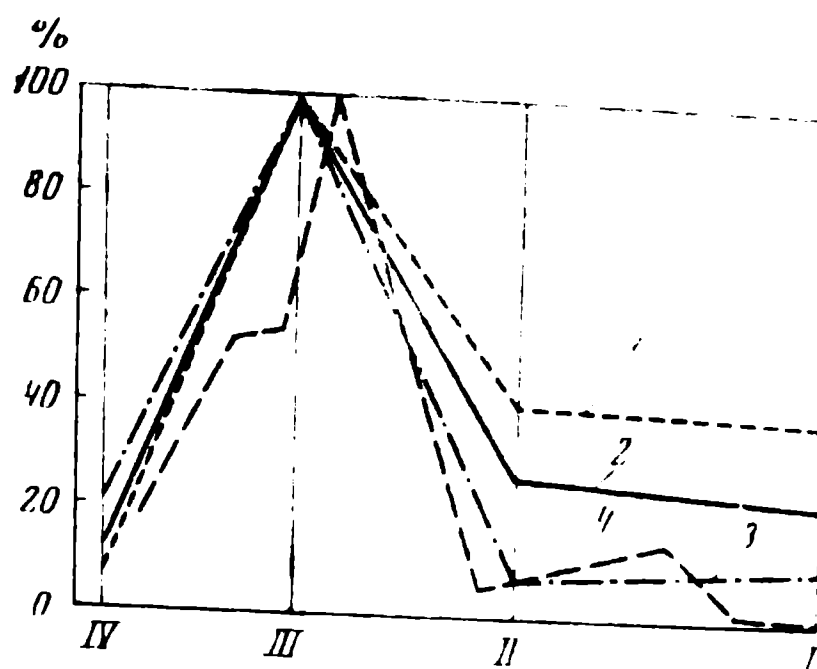
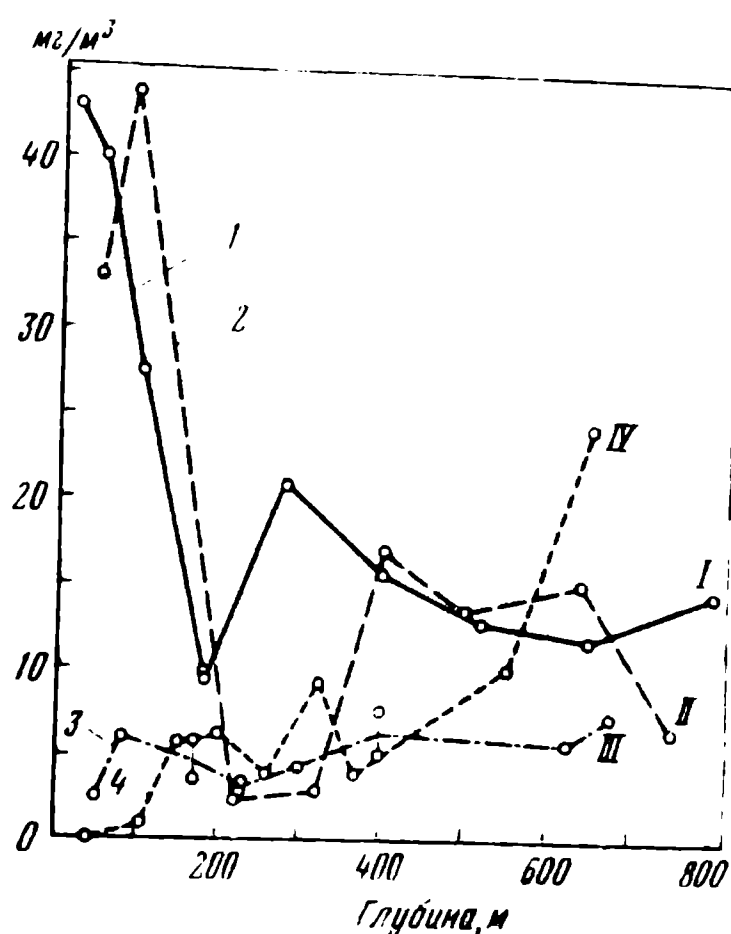


Рис. 3. Вертикальное распределение биомассы макропланктона ($мг/м^3$) на I—IV полигонах по данным ловов разноглубинным тралом

1 — ст. 1454; 2 — ст. 1456; 3 — ст. 1458—1459; 4 — ст. 1461



($13,3 \text{ мг/м}^3$) — обязан своим существованием скоплению хищных рыб — *Anoplogaster cornuta*, *Ectreposebastes imus*, крупным *Gonostoma elongatum*. Между этими максимумами хорошо выражен бедный слой в стрессе течения Кромвелла. На всех горизонтах этого полигона биомасса миктофид незначительна, и среди рыб-планктофагов количественно преобладают *Vinciguerrria lucetia*, *B. nigrigenys*, *Scopelogadus mizolepis* и *Argyroleucus lychnus*. Средняя для слоя 20—800 м биомасса всех рыб составляет $7,9 \text{ мг/м}^3$, из которых на хищников, питающихся макропланктонными животными, приходится $3,0 \text{ мг/м}^3$, или 38%.

Характерной особенностью последующих полигонов следует считать явно выраженное обеднение всего верхнего 400-метрового слоя (т. е. поверхностных вод и течения Кромвелла) с минимумом на глубине 200—300 м. Такое распределение особенно резко проявляется на ст. 1456 (рис. 4Б). Здесь биомасса рыб на горизонтах 45—320 м варьирует от 1,1 до $3,4 \text{ мг/м}^3$, а в слое 400—640 м достигает $11,1—12 \text{ мг/м}^3$ (глубже — на горизонте 750 м она понижается до $4,1 \text{ мг/м}^3$). На этом полигоне биомасса миктофид несколько повышается по сравнению с предыдущим, но в глубоких слоях среди планктоядных рыб все же доминируют представители других семейств. В слое 45—750 м средняя биомасса мезопелагических рыб равна $6,7 \text{ мг/м}^3$, в том числе хищных — $1,6 \text{ мг/м}^3$ (24% общей биомассы).

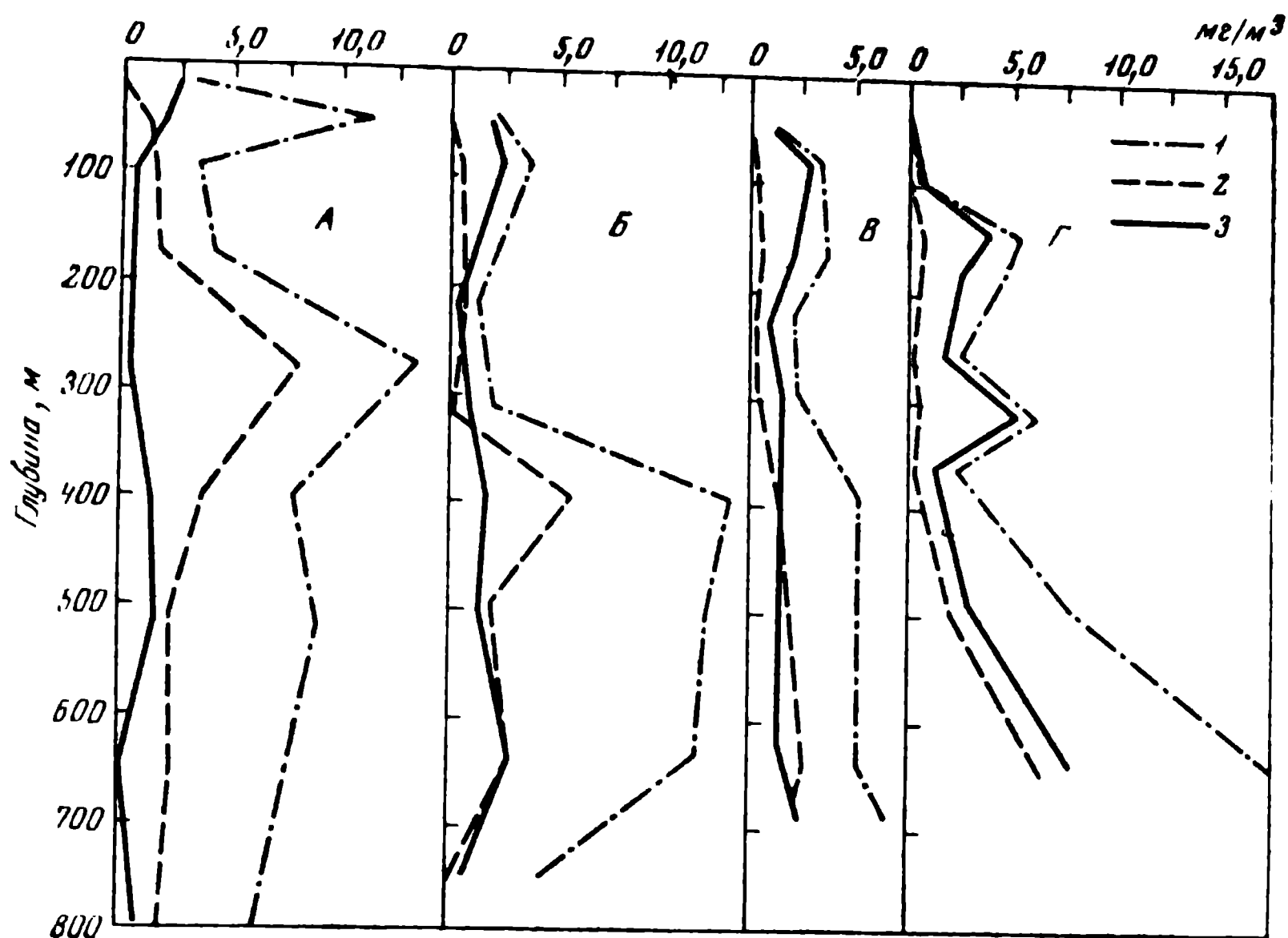


Рис. 4. Вертикальное распределение биомассы мезопелагических рыб на I—IV полигонах, в мг/м^3 (А — ст. 1454; Б — ст. 1456; В — ст. 1458—1459; Г — ст. 1461)

1 — все рыбы; 2 — хищные рыбы; 3 — миктофиды

На ст. 1458—1459 верхние обловленные слои также беднее нижних, но различие между ними по биомассе гораздо меньше, чем на ст. 1456: $0,8\text{—}2,8 \text{ мг/м}^3$ на горизонтах 50—300 м и $4,1\text{—}4,6 \text{ мг/м}^3$ на горизонтах 400—650 м (рис. 4, В). Начиная с этого полигона, ведущая роль среди рыб-планктофагов переходит к миктофидам, которые доминируют по весу на всех глубинах. Средняя биомасса всех рыб в слое 50—650 м составляет $4,4 \text{ мг/м}^3$, хищных рыб — $1,0 \text{ мг/м}^3$ (22% биомассы).

На самом западном полигоне наблюдается почти полное отсутствие рыб над углубившимся термоклином, но ниже — в течении Кромвелла (горизонты 150—370 м) биомасса рыб ($2,0\text{—}4,9 \text{ мг/м}^3$) заметно выше, чем на предшествующих полигонах (рис. 4, Г). Еще глубже происходит быстрое повышение биомассы, достигающей абсолютного для всех сравниваемых полигонов максимума — $16,5 \text{ мг/м}^3$ на самом нижнем из обловленных горизонтов (650 м). Основу биомассы на этой станции составляют миктофиды, на которых приходится около 48% ($2,7 \text{ мг/м}^3$ для всего обловленного слоя), роль хищных рыб снижается до 22% общей биомассы ($1,0 \text{ мг/м}^3$). Суммарная биомасса рыб в слое 40—650 м равна $5,6 \text{ мг/м}^3$ *.

Рассматривая количественные изменения мезопелагических ихтиоценов и макропланктона на разрезе в целом, можно видеть, что восточные и западные пары полигонов весьма сходны по биомассе, а различия между этими парами достаточно существенны (рис. 5). Интересно, что

* Интересно отметить, что биомасса мелких глубоководных пелагических рыб, определенная в этом же районе ранее по вертикальным ловам хамсеросной конической сетью в слое 0—1000 м, выражалась весьма сходной цифрой: около 6 мг/м^3 (Парин, 1962).

Рис. 5. Количественное распределение биомассы макропланктона и мезопелагических рыб на полигонах I—IV (% от максимальной)

1 — весь макропланктон; 2 — все рыбы; 3 — хищные рыбы; 4 — число видов мезопелагических рыб

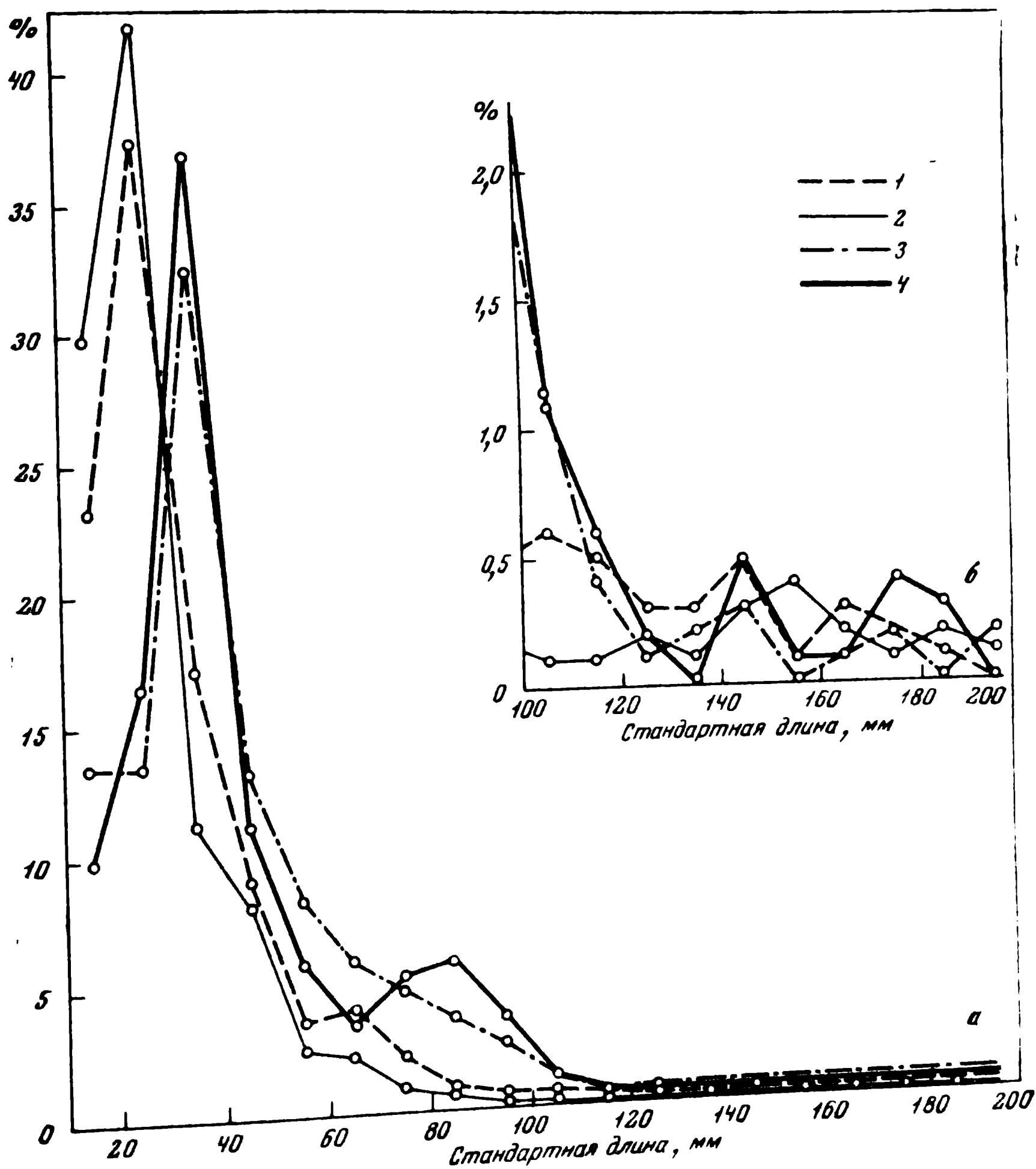
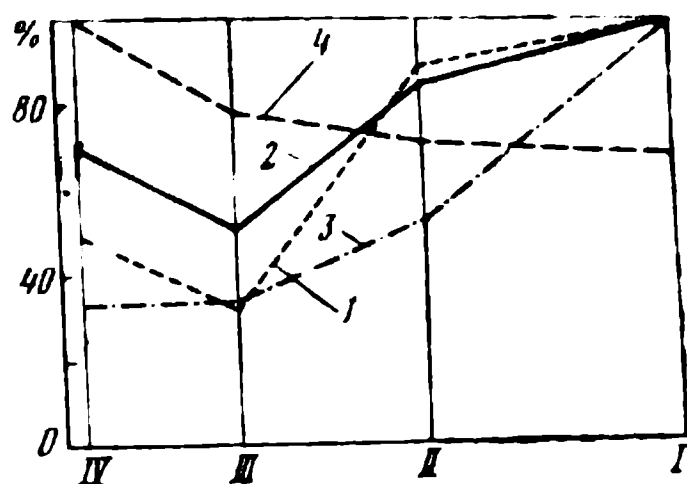


Рис. 6. Размерный состав мезопелагических рыб на полигонах а — все рыбы; б — отдельно крупные рыбы. 1 — ст. 1454; 2 — ст. 1456; 3 — ст. 1458—1459; 4 — ст. 1461

размерный состав рыб на полигонах также заметно различается: модальная длина особей, пойманных на ст. 1454 и 1456, на 10 мм меньше, чем длина рыб на двух западных полигонах (рис. 6).

Исходя из известных фактов о наибольшей интенсивности подъема «свежих» вод на экваториальной дивергенции восточнее о-вов Галапагос и преобладающем переносе этих вод к западу Южным пассатным течением, можно было предполагать, что количественные характеристики макропланктона и слагающих его отдельных групп, в том числе и рыб, должны изменяться с востока на запад в соответствии с характером сукцессии сообществ. Однако данные по мезопелагическому макропланктону и рыбам, в отличие от данных по эпипелагическим рыбам, не укладываются в такую схему. Особенности количественного распределения животных, населяющих мезопелагиаль, по-видимому, определяются иными закономерностями, так как трансформация органического вещества на его пути в глубины представляет собой сложный процесс, еще не изученный в достаточной степени. Определенные коррективы в распределение биомассы вносит и течение Кромвелла. К тому же, как показывают наши данные по мезопелагическим рыбам, видовой состав ихтиоценов на разрезе существенно меняется, наиболее резко между 122 и 139° з. д. (полигоны II и III), причем на ст. 1458—1459 численность эндемичных восточнотихоокеанских рыб существенно снижена, а большинство западных видов еще не достигают максимума по числу особей и биомассе. Представляется вероятным, что именно это обстоятельство и определяет минимум биомассы на III полигоне.

ВЫВОДЫ

1. На экваториальном разрезе в Тихом океане на четырех полигонах (96°, 122°, 139—142° и 155° з. д.) изучен видовой состав и разнообразие эпипелагических и мезопелагических ихтиоценов, а также количественное распределение рыб. По большинству изученных показателей отмечены значительные различия как между отдельными полигонами, так и между парами восточных и западных полигонов.

2. Видовой состав некрупных эпипелагических рыб оказался довольно постоянным по всему разрезу, хотя в восточной и в западной частях разреза присутствовали отдельные виды с ограниченным распространением. По данным световых ловов, сборов никтоэпипелагических миктофид и наблюдений за взлетами летучих рыб, относительное количество эпипелагических рыб на двух восточных полигонах невысоко, достигает максимума на III полигоне и вновь снижается до минимальных значений на крайнем западном полигоне. Изменения численности эпипелагических рыб соответствуют представлениям о сукцессионных изменениях пелагических сообществ вниз по течению от зоны наибольшей интенсивности подъема «свежих» вод.

3. В мезопелагических ихтиоценах, облов которых проводился в ночное время разноглубинным тралом Айзекса — Кидда до глубины 650—800 м, количество видов закономерно увеличивается в западном направлении. На двух восточных полигонах многочисленны эндемики тропической восточной Пацифики. Их число резко снижается на западных полигонах, где процветают «западные» виды, отсутствующие в восточной части Тихого океана. Численность доминирующих видов рыб меняется от полигона к полигону, но на любом из них имеются виды, дающие максимум числа особей именно на этом полигоне. По видовому разнообразию два восточных полигона несколько уступают западной паре.

4. По средней биомассе мезопелагических рыб, повсюду составляющих преобладающую часть макропланктона (45—76% общей биомассы), и ее вертикальному распределению полигоны четко объединяются в две сходные по большинству показателей пары, восточную и западную, причем различия между парами достаточно существенны (например, средняя для обловленного слоя биомасса изменяется от 16,8—14,9 мг/м³ на востоке до 5,7—8,2 мг/м³ на западе). Данные по мезопелагическим рыбам не укладываются в единую сукцессионную последовательность, что, по-видимому, объясняется влиянием глубинного переноса вод, а также сложностью трофических преобразований органического вещества при его трансформации на пути от поверхностного слоя в глубины.

ЛИТЕРАТУРА

- Беккер В. Э. 1967. Светящиеся анчоусы (сем. Myctophidae).—Тихий океан, кн. 3. Рыбы открытых вод. М., «Наука».
- Бубнов В. А., Егорихин В. Д. 1975. Структура течений на экваторе в восточной части Тихого океана. Наст. сб.
- Виноградов М. Е., Парин Н. В. 1973. Некоторые черты вертикального распределения макропланктона в тропических районах западной части Тихого океана.—Океанология, 13, № 1.
- Парин Н. В. 1962. Некоторые особенности распределения массовых пелагических рыб в зоне экваториальных течений Тихого океана.—Океанология, 2, № 6.
- Парин Н. В., Беккер В. Э., Бородулина О. Д., Чувасов В. М. 1973. Глубоководные пелагические рыбы юго-восточной части Тихого океана.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 94.
- Парин Н. В., Горбунова Н. Н., Чувасов В. М. 1972. Количественное распределение приповерхностного ихтиопланктона в западной части Тихого океана.—Океанология, 12, № 6.
- Рудяков Ю. А. 1964. Применение индексов разнообразия в гидробиологических исследованиях.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 65.
- Федоров К. Н., Прохоров В. И., Бубнов В. А. 1975. Термохалинная мезоструктура экваториальной системы течений в восточной половине Тихого океана. Наст. сб.
- Черныш В. И., Напалков А. В. 1964. Математический аппарат биологической кибернетики. М., «Медицина».
- Шунтов В. П. 1973. К вопросу о закономерностях в распределении летучих рыб (сем. Oxyurhamphidae и Euxostidae) в Тихом и Индийском океанах. Сб. «Тропическая зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы». М., «Наука».
- Baird R. C. 1971. The systematics, distribution, and zoogeography of the marine hatchetfishes (Family Sternoptychidae).—Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. Coll., 142, N 1.
- Bussing W. A. 1965. Studies of the midwater fishes of the Peru—Chile Trench.—Biol. Antarctic Seas II. Antarctic Res., Ser. 5.
- Clarke T. A. 1973. Some aspects of the ecology of lantern fishes (Myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii.—Fish Bull., U. S., 71, N 2.
- Ebeling A. W. 1962. Melamphaidae I. Systematics and zoogeography of the species in the bathypelagic fish genus *Melamphaes* Günther.—Dana-Rept., N 58.
- Ebeling A. W., Weed W. H. 1963. Melamphaidae III. Systematics and zoogeography of the species in the bathypelagic fish genus *Scopelogadus* Vaillant.—Dana-Rept., N 60.
- Nafpaktitis B. G., Nafpaktitis M. 1969. Lanternfishes (family Myctophidae) collected during cruises 3 and 6 of the R/V «Anton Bruun» in the Indian Ocean.—Bull. Mus. Nat. Hist. Los Angeles County, N 5.

**CHANGE OF PELAGIC ICHTHYOCOENOSSES ALONG
THE SECTION AT THE EQUATOR
IN THE PACIFIC OCEAN BETWEEN 97 AND 155° W**

N. V. Parin

S u m m a r y

A study was made of the species composition and diversity of epi- and mesopelagic ichthyocoenoses and of the quantitative distribution of fishes at four polygons at the Equator in the Pacific Ocean (97, 122, 139—142, and 155° W). The relative quantity of epipelagic fishes at the two eastern polygons is low; it reaches its maximum value at polygon III and drops to minimum values at the westernmost polygon IV. In mesopelagic ichthyocoenoses studied by night tows of an Isaacs-Kidd Midwater Trawl in depths down to 650—800 m, the number of species increases regularly in a westward direction. The number of separate dominant fishes varies from polygon to polygon, but on any of them there are species represented here by a maximal number of individuals. The species diversity on the two eastern polygons is lower than on the western pair. In regard to the mean biomass of mesopelagic fishes and its vertical distribution the polygons are divided into two distinct pairs, similar in most indices, the differences between the eastern (richer) and the western pairs being substantial enough.

ПИТАНИЕ, ОБМЕН, ПРОДУКЦИЯ ЗООПЛАНКТОНА

БАЛАНС ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ У ВЕСЛОНОГИХ РАЧКОВ (СОРЕРОДА) В ТРОПИЧЕСКИХ АПВЕЛЛИНГАХ

Т. С. Петипа, А. В. Монаков, Ю. И. Сорокин,
Г. В. Волошина, И. В. Кукина

Для исследования скорости использования и передачи вещества и энергии по пищевым цепям в пелагических морских экосистемах и оценки продукционных возможностей отдельных их звеньев необходимо изучение пищевых взаимоотношений между организмами. При этом наиболее важно определить количественные закономерности пищевых взаимоотношений, в частности, скоростей потребления разных кормов и элементов пищевого баланса.

В 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» (январь — март 1974 г.) проводилось изучение пищевых взаимоотношений в сообществах организмов, обитающих в зонах экваториального и перуанского апвеллингов в Тихом океане. Это исследование продолжает работы, осуществленные в 44 и 50-м рейсах нис «Витязь» на более зрелых сообществах, развивающихся в относительно устойчивых океанических водах.

Исследовались следующие вопросы. Состав и величины рационов у типичных представителей различных экологических групп планктона при кормлении смешанной пищей (бактерии, водоросли, животные). Влияние морфологических особенностей водорослей на состав и величину рациона питающихся ими копепод. Зависимость величины рационов, продолжительности переваривания пищи и элементов пищевого баланса от концентрации корма. Избирательность в питании. Соотношение основных элементов пищевого (энергетического) баланса у представителей разных экологических групп копепод. Суточная ритмика питания и изменение продолжительности переваривания пищи в течение суток. Роль растворенного органического вещества (РОВ) и детрита в пищевом балансе животных, которым давали смесь из 5 видов корма (бактерии, водоросли, животные, РОВ, детрит).

Полученные материалы в дальнейшем могут быть использованы для составления схемы пищевых связей в экосистеме и оценки передаваемого по ним количества вещества и энергии.

МЕТОДИКА

Исследования пищевых связей и энергетического баланса проводили на 8 массовых родах копепоид, относящихся к разным экологическим группировкам. Деление копепоид на группы по типу питания и поведению было проведено ранее (Петипа, 1967, 1974). Для исследования были выбраны те же (или близкие к ним) виды, которые изучались в 44 и 50-м рейсах «Витязя», были добавлены также мелкие формы. Изучение одних и тех же видов животных, обитающих в разных типах вод, дает возможность сравнить их поведение, выявить сходства и различия в количественных показателях биологических процессов, в том числе и пищевого баланса.

Были исследованы следующие виды¹:

Paracalanus aculeatus Giesbr., *P. parvus* Claus, *Clausocalanus mastigophorus* (Claus), *C. jobei* Carli et Crisafi, *Eucalanus attenuatus* (Dana), *E. subtenuis* Giesbr., *Rhincalanus nasutus* Giesbr., *R. cornutus* (Dana), *Acartia tonsa* Dana (?), *Euchaeta marina* Prestandrea, *Oithona* spp., *Oncaea* spp.

Для решения поставленных задач были применены два основных метода — радиоуглеродный и метод непосредственного наблюдения. Определение количественных показателей элементов пищевого (энергетического) баланса животных и зависимости элементов баланса от концентрации пищевых объектов производили при помощи радиоуглеродной методики (Сорокин, 1966; Петипа и др., 1971). Оценку потребления различных кормов из смеси осуществляли методом поочередного мечения объектов, впервые примененным в 50-м рейсе «Витязя» (Петипа и др., 1974а).

Концентрация кормов в балансовых экспериментах была примерно равна максимальному их количеству, наблюдающемуся в слоях наиболее обильных скоплений планктона и взвеси. При исследовании зависимости рациона и прочих элементов пищевого баланса от концентрации пищи были выбраны 3 величины: средняя максимальная для исследованного района концентрация корма (10 г/м^3), средняя минимальная ($0,1 \text{ г/м}^3$) и промежуточная (1 г/м^3). В энергетических единицах эти величины соответственно составляли 40 200, 685 и 8800 кал/м³ *. В основных балансовых экспериментах концентрация смеси (в энергетических единицах) колебалась от 1000 до 11 000 кал/м³, в среднем 6613 кал/м³.

Для определения суточного ритма интенсивности питания эксперименты проводили днем и ночью.

Исследовалось следующее равенство, отражающее суточный пищевой баланс животных:

$$R = C_d + R_e + R_s + R_a,$$

где R — суточный рацион, C_d — количество вещества, накопленного в теле, R_e — траты вещества (энергии) при дыхании, $C_d + R_e$ — количество усвоенной пищи (U), R_s — твердые непереваренные остатки; R_a — жидкие неусвоенные выделения в виде растворенного органического вещества, $R_s + R_a$ — неусвоенная часть рациона (F).

Суточные показатели всех элементов пищевого баланса получали из соответствующих исходных компонентов баланса, определенных в кратковременных опытах. Продолжительность содержания животных в этих

¹ Авторы признательны А. Г. Тимонину и Н. М. Ворониной за сбор и определение материала.

* При возрастании концентрации смешанной пищи менялось соотношение компонентов, различающихся по калорийности. Поэтому изменение калорийности не соответствует изменению сырого веса.

опытах на меченой пище, соответствовала времени заполнения кишечника пищей и была немного меньше времени ее переваривания. Переход к суточным показателям элементов баланса производился с помощью коэффициентов, показывающих сколько раз обновляется содержимое кишечника животных в течение дня (ночи) при кормлении их разной пищей. Для животной пищи этот коэффициент равен 8, для водорослевых и бактериальных кормов — 32, иногда 41.

Для определения радиоактивности жидких выделений по C^{14} Ю. И. Сорокиным была разработана новая методика, основанная на окислении органики персульфатом калия в щелочной среде. Для этого проба после отгонки из нее CO_2 подщелачивается до нейтральной реакции по индикатору. Затем в нее добавляется 5 мл 0,2 N раствора KOH, очищенного от CO_2 и 100 мг сухого персульфата калия. Проба закрывается притертой пробкой и автоклавируется в течение 30 мин при давлении 2 атм (использовали кастрюлю-скороварку). После охлаждения проба переносится в прибор для отгонки CO_2 обычным способом. Проверка показала, что такой способ сожжения растворенной органики обеспечивает практически 100% -й переход $C^{14}_{орг}$ в CO_2 при содержании $C_{орг}$ в воде до 200 мкг/л. Просчет радиоактивных препаратов производился на автоматическом счетчике.

Все результаты экспериментов, полученные в величинах углерода, переводились в энергетические единицы. В рейсе был широко применен прямой метод определения углеродного эквивалента веса тела животных путем сожжения организмов в сернохромовой смеси с определением количества выделившейся CO_2 в автоматическом самопишущем кулонометре (Люцарев, 1968). Энергетический эквивалент веса тела рассчитывали, умножая углеродный эквивалент на 10. Сделано 93 определения для 24 видов животных (табл. 1).

По результатам балансовых экспериментов определяли зависимость рационов копепод от соотношения и концентрации пищевых объектов в среде и избирательность в питании. Влияние морфологических особенностей водорослей на рацион копепод определяли визуально и прямым подсчетом предложенных рачкам клеток в начале и конце опыта. Расчет рациона (с учетом размножения и отмирания водорослей) производился по формулам Т. С. Петипа и В. С. Тена (1971). Материал для определения состава пищи копепод в море собирали днем и ночью.

Продолжительность переваривания пищи была определена в опытах с радиоуглеродной методикой и визуальными наблюдениями (Арашкевич, 1975).

Кормом для подопытных животных служили водоросли, бактерии, простейшие и мелкие ракообразные, выращенные или выловленные в рейсе. В некоторых балансовых экспериментах животным давали также детрит и растворенное органическое вещество.

В качестве корма использовались следующие выведенные Л. А. Ланской культуры водорослей (в скобках средний размер — длина или диаметр и ширина в мк):

- Ditylum brightwellii* (West) Grun. (145,6×68,6)
- Thalassiosira aestivalis* Gran et And. S. (28×18,2)
- Streptotheca thamensis* Shrub. (64,4×54,6)
- Chaetoceros socialis* Land (6,7×6,4)
- Rhizosolenia stolterfothi* H. Per (51,1×23,1)
- Stephanopyxis palmeriana* (Grev) Grun (82,6×84,0)
- Thalassiosira decipiens* (Grun.) Jorg. (42,0×24,6)
- Coscinodiscus* sp. (5,8×29,4)

Таблица 1

Содержание углерода и калорийность планктонных животных в зоне экваториального апвеллинга Тихого океана

Вид	Размер животного, мм	Число жз.	Содержание углерода		Калорийность, ккал/жз
			в пробе, мкг	в организмах, мкг/жз	
<i>Euchaeta marina</i>	3,0	1	66,02	66,02	0,660
	3,2	5	377,20	75,44	0,754
	3,6	1	102,00	102,00	1,020
<i>Paracalanus aculeatus</i>	0,98	16	76,60	4,79	0,043
<i>Eucalanus subtennis</i>	2,60	1	38,64	38,64	0,386
<i>E. attenuatus</i>	3,85	3	153,20	51,06	0,511
	4,90	1	85,53	85,53	0,856
<i>Eucalanus</i> sp.	6,20	2	81,59	40,75	0,403
<i>Nannocalanus</i> sp.	1,05	2	59,80	29,90	0,299
	1,82	2	74,86	37,43	0,374
<i>Clausocalanus</i> sp.	1,57	8	146,71	18,33	0,183
<i>Rhincalanus cornutus</i>	2,9	2	66,02	33,01	0,330
	3,4	3	143,59	49,50	0,495
	3,85	1	97,80	97,80	0,978
<i>Undinula darvini</i>	1,5	1	22,54	22,54	0,225
<i>Oithona</i> sp.	1,2	4	12,42	3,10	0,031
<i>Acartia tonsa</i>	1,2	6	41,50	6,91	0,069
<i>Candacia aethiopica</i>	2,3	1	34,00	34,00	0,340
<i>Pontellidae</i>	1,95	2	44,50	22,25	0,222
<i>Oncaea</i> sp.	0,90	4	12,00	3,00	0,030
	1,02	4	43,50	10,87	0,103
	1,17	6	42,33	7,06	0,071
<i>Oncaea</i> sp.	0,90	2	5,00	2,50	0,025
	1,07	4	26,06	6,51	0,065
	1,30	1	13,80	13,80	0,138
<i>Corycaeus</i> sp.	1,30	8	78,66	9,83	0,098
<i>Temora stylifera</i>	2,38	4	83,24	20,81	0,203
<i>Copilia</i> sp.	4,7	2	25,26	12,63	0,126

Chaetoceros curvisetus Cl. (—)

Bacteriastrum hyalinum Land. (27,3×22,4)

Rhizosolenia costracanei H. Per (536,2×93,8)

Rhizosolenia robusta Norm. (301,0×92,4) ¹

Chaetoceros peruvianus Brightw. (29,9×24,2)

Thalassiothrix delicatula Cupp. (1064,0×14,0)

Planktoniella sol (Wallich) Schilff. (диам. 154,0)

Skeletonema costatum (Greville) Cleve (19,6×14,0)

Schroderella delicatula (H. Per.) Pav. (23,8×28,0)

Asterionella japonica Cl. (12,0×13,4) ²

Thalassiosira subtilis (Osten) Gran (19,6×11,2)

Thalassionema bacillaris ? (89,6×12,2)

Coccinodiscus sp. (154,0×56,0)

¹ Толщина 44,1 мк.

² Толщина 24 мк.

Lithodesmium undulatum Ehr. (21,7×28,0)

Ceratium sp. (—)

Были также выведены культуры жгутиковых водорослей, добытых ранее в Атлантическом и Тихом океанах:

Prorocentrum micans Ehr. (38,3×30,4) ¹

Peridinium trochoideum (Stein.) Lemm. (28,4×22,6)

Gyrodinium fissum (Lev.) Kof. et Sw. (36,5×32,8)

Exuviaella cordata Ostf. (16,5×15,3) ²

Gymnodinium kovalenskii Pitz. (14,8×9,3)

G. lanskaya Pouch. (11,6×8,9)

G. wulffii Ostf. (13,8×9,3)

Amphidinium klebsii Kof. et Sw. (14,8×11,6) ³

Platymonas viridis Rouch. (5,6×5,0)

Neprochloris salina Rouch. (диам. 6,5)

Cryptomonas sp. (7,7×5,8)

Бактерии, использованные в качестве корма, представляли собой естественный бактериопланктон со значительным количеством агрегатов. Из простейших пищи служили голые инфузории. Растворенное органическое вещество приготавливали следующим образом. Меченую радиоактивным углеродом хлореллу гидролизovali HCl (1:5) в течение 5 час при 100°. Фильтрат нейтрализовали и стерилизовали в ампулах. Раствор содержал 0,4 мгС/мл. Во всех опытах использовали свежевывловленных животных без предварительной адаптации. Методика приготовления кормов и проведения экспериментов описана ранее (Петипа и др., 1971, 1974а, б). Характеристика подопытных животных и условий экспериментов см. табл. 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На I полигоне (ст. 1454, 1°04' с. ш., 97°01' з. д.) слой скачка температуры и плотности наблюдался близко к поверхности. В верхнем перемешанном слое наблюдалось цветение фитопланктона и обильное развитие микро- и мезозоопланктона. В огромном количестве развивались бактерии и простейшие.

Основная масса планктона и, в частности, все исследованные виды копепод концентрировались в верхних слоях до 10—50 (80) м. Постоянное пребывание животных в зоне обилия пищи в значительной степени повлияло на их пищевое поведение. В рационе почти всех рачков преобладают бактерии, простейшие или водоросли (табл. 3).

Доля крупной животной пищи в рационах рачков невелика, что вероятно, связано с невысокой, по сравнению с мелким планктоном, ее численностью. Даже *Euchaeta*, которые в олиготрофных океанических водах хищничают, здесь потребляют в основном бактерии и водоросли. Во время наших экспериментов *Euchaeta* размножались и поэтому питались слабо, суточный рацион взрослых самок составлял всего 5,7% веса тела, тогда как вне периода размножения рацион *Euchaeta* даже в олиготрофных водах равен 20—40%.

Значение разных видов пищи в рационе копепод днем и ночью меняется незакономерно. У большинства видов днем в рационе преобладают простейшие или бактерии, ночью — водоросли, иногда простейшие (табл. 3). Только *Rhincalanus* днем и ночью питались, главным образом, животной пищей.

¹ Толщина 12,5 мк.

² Толщина 7,0 мк.

³ Толщина 6,2 мк.

Таблица 2

Характеристика подопытных животных и условий экспериментов

Вид потребителя	Время суток	Число опытов	Число животных в опыте	Размер, мм	Вес, мг/экз	Концентрация кормов смеси, клл/мл
<i>Paracalanus parvus</i>	День	8	98	1,01	0,058	7080
<i>P. aculeatus</i>	Ночь	7	77	0,99	0,052	6160
	В среднем за сутки	15	86	1,00	0,055	6620
<i>Clausocalanus mastigophorus</i> , <i>C. jobei</i>	День	13	19	1,51	0,118	1141
	Ночь	6	15	1,58	0,138	3636
	В среднем за сутки	19	17	1,53	0,123	2388
<i>Rhincalanus nasutus</i> , <i>R. cornutus</i>	День	8	9	3,40	0,561	9636
	Ночь	7	6	3,53	0,603	5837
	В среднем за сутки	15	8	3,46	0,564	7735
<i>Eucalanus attenuatus</i> , <i>E. subtenuis</i>	День	10	6	3,81	0,402	7460
	Ночь	7	8	4,58	0,699	6595
	В среднем за сутки	17	7	4,20	0,530	7027
<i>Acartia tonsa</i>	День	3	96	1,20	0,039	685
	»	9	70	1,20	0,069	8800
	»	9	73	1,19	0,065	40 200
<i>Euchaeta marina</i>	День	12	7	3,16	0,690	5309
	Ночь	10	6	3,69	1,098	11 119
	В среднем за сутки	22	7	3,41	0,866	8214
<i>Oithona</i> sp.	День	4	26	1,01	0,018	3236
	Ночь	6	41	1,11	0,025	7659
	В среднем за сутки	10	28	1,06	0,021	5347
<i>Oncaea</i> sp.	День	9	63	0,88	0,026	4000
	Ночь	8	23	0,88	0,026	9550
	В среднем за сутки	17	43	0,88	0,026	6775

Примечание. Опыты с *Rhincalanus* проводились при 20° С, с прочими видами — при 17—19° С.

Анализ влияния морфологии клеток фитопланктона на величину рациона мелких и крупных копепод (*Acartia*, *Eucalanus*) свидетельствует, что при одинаковой концентрации пищи они предпочитают округлые крупные одиночные или колониальные виды, лишенные выростов, щетинок и шипов (табл. 4). *Eucalanus* потребляет интенсивнее всего *Gyrodinium*, *Coscinodiscus* и *Streptotheca* (16—35% веса тела), *Acartia* — *Prorocentrum* и *Streptotheca* (10—25%). Небольшие цепочки из двух-трех клеток потребляются так же хорошо, как и одиночные водоросли. Сильно вытянутые в длину клетки, клетки с выростами и шипами и большие колонии потребляются слабее.

Хищничающие копеподы (*Euchaeta*, *Oithona*, *Oncaea*) могут интенсивно потреблять и крупные, и мелкие формы зоо- и фитопланктона. Сравнение индексов избирательной способности (Ивлев, 1955) у исследованных животных также показало, что копеподы с любым типом питания в зоне апвеллинга активно выбирают инфузорий, бактерий и водоросли (табл. 5).

Таким образом, наши данные по питанию свидетельствуют о широких пищевых потенциях копепод и большой роли мелкого планктона в их питании в зоне экваториального апвеллинга.

Таблица 3

Роль разных видов пищи в рационе копепод в зоне тропических апвеллингов
(% от общего суточного рациона)

Вид потребителя	Время суток	Бактерии	Водоросли	Животные	
				Ризообразные	Проч. пища
<i>Paracalanus aculeatus</i> ,	День	0,2	0,26	—	0,54
<i>P. parvus</i>	Ночь	0,13	0,51	—	0,36
	За сутки	0,16	0,39	—	0,45
<i>Clausocalanus mastigophorus</i>	День	0,64	0,05	—	0,31
	Ночь	0,18	0,16	—	0,66
	За сутки	0,53	0,08	—	0,39
<i>Rhincalanus cornutus</i> ,	День	0,01	0,04	0,95	
<i>R. nasutus</i>	Ночь	0,03	0,11	0,81	
	За сутки	0,03	0,06	0,91	
<i>Eucalanus attenuatus</i> ,	День	0,24	0,26	—	0,5
<i>E. subtenius</i>	Ночь	0,06	0,90	0,01	0,04
	За сутки	0,1	0,8	0,1	
<i>Acartia tonsa</i>	За сутки	0,03	0,72	0,25	—
<i>Euchaeta marina</i> с яйцами	День	0,65	0,34	0,01	—
	Ночь	0,45	0,54	0,01	—
	За сутки	0,55	0,44	0,01	—
<i>Oncaea</i> sp.	День	0,14	0,30	—	0,55
	Ночь	0,35	0,3	—	0,35
	За сутки	0,25	0,30	—	0,45
<i>Oithona</i> sp.	День	0,85	0,05	—	0,1
	Ночь	0,15	0,7	—	0,15
	За сутки	0,6	0,3	—	0,1

Таблица 4

Зависимость величины рациона *Eucalanus* и *Acartia* от вида корма

Вид корма	Вес клетка, мг	Биомасса корма в опыте, ккал/м³	Число опытов	Длина рачков, мм	Вес рачков, ккал/экз	Суточный рацион	
						ккал/экз	% веса тела
<i>Eucalanus</i>							
<i>Gymnodinium lanskaya</i>	$4,5 \cdot 10^{-7}$	1,21	3	5,6	1,27	0,0353	2,8
<i>Prorocentrum micans</i>	$7,0 \cdot 10^{-8}$	0,72	4	2,8	0,48	0,0257	5,2
<i>Gyrodinium fissum</i>	$1,9 \cdot 10^{-8}$	2,12	3	5,7	1,36	0,48	35,7
<i>Coscinodiscus</i> sp.	$1,0 \cdot 10^{-4}$	0,09	4	5,8	1,41	0,36	25,3
<i>Streptotheca thamensis</i>	$1,5 \cdot 10^{-4}$	0,92	3	5,8	1,47	0,24	16,2
<i>Stephanoplexis palmeriana</i>	$4,5 \cdot 10^{-4}$	0,14	2	5,2	1,03	0,118	11,4
<i>Rhizosolenia costracanei</i>	$3,7 \cdot 10^{-8}$	0,13	3	5,4	1,21	0,04	0,3
<i>Acartia</i>							
<i>Gymnodinium lanskaya</i>	$4,5 \cdot 10^{-7}$	0,67	3	1,3	$87,5 \cdot 10^{-8}$	0,00364	3,9
<i>Prorocentrum micans</i>	$7,0 \cdot 10^{-8}$	1,58	5	1,3	$87,5 \cdot 10^{-8}$	0,00844	10,1
<i>Streptotheca thamensis</i>	$1,5 \cdot 10^{-4}$	0,76	2	1,3	$87,5 \cdot 10^{-8}$	0,02227	25,4

Таблица 5
Избирательность в питании копепод в зоне экваториального апвеллинга

Вид потребителя	Вид корма	Концентрация корма		Доля в суточном рационе		Индекс селективности E
		кал/м³	%	кал × 10 ⁻³ /экз	%	
<i>Paracalanus parvus</i>	Бактерии	2350,0	35,5	5,90	15,8	—0,38
	Водоросли	3270,0	49,4	14,65	39,3	—0,11
<i>P. aculeatus</i>	Инфузории	1000,0	15,1	16,73	44,9	0,50
	Всего	6620,0		37,29		
<i>Clausocalanus mastigophorus</i>	Бактерии	1652,0	89,2	71,83	53,2	—0,13
	Водоросли	36,5	1,5	10,38	7,7	0,67
<i>C. jobei</i>	Инфузории	700,0	29,3	52,87	39,1	0,14
	Всего	2388,0		135,08		
<i>Rhincalanus nasutus</i>	Бактерии	1787,0	23,1	19,67	2,9	—0,78
	Водоросли	4900,0	62,1	38,03	5,6	—0,83
<i>R. cornutus</i>	Calanoida					
	Инфузории	1149,0	14,8	618,30	91,5	0,72
<i>Eucalanus attenuatus</i>	Всего	7735,0		676,0		
	Бактерии	2075,0	29,5	35,76	10,0	—0,49
<i>S. subtenuis</i>	Водоросли	4270,0	60,8	293,10	81,5	0,15
	Calanoida					
<i>Acartia tonsa</i>	Инфузории	682,0	9,7	30,66	8,5	—0,07
	Всего	7027,0		359,52		
<i>Euchaeta marina</i>	Бактерии	2200,0	25,0	0,0	2,6	—0,69
	Водоросли	5900,0	65,9	0,06	72,2	0,45
<i>Oithona</i> sp.	Мелкие Calanoida	800,0	9,1	0,02	25,2	0,47
	Всего	8900,0		0,08		
<i>Oncaea</i> sp.	Бактерии	675,0	8,2	25,39	51,6	0,73
	Водоросли	5085,0	61,9	23,83	48,4	—0,12
<i>Oithona</i> sp.	Calanoida	2454,0	29,9	0,0	0,0	—0,50
	Всего	8214,0		49,22		
<i>Oncaea</i> sp.	Бактерии	1875,0	34,4	33,81	57,4	0,25
	Водоросли	2872,0	52,7	21,43	31,7	—0,25
<i>Oncaea</i> sp.	Инфузории	700,0	12,9	7,40	10,9	—0,08
	Всего	5447,0		67,64		
<i>Oncaea</i> sp.	Бактерии	980,0	14,4	5,70	26,2	0,29
	Водоросли	4795,0	70,8	6,35	29,1	—0,54
<i>Oncaea</i> sp.	Инфузории	1000,0	14,8	9,75	44,7	0,50
	Всего	6775,0		21,80		

Примечание. Индекс селективности $E = \frac{A_c - A_n}{A_c + A_n}$, где A_n — доля (%) данного корма в предложенной пище, A_c — в потребляемой.

Исследования хода переваривания пищи у копепод и суточных изменений показателей пищевого баланса показали, что все копеподы питались круглосуточно, четкого ритма изменения интенсивности питания рачков в течение суток не отмечалось (табл. 3, 6). *Eucalanus*, *Euchaeta* и *Oncaea* питались преимущественно ночью, *Clausocalanus*, *Rhincalanus*

Таблица 6
Суточные показатели пищевого баланса и дыхательные потребности копепод

Вид потребителя	Время суток	Суточный рацион	Усвоенная пища	Накопление в теле	Траты энергии на дыхание	Неусвоенная пища	Твердые неусвоенные вещества	Жидкие неусвоенные вещества	Дыхательные потребности, % веса тела
		R	U	C _d	R	F	R ₁	R ₂	
<i>Paracalanus aculeatus</i> , <i>P. parvus</i>	День	33,0	13,3	5,9	7,4	19,7	12,8	6,9	25
	Ночь	34,7	18,0	8,4	9,6	16,7	9,9	6,7	
	За сутки	67,7	31,6	14,5	17,1	36,1	22,6	13,5	
<i>Clausocalanus mastigophorus</i>	День	87,0	37,0	26,0	11,0	50,0	41,9	8,1	40
	Ночь	23,0	10,2	5,0	5,2	12,8	9,6	3,2	
	За сутки	110,0	47,8	31,0	16,8	62,2	50,3	11,9	
<i>Rhincalanus nasutus</i> , <i>R. cornutus</i>	День	90,6	28,6	3,4	25,2	62,0	18,6	43,4	12
	Ночь	27,5	16,7	0,6	16,1	10,8	3,0	7,8	
	За сутки	119,7	46,4	4,0	42,4	73,3	21,8	51,5	
<i>Eucalanus attenuatus</i> , <i>E. subtenuis</i>	День	15,7	5,8	2,6	3,2	9,9	5,0	4,9	27
	Ночь	42,1	23,0	24,2	4,8	13,1	9,6	3,5	
	За сутки	67,7	42,9	34,0	8,9	24,8	16,5	8,3	
<i>Acartia tonsa</i>	За сутки	121,2	42,6	17,7	24,9	78,6	47,0	31,6	15
<i>Euchaeta marina</i>	День	1,6	0,6	0,1	0,5	1,0	0,6	0,4	21
	Ночь	3,5	0,8	0,2	0,6	2,7	1,3	1,4	
	За сутки	5,7	1,4	0,3	1,1	4,3	2,1	2,2	
<i>Oithona</i> sp.	День	223,5	181,0	4,3	176,7	48,5	25,1	23,4	19
	Ночь	104,8	63,0	0,1	67,9	36,8	20,1	16,7	
	За сутки	321,7	236,1	3,8	232,3	85,6	45,5	40,1	
<i>Oncaea</i> sp.	День	37,3	7,8	0,8	7,0	23,5	14,0	15,5	10
	Ночь	46,4	8,0	0,8	7,2	33,2	24,1	14,1	
	За сутки	83,7	15,8	1,5	14,3	67,9	38,1	29,8	

и *Oithona* днем. При обилии корма продолжительность переваривания пищи и величина наполнения кишечника слабо зависят от времени суток. Только у некоторых видов (*Eucalanus attenuatus*, *Acartia tonsa*) было заметно некоторое ускорение процесса переваривания вечером и ночью (Арашкевич, 1975). Степень наполнения кишечника у *Eucalanus* и *Euchaeta* была выше ночью, у *Oithona* — днем. Средняя продолжительность переваривания пищи при интенсивном питании была 30—50 мин.

Полученные материалы показали, что в богатых планктоном водах апвеллинга все исследованные копеподы, кроме размножавшихся в это время *Euchaeta*, питались с очень высокой интенсивностью, приближающейся к максимальной. Их суточный рацион колебался от 67,7 до 321,7% веса тела, а количество усвоенной пищи значительно перекрывало энергетические потребности дыхания¹ (табл. 6). Четкой зависимости между величиной рациона и долей хищного питания у исследованных видов не обнаружено. Сопоставление величин суточных рационов и доли усвоенного вещества с потребностями дыхания у близких видов копепод из зоны апвеллингов и из олиготрофных океанических вод

¹ Потребности дыхания рассчитаны по данным экспериментов Р. З. Клековского Э. И. Мусаевой и З. Витека.

Т а б л и ц а 7

Суточный пищевой баланс тропических копепод в олиготрофных водах западной части Тихого океана (Петипа и др., 1974а) при температуре 27—28°

Вид потребителя	Вес, кал/экз	Доля суточного рациона			Суточный рацион, % веса тела
		Бактерии (1131 кал/м³)	Водоросли (270 кал/м³)	Животные (2300 кал/м³)	
<i>Rhincalanus nasutus</i> , <i>R. cornutus</i>	0,046	0,13	0,11	0,76	26,6
<i>Oncaea venusta</i>	0,085	0,04	0,22	0,74	127,1
<i>Euchaeta marina</i>	0,572	0,03	0,03	0,91	41,3

(табл. 7) свидетельствует о более интенсивном питании рачков в богатых зонах подъема вод.

Усвоение всех кормов при интенсивном питании копепод было низким. Усвояемость при разной пище изменялась от 14 до 82%, в среднем 43%, и была ниже, чем у рачков в западной Пацифике (52%). У большинства исследованных видов в зоне апвеллинга лучше всего усваивались водоросли и бактерии. *Paracalanus*, *Clausocalanus* и *Rhincalanus* усваивали животный корм (простейшие, ракообразные) почти в той же степени, как и водоросли. Наиболее полное усвоение животного корма наблюдалось у хищников (*Euchaeta*, *Oncaea*, но не *Oithona*) (табл. 8).

Т а б л и ц а 8

Усвояемость ($\frac{U}{R}\%$) у копепод при смешанном питании

Вид потребителя	Бактерии	Водоросли	Животные	Общая усвояемость
<i>Paracalanus</i>	33	51	45	47
<i>Clausocalanus</i>	41	47	46	44
<i>Rhincalanus</i>	21	43	31	31
<i>Eucalanus</i>	43	63	34	63
<i>Acartia</i>	32	64	41	35
<i>Euchaeta</i>	27	21	47	24
<i>Oithona</i>	82	77	13	73
<i>Oncaea</i>	14	17	23	19

Соотношение накопленной (C_d) и израсходованной на дыхание (R_c) части рациона у животных разных экологических групп различно. У копепод, потребляющих в основном животную и бактериальную пищу (*Oncaea*, *Oithona*, *Euchaeta*, *Rhincalanus*), траты на дыхание значительно превосходят количество накопленного в теле вещества, у животных — потребителей растительной пищи они ниже накопления (табл. 6). Твердые непереваренные остатки (фекалии) составляли существенную долю неусвоенной пищи у форм, усваивающих в условиях апвеллинга в основном растительную пищу (*Paracalanus*, *Eucalanus*, *Acartia*), или ассимилирующих все корма в одинаковой степени (*Clausocalanus*). У форм, усваивающих главным образом животную пищу (*Euchaeta*, *Oncaea*), преобладают, напротив, жидкие выделения или количество жидких и твердых непереваренных остатков примерно одинаково (табл. 6).

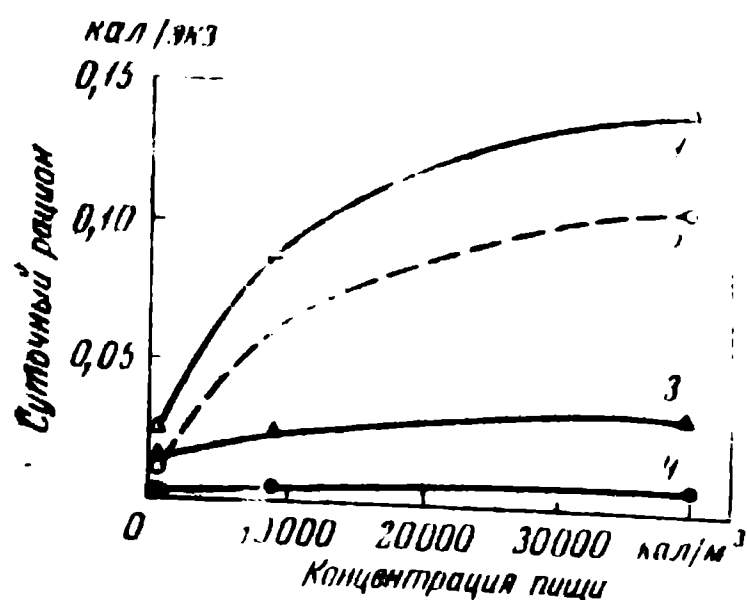


Рис. 1. Зависимость скорости потребления пищи у *Acartia* от ее концентрации при смешанном корме

1 — суммарный суточный рацион; 2 — водоросли; 3 — животные; 4 — бактерии

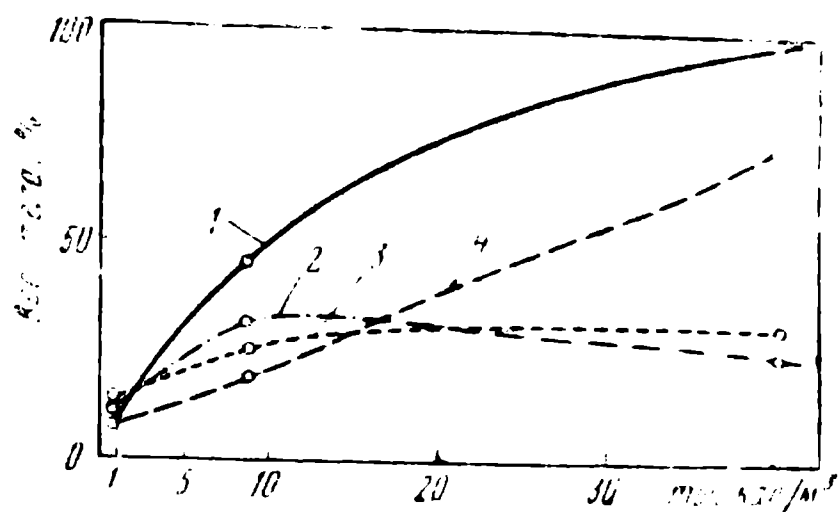


Рис. 2. Зависимость элементов баланса вещества и энергии у *Acartia* от концентрации при смешанном корме

1 — твердое неусвоенное вещество; 2 — растворенное органическое вещество; 3 — потеря энергии при дыхании; 4 — накопленное в теле вещество

Зависимость суточного рациона *Acartia* от концентрации пищи представлена на рис. 1. Суммарный рацион *Acartia* определяется, в основном, водорослевой пищей. Бактерий *Acartia* потребляет хуже всего. При концентрации смеси более $1,0 \text{ г/м}^3$ (10^4 кал/м^3) скорость потребления всех видов корма снижается. Подобная картина наблюдается, как известно, и при монофагии.

Зависимость всех элементов баланса *Acartia* от концентрации пищи показана на рис. 2. Хотя по данным кратковременных опытов нельзя судить об абсолютных расходах энергии на дыхание у копепод, мы рассмотрели соотношение R_c с другими элементами. С увеличением концентрации пищи отношение количества накопленного в теле вещества (C_d) к тратам на дыхание (R_c) резко возрастает. Если при низкой концентрации ($0,1 \text{ г/м}^3$ или 685 кал/м^3) C_d вдвое ниже R_c , то при наибольшей концентрации (10 г/м^3 , $40,2 \text{ тыс. кал/м}^3$) C_d в 2,5 раза превосходит R_c . Соотношение между долями жидких и твердых выделений с ростом концентрации пищи меняется: количество твердых выделений увеличивается в 14 раз (от 7,1 до 99,2% веса тела), а жидких только в 3 раза (от 9,7 до 25,8—31,6% веса тела).

Усвояемость корма с ростом концентрации пищи резко падает при водорослевой и особенно животной пище, а при бактериальной остается примерно на одном уровне (табл. 9). Общая усвояемость с увеличением концентрации смешанного корма меняется незначительно. Аналогичным

Таблица 9

Зависимость усвояемости (%) у *Acartia tonsa* от концентрации корма

Концентрация корма и его компонентов в смеси, кал/м^3	Вид корма			Общая усвояемость
	бактерии	водоросли	животные	
685(45 + 580 + 80)	24	75	30	50
8 800(2 200 + 5 880 + 800)	32	64	41	35
40 200(5 200 + 3 100 + 4 000)	24	57	1	45

Таблица 10

Суточные показатели (мкал и % веса тела) элементов пищевого баланса *E. calanais* при питании детритом и растворенным органическим веществом (РОВ) в смеси кормовых объектов (дневные опыты)

[illegible]

Таблица 10 (продолжение)

№ опыта	Вид корма	Концентрация корма, мг/л	Размер (мм) и вес (мг) рач- ков	Число живот- ных в опыте	C_d	R_c	U	R_f	R_d	L	R
Среднее	Детрит из <i>Amphidinium</i>	1685									
	Смесь	11635	5,68	11	0,233	0,347	0,536	0,039	0,212	0,312	0,898
	% среднего веса тела	—	1,33	—	0,018	0,023	0,044	0,006	0,016	0,022	0,066

образом меняется продолжительность прохождения пищи по кишечнику в зависимости от концентрации корма. Таким образом, чем короче время переваривания, тем ниже усвояемость. Для большинства видов в зоне подъема вод продолжительность переваривания и усвояемость водорослевой пищи при концентрации от 0,1—0,5 до 10 г/м^3 , почти не меняется. Только у *Eucalanus attenuatus* и *Acartia tonsa* было обнаружено, что время переваривания пищи слабо уменьшается при самой высокой концентрации (Арашкевич, 1975). Как отмечалось выше, у *Acartia* усвояемость при водорослевой пище также падала при максимальной концентрации корма.

При содержании *Eucalanus* в дневное время на 5 видах корма оказалось, что детрит, как было показано и ранее (Петипа и др., 1974б), потребляется так же интенсивно, как и водоросли, а растворенное органическое вещество значительно слабее, доли % от веса тела (табл. 10). Растворенная органика как пища практически не имеет значения для относительно крупных копепод. При потреблении детрита в смеси кормовых объектов (табл. 10) накопление вещества в теле было в 5 раз выше затрат на дыхание, количество твердых неусвоенных выделений в 14 раз больше, чем жидких. Усвояемость при питании детритом низка — 34%. При потреблении растворенного органического вещества в аналогичной смеси наблюдалась обратная картина: накопление было почти вдвое ниже, чем траты на дыхание, количество жидких неусвоенных выделений в 3 раза превышало количество твердых. Усвояемость была вдвое выше, чем при питании детритом (67%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование комплекса признаков, необходимого для суждения о типе питания планктонтов (Петипа, 1974), позволило прийти к заключению, что копеподы в целом обладают широкими потенциями в потреблении разных кормовых объектов, проявляющимися в тех или иных условиях среды. Изменение среды обуславливает у исследованных видов смену характера пищевых цепей, а также количественных соотношений в балансе вещества и энергии.

В устойчивых олиготрофных водах океана, при малом количестве планктона, особенно фитопланктона, и высоком видовом разнообразии, большинство копепод крупнее 1—1,5 мм потребляют все виды корма, но предпочитают животную пищу. Они удовлетворяют свои пищевые потребности только в том случае, если могут получать достаточное количество животной пищи (Петипа и др., 1974а).

В богатых пищей районах апвеллингов удовлетворение пищевых потребностей копепод происходит не за счет относительно крупной животной пищи, а главным образом за счет простейших и водорослей или бактерий при потреблении, близком к максимально возможному и значительно превышающему энергетические траты на дыхание. Рационы рачков в зоне апвеллингов, как правило, оказываются максимальными (68—322% веса тела). Наличие или отсутствие хищничества не отражается на величине рационов.

Концентрация основной массы планктона в зоне апвеллингов в верхнем перемешанном слое и постоянное обилие пищи приводит к круглосуточному питанию копепод без четко выраженного ритма и преобладания в дневное или ночное время какого-либо вида корма. У большинства видов нет суточного ритма также в продолжительности переваривания пищи и суточных различий в усвояемости. В устойчивых олиготрофных водах, напротив, обнаружен четкий суточный ритм процессов потребления и переваривания пищи.

Чем короче продолжительность переваривания кормов, тем ниже усвояемость. В исследованном районе время переваривания пищи у копепод более или менее постоянно и в среднем невелико (30—55 мин), в то время как в устойчивых олиготрофных водах на аналогичных кормах оно составляет днем 90 мин, ночью 30—40 мин. Средняя величина усвояемости при смешанной пище в районах подъема вод значительно ниже (43%), чем в устойчивой океанической зоне (50—60%). В олиготрофных водах копеподы в основном потребляют и лучше всего усваивают животный корм, в зоне же апвеллингов большинство видов почти в равной степени потребляют и усваивают водорослевую, животную и бактериальную пищу.

Влияние концентрации кормов (от 0,1 г/м³ и 685 кал/м³ до 10 г/м³ и 40 200 кал/м³) на усвояемость и продолжительность переваривания в наибольшей степени сказывается при кормлении копепод животной пищей, в меньшей степени — при водорослевых кормах и практически не заметно при бактериальной пище. Очевидно, грубый ловчий, а также пищеварительный аппараты копепод могут резко реагировать на изменение концентрации только относительно крупной пищи животного или растительного происхождения, к которой рачки лучше всего приспособлены. Поэтому, если наблюдается очень высокий рацион, что обычно происходит при специфической для данного вида пище, то усвоение ее понижается.

Низкая усвояемость пищи в эвтрофных районах определяется, видимо, в первую очередь тем, что при обильной и разнообразной пище животным выгоднее быстро прогонять корм через кишечник и использовать хотя и небольшую, но легко усвояемую его часть, чем дольше задерживать пищу в кишечнике, но полнее ее усваивать. Определенно тормозящее воздействие на усвоение пищи, возможно, оказывает низкая температура в зоне апвеллингов (17—19° против 27—29° в олиготрофных районах). Понижение усвояемости может происходить также из-за обилия в рационе растительных кормов (в том числе и детрита), содержащих большое количество золы при плохом ее усвоении. Низкая усвояемость может быть также обусловлена потреблением нехарактерной для данного потребителя пищи. Нужно помнить также, что учет жидких неусвоенных остатков значительно понижает общую величину усвояемости. Если ранее принималось, что величина усвояемости у разных животных в среднем близка к 80%, то из многих данных, учитывающих долю жидких выделений, следует, что при интенсивном питании усвояемость обычно не превышает 50—60%.

Состав неусвоенной части рациона зависит от соотношения потребления и усвоения разных кормов. При преобладающем усвоении животными растительной пищи или при усвоении всех кормов в одинаковой степени твердые непереваренные выделения обильнее жидких (в 2—5 раз). У видов, лучше усваивающих животную или бактериальную пищу, преобладают жидкие выделения или количество жидких и твердых выделений одинаково. С увеличением концентрации смешанной, а в особенности растительной, пищи от 0,1 до 1 г/м³ количество твердых непереваренных остатков остается равным или немного больше, чем жидких. С дальнейшим увеличением концентрации до 10 г/м³ доля твердых выделений становится резко преобладающей.

Низкая средняя усвояемость (34%) обнаружена при потреблении детрита из смеси кормовых организмов (за счет большого количества содержащейся в детрите золы), соответственно доля твердых выделений — фекалий (11%) значительно выше, чем жидких (0,8%). При питании растворенным органическим веществом из аналогичной смеси кормов усвояемость повышается до 67% за счет низкого содержания в РОВ золы, а доля твердых выделений снижается до 0,006% (Петипа и др., 1974б).

Возрастание общей концентрации пищи, наблюдаемое в зоне апвеллингов, способствует более быстрому накоплению массы тела животных, которое в 2,5 раза (74%) превышает траты на дыхание (31% веса тела). При низких концентрациях пищи в олиготрофных водах траты на дыхание, напротив, в 1,5 раза выше, чем накопление вещества в теле (11 и 7% веса тела). Бóльший процент отложенного в теле вещества, по сравнению с затратами энергии при дыхании, наблюдается при потреблении растительной пищи. При поедании животного корма расходы энергии на дыхание значительно превышают накопление вещества в теле.

ЛИТЕРАТУРА

- Арашкевич Е. Г. 1975. Продолжительность переваривания пищи у морских копепод. Наст. сб.
- Иолев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М., Пищепромиздат
- Люцарев С. В. 1968. Метод и прибор для определения органического углерода в морской воде. — Методы рыбохозяйственных, химико-оксанографических исследований, ч. 2. М., ОНТИ, ВНИРО.
- Петипа Т. С. 1967. О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней. — Структура и динамика водных сообществ и популяций. Киев, «Наукова думка».
- Петипа Т. С. 1974. Происхождение и классификация основных экологических типов питания *Copepoda Calanoida*. Элементы энергетического баланса морских беспозвоночных. — Биология моря, № 33, Киев, «Наукова думка»
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. 1971. Изучение питания массовых форм планктона тропической области Тихого океана радиоуглеродным методом. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Петипа Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. 1974а. Питание и баланс энергии у тропических копепод. Биологическая продуктивность южных морей. Киев, «Наукова думка»
- Петипа Т. С., Монаков А. В., Павлютин А. П., Сорокин Ю. И. 1974б. Роль детрита и густота в питании веслоногого рачка *Undinula darwini* Scott. Биологическая продуктивность южных морей. Киев, «Наукова думка».
- Петипа Т. С., Тен В. С. 1971. Использование культур водорослей для изучения питания животных и выяснения взаимосвязи между процессами элиминации и продуцирования. Экология морских планктонных водорослей (в условиях культур), гл. 6 Киев, «Наукова думка»
- Сорокин Ю. И. 1966. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. — Труды Ин-та биологии внутренних вод АН СССР, 12 (15).

BALANCE OF THE MATTER AND ENERGY IN COPEPODS IN TROPICAL UPWELLINGS

T. S. Petipa, A. V. Monakov, Yu. I. Sorokin,
G. V. Voloshina, I. V. Kukina

Summary

The food requirements of copepods in upwelling areas are satisfied mainly at the expense of bacteria, protozoans and algae, at maximum consumption greatly exceeding the expenditure of energy on respiration. The rations of copepods in upwelling areas are very big (68—322% of body weight). Predation or its absence in copepods does not influence on the size of the rations. Owing to the rich food supply in the surface layer of the upwelling zone the organisms feed during the entire 24-hour period with no definite rhythm. The duration of food digestion within the area investigated is relatively constant and low, but when the concentration of food objects is maximal (10 g/m^3), the time of digestion decreases and the ratio of assimilation of different foods drops sometimes to negligibly small values (1%). The composition of the unassimilated portion of the ration varies depending on the ratio of food consumption and food assimilation. When animals assimilate mainly vegetable food or when all the food objects are assimilated in an equal measure, solid excretions are 2—5 times more abundant than fluid ones. In those animals assimilating mainly animal or bacterial food fluid excretions are more abundant than solid ones or equal to them. Average assimilation was found to be low (34%) when detritus from a mixture of food objects was consumed, owing to a high ash content, and consequently, solid excretions were prevailing. When dissolved organic matter from an analogous mixture was consumed, assimilation was twice higher, due to a very low ash content and the quantity of solid excretions was very small too. The general increase of food concentration in the upwelling zone favors a very rapid increase of body weight, which exceeds by 2.5 times the energy expenditures on respiration. In oligotrophic regions a reverse relationship is observed.

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ПЕРЕВАРИВАНИЯ ПИЩИ У МОРСКИХ КОПЕПОД

Е. Г. Арашкевич

Одним из важных вопросов морской экологии является вопрос о количестве потребляемой животными пищи. Существует несколько методов определения этой величины: по количеству пищи, накопленной в кишечнике, по величине радиоактивности тела животного, накормленного меченой пищей, по сумме элементов балансового равенства. Во всех этих случаях необходимо знать время прохождения пищи через кишечник животного и зависимость этой величины от времени суток и концентрации корма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Прохождение пищи через кишечник копепод происходит следующим образом (рис. 1). Пища из рта попадает в глотку или переднюю кишку и сразу переходит в секреторный передний отдел средней кишки. Здесь пища задерживается на 10—20 минут, в зависимости от степени наполнения этого отдела. Сквозь покровы тела рачка хорошо видно, как разрушаются оболочки съеденных растительных клеток и их содержимое выходит в полость кишки. Стенки кишки перистальтически сокращаются, и содержимое кишечника постоянно перемешивается. Через некоторое время перистальтика усиливается, клапан, отделяющий передний отдел средней кишки от заднего, открывается, и часть содержимого переднего отдела ($>1/2$) переходит в задний, всасывающий отдел, где формируются фекалии. В результате следующего усиления перистальтики кишечника открывается клапан между средней кишкой и задней, фекальный комочек переходит в заднюю кишку и, не задерживаясь там, выходит из кишечника. Сразу же за выходом фекалий открывается клапан, делящий среднюю кишку на два отдела, и следующая порция пищи переходит во всасывающий отдел средней кишки. Работа кишечника рачка, питающегося с относительно постоянной скоростью, очень ритмична. Сильные перистальтические сокращения, ведущие к выбросу фекалий и переходу пищи из одного отдела в другой, происходят через равные промежутки времени. Частота таких сокращений, а, следовательно скорость выделения фекалий, различна для разных особей одного и того же вида и зависит, видимо, от физиологического состояния животного.

Для определения времени прохождения пищи через кишечник применяется обычно или визуальный метод (Петипа, 1959), или использование меченого по C^{14} корма (Сорокин, 1966). Суть методов с применением C^{14} заключается в следующем. Первыми методом рачков кормят в течение 3—5 мин меченой пищей, затем, после отмывки от меченого корма, их переносят в сосуд с немеченым кормом. Фекалии отбирают через равные промежутки времени и определяют их активность.

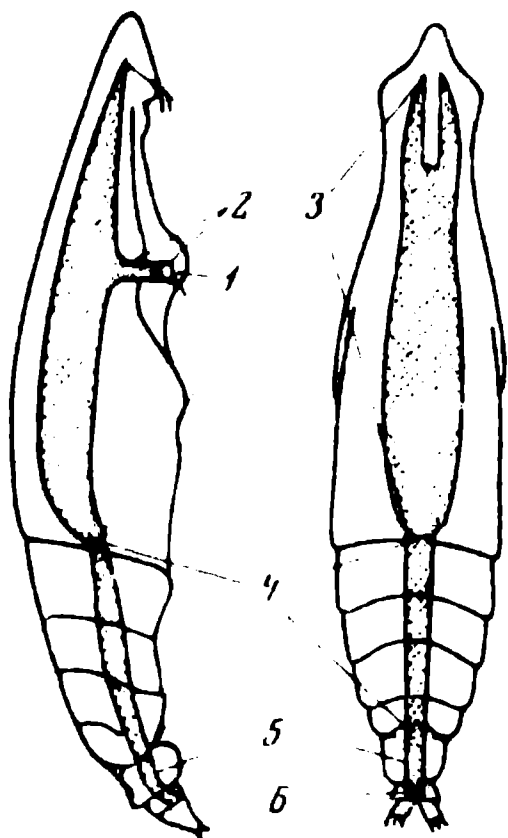


Рис. 1. Схема пищеварительного тракта *Eucalanus attenuatus*

1 — ротовое отверстие; 2 — глотка; 3 — передний отдел средней кишки; 4 — задний отдел средней кишки; 5 — задняя кишка; 6 — анус

Срок переваривания устанавливается по времени появления C^{14} в фекалиях. При втором методе рачков содержат на меченом корме в течение времени, достаточного для полного заполнения кишечника. После отмывки животных последовательно через каждые 10 мин переносят в новый сосуд с немеченым кормом. Воду из сосудов, откуда удалили рачков, отфильтровывают через мембранный фильтр (мы использовали фильтр № 3) и определяют активность оставшихся на фильтре фекалий. Срок переваривания пищи устанавливается по времени исчезновения C^{14} из фекалий. При работе с морскими копеподами оба метода оказались не всегда применимы и потребовали некоторых дополнений.

Первый метод был применен для определения скорости переваривания у морской копеподы *Acartia tonsa* (рис. 2). В обоих опытах наблюдалось два максимума выхода радиоактивных фекалий, через 25 и 50 мин после окончания кормления меченым кормом. Возможно, часть животных плохо перенесла пересадку из одного аквариума в другой или же оказалась травмированной во время промывки и выделила фекалии раньше срока. Однако, подобные объяснения не помогают определить точнее время переваривания. По нашим наблюдениям, морские тропические копеподы требуют длительного времени для адаптации к условиям кормления в опыте, поэтому от метода кратковременного кормления пришлось отказаться.

Второй метод — определение времени переваривания по скорости выделения радиоактивных фекалий — был применен в двух модификациях. В первой модификации мы пересаживали накормленных меченой пищей животных из одного аквариума в другой с последующей фильтрацией воды. В ряде случаев, например для *Clausocalanus mastigophorus* (рис. 3), *Pleuromamma xiphioides* и *Eucalanus subtenius* этим способом были получены хорошие результаты, но для большинства морских копепод он также оказался непригодным. Некоторые животные настолько плохо переносят постоянные пересадки из одного сосуда в другой, что после третьей или четвертой пересадки перестают питаться и выделять фекалии. Трудность быстрого отлова при пересадке не позволяет использовать в опытах большое количество животных, что значительно снижает точность определений для крупных рачков и делает этот способ непригодным для мелких. Разные виды по-разному реагируют на смену условий и механическое раздражение: в одних случаях дефекация ускоряется, в других — значительно задерживается. При неравномерной скорости выделения фекалий, когда в период адап-

Рис. 2. Определение времени переваривания пищи (*Prorocentrum*) у *Acartia tonsa* по появлению радиоактивности в фекалиях (два опыта)

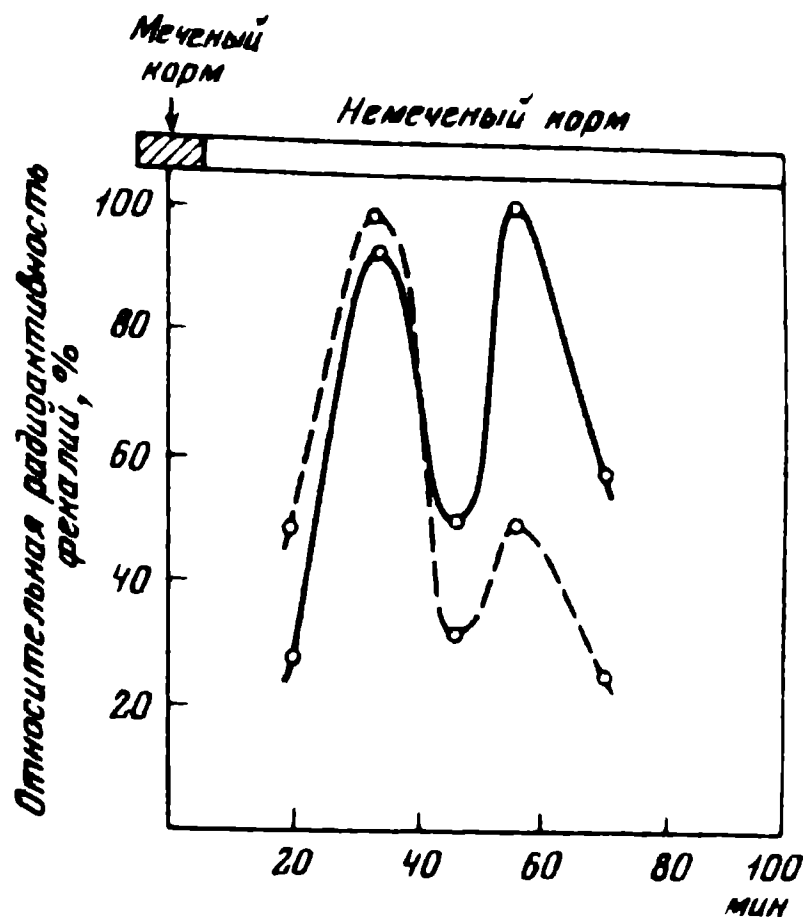


Рис. 3. Определение времени переваривания пищи (*Streptotheca*) у *Clausocalanus mastigophorus* по скорости выделения радиоактивных фекалий
1, 2 — дневные опыты; 3 — ночной опыт

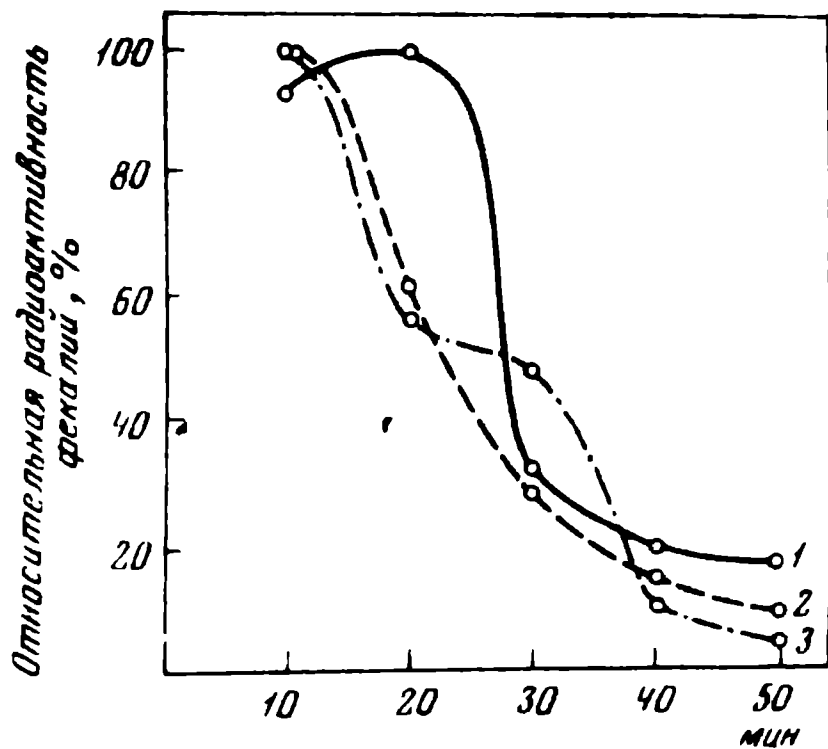
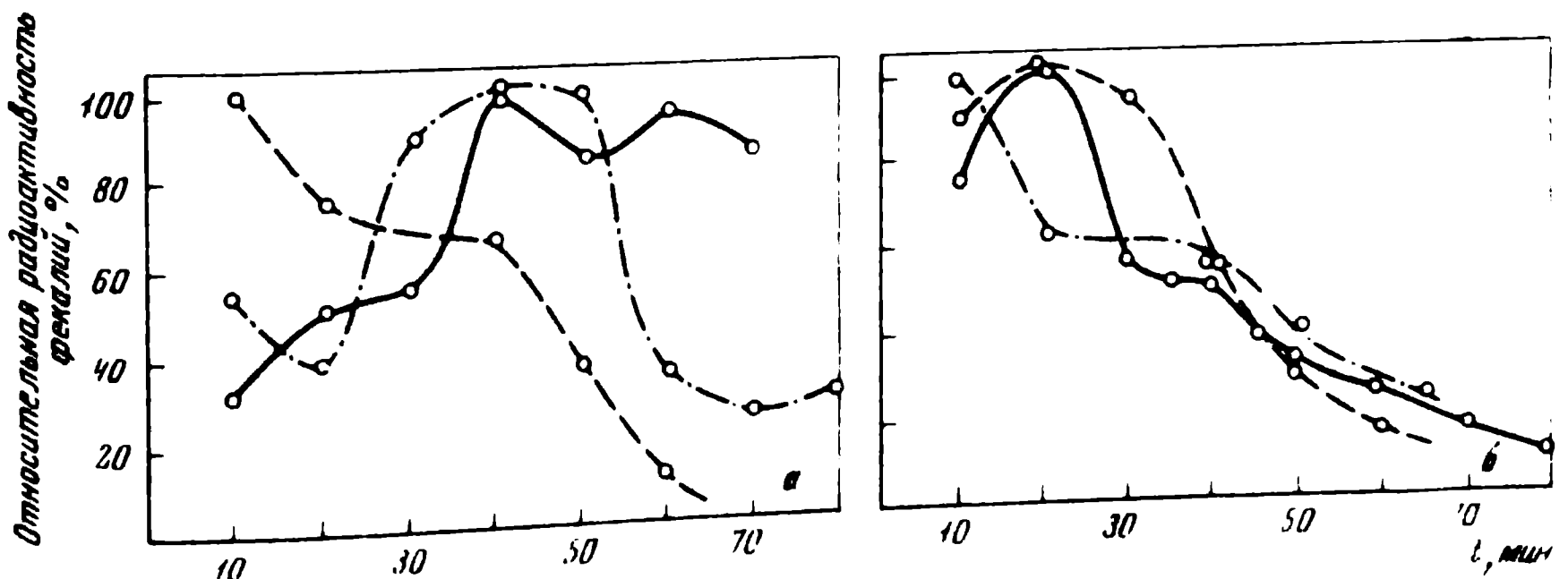


Рис. 4. Определение времени (в трех опытах) переваривания пищи (*Prorocentrum*) у *Acartia tonsa* по скорости выделения радиоактивных фекалий (а) и по уменьшению радиоактивности в отдельных фекальных комочках (б)



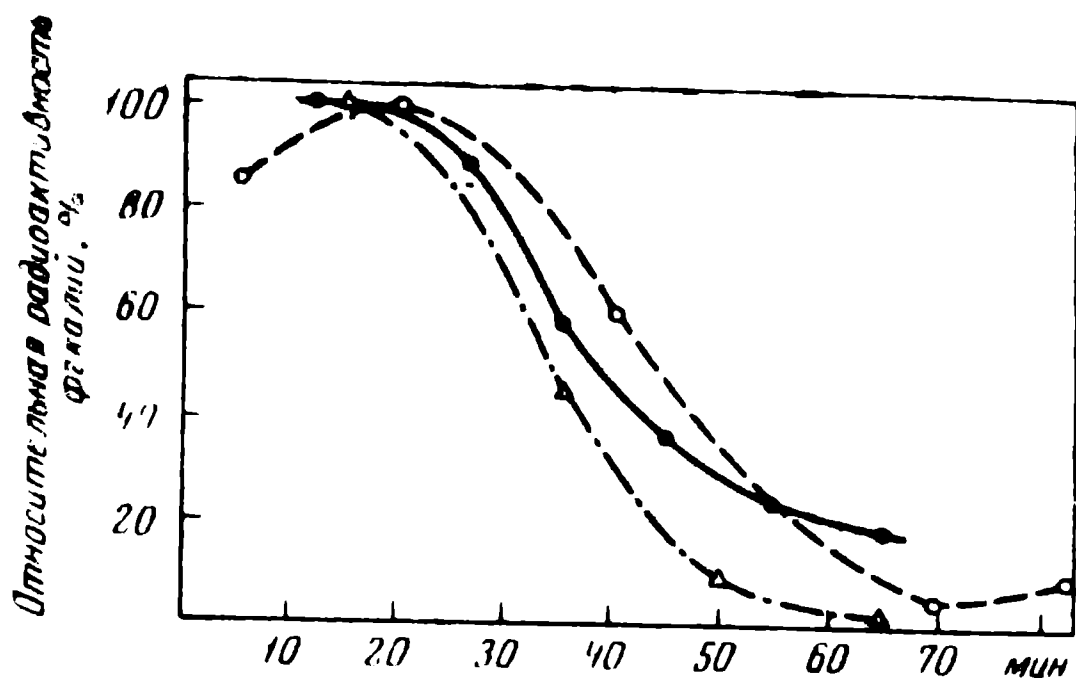


Рис. 5. Определение времени переваривания пищи (*Prorocentrum*) у *Eucalanus attenuatus* по скорости выделения радиоактивных фекалий

тации в первые 30 мин опыта рачок выделяет очень мало фекалий, картина изменения радиоактивности на фильтрах получается такой, как показано на рис. 4а, и судить по ней о скорости переваривания пищи трудно. Для избежания подобных затруднений мы после отмывки животных от меченого корма помещали их в чашку Петри с разлинованным дном и под бинокуляром выбирали фекалии. Затем просчитывали количество фекалий, выброшенных за каждые десять минут, и определяли их радиоактивность. О времени переваривания судили также по скорости выхода метки. Учет количества фекалий на каждом препарате позволяет оценить радиоактивность каждого фекального комочка и получить четкую и более соответствующую теоретической картину изменения этой величины от времени (рис. 4б). Остается неизвестным, какое влияние на пищевое поведение рачков оказывает постоянная повышенная освещенность на бинокулярном столике. Однако эксперименты Ю. А. Рудякова (1974) показали, что при сильном увеличении освещенности двигательная активность копепод и остракод в первый момент резко увеличивается, но уже через 5 мин возвращается на прежний уровень. Это позволяет полагать, что при описанных выше условиях в опытах не было значительного изменения пищевой активности рачков. Для копепод, имеющих крупные фекалии, например *Eucalanus attenuatus*, измерялась радиоактивность каждого фекального комочка с регистрацией времени его выхода (рис. 5).

В работе мы использовали, главным образом, вторую модификацию этого метода.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Время переваривания исследовали у копепод, принадлежащих к двум трофическим группам — фильтраторов-фитофагов (семейства Calanidae и Eucalanidae) и эврифагов со смешанным способом добывания пищи (семейства Pseudocalanidae, Metridiidae, Scolecithricidae, Centropagidae и Acartiidae). И те и другие в отсутствие иной пищи интенсивно потребляют растительный корм. Для кормления использовались перидиниевые и диатомовые водоросли размером 11—64 мк при концентрации корма 0,5—3 мг/л. По продолжительности переваривания (табл. 1) исследованных копепод можно разделить на три категории: со временем переваривания 30—40 мин (*N. gracilis*, *R. nasutus*, *C. mastigophorus*, *P. xiphias*, *E. subtenuis*, *R. cornutus*), 50—60 мин (*E. attenuatus*, *A. tonsa*) и 75—125 мин (*N. minor*, *S. danae*, *Centropages* sp.). Во все три категории входят и фитофаги, и эврифаги, таким образом, установить связь характера питания рачков с продолжительностью переваривания

Таблица 1

Продолжительность переваривания пищи у тропических копепод при температуре 17—19°

Вид потребителя	Вид корма, концентрация	Число опытов	Продолжительность переваривания пищи, мин
<i>Neocalanus gracilis</i>	<i>Amphidinium</i> , 2 мг/л	3	33
<i>Rhincalanus nasutus</i>	То же	2	35
<i>Clausocalanus mastigophorus</i>	<i>Prorocentrum</i> , 2 мг/л	2	40
	<i>Streptotheca</i> , 0,5 мг/л	4	30
	<i>Streptotheca</i> , 1 мг/л	2	35
	<i>Streptotheca</i> , 3 мг/л	3	28
<i>Pleuromamma xiphias</i>	<i>Prorocentrum</i> , 1 мг/л	3	75
<i>Nannocalanus minor</i>	То же	2	120
<i>Scolecithrix danae</i>	<i>Gyrodinium</i> , 2 мг/л	2	125
<i>Centropages</i> sp.	<i>Prorocentrum</i> , 1 мг/л	2	35
<i>Eucalanus subtenuis</i>	<i>Prorocentrum</i> , 3 мг/л	2	30
<i>Eucalanus attenuatus</i>	<i>Gymnodinium</i> , 1,5 мг/л	1	40
	<i>Streptotheca</i> , 1,5 мг/л	2	35
	<i>Prorocentrum</i> , 1 мг/л	5	55
	<i>Prorocentrum</i> , 3 мг/л	3	50
	<i>Prorocentrum</i> , 10 мг/л	2	30
	<i>Prorocentrum</i> , 1 мг/л	5	55
<i>Acartia tonsa</i> (?)	<i>Prorocentrum</i> , 2 мг/л	3	60
	<i>Prorocentrum</i> , 10 мг/л	2	37

пищи отметить не удастся. Это же относится к связи длительности переваривания с размером тела рачков и с глубиной их обитания.

Более низкая, чем у большинства исследованных копепод, скорость прохождения пищи у *E. attenuatus* и *A. tonsa* при концентрации пищи 1—3 мг/л, возможно, связана с адаптацией этих рачков к высоким плотностям пищи в природных условиях. Это более очевидно для *A. tonsa*, обитающей в богатом фитопланктоне районе перуанского прибрежного апвеллинга, чем для *E. attenuatus*, встречающегося в более олиготрофных районах. Для этих копепод прослежено уменьшение продолжительности переваривания при увеличении концентрации пищи от 50—60 мин при концентрации пищи 1—3 мг/л до 30—40 мин при концентрации 10 мг/л (табл. 1). Опыты по определению зависимости величины рациона от концентрации, проведенные с *A. tonsa* (Петипа и др. 1975), показали, что при увеличении концентрации корма от 1 до 10 мг/л рацион почти удваивается. Связывая эти данные с нашими результатами по скорости прохождения пищи, можно предположить, что при увеличении концентрации уменьшается усвояемость пищи, а количество усвоенной пищи остается относительно постоянным.

Большая продолжительность переваривания у копепод третьей категории может быть, вероятно, объяснена физиологическим состоянием популяций: во время опыта самки *Centropages* sp. и *N. minor* начали выметывать яйца. К сожалению, из-за недостатка материала не удалось повторить эксперименты с *S. danae* при визуальном наблюдении.

В течение суток заметных изменений скорости переваривания у основной массы рачков не отмечалось (табл. 2), что согласуется с данн-

Т а б л и ц а 2

Продолжительность переваривания пищи у копепод в разное время суток
при температуре 17—19°

Вид потребителя	Время суток, час	Число опытов	Продолжительность переваривания, мин
<i>Neocalanus gracilis</i>	14—18	2	30
	00—02	1	40
<i>Rhincalanus nasutus</i>	17—19	1	30
	23—01	1	40
<i>Rh. cornutus</i>	00—03	2	40
<i>Clausocalanus mastigophorus</i>	12—14	3	20
	01—05	3	25
<i>Pleuromamma xiphias</i>	13—16	2	30
	02—04	1	25
<i>Nannocalanus minor</i>	00—02	1	70
	14—16	2	75
<i>Scolecithrix danae</i>	17—19	1	120
	01—03	1	90
<i>Centropages</i> sp.	17—19	1	120
	01—03	1	130
<i>Eucalanus subtenuis</i>	12—15	2	30
	19—21	2	35
	22—23	2	40
	00—02	2	30
<i>E. attenuatus</i>	13—17	2	65
	18—22	3	40
	00—05	4	45
<i>Acartia tonsa</i> (?)	10—12	1	60
	14—17	3	53
	17—19	2	37
	20—22	3	43
	00—02	2	35

ми об отсутствии суточного ритма потребления пищи, которые получили в этом рейсе Т. С. Петипа и др. (1975). Исключение представляют *E. attenuatus* и *A. tonsa*, у которых в светлое время суток намечается тенденция к увеличению продолжительности переваривания (55—65 мин днем, 35—45 мин ночью). Интенсивность потребления пищи у *Eucalanus* ночью была выше, чем днем (Петипа и др., 1975). Для *A. tonsa* данные о суточном ритме скорости питания, к сожалению, отсутствуют. Замеченная нами прямая связь между скоростью питания и скоростью выделения фекалий наводит на мысль, что и в этом случае рачок при увеличении количества потребляемого корма старается сохранить постоянным количество усвоенной пищи, если допустить, что оно прямо пропорционально времени переваривания. Но при этом случае непонятно, что заставляет копепод увеличивать скорость потребления пищи вечером и ночью, если только это не следствие различий в скорости и степени адаптации к условиям опытов рачков, пойманных в разное время суток и на различной глубине.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительное изучение существующих методов определения скорости прохождения пищи с использованием C^{14} показало, что при работе с тропическими морскими копеподами необходимо визуальное наблюдение за поведением и состоянием подопытных животных, а также учет количества выделенных фекалий в единицу времени.

Разные копеподы имеют различную скорость переваривания растительной пищи, и эти различия не связаны ни со способом питания, ни с размером рачков, ни с глубиной их обитания и, видимо, объясняются физиологическими особенностями популяции.

В течение суток значительных изменений скорости переваривания у основной массы рачков не отмечено, за исключением *E. attenuatus* и *A. tonsa*, у которых в дневное время срок переваривания заметно увеличивается.

При увеличении концентрации корма возрастает рацион и увеличивается скорость переваривания, что приводит к уменьшению усвояемости пищи и способствует сохранению количества усвоенной пищи на одном уровне.

ЛИТЕРАТУРА

- Петипа Т. С. 1959. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. Труды Севастоп. биол. ст., 11.
- Петипа Т. С., Монаков А. В., Сорокин Ю. И., Волошина Г. В., Кукина И. В. 1975. Баланс вещества и энергии у веслоногих раков (Copepoda) в тропических апвеллингах. Наст. сб.
- Рудяков Ю. А. 1974. Влияние света и температуры на двигательную активность планктонных ракообразных.—Отчет о работах в 17 рейсе нис «Академик Курчатов», т. 2, ч. 2. Ин-т океанологии АН СССР.
- Сорокин Ю. И. 1966. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных.—Труды Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 12.

DURATION OF FOOD DIGESTION IN MARINE COPEPODS

E. G. Arashkevich

Summary

A comparative study was made of methods for determining the duration of food digestion in marine copepods using ^{14}C . The rate of passage of vegetable food was investigated in 11 copepod species. Differences in digestion rate do not depend on habits, nor size and depth of habitat, and seem to be accounted for solely by the physiological peculiarities of the population. In most of the copepods investigated digestion rate did not change during the 24-hours period but in *Eucalanus attenuatus* and *Acartia tonsa* a tendency was noted to an increase in the rate of food passage during night hours. The rate of digestion decreases with increasing concentration of food.

ДЫХАНИЕ ПЛАНКТОННЫХ ЖИВОТНЫХ ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Э. И. Мусаева, З. Витек

Скорость потребления кислорода животными является мерой интенсивности метаболических процессов, происходящих в организме. Она позволяет оценить пищевые потребности и интенсивность продуцирования зоопланктона. В 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» были продолжены работы по измерению скорости потребления кислорода планктонными животными, начатые в восточной части Тихого океана (Павлова, Шушкина, 1971; Шушкина, Виленкин, 1971), причем на этот раз большее внимание уделялось исследованию макропланктонных животных. Было выполнено 385 определений скорости дыхания Copepoda, Euphausiacea, Chaetognatha, Ctenophora, Siphonophora и др.

МЕТОДИКА

Животных для опытов отлавливали сетями ДжОМ и БР обычно в темное время суток в верхнем 100-метровом слое и плейстонным тралом Савилова у поверхности. Разобранных по таксономическим группам животных выдерживали 1—2 часа в воде, профильтрованной через капроновый газ № 76, затем переносили в респирометры, заполненные той же водой, и экспонировали 4—6 часов в темноте при температуре, соответствующей таковой в поверхностных слоях (18—24°). Величину респирометров (20—300 мл) и число животных в респирометре подбирали так, чтобы потребление кислорода за время опыта составляло 10—25%.

Мелких (несколько мм) животных помещали в респирометры объемом 20—150 мл и экспонировали в темноте при температуре 18—24°. Содержание кислорода измеряли методом Винклера. Более крупных животных (Euphausiacea, Chaetognatha и др.) помещали в респирометры объемом 200—300 мл и экспонировали в термостате при температуре 19—23,5°. Содержание кислорода измеряли полярографическим методом.

При определении концентрации кислорода по Винклеру титрование по предложению И. А. Соколовой проводили прямо в опытных респирометрах. После того, как весь растворенный кислород связывался $Mn(OH)_2$, который выпадал в осадок после добавления $MnCl_2$ и $KI + KOH$, верхнюю часть щелочного раствора, не содержащую кислорода, удаляли пипеткой, а в свободный объем добавляли H_2SO_4 и титровали гипосульфитом (0,005N). Титрование в респирометре повышало точность определения, так как не происходило потерь йода при переливании раствора в колбу для титрования. Кроме того, при таком способе существенно экономится время анализа.

Полярограф был подготовлен и оттарирован Я. Фишером в отделе энергетике и биопродуктивности Института экспериментальной биологии им. Ненского, ПАН, Варшава.

Основная часть полярографа — кислородный датчик типа YSI5101 (катод — золото, анод — серебро, электролит — полунасыщенный раствор KCl, мембрана — типа YSI5352 из тефлона толщиной 25 мк). Полярограф снабжен магнитной мешалкой, которая обеспечивает перемешивание воды около мембраны датчика. Постоянное напряжение 0,8 в подается на электроды через стабилизатор типа ZTR-1/71 на полупроводниковой фирме Kirr and Zonen. Во время экспериментов прибор работал постоянно в диапазоне 0—20 мка при внутреннем сопротивлении 10 ом. Полярограф был предварительно оттарирован при температурах 18,5°, 20,5°, 22° и 25° по Винклеру (рис. 1). Разница температуры в 0,2° меняла показания прибора на величину, соответствующую изменению концентрации кислорода на 1%. Полярограф этого типа позволяет проводить измерения концентрации кислорода с точностью $\pm 0,05$ мл/л, время одного измерения не превышает 1—2 мин.

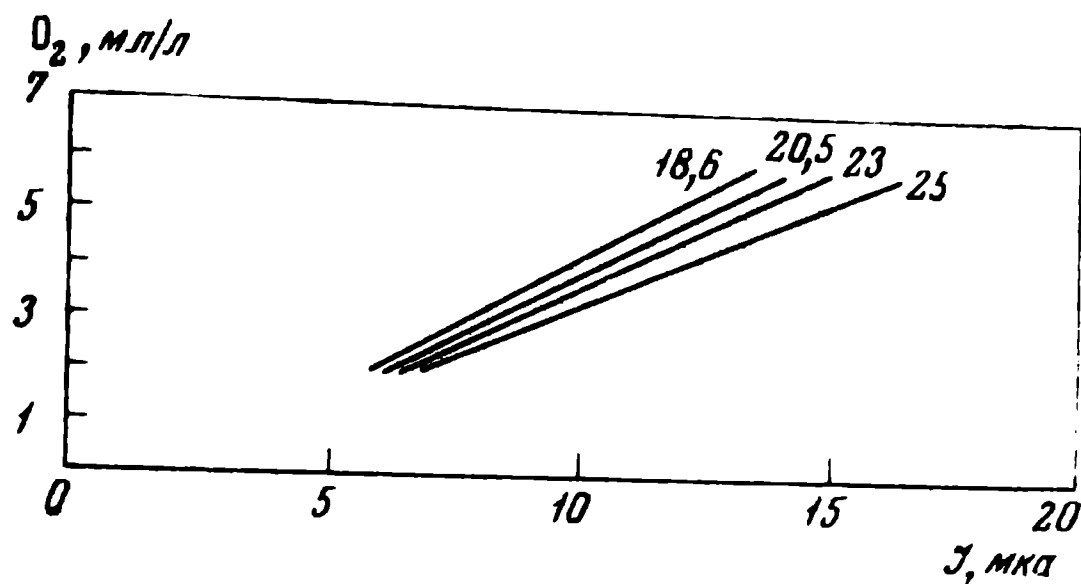


Рис. 1. Тарировочный график полярографа для температур 18,5—25°

После опыта животных измеряли и взвешивали на торсионных весах. Вес мелких животных определяли по номограммам (Численко, 1968) и переводили в калории с использованием калорийных эквивалентов веса (Шушкина, Соколова, 1971).

Полученные результаты позволили вычислить зависимости величин обмена (Q) от веса животных (w).

Регрессии $Q(w)$ были рассчитаны методом наименьших квадратов на ЭВМ «Минск-2». Коэффициенты в этих регрессиях достоверны при уровне значимости $< 0,05$. Одновременно по этим же материалам были рассчитаны зависимости обмена от калорийного эквивалента веса тела исследуемых животных. В этом случае величину обмена переводили из мл O_2 в калории, используя величину оксикалорийного коэффициента 4,86 кал/мл O_2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для сравнения результатов по измерению скорости дыхания винклеровским и полярографическим методами был проведен ряд экспериментов на одних и тех же животных (рис. 2). Обнаружилось близкое совпадение полученных обоими методами результатов, лишь у *Stenophora* величины обмена, измеренные полярографом, оказались несколько выше, чем по Винклеру. Различие, возможно, объясняется тем, что объемы респирометров в тех опытах с *Stenophora*, где кислород измеряли на полярографе, были в 5—10 раз больше, чем в экспериментах, где его мерили винклеровским методом.

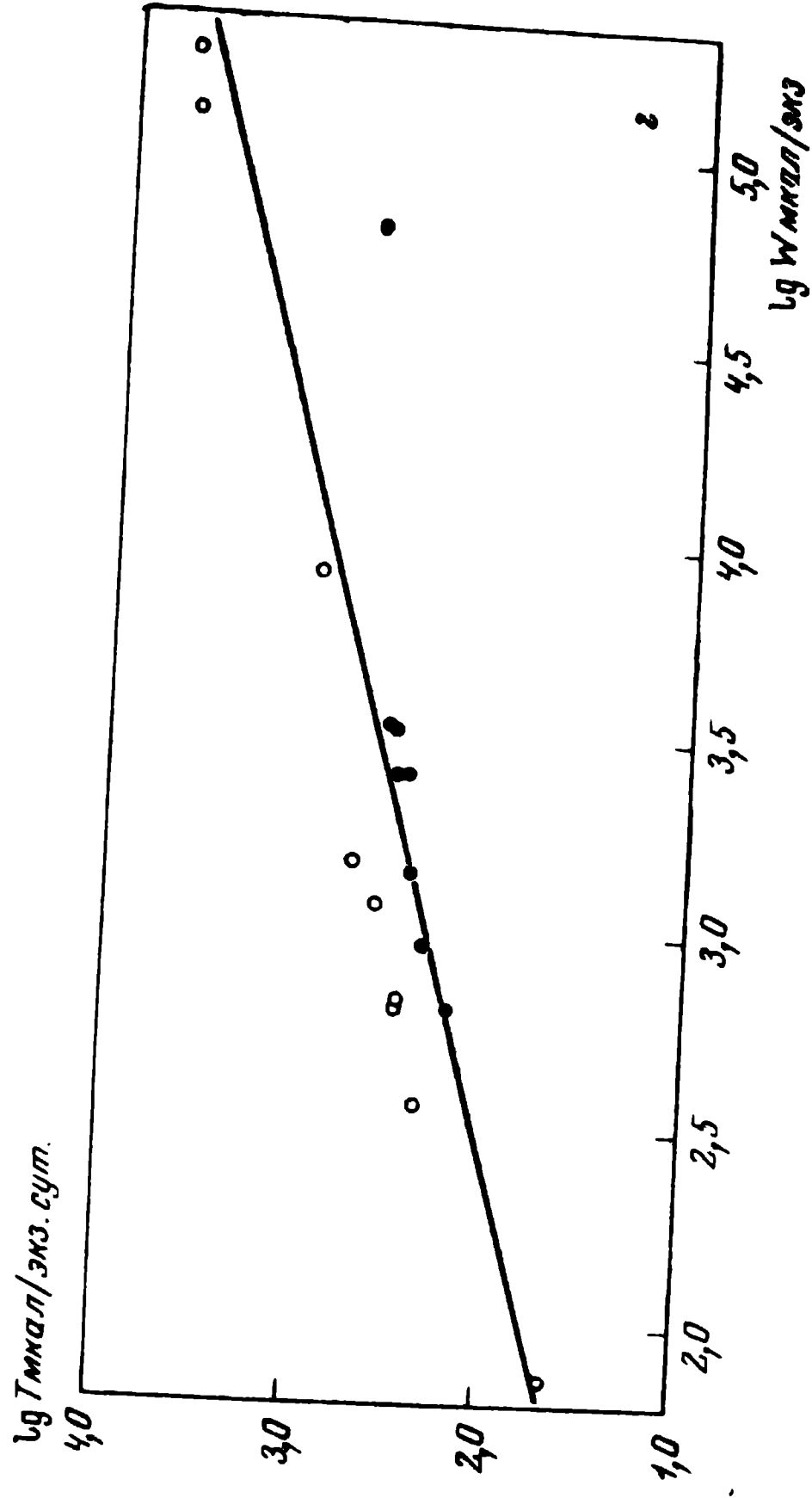
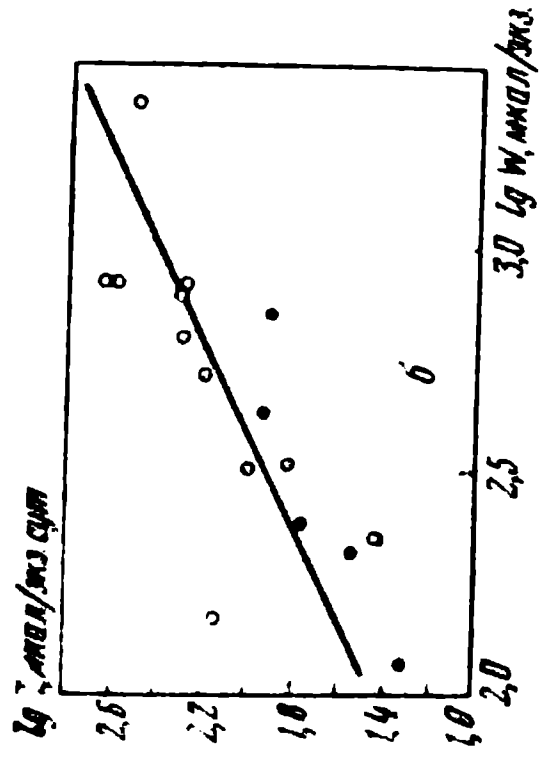
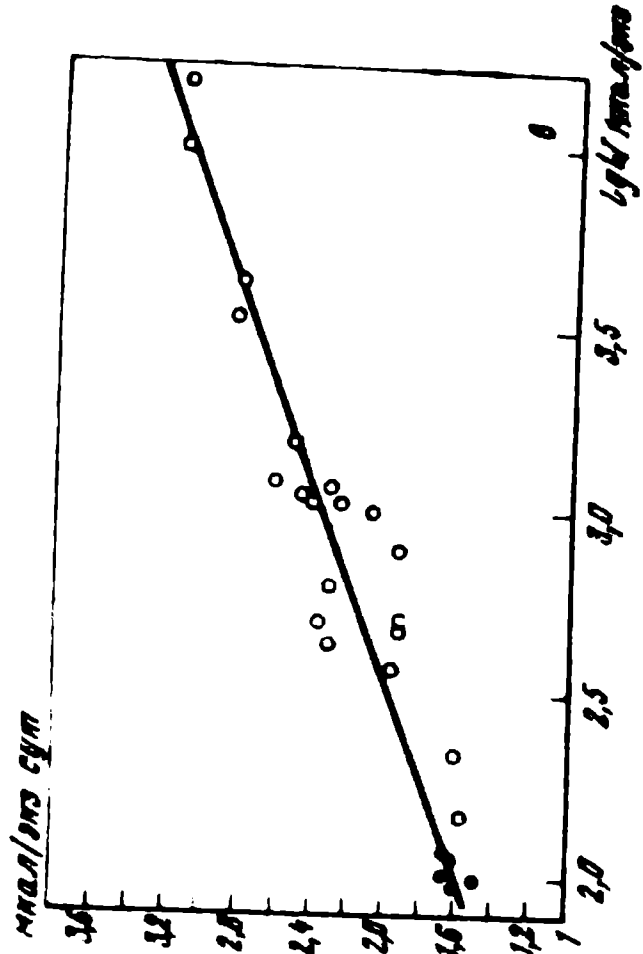
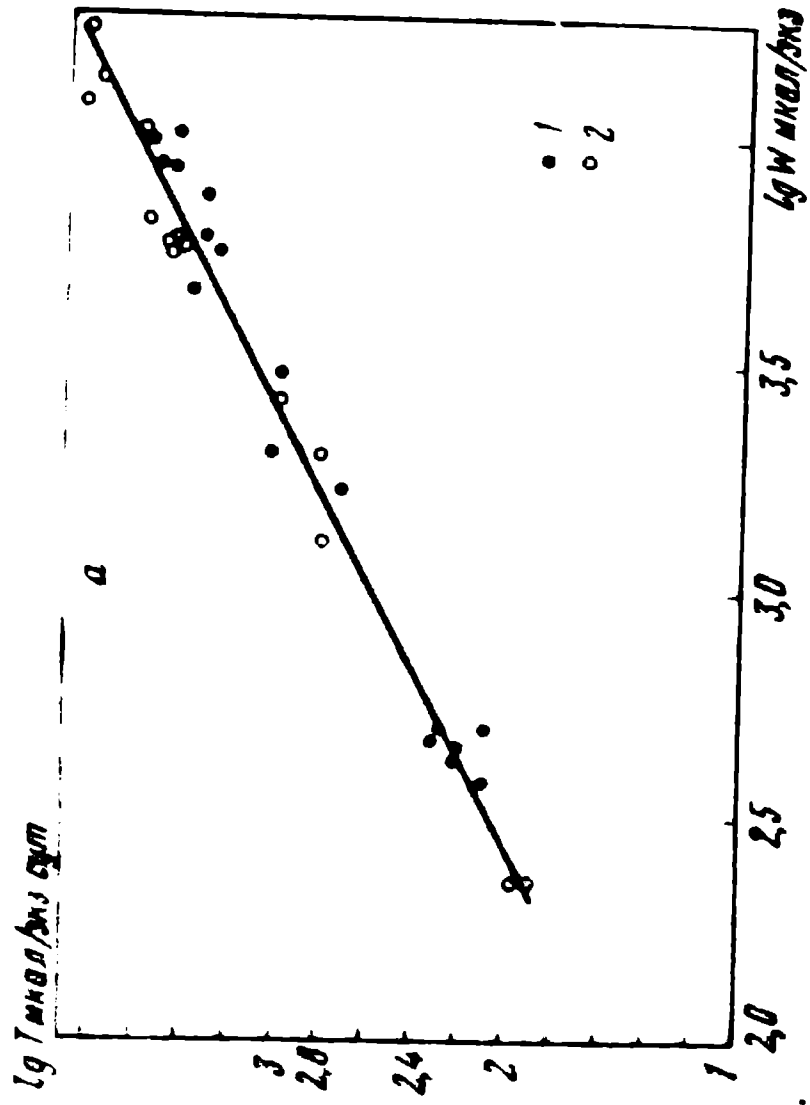


Рис. 2. Среднесуточное потребление кислорода у *Euphausiacea* (а), *Siphonophora* (б), *Chaetognatha* (в) и *Ctenophora* (г) по Винклеру (1) и полярографически (2)

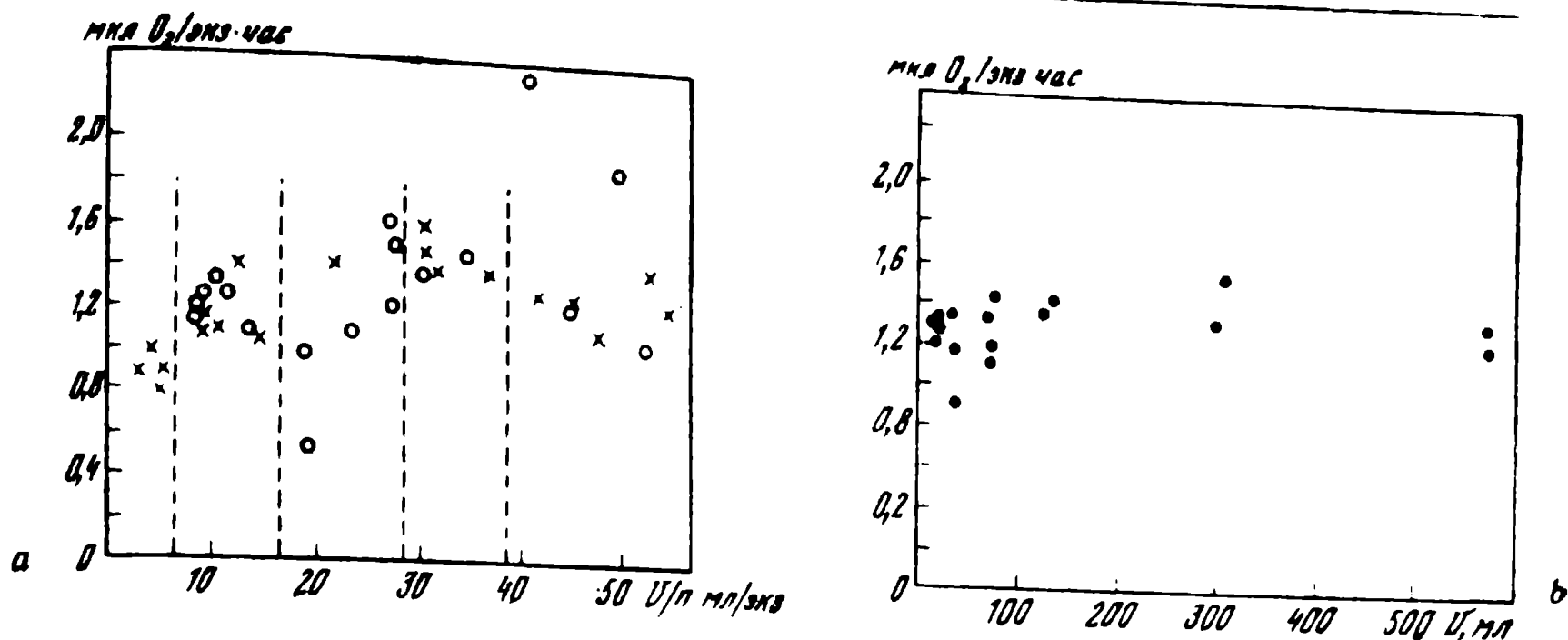


Рис. 3. Зависимость интенсивности обмена *Euchaeta marina* от плотности посадки животных в респиromетрах (а) и от объема (V) респиromетров (б)
1 — опыт при 21,7°; 2 — опыт при 22°

По вопросу о влиянии объема респиromетров на результаты измерения интенсивности дыхания животных единого мнения пока нет. Высказывается мнение (Павлова, 1972а, б) о зависимости скорости обмена животных в респиromетрах от объема воды, приходящегося на одно животное, но В. И. Кузьмичева и И. В. Кукина (1973) не обнаружили такой зависимости. С целью проследить влияние объемов респиromетров и плотности посадки животных на интенсивность дыхания мы поставили ряд опытов с *Euchaeta marina* и *Pleuromamma xiphioides*. Результаты показали отсутствие зависимости скорости потребления кислорода от объема респиromетров и плотности посадки (рис. 3). Сравнение результатов наших экспериментов с результатами Р. З. Клековски с соавт. (1975), полученными для мелких (0,04—1,5 мм) видов Calanoida в поплавках объемом до 1—2 мкл показало, что в наших опытах обмен животных был несколько выше, чем в поплавках, что может быть следствием ограниченной возможности активного движения животных в поплавках. В наших данных для более крупных (1,4—4,0 мм) видов Calanoida коэффициент α (таблица) более, чем вдвое превосходит значение, полученное в экспериментах Р. З. Клековски. Показатель степени k , по нашим данным, также несколько выше. Можно предположить, что и в наших опытах в респиromетрах объемом 40—70 мл, где кислород измеряли по Винкле-

Параметры уравнений связи типа $X = aU^k$ между потреблением кислорода, выраженным в абсолютных единицах (Q , мл O_2 /экз·час) и в энергетических единицах (T , жкал/экз·сут), и весом тела (w , сырой вес, г или жкал; n —число измерений)

Группа животных	$Q(w)$			$T(w)$		
	n	a	$k \pm \sigma k$	n	a	$k \pm \sigma k$
Calanoida	—	—	—	190	0,667	$0,764 \pm 0,97$
Euphausiacea	14	0,374	$0,809 \pm 0,125$	31	0,092	$1,049 \pm 0,102$
Chaetognatha	19	0,022	$0,512 \pm 0,127$	26	1,005	$0,783 \pm 0,115$
Siphonophora	11	0,012	$0,441 \pm 0,346$	16	0,342	$0,995 \pm 0,423$
Ctenophora	10	0,026	$0,585 \pm 0,074$	18	5,093	$0,542 \pm 0,223$
Amphipoda	10	0,222	$0,698 \pm 0,125$			

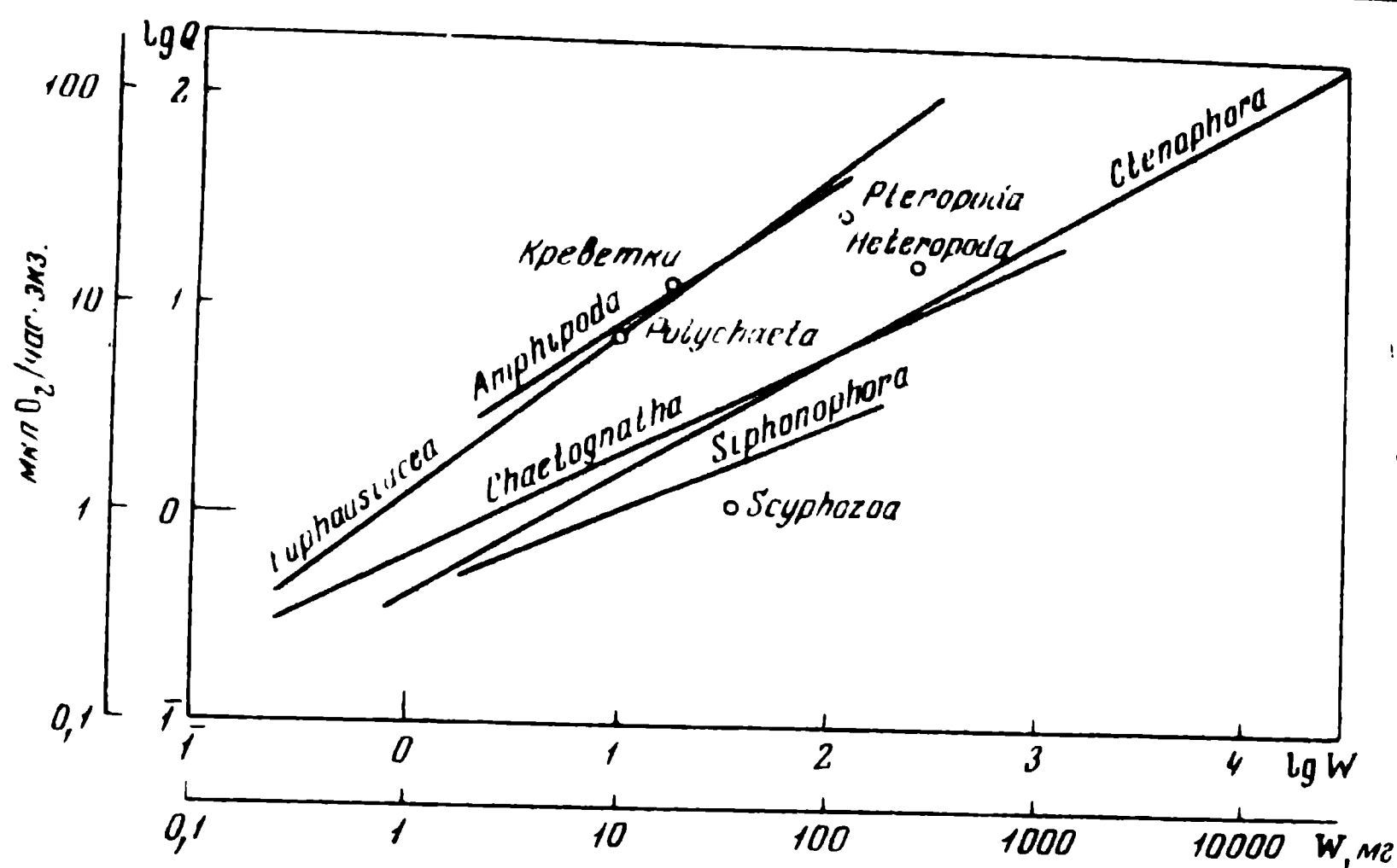


Рис. 4. Зависимость среднесуточного потребления кислорода от веса тела у разных групп тропического макропланктона

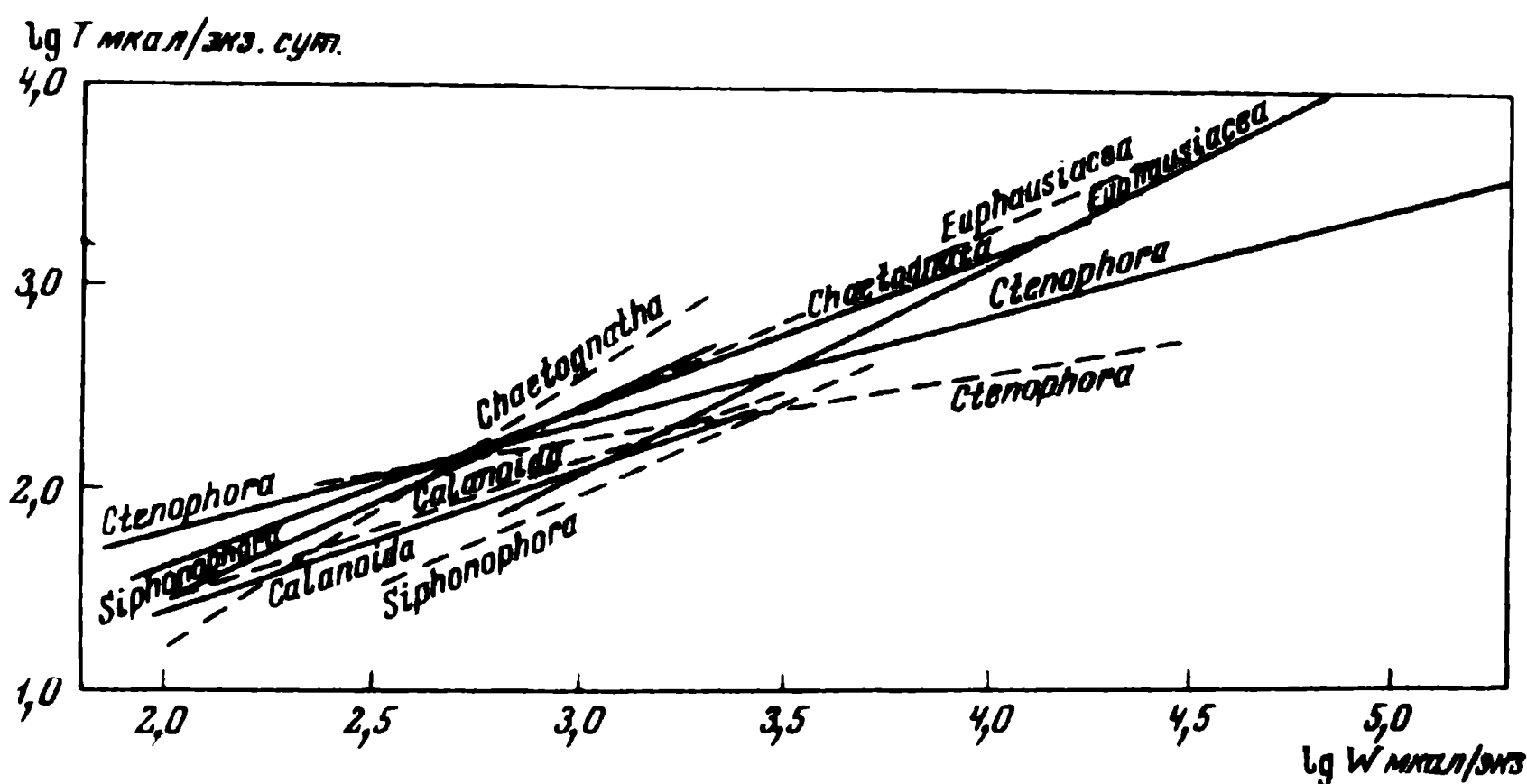


Рис. 5. Зависимость среднесуточного потребления кислорода T , ккал/экз. сут, от веса тела W , мг, у тропического макропланктона

Пунктир — данные Е. В. Павловой и Э. А. Шушкиной (1971) при 27° . Уравнения связи T (W). Calanoida — $T = 1.127 W^{0.946}$; Euphausiacea — $T = 0.416 W^{0.911}$; Chaetognatha — $T = 0.037 W^{1.209}$; Siphonophora — $T = 0.133 W^{0.946}$; Ctenophora — $T = 15.670 W^{0.346}$

ру, активное движение крупных Ctenophora и Euphausiacea было затруднено по сравнению с респирометрами объемом 200—300 мл, использовавшимися при работе с полярोगрафом.

Регрессии $Q(W)$ для исследованных животных показаны на рис. 4. Точками отмечены средние величины $Q(W)$ для групп животных, для которых было либо получено малое число измерений, либо разница размеров тела была недостаточна, чтобы рассчитать регрессию. Из рисунка видно, что у ракообразных, полихет, моллюсков обмен выше, чем у кишечнополостных, гребневиков и хетогнат.

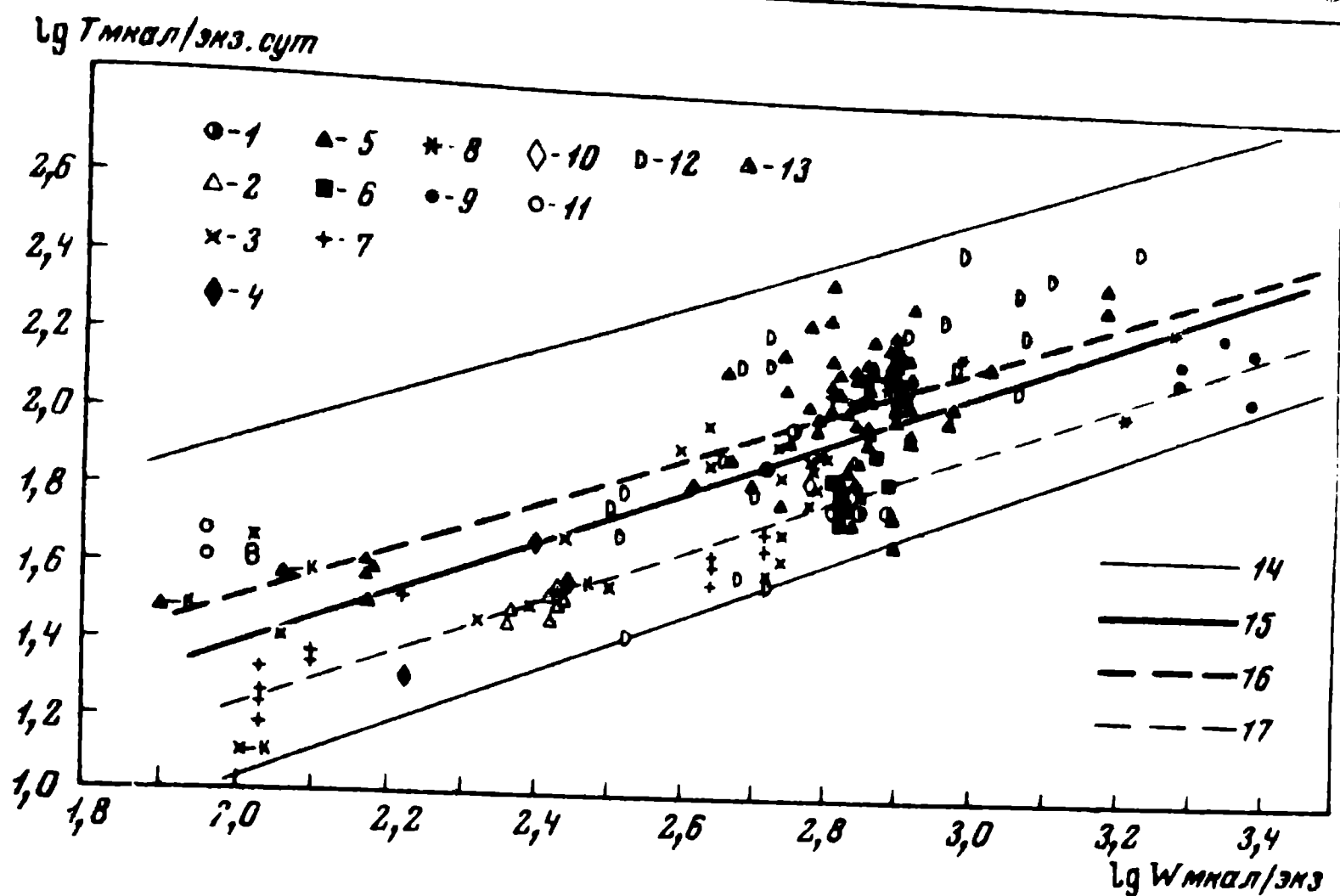


Рис. 6. Среднесуточное потребление кислорода у Calanoida

1 — *Rhincalanus*; 2 — *Acrocalanus*; 3 — *Candacia*; 4 — *Temora*; 5 — *Euchaeta*; 6 — *Scolecithrix*; 7 — *Undinula*; 8 — *Euchirella*; 9 — *Pleuromamma*; 10 — *Pontelidae*; 11 — *Centropages*; 12 — *Eucalanus*; 13 — *Clausocalanus* (значки с буквой к — данные Р. З. Клековски); 14 — граница разброса точек; 15 — линия регрессии по данным Павловой и Шушкиной (1971) при 27°; 16 — линия регрессии по нашим данным при 20°; 17 — линия регрессии по данным Павловой и Шушкиной, приведенным к 20°

Зависимости скорости дыхания от веса тела, выраженные в энергетических единицах, для разных видов и групп планктона представлены на рис. 2 и 5. Видно, что у Calanoida нет заметной разницы между потреблением кислорода при 20° и 27°. Для других групп животных показатели a и b различны.

Если величины интенсивности дыхания, полученные для Calanoida из западной Пацифики, привести к 20°, используя температурную поправку по Л. М. Сущене (1972), то уровень обмена исследованных видов окажется заметно ниже полученного нами при той же температуре (рис. 6). Можно предположить, что обмен тропических животных слабо зависит от температуры в обычном для тропиков интервале 20—28°, и введение температурной поправки на обмен в этом случае нецелесообразно.

Полученные результаты по измерению интенсивности дыхания мезо- и макропланктонных животных из разных трофических групп можно использовать для расчетов их пищевых потребностей, рационов и продукции. Эти расчеты позволят оценить роль разных трофических группировок в зоопланктоне исследуемых районов океана.

ЛИТЕРАТУРА

- Клековски Р. З., Кукина И. В., Туманцева Н. И. 1975 Интенсивность обмена микрзоопланктона. Наст. сб.
 Кузьмичева В. И., Кукина И. В. 1974 Об интенсивности дыхания мизид при разной плотности посадки их в респирометры — Океанология, 14, № 5.
 Павлова Е. В. 1972а. Влияние подвижности на интенсивность дыхания у морских планктонных беспозвоночных — Поведение водных беспозвоночных. Борок
 Павлова Е. В. 1972б. Энергетические расходы на дыхание в планктонном сообществе Средиземного моря. Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. Киев. «Наукова думка»

- Павлова Е. В., Шушкина Э. А. 1971. Дыхание тропических планктонных животных. Отчет 50-го рейса нис «Витязь», т. 2.
- Суценья Л. М. 1972. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, «Наукова думка».
- Численко Л. Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. М.—Л., «Наука».
- Шушкина Э. А., Виленкин Б. Я. 1971. Дыхание планктонных ракообразных тропической части Тихого океана. Сб. «Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана». М., «Наука».
- Шушкина Э. А., Соколова И. А. 1971. Калорийные эквиваленты тропических планктонных животных. Отчет 50-го рейса нис «Витязь», т. 2.

RESPIRATION OF PLANKTONIC ANIMALS IN THE EQUATORIAL PART OF THE PACIFIC OCEAN

E. I. Musaeva, Z. Vitek

Summary

During 17th cruise of the R/V «Akademik Kurchatov» 385 determinations were made of the respiration rate of Copepoda, Euphausiacea, Chaetognatha, Ctenophora, Siphonophora and other invertebrates, using the Winkler and polarographic methods. The regressions of the respiration rate to body weight were calculated for 6 major groups of zooplankton. The respiration rate of calanoids, measured at 20°C, was found to be close to the rate of the Western Pacific calanoids at 27°C. This gives grounds to assume that the metabolism of tropical calanoids within the range of 20—28°C is but weakly dependent on temperature. Experiments on Euchaeta and Pleuromamma showed that the volume of the respirometer and number of animals in it do not influence the respiration rate.

СКОРОСТЬ ДЫХАНИЯ МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ТРОПИЧЕСКИХ РЫБ

Т. А. Горелова

При оценке пищевых потребностей, продукции и интенсивности обменных процессов в разных звеньях пищевых цепей пелагических сообществ значительный интерес представляет изучение метаболизма рыб, потребляющих зоопланктон и являющихся, в свою очередь, пищей более крупных хищников. Основная литература посвящена изучению дыхания главным образом перитических и придонных рыб (Edwards *et al.*, 1970 и др.), и лишь у некоторых эпипелагических тропических рыб обменные процессы исследованы Н. Я. Липской (1971).

Методика. Работы выполнены во время 17-го рейса нис «Академик Курчатов» в декабре 1973 — марте 1974 г.

Рыб, пойманных сачком на свет или выловленных плейстонным тралом Савилова, после 1—2-часовой адаптации помещали в пикнометры объемом 200—1000 мл с притертыми пробками. Определение кислорода производили полярографическим методом на полярографе YS 5420 А по разнице концентраций кислорода в опытных и контрольных пикнометрах при любезной помощи З. Витека (ПНР).

Описание техники работы с полярографом см. Мусаева, Витек, 1975. Сопоставление результатов определения кислорода по методу Винклера и с помощью полярографа дало хорошее совпадение. Полярограф позволяет измерять содержание O_2 с точностью $\pm 0,05$ мл/л, время одного измерения 1—2 мин. Поскольку даже незначительные колебания температуры во время измерений оказывают сильное влияние на результаты, пикнометры с животными выдерживались в термостате при температуре, близкой к природной: $+ 22—23,5^\circ$. Продолжительность опытов (обычно от 40 мин до 3 час) подбиралась таким образом, чтобы содержание кислорода в опытных сосудах снижалось не более, чем на 20—30% по сравнению с контрольными.

Было проведено 400 экспериментов с 11 видами рыб из сем. *Corypaenidae*, *Dactylopteridae*, *Diodontidae*, *Carangidae*, *Balistidae*, *Mugilidae*, *Nomeidae* и *Myctophidae*. Индивидуальные веса рыб колебались от 16 до 3750 мг.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные данные обчислены по известному уравнению связи интенсивности дыхания Q , мл O_2 /экз.час, с весом тела W , г:

$$Q = a W^k$$

Параметры уравнения рассчитаны методом наименьших квадратов (табл. 1) для 7 из 8 семейств. Показатели степени k для этих семейств находятся в пределах 0,615—0,954, но минимальный и максимальный показатели получены для рыб, веса которых различались максимум в 4—

Таблица 1

Параметры уравнений связи обмена и веса: $\lg Q = \lg a + k \lg W$ для молоди исследованных видов рыб

Вид	Интервалы весов, г	Число опытов	$\lg a$	a	k	$S(k)$	k^*	$\sigma(k^*)$
<i>Coryphaena equisetis</i>	0,0235—0,5410	77	0,0253	1,060	0,899	$\pm 0,035$	0,912	$\pm 0,023$
<i>Dactylopterus volitans</i>	0,020—0,070	15	-0,1720	0,673	0,753	$\pm 0,106$	—	—
<i>Diodon</i> sp.	0,183	4	Недостовечно					
<i>Naucrates ductor</i>	0,018—0,251	60	-1986	0,633	0,723	$\pm 0,046$	—	—
<i>Balistes</i> sp.	0,039—0,150	42	-0846	0,823	0,954	$\pm 0,086$	—	—
<i>Mugil</i> sp.	0,125—0,532	114	-0,2456	0,568	0,615	$\pm 0,045$	—	—
<i>Nomeus</i> sp.	0,016—0,158	18	-0,1574	0,696	0,770	$\pm 0,064$	0,845	$\pm 0,043$
<i>Myctophidae</i> (4 вида)	0,049—3,750	71	-0,1993	0,632	0,905	$\pm 0,035$	0,597	$\pm 0,082$

$S(k)$ — ошибка коэффициента регрессии. * Данные Н. Я. Липской (1971).

5 раз, а это недостаточно для точного определения величины k (Kleiber, 1961). Для рыб, максимальный вес которых различался не менее, чем в 9 раз, размах значений k — от 0,723 до 0,905, в среднем 0,824, что несущественно отличается от стандартного для рыб значения $k=0,81$ (Винберг, 1956). Диапазон значений коэффициента a также довольно широк — 0,568—1,060.

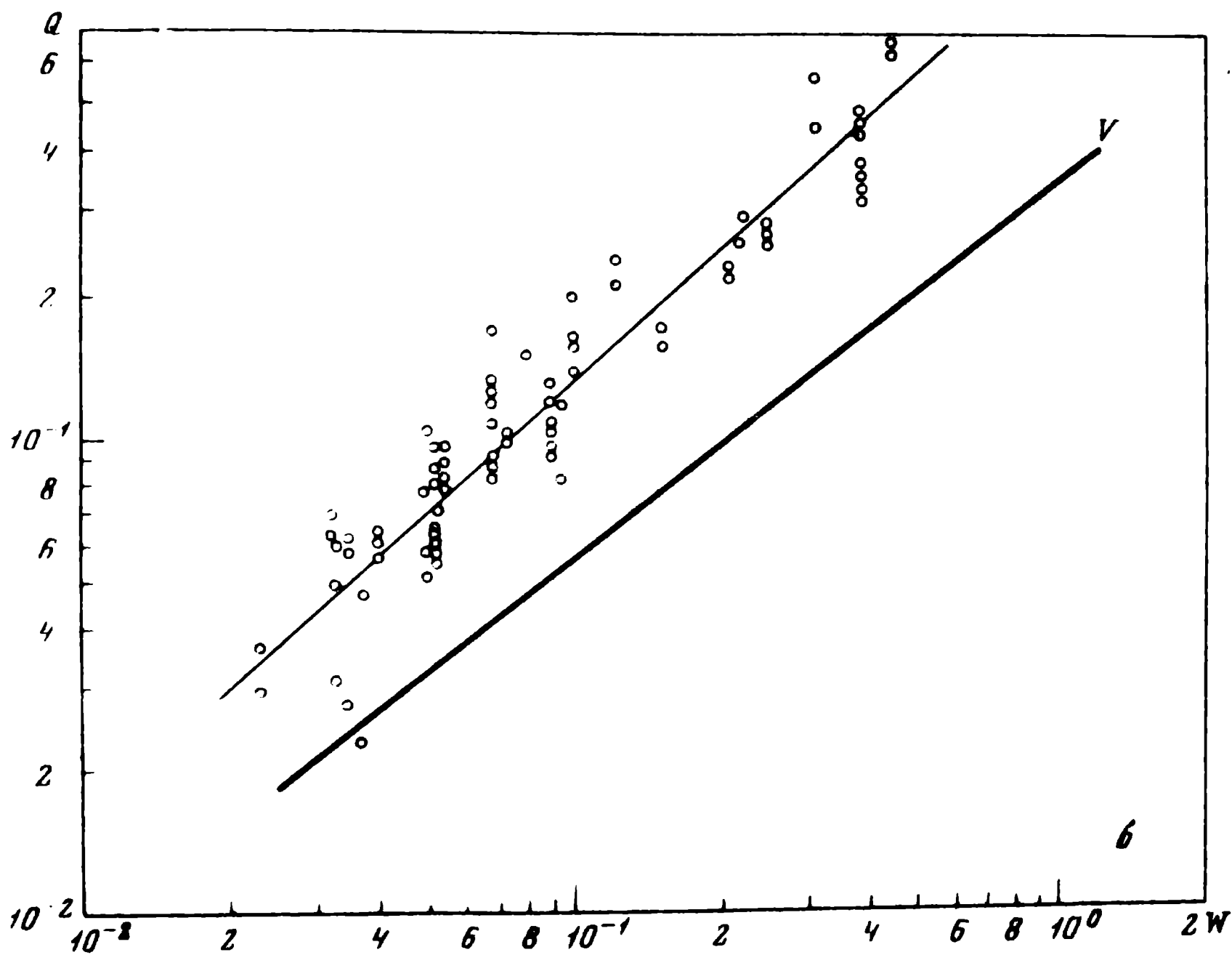
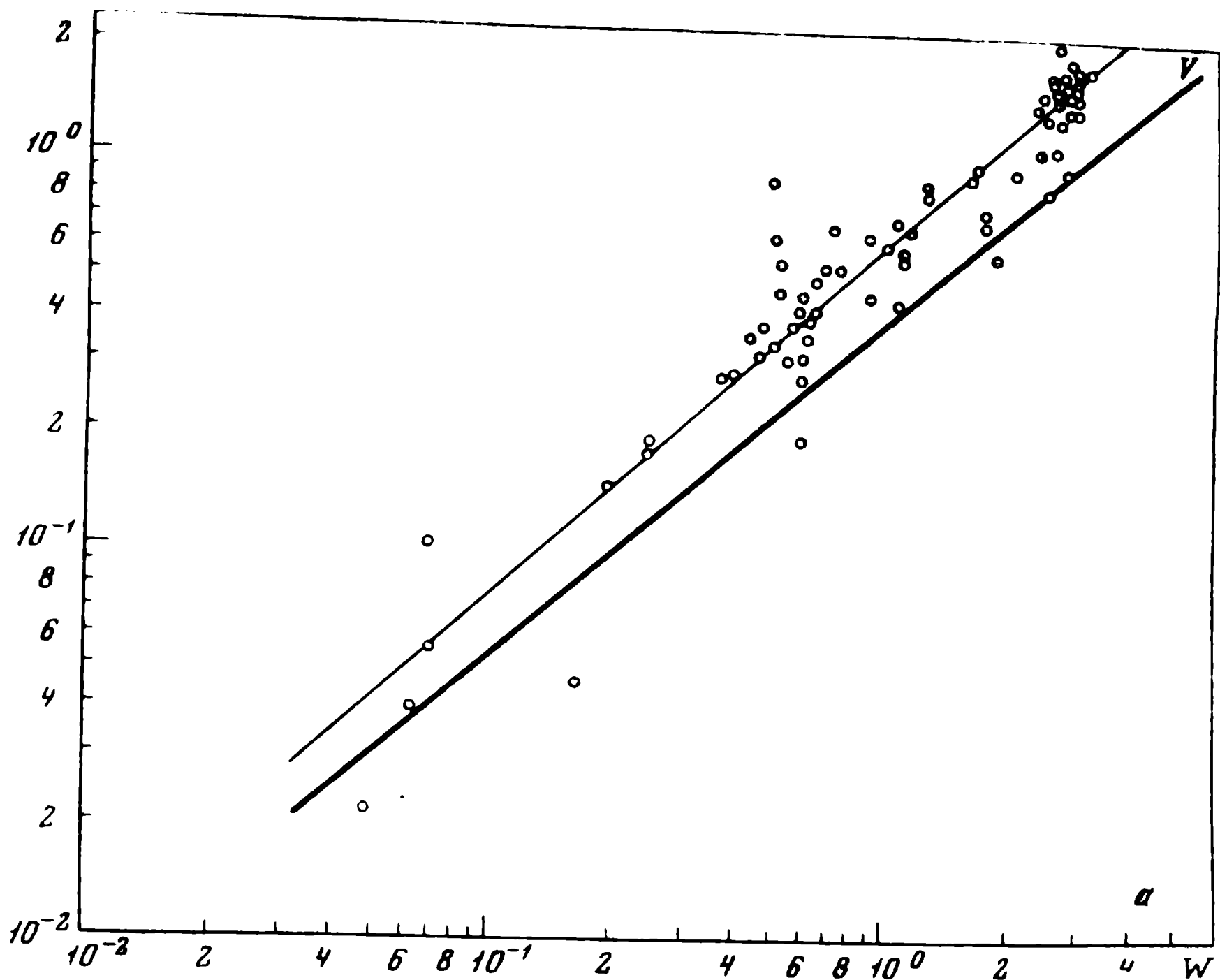
Сопоставлению величин констант a и k часто придается важное значение при сравнительном анализе обмена у животных разных экологических и систематических групп (Дольник, 1968; Чекунова, 1974). Однако Б. Я. Виленкин (1966) показал, что параметры a и k не являются константами даже в пределах одного вида, и размах колебаний измеренных величин обмена в разных опытах столь велик, что даже значительно отличающиеся друг от друга величины показателя k оказываются статистически различающимися несущественно (см. также Константинов, 1973; Duncan, Klekowski, 1974). Для сравнения полученных нами показателей уравнений регрессии мы применили методы вариационной статистики. Сопоставление средних квадратов отклонений (табл. 2) указывает на значительную внутреннюю неоднородность исследованного материала, так что статистически сравнивать полученные уравнения не имеет смысла. Несопоставимость полученных уравнений зависит не столько от чистоты постановки опытов (мы старались проводить их в возможно более одинаковых условиях), сколько от характера исследуемого материала, например от того, проводятся ли измерения каждый раз на одном и том же или различающемся наборе подопытных рыб. Избежать таких погрешностей в условиях морской экспедиции очень трудно, так как не всегда возможно наловить достаточное для последующей статистической обработки количество рыб, вес которых различался бы по крайней мере в 9—10 раз. К тому же некоторые рыбы, например светящиеся анчоусы, плохо переносят содержание в аквариуме.

Для сравнения уровня обмена рыб целесообразнее использовать абсолютные величины скорости дыхания (Алексеева, 1973; Константинов, 1973). По нашим данным (рисунок) величины скорости обмена у тропических рыб в несколько раз выше величин, характерных для рыб умеренных широт (Винберг, 1956). Наиболее высокий обмен характе-

Т а б л и ц а 2
Результаты дисперсионного анализа уравнения регрессии

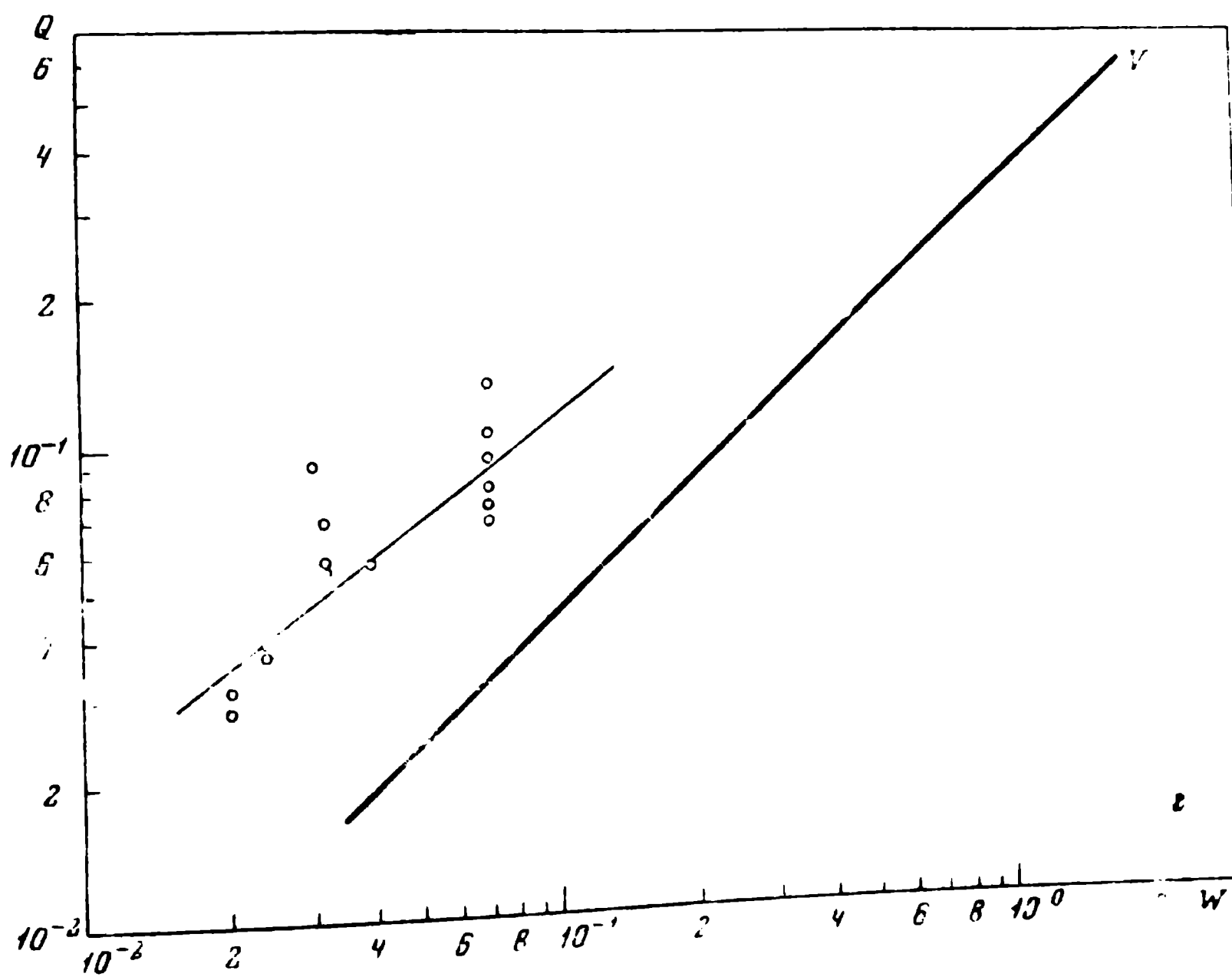
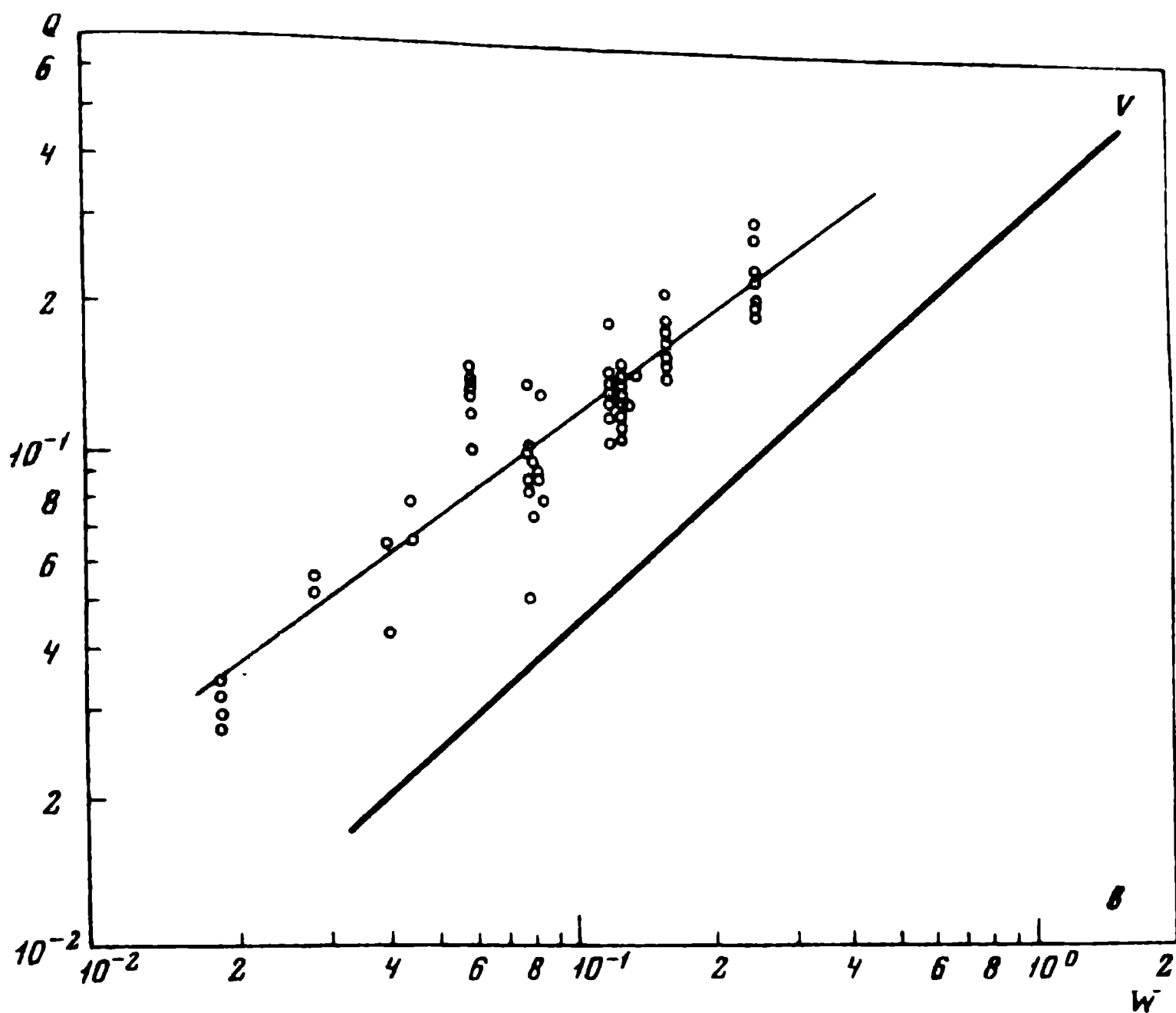
Источник варьирования	Число степеней свободы	Сумма произведений	Средний квадрат отклонений	Отношение дисперсии	Уровень значимости
Mystophidae					
Общее	70	12,8362	—		
Регрессия	1	11,6145	11,6145	655,96	0,05
Отклонение от регрессии	69	1,2217	0,0177		
Nomeidae					
Общее	17	1,3102			
Регрессия	1	1,1789	1,1789	143,55	0,05
Отклонение от регрессии	16	0,1314	0,0082		
Carangidae					
Общее	59	3,8394			
Регрессия	1	2,7786	2,7786	245,71	0,05
Отклонение от регрессии	58	1,2217	0,0130		
Balistidae					
Общее	41	1,1402			
Регрессия	1	1,0882	1,0882	123,41	0,05
Отклонение от регрессии	40	0,3527	0,0088		
Dactylopteridae					
Общее	14	0,5430			
Регрессия	1	0,4091	0,4091	26,095	0,05
Отклонение от регрессии	13	0,2038	0,0157		
Coryphaenidae					
Общее	76	9,0196			
Регрессия	1	8,1051	8,1051	687,75	0,05
Отклонение от регрессии	75	0,8839	0,0118		
Mugilidae					
Общее	113	2,0152			
Регрессия	1	1,2382	1,2382	188,87	0,05
Отклонение от регрессии	112	0,7342	0,0066		

рен для молоди хищных корифен (рис. 16), а также номеусов (рис. 1d) и лоцманов (рис. 1e). Относительно низкие величины обмена имеет молодь светящихся анчоусов (рис. 1a).

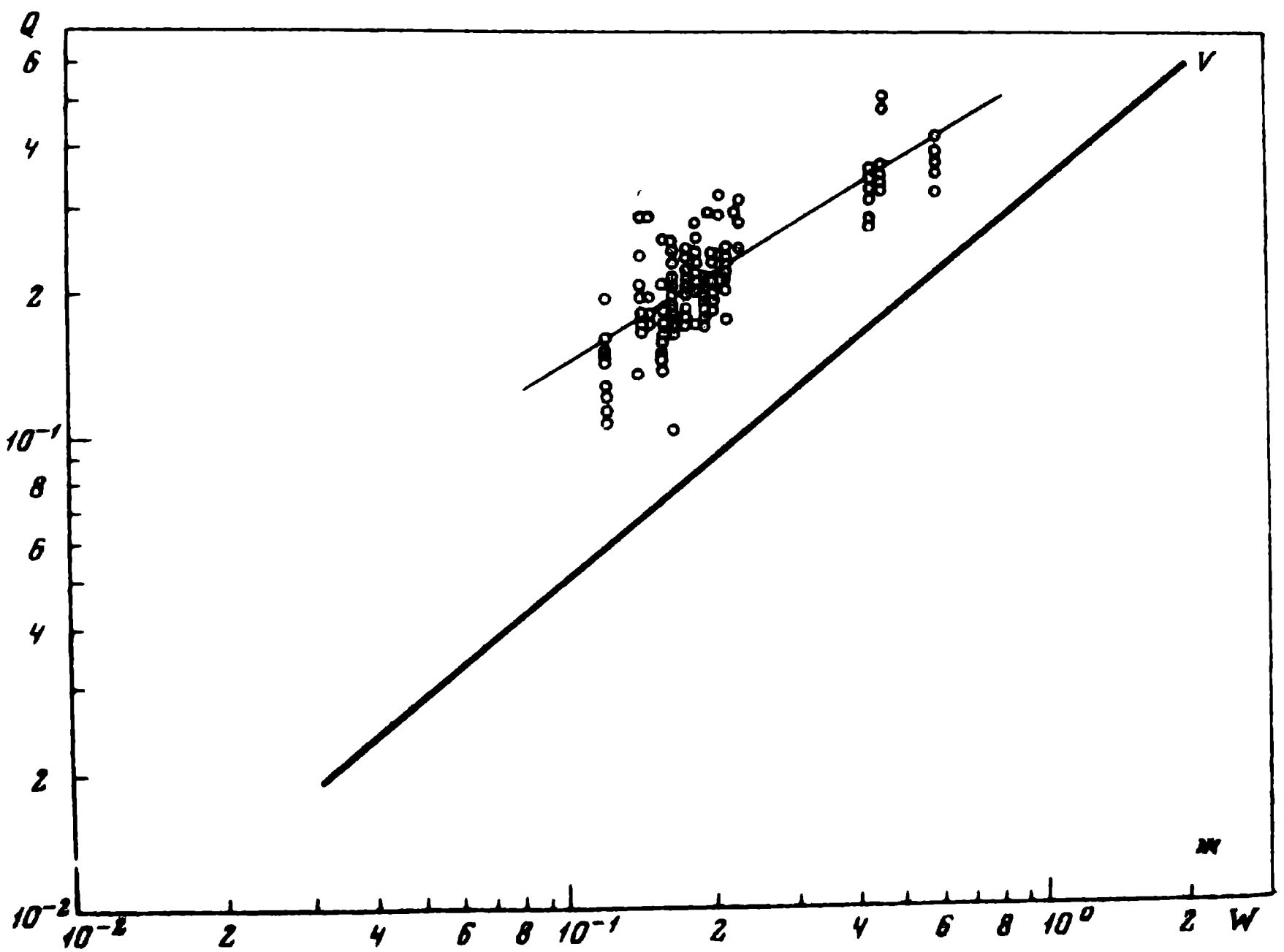
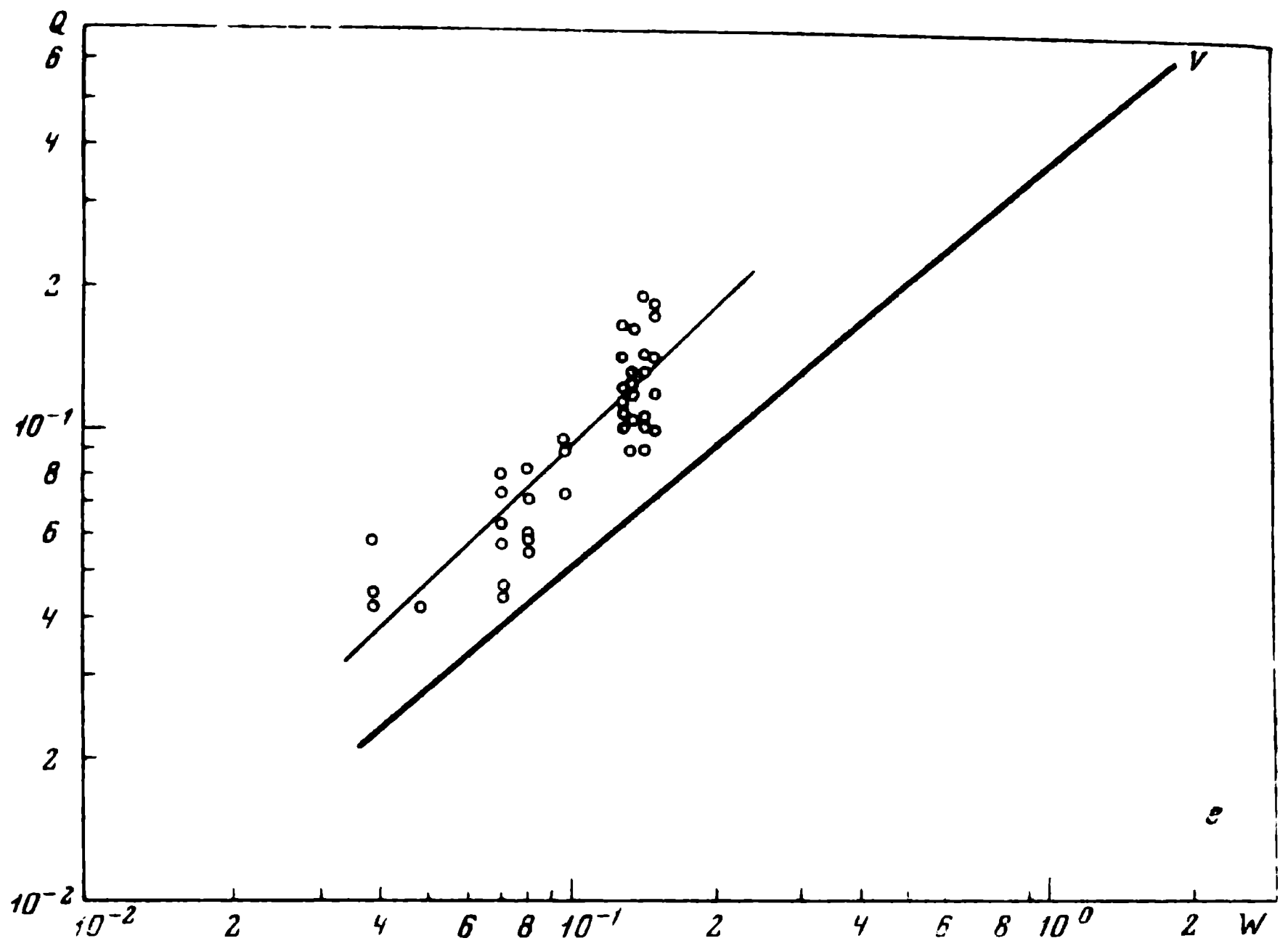


Регрессии обмена (Q , мл O_2 /экз.час) на вес (W , г) у молоди тропических рыб

a — Myctophidae (4 вида), *б* — Coryphaenidae (*Coryphaena equisetis*); *в* — Carangidae (*Naucrates ductor*); *г* — Dactylopteridae (*Dactylopterus volitans*); *д* — Nomelidae (*Noméus* sp.); *е* — Ballistidae (*Ballistes* sp.); *ж* — Mugilidae (*Mugil* sp.). Регрессия *V* построена по уравнению Г. Г. Винберга (1956) $Q = 0,221 \cdot W^{0,75}$ для рыб умеренных широт без поправки на температуру

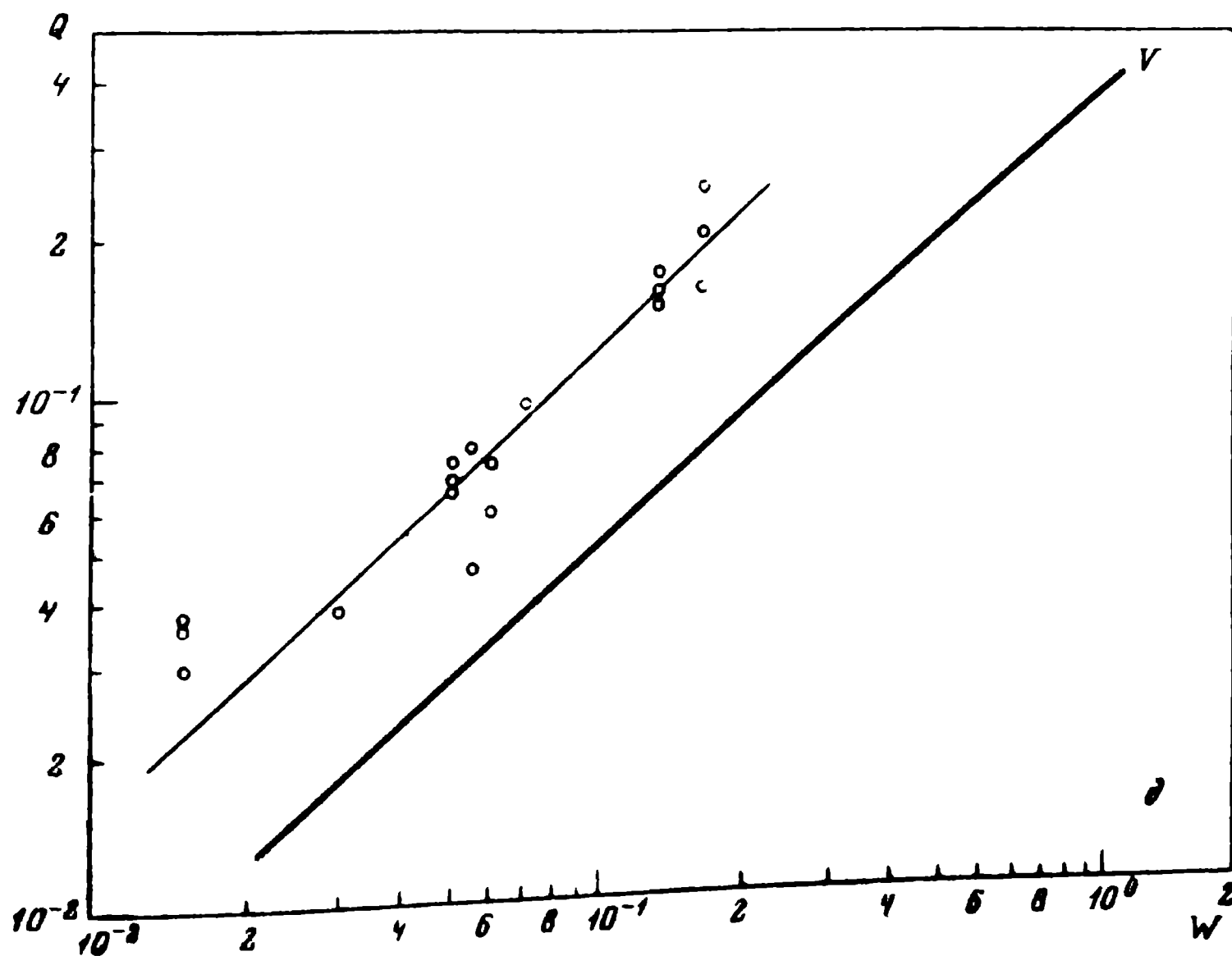


Продолжение рисунка



ОБСУЖДЕНИЕ

Большие колебания величины потребления кислорода и непостоянство показателя k даже в пределах одного вида делает неправомерным попытки (Липская, 1971) выделения экологических групп рыб по различиям в величине этого показателя. Полученные Н. Я. Липской значения k для пелагических ($0,812 \pm 0,014$), придонных ($0,830 \pm 0,028$) и прибрежно-пелагических ($0,891 \pm 0,053$) рыб различаются несущественно. Искать причину экологических различий в обмене организмов разных видов следует, основываясь на величинах активного обмена (Сущеня, 1972), и данные, полученные в замкнутых сосудах, для этих целей, естественно, использовать трудно (Долинин, 1973). Тем не менее, какое-то представление о связях между величинами основного обмена и экологией животного получить можно. В частности, обращает на себя внимание, что интенсивность обмена номусов и лоцманов — планктоноядных рыб, не совершающих суточных вертикальных миграций, заметно выше, чем у миктофид, рыб также планктоноядных, но регулярно поднимающихся по ночам к поверхности. Возможно, эта разница объясняется тем, что номусы и лоцманы, как и корифены, показавшие в наших опытах наибольшие величины обмена, — типично эпипелагические рыбы (Парин, 1968), тогда как светящиеся анчоусы — генетически мезопелагические рыбы. Один из наиболее обычных путей адаптации к условиям существования в глубинах океана — прогрессивно увеличивающееся с возрастом глубины обитания оводнение тканей, замена богатых белком и метаболически активных тканей оводненным студенистым межклеточным веществом и жировыми резервами, что существенно снижает метаболизм и, следовательно, пищевые потребности (Виноградов, 1968; Marshall, 1965). Соответственно этому, при увеличении глубины обитания рыб значительно снижается содержание в их теле белка и возра-



Окончание рисунка

стает количество воды (Childress, Nygaard, 1973). «Приповерхностные» миктофиды стоят в этом отношении несколько особняком, так как калорийность их тела значительно выше, чем у типичных мезопелагических рыб (Childress, Nygaard, 1973), но это результат накопления в теле большого количества жира, метаболическая же активность их относительно низка, что согласуется с нашими наблюдениями.

Выражаю благодарность Ю. А. Рудякову за помощь при обработке материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева К. Д. 1973. Скорость обмена у молоди некоторых средиземноморских рыб.— Гидробиол. журн., 9, № 3.
- Виленкин Б. Я. 1966. Об элементах энергетического баланса рака-отшельника *Diogenes varians* Costa и их экологической значимости. Физиология морских животных. М., «Наука».
- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, Изд-во Бел. гос. ун-та.
- Виноградов М. Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., «Наука».
- Долинин В. А. 1973. Теоретические аспекты экспериментального изучения газообмена у рыб.— Вопр. ихтиол., 13, № 2.
- Дольник В. Р. 1968. Энергетический обмен и эволюция животных.— Усп. соврем. биол., 66, № 2.
- Константинов А. С. 1973. Интенсивность дыхания и биологическая продуктивность водных животных. Трофология водных животных. М., «Наука».
- Липская Н. Я. 1971. Интенсивность обмена у тропических рыб.— Отчет о работах в 50-м рейсе нис «Витязь», 15.I — 16.VII 1971 г., т. 2. Ин-т океанологии АН СССР.
- Мусаева Э. И., Витек З. 1975. Дыхание планктонных животных экваториальной части Тихого океана. Наст. сб.
- Парин Н. В. 1968. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М., «Наука».
- Снедекор Д. У. 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М., Сельхозгиз.
- Суцения Л. М. 1972. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, Изд-во «Наукова думка».
- Чскунова В. И. 1974. Скорость и уровень обмена у рыб разных экологических групп.— Вопр. ихтиол., 14, № 2.
- Childress J. J., Nygaard M. N. 1973. The chemical composition of midwater fishes as a function of depth of occurrence off Southern California.— Deep-Sea Res., 20, 12.
- Duncan A., Klekowski R. Z. 1974. Parameters of an energy budget and their efficiencies.— Methods for ecological bioenergetics, IBP Handbook, № 24. Oxford.
- Edwards R. R., Blaxter J. S., Gopalan U. K., Mathew C. V. 1970. A comparison of standard oxygen consumption of temperate and tropical bottom-living marine fish.— Comp. Biochem. Physiol., 34, N 2.
- Kleiber M. 1961. The fire of life. An introduction to animal energetics. New York — London.
- Marshall N. B. 1966. The life of fishes. London.

RATE OF RESPIRATION OF THE FRY OF SOME TROPICAL FISHES

T. A. Gorelova

Summary

Respiration rates were measured in young fishes of the families Coryphaenidae, Dactylopteridae, Diodontidae, Balistidae, Carangidae, Mugilidae, Nomaеidae and Myctophidae. Oxygen consumption was determined polarographically. Parameters of the relations between respiration rate and body weight ($\lg Q = \lg a + k \lg W$) were computed. The rate of oxygen consumption was found to be several times higher than in fishes of temperate latitudes. Metabolism is most intensive in dolphins, rudder-fishes, and pilot-fishes and least intensive in lantern-fishes.

МИКРОРЕСПИРОМЕТР ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ОБМЕНА МИКРОЗООПЛАНКТОНА В УСЛОВИЯХ МОРСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ

Р. З. Клековски

Измерение метаболизма микрзоопланктона — один из существенных и одновременно самых трудных моментов биоэнергетических исследований пелагических сообществ в полевых условиях. Для определения метаболизма относительно крупных планктонных организмов в таких условиях с успехом применялся классический метод респирометрии в замкнутых сосудах с определением потребленного кислорода по Винклеру. Применение этого метода, однако, становится затруднительным при определении метаболизма мелких животных весом $\leq 0,5$ мг. В этом случае требуется проводить измерения сразу на большом количестве животных, а отловить их за достаточно короткое время часто бывает весьма затруднительно.

Существует несколько методов микрореспирометрии, основанных на газометрии (обзор: Glick, 1961). Однако все они связаны со сложной аппаратурой, применение которой, к тому же, в условиях качки затруднено. Кроме того, они не приспособлены для изучения метаболизма одиночных животных. Только метод картезианских поплавков (Lindestrom-Lang, 1937) в модификации Цойтена (Zeuthen, 1950, 1953) нашел широкое применение в экологической биоэнергетике (Клековски, 1971, 1974). Однако и этот метод не может применяться на судне, так как существенным моментом работы аппарата является его полная неподвижность.

Для исследований микрзоопланктона в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» был сконструирован специальный микрореспирометр. Мы заимствовали от картезианских поплавков форму респирометрического сосуда, аналогичную ампулярному поплавку Цойтена (1950), а также способ его заполнения. Существенным моментом нашего респирометра является то, что респирометрический сосуд закреплен неподвижно и не является «поплавком» в прямом смысле этого слова, так как не парит свободно в флотационной жидкости. Благодаря этому он не чувствителен к качке.

Описанный респирометр является газометрическим манометрическим аппаратом с постоянным объемом газа во время опыта. Этот объем газа находится в респирометрическом сосуде при постоянной температуре. В сосуд помещается подопытное животное с небольшим количеством воды и добавляется раствор NaOH, служащий для поглощения выдыхаемой животным углекислоты. Респирометрический сосуд соединен с остальной частью газометрической системы тонким капилляром, в котором находится пузырек воздуха. Перед началом каждого опыта пузырек приводится в стандартное положение при помощи регулятора давления в газометрической системе аппарата. Для измерения давления в системе служит вертикальный жидкостный двухколенный манометр

ОПИСАНИЕ АППАРАТА

Аппарат (рис. 1) состоит из водяной бани, в которую помещается 12 респирометрических камер (1), микрореспирометрического катетометра (2), манометра (3), ультратермостата (4) и холодильного устройства, рабочий элемент которого находится в ультратермостате. В водяной бане (12) циркулирует вода из термостата (15), которую качает насос (16) через шланги (17, 18). Температура в бане поддерживается с точностью $\pm 0,05^\circ$ в интервалах $+10^\circ$ — $+40^\circ$ при помощи охлаждающего элемента (20) и грелки (19); температура контролируется контактным термометром (21). Во время работ в рейсе аппарат находился в помещении с кондиционированным воздухом, температура оставалась постоянной в границах $\pm 1^\circ$.

В водяной бане помещены 12 камер (9), наполненных до половины 0,1 N раствором NaOH с добавлением нескольких капель детергента. Баня вращается вокруг стержня (13), так что любая из 12 камер может быть установлена в поле зрения манометрического катетометра (24) на фоне белого экрана (23) и освещена лампой (22). Каждая камера закрывается стеклянной пробкой со шлифом (4), уплотненной смазкой Рамсея с добавкой каучука. Внутри пробки проходит капилляр, соединяющий через резиновый шланг $\varnothing = 3\text{--}5$ мм внутреннюю часть камеры с распределителем (7), который в свою очередь соединен с одним из колен (8) манометра (25). Каждая пробка имеет в нижней части держатель (2), в котором закрепляется респирометрический сосуд (1). Манометр (25) двухколенный (внутренний диаметр колен около 2 мм) с общей шкалой, имеет устройство для изменения уровня жидкости в коленях: резиновая трубка большого диаметра (32) с макро- и микрорегулятором давления (27, 28). Длина шкалы манометра 180 см, деления нанесены в мм.

Манометр заполнен наполовину жидкостью Броди (10 000 мм столба жидкости Броди = 1 атм). В сосуде (26) находится запас жидкости Броди. Одно из колен (33) соединено с камерами респирометра, другое (34) — с находящимся в ультратермостате компенсационным сосудом (35), наполненным воздухом. Компенсационный сосуд делает систему независимой от изменения атмосферного давления.

Респирометрический сосуд (рис. 2) имеет форму ампулярного цойтеповского поплавка (Zeuthen, 1950). Верхний его конец (1) закрыт воском специального состава или запаян. Ниже находится капля воды с подопытным животным (2), выше и ниже которой находятся пузырьки воздуха (3), объем которых измеряется по окончании эксперимента. Нижняя часть заполнена 0,1 N раствором NaOH (4), адсорбирующим выдыхаемую исследуемым организмом CO_2 . Нижняя часть сосуда вытянута в длинный узкий капилляр (5). Недалеко от конца капилляра находится индикаторный пузырек воздуха (6), удержание которого на постоянном расстоянии l от конца капилляра обеспечивает постоянство объема воздуха в поплавке в момент измерения.

Одним из наиболее важных моментов методики является подбор подходящего диаметра капилляра (5) в той его части, в которой находится индикаторный пузырек воздуха. Диаметр этого капилляра, особенно в респирометрических сосудах небольшого объема V , должен быть не больше 0,1—0,2 мм, так как от этого зависит чувствительность прибора. Только личный опыт экспериментатора показывает нижнюю границу внутреннего диаметра капилляра, при котором он еще достаточно механически прочен, а капиллярные силы не затрудняют движение пузырька

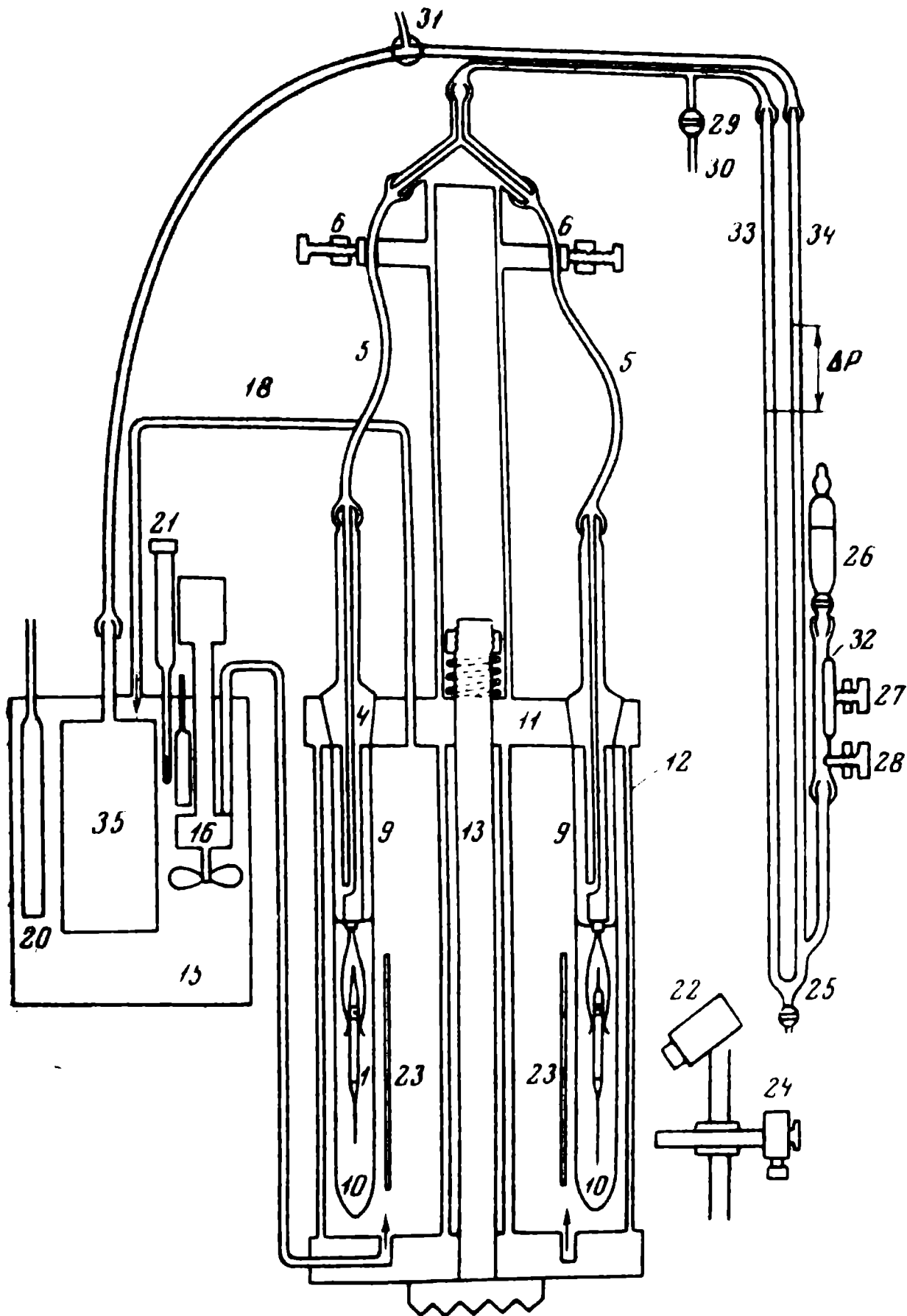


Рис. 1. Схема микрореспирометра

Объяснения в тексте

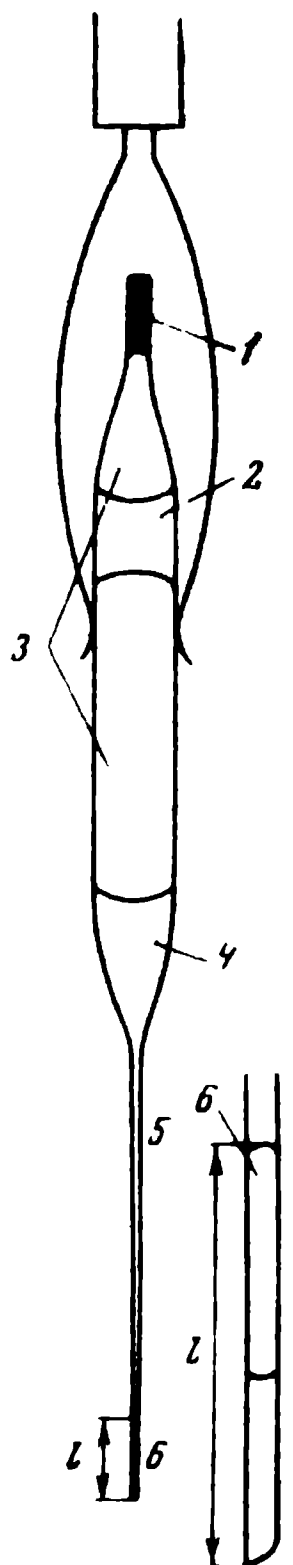


Рис. 2. Микрореспирометрический сосуд

Респирометрический сосуд изготавливается в пламени микрогорелки из боросиликатного стекла, диаметр сосуда (0,3—4 мм) зависит от величины подопытного животного. Способ изготовления и наполнения мелких сосудов описан Цойтенем (1950). Для наполнения респирометрических сосудов диаметром 1,5—4 мм, предназначенных для более крупных животных, мы использовали специальный способ. Готовый к измерению респирометрический сосуд помещается в лапки зажима. Индикаторный пузырек загоняется в капилляр следующим образом: надо слегка подогреть пальцами респирометрический сосуд, тогда часть щелочи выливается из тонкого капилляра, последующее охлаждение влечет за собой втягивание пузырька воздуха в капилляр. После этого респирометрический сосуд помещается в камеру. Эта часть методики представляется наиболее трудной, так как после соединения камеры с манометром должны выполняться следующие условия пузы-

рек воздуха должен иметь длину 1—2 мм, его нижний мениск должен отстоять от нижнего конца капилляра не менее чем на 1—2 мм, а верхний мениск должен быть в поле зрения микрометра в катетометре при установке конца капилляра на нулевое деление (длина шкалы катетометра 8 мм). Слишком длинный пузырек воздуха может быть уменьшен осторожным изменением давления в камере при помощи манометра, выпускаям наружу части пузырька и сбрасыванием лишнего объема воздуха легким постукиванием пальцем по верхней части стеклянной пробки, закрывающей камеру. Установка пузырька в капилляре затрудняется, если температура в помещении равна или выше температуры в водяной бане. Несмотря на кажущуюся трудность этих операций, небольшая практика позволяет достаточно быстро овладеть ими.

Последовательность действий при измерениях.

1. Устанавливается нужная температура в системе.
2. Все зажимы (рис. 1, 6) и кран (29) открываются. Кран (31) открывается на несколько секунд для выравнивания давления в компенсационном сосуде, после чего соединение с атмосферой перекрывается.
3. Один из зажимов (6), например от камеры № 1, открывается, соответствующая пробка (4) вынимается, в лапки зажима (2) вставляется респирометрический сосуд; в капилляр сосуда вводится пузырек воздуха. Пробка вновь вставляется в камеру, респирометрический сосуд должен быть полностью погружен в раствор NaOH.
4. Установить катетометр в таком положении, при котором нижний край капилляра респирометрического сосуда совпадал с делением «0» на шкале микрометра: в протоколе эксперимента отмечается, какая часть конца капилляра (если он неровный) установлена на нулевую отметку.
5. Кран (29) закрывается, уровень жидкости Броди меняется регуляторами давления манометра (27, 28) так, чтобы давление в камере и в респирометрическом сосуде уравнилось, верхний мениск пузырька воздуха в капилляре устанавливается на ближайшем делении шкалы микрометра (необходимо помнить, что изображение капилляра в окуляре катетометра обратное). В протоколе регистрируется номер камеры, время отсчета с точностью до 1 мин, деление шкалы, на которое был установлен мениск пузырька воздуха, и положение уровня жидкости Броди в обоих коленах манометра с точностью $\pm 0,5$ мм. Разница давлений в обоих коленах манометра не должна превышать 50 мм. После отсчета зажим (6) закрывается.
6. Открывается зажим (6) следующей камеры и кран (29), следующий респирометрический сосуд вставляется в лапки зажима, и вся операция проводится в описанной выше последовательности.
7. После того, как все 12 респирометрических сосудов будут помещены в соответствующие камеры, мы возвращаемся к первому и устанавливаем ноль шкалы катетометра на конец капилляра в том же положении, что при первом отсчете.

Кран (29) открывается, уровень жидкости Броди в правом колене манометра приводится приблизительно в то же положение, что при первом отсчете для этой камеры. Одновременно устанавливаем уровень жидкости Броди в обоих коленах с той же разницей давления ΔP , как в предыдущем отсчете. Это достигается, если одновременно манипулировать регулятором 27, а ртом осторожно менять давление в шланге 30. В нужный момент кран 29 закрыть. После этого открываем зажим 6 и регуляторами 27, 28 устанавливаем мениск пузырька воздуха в отме-

ченное для этой камеры положение шкалы микрометра. Перед этим необходимо несколько раз подвигать пузырек воздуха в капилляре. Затем делается отсчет ΔP в манометре, и все операции повторяются.

Для каждого респирометрического сосуда (камеры) проводится 5—6 измерений ΔP , что занимает 3—4 часа. После окончания измерений респирометрические сосуды поочередно вынимаются из камер. Под биноклем измеряются размеры животного для последующих расчетов веса его тела. Измеряется также объем воды в сосуде.

Объем воздуха в респирометрическом сосуде измеряется следующим способом. Тонкий капилляр обламывается до начала расширения, при этом сосуд держат под водой в чашке Петри капилляром вверх и надрезают капилляр корундовым острием. Воздух не должен выпускаться из сосуда. Концом капилляра прокалывают мембрану из парафильма, закрывающую широкое отверстие наполненной водой пипетки. Другой конец сосуда под водой вводится в отверстие заполненной водой конусообразной трубки, и весь воздух из респирометрического сосуда выпускается в калиброванную тормозную пипетку, где и определяется его объем V_g . Изготовление и применение тормозных пипеток см. Klekowski, 1971.

Для каждого респирометрического сосуда строится график изменения ΔP времени, затем определяется среднее изменение $\Delta P/\text{час}$ для каждого респирометра (подробнее см. Klekowski, 1971, 1974).

Потребление кислорода животным в каждом респирометре рассчитывается по формуле

$$\Delta V_g = \frac{V_g \cdot \Delta P}{10\,000} \cdot \frac{273}{T},$$

где ΔV_g — среднее потребление O_2 мл/час, V_g — объем воздуха в респирометрическом сосуде, $\frac{273}{T}$ — коэффициент приведения результатов эксперимента к 0° .

В каждой серии измерений следует в одну — две камеры поместить контрольные респирометры без животного. Изменения ΔP в контроле должны быть невелики по сравнению с изменениями ΔP в респирометрах с животными. При направленных изменениях ΔP в контроле следует внести поправки для расчетов ΔP в экспериментальных камерах.

Качка судна вызывает ритмичное движение жидкости Броди в манометре и соответствующие колебания индикаторного пузырька воздуха в капилляре, особенно при больших V_g . В таком случае необходимо определить среднее положение уровня жидкости и пузырька.

Модификация респирометра, которая использовалась при работе в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов», позволяет определять интенсивность обмена животных с сырым весом от 10^{-3} мг (мелкие науплии и инфузории) до 0,5 мг (взрослые Тетона и др. *Sorperoda*) и потребление кислорода в пределах 0,0001—0,5 мкл/час · экз.

ЛИТЕРАТУРА

- Glick D. 1961. Quantitative chemical techniques of histo- and cytochemistry, vol. 1. New York, London.
- Klekowski R. Z. 1971. Cartesian diver microrespirometry for aquatic animals.— Pol. Arch. Hydrobiol., 18, N 1.
- Klekowski R. Z. 1974. Cartesian divers microrespirometry for terrestrial animals.— Methods of ecological bioenergetics, ed by W. Grodzinski, R. Z. Klekowski, A. Duncan). IBP Handbook, N 24. Oxford.
- Linderstrom-Lang K. 1937. Principle of Cartesian diver applied to gasometric technique.— Nature, 140.
- Zeuthen E. 1950. Cartesian diver respirometer.— Biol. Bull., 98, N 2.
- Zeuthen E. 1953. Growth as related to the cell cycle in single-cell structures of *Tetrahymena pyriformis*.— J. Embryol. Exptl. Morphol., 1.

A MICRORESPIROMETER FOR SHIPBOARD MEASUREMENTS OF THE RATE OF METABOLISM IN ZOOPLANKTON

R. Z. Klekovski

Summary

A manometric gasometric respirometer with constant gas volume was developed for measuring the rates of respiration in small animals with a weight ranging from 10^{-5} mg (small nauplii, infusorians) to 0,5 mg (copepods) at rates of oxygen consumption varying from 10^{-4} to $5 \cdot 10^{-1}$ mcl/h per animal. The unit includes 12 respirometric cells with respirometric vessels constructed after the type of Cartesian floats, but securely fixed against rocking. A description is given of the unit and the working technique.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА МИКРОЗООПЛАНКТОНА

Р. З. Клековски, И. В. Кукина, Н. И. Туманцева

Литературные данные об интенсивности обмена морского микрозоопланктона крайне малочисленны, так как существующие методики определения потребленного кислорода — химический (по Винклеру) или электрохимический (полярнографический) способ — хорошо разработаны только для животных весом более 0,5—1 мг.

Целью наших исследований было измерение интенсивности обмена морских планктонных животных весом менее 0,5 мг, в особенности науплиев *Sopropoda*, данные о метаболизме которых в литературе отсутствуют.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Измерение интенсивности обмена производилось с помощью газометрического манометрического микрореспирометра постоянного объема, который позволяет определять потребление кислорода в диапазоне 0,0001—0,5 мкл/экз·час животными весом 0,00001—0,5 мг (сырой вес). Опыты проводились на одиночных животных. Описание прибора и методики см. Клековски, 1975. В экспериментах использовали обычно только что пойманных животных. На полигонах материал собирался малой планктонной сетью с поверхности, в основном, в утреннее время (7—9 час). Науплиев концентрировали из 20 л поверхностной воды методом обратной фильтрации через нейлоновый газ с отверстиями 15 мк. В одной серии использовались животные, собранные сетью ДЖОМ в слое 0—50 м (10 особей), в двух сериях — животные, жившие несколько суток в лаборатории.

В большинстве случаев (90%) животные рассаживались в респирометрические сосуды в течение 2—3 часов после поимки, иногда они 6 часов выдерживались в лаборатории (от поимки утром до второй серии опытов), что не влияло на потребление ими кислорода. В каждой серии производилось измерение потребления кислорода 10—11 особями. В начале и конце опыта регистрировали активность животного. Объем воды в поплавке подбирался таким образом, чтобы животное могло плавать, не касаясь стенок сосуда антеннами. Количество потребленного кислорода составляло в большинстве случаев менее 5% от наличного, лишь в редких случаях немного выше 10%. Опыты проводились при температуре, отклонявшейся от температуры *in situ* не более, чем на 0,1

Вес взрослых рачков, копеподитов и науплиев определяли по номограммам Численко (1968)

Сырой вес животных пересчитывался на калорийность с помощью коэффициентов пересчета, любезно предоставленных Э. А. Шушкиной, кроме того некоторые данные получены во время рейса.

Всего выполнено 406 измерений, в том числе 66 — во время перехода через Атлантику от мыса Кап-Блан до Карибского моря, 285 — на экваториальных полигонах, 55 — на Перуанском апвеллинге (только науп-

лиальные стадии), 253 измерения были сделаны на взрослых особях и копеподитах, 122 — на науплиях. Большинство измерений (96%) на взрослых и копеподитах было проведено при температуре 20—27°.

Следует отметить, что в связи с ограничением подвижности животного в респирометрах данные по интенсивности обмена, измеренного этим методом, не превышают величин стандартного обмена (Fry, 1957) и возможно приближаются к обычному метаболизму (routine metabolism), по терминологии Фрая. Только самые мелкие формы науплиев могли сохранять нормальный характер движения в респирометре, однако и у них наблюдалась скованность движений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 1 приведен список исследованных нами животных, сгруппированных в зависимости от характера питания в группы: хищные, фитофаги, всеядные. Результаты экспериментальных работ отряда пищевых цепей (Петипа и др., 1975) показали некоторые отличия способа питания животных от общепринятого: *Oithona* на I—IV полигонах потребляла преимущественно бактерии вместо животного корма, два вида *Clausocalanus* избирали бактерии и животный корм вместо растительного. Для видов остальных родов тип питания остался таким, каким он представлялся раньше.

Как уже отмечалось, 96% опытов производилось при температуре 20—27°, которую мы рассматривали как характерную для тропической зоны. Чтобы сравнить наши данные с литературными, мы вводим в результаты температурную поправку и приводим измерения интенсивности метаболизма к 20° (Сущенко, 1972). Измерения метаболизма у видов разных родов дали большой разброс точек. Точки, полученные для взрослых копепод разных родов и науплиев не укладываются в общую регрессию типа $Q=a \cdot W^k$. Для животных каждого рода мы рассчитали средний вес тела в величинах калорийности W и средние суточные траты на метаболизм T в процентах от веса тела (табл. 1). Траты на обмен при

Таблица 1

Результаты измерений дыхания копепод и зависимость трат на обмен T , мкал/экз·сут, от сырого веса W , мкал, при температуре *in situ* (20—27°) и после приведения к температуре 20°

Род	Тип питания	Число опытов	Температура <i>in situ</i>			Температура 20°		
			W	T	$T/W, \%$	W	T	$T/W, \%$
<i>Oithona</i>	X	30	8,8	2,1	24,0	8,5	1,6	19,2
<i>Euchaeta</i>	X	12	114,4	29,7	26,0	114,4	21,3	18,6
<i>Candacia</i>	X	18	104,1	11,6	11,1	104,1	8,4	8,1
<i>Oncaea</i>	X	45	35,3	2,4	6,8	33,3	1,8	5,5
<i>Corycaeus</i>	X	54	31,1	3,3	10,6	30,6	2,4	7,8
<i>Clausocalanus</i>	Ф	13	78,7	27,0	34,3	78,7	22,0	28,0
<i>Culocalanus</i>	Ф	17	52,8	7,0	13,4	52,8	5,7	10,8
<i>Paracalanus</i>	Ф	29	21,7	6,7	30,9	21,7	5,4	24,7
<i>Acartia</i>	Ф	13	28,8	6,3	22,0	28,8	4,8	14,7
<i>Temora</i>	В	13	267,6	33,6	12,5	267,6	29,7	11,1
<i>Nauplius</i>	Ф	244	—	—	—	(2,9)	(0,5)	16,8

Условные обозначения. X — хищники, Ф — фитофаги, В — всеядные формы.

температуре 20—27° у *Candacia*, *Oncdea*, *Corycaeus* составили 10—20%, у *Oithona*, *Euchaeta*, *Clausocalanus*, *Paracalanus* 25—30%. Для сравнения полученных нами результатов с литературными данными по интенсивности обмена тропических *Copepoda* были рассчитаны регрессии $T = aW^b$ для науплиев, копепоидов и взрослых *Copepoda* при температурах 20° и *in situ* (табл. 2, рис. 1).

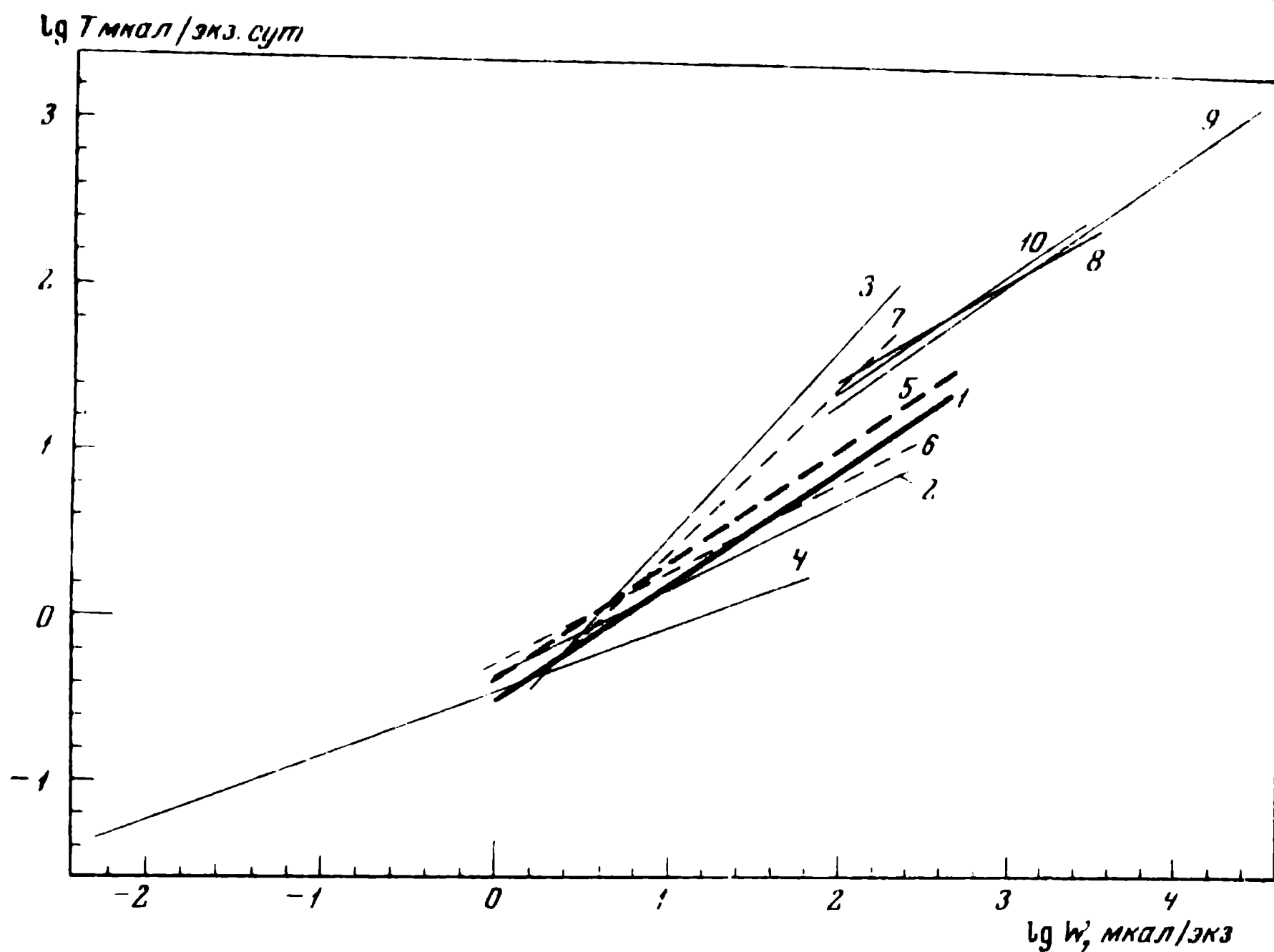
Таблица 2

Коэффициенты регрессий трат на обмен T , мкал/экз·сут, на сырой вес w , мкал, для копепоид разных возрастов и экологических групп, рассчитанные для формулы $T = aw^b$ при температуре *in situ* (20—27°) и после приведения к температуре 20°

Группа	Температура, °C	Число опытов	Пределы колебаний веса	a	$b \pm \sigma_b$	№ регрессии на рис. 1	Источник данных
Все копепоиды (взрослые + копепоидиты)	20	253	1,05—450	0,302	$0,722 \pm 0,078$	1	Наши данные
Хищники	20	168	1,05—270	0,421	$0,535 \pm 0,098$	2	То же
Фитофаги	20	72	1,7—225	0,217	$0,957 \pm 0,132$	3	»
Науплии	20	122	0,005—6,5	0,357	$0,409 \pm 0,061$	4	»
Все копепоиды (взрослые + копепоидиты)	20—27	244	1,05—450	0,408	$0,713 \pm 0,084$	5	»
Хищники	20—27	159	1,05—270	0,515	$0,559 \pm 0,111$	6	»
Фитофаги	20—27	72	1,7—225	0,303	$0,933 \pm 0,131$	7	»
Копепоиды (13 видов)	27	252	—	1,127	0,697	8	Шушкина, Павлова, 1973
Все ракообразные	20	2284	—	0,60	$0,759 \pm 0,003$	9	Сушеня, 1972
Крупные копепоиды (Calanoida)	20	190	120—2400	0,667	$0,704 \pm 0,097$	10	Мусаева, Витек, 1975

Как видно, введение температурной поправки отражается лишь на величине коэффициента a , в то время как показатели степени остаются практически неизменными (0,722—0,713). Ошибки коэффициента регрессии также очень близки (0,078—0,084). Но если бы интенсивность обмена подопытных животных зависела от температуры в такой степени, как это следует из формулы Л. М. Сушени (1972), то приведение результатов к одной температуре значительно уменьшало бы ошибку коэффициента регрессии. Малое различие коэффициентов наводит на мысль, что в том интервале температуры (20—27°), где проводилось большинство наших измерений, интенсивность обмена *Copepoda* является относительно независимой от температуры. Вопрос о том, находится ли плато на кривой зависимости обмена от температуры в том ее интервале, при котором данный вид обитает в природе, уже давно является предметом дискуссий (Строганов, 1956, 1962; Винберг, 1956; Dunlap, Klekowski, 1974).

Как видно на рис. 1 линии регрессии для копепоидов и взрослых копепоид как при температуре *in situ*, так и приведенные к 20°, проходят ниже линий регрессии для тропических *Calanoida* при 27° (по данным Э. А. Шушкиной, Е. В. Павловой, 1973) и при 20° (по данным Э. И. Мусаевой и З. Витека, 1975), как и линии для всех ракообразных (Сушеня,



Зависимость суточных трат на обмен (T) от калорийности тела (W) для копепод

1—4, 9, 10 — данные приведены к 20° по формуле Л. М. Сущенко (1972); 5—8 — данные при температуре *in situ* (20 — 27°); 1, 5 — все копеподиты и взрослые копеподы; 2, 6 — хищники; 3, 7 — фитофаги; 4 — науплии; 8 — копеподы при 27° (Шушкяна, Павлова, 1973); 9 — все ракообразные при 20° (Сущенко, 1972); 10 — крупные копеподы при 20° (Мусаева, Витек, 1975)

1972), но линии регрессии для фитофагов в верхних отрезках проходят выше упомянутых регрессий. С другой стороны, регрессии для хищников лежат значительно ниже общих регрессий, не говоря уже о регрессиях для фитофагов.

По данным Т. С. Петипа (Петипа и др., 1975) в исследованных нами водах экваториального апвеллинга растительный корм был весьма обилен по сравнению с животной пищей, так что некоторые виды *Sopropoda*, в иных условиях питающиеся как типичные хищники, здесь меняют тип питания и потребляют преимущественно растительный корм. Если эта причина объясняет низкое положение наших линий регрессий, это значит, что хищники, питающиеся (на I—IV полигонах) несвойственным им растительным кормом, имеют более низкий метаболизм, чем фитофаги, которые в этих условиях имеют обильный, привычный и легко доступный корм. Такой вывод следует, естественно, рассматривать как предварительную гипотезу.

Совершенно неожиданным оказалось положение регрессии для науплиев. Она имеет низкий показатель степени k , что обуславливает резкое превышение метаболизма науплиев, рассчитанного как процент от калорийности животного, над метаболизмом взрослых копепод, если бы те имели столь же малый индивидуальный вес. Положение регрессии для науплиев является особенным и не представляет собой экстраполяции ни одной из регрессий для Crustacea.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб Минск, Изд-во Бел. гос. ун-та.
- Клековски Р. З. 1975. Микрореспирометр для определения интенсивности обмена микрозоопланктона в условиях морской экспедиции. Наст. сб.
- Мусаева Э. И., Витек З. 1975. Дыхание планктонных животных экваториальной части Тихого океана. Наст. сб.
- Петипа Т. С., Монаков А. В., Сорокин Ю. И., Волощина Г. В., Кукина И. В. 1975. Баланс вещества и энергии у веслоногих раков (Copepoda) в зоне тропических апвеллингов. Наст. сб.
- Сущенко Л. М. 1972. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, «Наукова думка».
- Строганов Н. С. 1956. Физиологическая приспособляемость рыб к температуре среды М., Изд-во АН СССР.
- Строганов Н. С. 1962. Экологическая физиология рыб. Изд-во Моск. гос. ун-та.
- Численко Л. Л. 1968. Номограммы для определения веса водных животных по размерам и форме тела. Л., «Наука».
- Шушкина Э. А., Павлова Е. В. 1973. Скорость обмена и продуцирование зоопланктона в экваториальной части Тихого океана.— Океанология, 13, № 2.
- Duncan A., Klekowski R. Z. 1974. In: Methods of ecological bioenergetics, ed. by W. Grodzinski, R. Z. Klekowski, A. Duncan. IBP Handbook, N 24, Oxford.
- Fry F. E. J. 1957. The aquatic respiration of fish.— The physiology of fishes, vol. I. New York.

METABOLISM RATES IN MICROZOOPLANKTON

R. Z. Klekovski, I. V. Kukina, N. I. Tumantseva

Summary

405 measurements of metabolism rates in nauplii, copepodites stages and adult copepods mainly from the surface water were carried out in the tropical Atlantic and Eastern Pacific, using a gasometric manometric microrespirometer. Regression coefficients for relations between metabolism rates and body weight were calculated in caloric units for temperatures in situ (20 to 27°C) and reduced to 20°C. The obtained data permit to conclude that within the range of 20–27°C the rates of metabolism in copepods do not depend on temperature. The respiration rates of herbivorous copepods in the Eastern Equatorial Pacific are close to those of all copepods in the tropical Western Pacific, and of crustaceans in general, while predatory copepods are characterized by significantly lower metabolism rates. It seems possible that in the equatorial upwelling area, extremely rich in phytoplankton, predatory copepods forcibly subsist on plant food and this may account for their less intensive metabolism. The position of the line of regression of metabolism rates and body weight in nauplii differs greatly from its position in copepodites and adult copepods.

ОЦЕНКА ПРОДУКТИВНОСТИ ЗООПЛАНКТОНА В ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА И В ПЕРУАНСКОМ АПВЕЛЛИНГЕ

Э. А. Шушкина, Ю. Я. Кисляков

Оценка интенсивности продуцирования водных животных — одна из наиболее сложных проблем, возникающих при исследовании закономерностей функционирования пелагических экосистем и биологической продуктивности водоемов. Попытки подойти к решению этой проблемы применительно к тропическому зоопланктону были предприняты в 44 и 50-м биологических рейсах нис «Витязь» на основе сочетания эксперимента *in situ* в 100-литровых батометрах с радиоуглеродным методом (Шушкина, 1971). Однако, оба рейса проходили в олиготрофных районах западной части Тихого океана с низкими величинами биомассы зоопланктона ($40\text{—}50\text{ мг/м}^3$), в результате собранный материал был невелик, а выводы — предварительные.

При изучении пелагических экосистем в зоне экваториального и перуанского апвеллингов Тихого океана, где биомасса зоопланктона была достаточно высокой (от 30 до 1200 мг/м^3), удалось получить более достоверный материал по величинам P/B -коэффициентов зоопланктона.

В этих исследованиях был использован метод эксперимента *in situ* с применением радиоактивного углерода в сочетании с математическим моделированием процессов, происходящих в изолированной в батометре части планктонного сообщества (Шушкина и др., 1974). По этим экспериментам можно определить суточные P/B -коэффициенты животных разных трофических, размерных и систематических групп, оценить степень использования вносимого меченого фитопланктона животными разных трофических групп и величины среднесуточных рационов, исследовать трофические связи между подопытными животными. Результаты дают возможность оценить долю планктонных животных разных трофических, размерных и систематических групп в общем процессе продуцирования зоопланктона и рассчитать так называемую «чистую» продукцию зоопланктона, т. е. ту часть суммарной (валовой) продукции отдельных животных, которая может быть использована животными высших трофических уровней, в частности рыбами. Полученные результаты, как можно надеяться, позволят приложить измерения и расчеты, выполненные для изолированного планктонного сообщества, к естественному сообществу с учетом его вертикальной, видовой, трофической структуры и факторов окружающей среды.

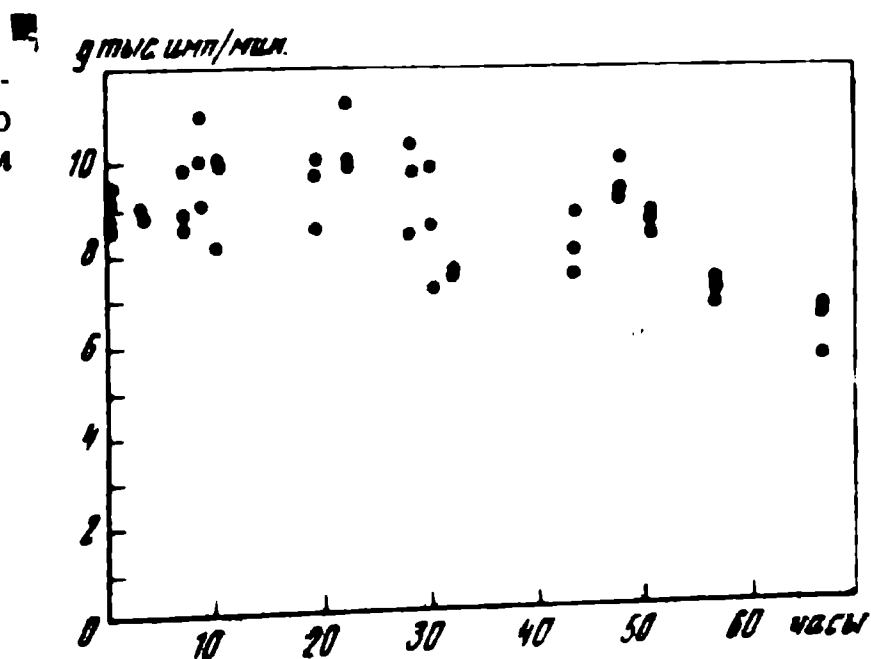
МЕТОДИКА

Постановка опытов *in situ*.

На пяти полигонах 17-го рейса нис «Академик Курчатов» было поставлено 10 опытов *in situ* в 140-литровых батометрах из оргстекла.

Чтобы не учитывать размножение вносимого и естественного фитопланктона и тем самым упростить математическую модель, батометры экспонировали в темное время суток. Перед постановкой опытов выполнялось зондирование температуры и биолуминесцентного поля, определялся слой максимальной концентрации планктона и в этом слое батометром отбиралась проба воды. В пробу вносили известное количество меченой по C^{14} смеси культур водорослей, средние размеры клеток которой были близки к средним размерам клеток естественного фитопланктона. Культуры водорослей выращивались Л. А. Ланской, ею же измерялась концентрация и средние размеры клеток. Удельную радиоактивность вносимого в батометр меченого фитопланктона определял Ю. И. Сорокин. Как показали специальные измерения, величина радиоактивности меченого корма практически не меняется за время экспозиции — 10—11 час (рис. 1). Перед добавлением меченых водорослей из батометра отбиралась проба воды (10 л) для определения концентрации естественного фитопланктона, бактериопланктона, простейших и продукции бактерий. Эти анализы были выполнены Ю. И. Сорокиным и И. Н. Сухановой. Батометры экспонировались на глубине взятия проб. Условия постановки опытов приведены в табл. 1. После экспозиции содержимое батометра фильтровалось через газ № 76, задерживающий весь зоопланктон, кроме простейших и единичных мелких науплиев. Животных с сита отмывали от радиоактивной среды, разбирали по видам или трофическим группам, определяли их численность (N), размеры (l), сырой вес (w по таблицам Л. Л. Численко), калорийные эквиваленты (w_0) (Шушкина, Соколова, 1972). Радиоактивность животных (g) измеряли на пересчетной установке.

Рис. 1. Изменение радиоактивности культур водорослей по времени (тыс. имп/мин на 50 мл взвеси)



Построение модели. На основе анализа удельной радиоактивности (g/w) подопытных животных, строения ротового аппарата, литературных материалов и результатов, полученных в рейсе Т. С. Петипа, была построена схема основных трофических связей в исследуемом планктонном сообществе. Было выделено 11 трофических и систематических групп планктонных организмов. В экспериментах не представилось возможности проводить измерения для животных по видам вследствие большого видового разнообразия и невысоких концентраций отдельных видов. Поэтому все измерения выполнены в лучшем случае на уровне рода. К низшим звеньям трофической цепи относятся меченые — вносимые (p^*) и естественные, попавшие в батометр с пробой воды (p) — водоросли, дисперсные и агрегированные бактерии (b), простейшие (a).

Таблица 1

Условия постановки опытов in situ в 140-литровых батометрах с применением C¹⁴

Номер подлота. Дата	№ опыта	Горм. зонт, м	Температура воды, °C	Виды водорослей в добавляемой смеси	Внесено водорослей			Анализы в батометре (на 1 м³)								
					мг/м³ (сырой вес)	кал/м³	тыс. имп/кал	Фито-планктон	Бактерии		Простейшие			Макрозоопланктов		
									В, кал	Р/В за сутки	N, млн. экз	ш, мкал	В, кал	В, кал	Доля фитофагов, %	Усвоено водорослей, тыс. имп/кал
I	1	19	20	<i>Gymnodinium lanskaya</i>	807	564	632	307	98	0,4	254	0,19	43	332	60	0,54
17 I 1974	2	30	18	<i>Peridinium trochoideum</i>	807	564		271	205	0,5	362	0,11	40	356	53	0,68
II	3	35	22	<i>Gymnodinium kowalewskyi</i>	478	341	77	6,6	57	0,5	84	0,26	22	40	58	0,93
24 I	4	35	22		239	167		8,5	53	0,4	15	1,33	20	48	74	1,16
III	5	60	22	<i>Gymnodinium kowalewskyi</i>	200	140		11,3	54	0,6	124	0,18	22	17	63	3,83
30 I	6	30	24	<i>Thalassiosira</i> sp.	200	140	113	23,1	31	0,5	285	0,12	34	18	52	1,56
IV	7	40	24	<i>Gymnodinium kowalewskyi</i>	304	213		6,0	45	1,2	87	0,33	29	33	32	2,04
6 II	8	30	24	<i>Thalassiosira</i> sp.	152	106	53	4,9	48	0,8	64	0,34	22	42	32	0,60
V	9	18	21	<i>Chaetoceros socialis</i>	620	434	70	198	310	2,7	84	0,31	26	321	41	1,82
2 III	10	30	18	<i>Gymnodinium kowalewskyi</i>	620	434		8,3	205	2,2	126	0,30	33	322	39	1,18
				<i>Chaetoceros socialis</i>												

Таблица 2

Биомасса (В, кал/м³), удельная радиоактивность (g/В, имп/кал·мин) и интенсивность обмена (Т/ш, % за сутки) для разных трофических групп зоопланктона в опытах in situ

Номер опыта	Фитофаги				Эврифаги				Хищники							
	мелкие		крупные		мелкие		крупные		средние				крупные			
	В	g/В	Т/ш	Т/ш	В	g/В	Т/ш	Т/ш	В	g/В	Т/ш	Т/ш	В	g/В	Т/ш	Т/ш
1	42	794	29	37	57	903	20	25	40	53	15	53	53	34	3,3	
2	20	1514	41	40	33	1239	19	26	62	171	2,6	171	1,5	2900	27	
7	2,0	6016	49	49	18	369	9	32	1,5	383	1,9	383	3,0	149	41	
8	1,0	7902	62	50	11	224	15	27	4,2	23	26	23	0,5	2286	30	
9	70	11946	51	200	119	699	21	26	12,4	140	17	140	43	130	15	
10	43	5717	51	18	55	88	18	5,6	67	42	13	42	32	11	23	

Планктонные животные были распределены по шести группам. Группу мелких фитофагов (m) — животных размером менее 1,0—1,5 мм, питающихся преимущественно фитопланктоном и бактериями, составляли науплии веслоногих, копеподиты и взрослые особи копепод *Paracalanus*, *Acrocalanus*, *Calocalanus*, *Clausocalanus*, а также тонкие фильтраторы *Appendicularia* и *Doliolum*.

Группа крупных фитофагов (f) включала каляноид размером свыше 1,5 мм, питающихся, в основном, фитопланктоном, бактериями, простейшими и мелкими науплиями: *Eucalanus*, *Neocalanus*, *Nannocalanus*, *Undinula*, *Calanus australis*.

К группе эврифагов (v) относили копепод *Acartia*, *Temora*, *Centropages*, *Scolecithrix* и эвфаузиид — животных, питающихся смешанной пищей. Циклопоиды (*Oithona*, *Oncaea*, *Corycaeus* и *Microsetella*) составляли группу мелких хищников (s_1), потребляющих, в основном, простейших и других мелких животных. Хищные каляноиды (*Euchaeta*) входили в группу среднеразмерных хищников (s_2). Группа крупноразмерных хищников (s_3) состояла из сагитт, полихет, сифонофор, гипернид и личинок рыб. Из выделенных групп животных составлялись элементы модели: m , f , v , s_1 , s_2 , s_3 . В зависимости от состава и обилия зоопланктона на каждом полигоне и в каждом опыте элемент m , например, мог состоять из науплиев (опыты 1—8) или из науплиев, копеподитов и взрослых особей мелких каляноид (опыты 9, 10). Схема трофических связей между перечисленными группами организмов и коэффициенты избирательности пищи (I_i) были определены на основе данных Т. С. Петипа и некоторых литературных материалов. Бактерии и водоросли в модели характеризуются общей биомассой, а состояние остальных групп животных описывается их численностью — N_i и средним весом особи — w_i .

Как и в предыдущем сообщении (Шушкина и др., 1974) было принято, что изменение веса $\left(\frac{dw}{dt}\right)$ животных каждой последующей i -ой группы определяется его рационом R_i , тратами на обмен T_i и степенью усвоения пищи U_i^{-1} :

$$\frac{dw_i}{dt} = U_i^{-1} R_i - T_i \quad (1)$$

Величина U_i^{-1} была принята равной 0,6 для фитофагов и эврифагов и 0,7 — для хищников. Суммарный рацион R_i животных i -ой группы складывается из n частных рационов r_{ij} , составленных из биомасс выедаемых им животных j -ой группы:

$$R_i = k_i \sum_{j=1}^n r_{ij} \cdot C_j,$$

где k_i — коэффициент пропорциональности, характеризующий поправку на интенсивность питания животных, определяемую по результатам моделирования (Шушкина и др., 1974); C_j — калорийность пищи. Для фитопланктона, бактерий и простейших величина C_j была принята равной 0,7 кал/мг сырого веса; для планктонных животных эта величина определена, исходя из калорийных эквивалентов веса тела (Шушкина, Соколова, 1972) и сырого веса, определенного по таблицам Л. Л. Численко.

Частные рационы в каждый момент времени определялись исходя из уравнения, выведенного В. В. Меншуткиным на основании эксперимен-

тальных данных В. С. Ивлева, с учетом избирательности питания животных — I_i .

$$r_{ij} = R_i^m \cdot \frac{I_j B_j}{\sum_{\eta=1}^n I_{\eta} B_{\eta}} \cdot \left(1 - e^{-\frac{\xi \cdot I_j \cdot B_j}{\sum_i R_i^m}} \right),$$

где B_j — биомасса j -ой группы, выедаемая животными i -ой группы, $\sum_{\eta=1}^n I_{\eta} B_{\eta}$ — общая биомасса животных, выедаемая животными i -ой группы, ξ — постоянный коэффициент, близкий к 1 (Меншуткин, 1971).

Величина максимального рациона определена по соотношению (1), принимая, что минимальная величина усвояемости пищи — U^{-1} близка к 0,4 (при избытке пищи), а максимальное значение K_2 , по которому определялась величина усвоенной пищи через известное значение T , равно 0,7 для интенсивно растущих животных, 0,6 — для популяций с преобладанием молодежи и 0,5 — для смешанных популяций.

Траты на обмен — T_i связаны с весом животного w_i известной функциональной зависимостью:

$$T_i = a \cdot w_i^k,$$

где a и k — постоянные коэффициенты, определенные Э. И. Мусаевой в этом рейсе (Мусаева, Витек, 1975), и нами в 44 и 50-м рейсах «Витязя» (Шушкина, Павлова, 1973). Величины T/w приведены в табл. 2.

В модели принимается, что естественная смертность всех элементов изолированной в батометре части экосистемы отсутствует, и численность животных изменяется только за счет их выедания. В этом случае скорость изменения численности зависит от той доли, которую составляют эти животные в рационе:

$$\frac{dN_i}{dt} = - \sum_{s=1}^m \frac{r_{si}(t)}{w_i(t)}, \quad (2)$$

где r_{si} — потребление организмов i -ой группы животными s -ой группы, m — число групп животных, питающихся организмами i -ой группы.

Для водорослей и бактерий изменение биомассы B_j характеризуется P/B — коэффициентом и скоростью выедания:

$$\frac{dB_j}{dt} = P/B \cdot B_j(t) - \sum_{s=1}^d N_s(t) \cdot r_{sj}(t), \quad (3)$$

где N_s — численность животных в группе s , поедающих организмы j -ой группы; r_{sj} — выедание организмов группы j животными группы s ; d — количество групп животных, питающихся организмами j -ой группы. Поскольку экспозиция батометров осуществлялась в ночные часы, в модели было принято для водорослей $P/B=0$; среднесуточный P/B -коэффициент для бактерий был определен Ю. И. Сорокиным отдельно для каждого опыта (см. табл. 1).

Решение системы уравнений при заданных параметрах и известных начальных условиях (численность и вес особей всех элементов в начале экспозиции) дает возможность определить изменение во времени биомассы исследуемых групп животных, а следовательно и их продукцию за время экспозиции. Однако попытки оценить начальное состояние

рассматриваемых элементов в батометре не увенчались успехом. В результате анализа содержимого батометра после экспозиции получены лишь сведения о конечном состоянии большинства элементов изолированной в батометре части сообщества. Реализуя описанную модель (уравнения 1—3) на ЭВМ, можно рассчитать состояние экосистемы, соответствующее наблюдаемому в батометре после экспозиции, и тем самым определить для данного случая искомые параметры (k_i) и переменные (N_i, B_i) уравнений 1—3. Но для этого пришлось бы перебирать большое число вариантов величины параметра k_i и начальных значений переменных. При этом возникает большая вероятность неоднозначного решения задачи. Для устранения такой неопределенности в модели использовали данные по распределению радиоуглеродной метки среди животных различных групп. Уравнение, описывающее изменение радиоактивности g_i животных i -ой группы может быть получено из уравнения (1), в котором в рационе и тратах на обмен учитывается удельная радиоактивность животного (G_i) и организмов, служащих ему пищей (G_j):

$$\frac{dg}{dt} = U_i^{-1} \sum_{j=1}^n r_{ij}(t) G_j(t) - G_i(t) \cdot T_i(t). \quad (4)$$

Удельная радиоактивность каждого животного i -ой группы может быть определена, если известна его абсолютная радиоактивность g_i и средний вес w_i :

$$G_i(t) = \frac{g_i(t)}{w_i(t)}.$$

Совместное решение системы уравнений 1—4, помимо численности и среднего веса особей семи выделенных групп животных, позволяет определить удельную радиоактивность организмов как функцию времени.

Использование данных по удельной радиоактивности животных в качестве контроля значительно сужает область выбора начальных значений, соответствующих наблюдаемому конечному состоянию изолированной в батометре части сообщества, однако число перебираемых вариантов параметров и начальных значений переменных остается большим. С целью его уменьшения предлагается, используя данные о конечном состоянии системы (вес, численность, радиоактивность элементов в конце экспозиции), рассчитать начальное ее состояние. Для этого надо поменять знаки в правых частях приведенных уравнений. В этом случае перебираемыми переменными служат конечные значения биомассы организмов низших трофических уровней (p^*, p, b, a) и параметры k_i, I_i , характеризующие поправку на интенсивность питания животных и избирательность пищи. О достоверности параметров модели можно судить по близости удельной радиоактивности животных в начале экспозиции к нулевому уровню, а биомассы радиоактивных водорослей — к их биомассе, внесенной в батометр в начале экспозиции. При расчетах была выбрана следующая последовательность перебора: первоначально приблизительно оценивалось конечное значение биомассы организмов низшего трофического уровня (критерием правильности служила близость начальной биомассы радиоактивных водорослей, рассчитанной на модели, к ее величине, внесенной в батометр), а затем подбирались коэффициенты k_i . Критерием правильности расчетов служила близость к нулевому уровню (с точностью 5%) удельной радиоактивности животных.

Поскольку в относительно малопродуктивных районах II—IV полигонов не удалось получить достаточно материала, чтобы измерить радио-

активность всех групп зоопланктона, основные эксперименты с математической моделью выполнены для 1—2—20 опытов I полигона и 9—10—20 опытов V полигона. Для сравнения результатов, полученных в эвтрофных и олиготрофных водах, были выполнены эксперименты с математическими моделями изолированных планктонных сообществ на IV полигоне (опыты 7—8).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ концентрации зоопланктона, попадавшего в батометр при постановке опытов, показал, что общая биомасса зоопланктона, выраженная в кал/м^3 , была практически одинакова на I экваториальном полигоне и на последней станции (ст. 1470) перуанского (V) полигона: 320—350 кал/м^3 (табл. 1). Биомасса зоопланктона в слое максимума на II и IV полигонах была на порядок ниже — около 40 кал/м^3 . Самая низкая биомасса зоопланктона в слое максимума наблюдалась на III полигоне — 18 кал/м^3 (табл. 1).

Около половины биомассы зоопланктона во всех опытах составляли хищники. Такое же соотношение между биомассой фитофагов и хищников наблюдалось на всех экваториальных полигонах в слое 0—200 м по материалам сетных сборов.

Биомасса фитопланктона и бактерий на I и V полигонах также была существенно выше, чем на II—IV полигонах, в то время как биомасса простейших (данные Ю. И. Сорокина и Н. Н. Туманцевой) на всех полигонах была практически одинакова. Доля усваиваемого зоопланктоном радиоуглерода увеличивается по мере обеднения вод на экваториальном разрезе от I к IV полигону.

Распределение радиоактивной метки (g/w) среди животных разных трофических и систематических групп показано на рис. 2—3. Анализ этих данных позволяет предположить, что мелкие фитофаги используют меченый корм в большей степени (или находятся в трофической цепи ближе к фитопланктону), чем крупные, а мелкие хищники (Cyclopoidea) — в большей степени, чем хищники средних и крупных размеров. Веслоногие из группы эврифагов (Centropages, Acartia, Temora) имеют примерно такую же удельную радиоактивность, как крупные фитофаги. По-видимому, есть смысл объединять этих животных в одной группе. Среди Cyclopoidea *Oithona* и *Microsetella* набирали во всех опытах гораздо более высокую метку, чем *Oncaea* и тем более *Corycaeus*. Последние имели величину метки такого же порядка, как более крупные хищники: *Euchaeta*, *Sagitta*, *Polychaeta* и личинки рыб (Scombridae и Mystrophidae). Тонкие фильтраторы (*Doliolum*, Appendicularia) использовали меченый фитопланктон в такой же степени, как мелкие фитофаги. Из Chaetognatha большая удельная радиоактивность наблюдалась у мелких сагитт типа *Sagitta bipunctata*, чем у более крупных типа *S. enflata*.

Следует подчеркнуть, что величина радиоактивной метки животных зависит, по-видимому, не только от их близости к фитопланктону в пищевой цепи, но и от размеров и возраста животного. Обычно чем мельче и моложе животное, тем интенсивнее оно дышит, растет, питается и набирает метку. Кроме того, не всем животным, очевидно, приходится по вкусу вносимый меченый корм. И если меченый мелкий фитопланктон неизбежно должны потреблять тонкие фильтраторы, как Appendicularia и *Doliolum*, то копеподы *Eucalanus*, *Nannocalanus*, *Undinula* вполне могут отказываться от предлагаемой им меченой пищи и потреблять более подходящий и выгодный для них корм. Поэтому, по величине радиоактивной метки можно судить, потребляет ли данное животное только предлагаемый ему корм, или фитопланктон в целом (при этом надо учи-

тывать возможность того, что животное иногда набирает метку не прямым путем, а поедая организмы, питающиеся меченым кормом). По результатам наших опытов можно предположить, что исследуемые животные слабо потребляли предлагаемый им меченый корм, так как они набирали гораздо меньшую метку, чем можно было бы ожидать.

Анализ распределения радиоактивной метки среди исследуемых животных позволил ввести некоторые изменения в коэффициенты избирательности пищи и показать, что, например, *Oithona* и *Microsetella* могут потреблять меченый фитопланктон, а *Eucalanus*, *Temora*, *Calanus aust-ralis*, *Centropages* могут в одинаковой мере потреблять предлагаемый им меченый корм и составляют единую трофическую группу.

На основе описанного выше материала были определены величины интенсивности продуцирования — среднесуточные P/V -коэффициенты — как с помощью математического моделирования, так и физиологическим методом (Винберг, 1968) при допущении, что K_2 для науплиев равно 0,65, для копеподитов и взрослых особей мелких (< 1 мм) видов — 0,6, для более крупных животных с преобладанием молоди в популяциях — 0,5 (табл. 3). Сравнение величин P/V , полученных двумя методами, показало в некоторых случаях довольно близкое совпадение, в других же — существенное различие. Следует помнить, что определение физиологическим методом позволяет оценить средние величины P/V -коэффициентов без учета конкретных условий в исследуемых планктонных сообществах. Примененный метод математического моделирования позволяет учитывать пищевые условия исследуемого зоопланктона, конкуренцию из-за пищи, выедание животными более высоких трофических уровней. Поэтому полученные этим методом P/V -коэффициенты можно считать более близкими к естественным при условии, что сама модель достаточно адекватно описывает структуру и закономерности функционирования изолированного планктонного сообщества.

Стоит отметить, что в этом же рейсе были предприняты попытки выращивать планктонных животных в лабораторных условиях и определить для них P/V -коэффициенты прямым методом. Используя в качестве корма детрит из отмерших планктонных животных, бактерий и простейших, развивающихся на этом детрите, удалось выращивать от яйца до взрослой стадии циклопид *Oncaea* и *Corycaeus*. Эти наблюдения позволили рассчитать, что среднесуточный P/V -коэффициент у этих мелких хищников составляет примерно 50—60%. Полученная величина близка к рассчитанной на модели и несколько выше определенной по физиологическому методу.

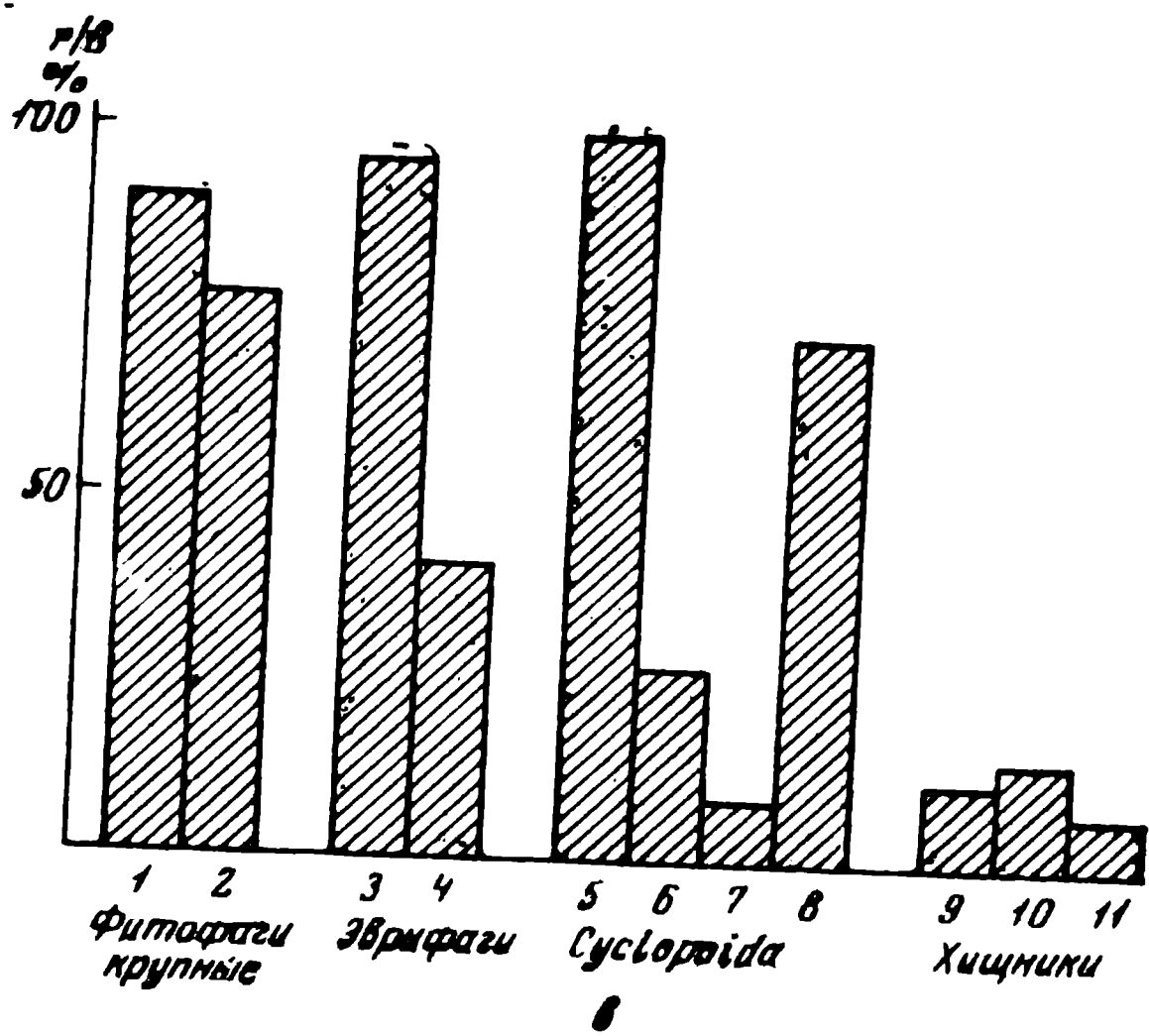
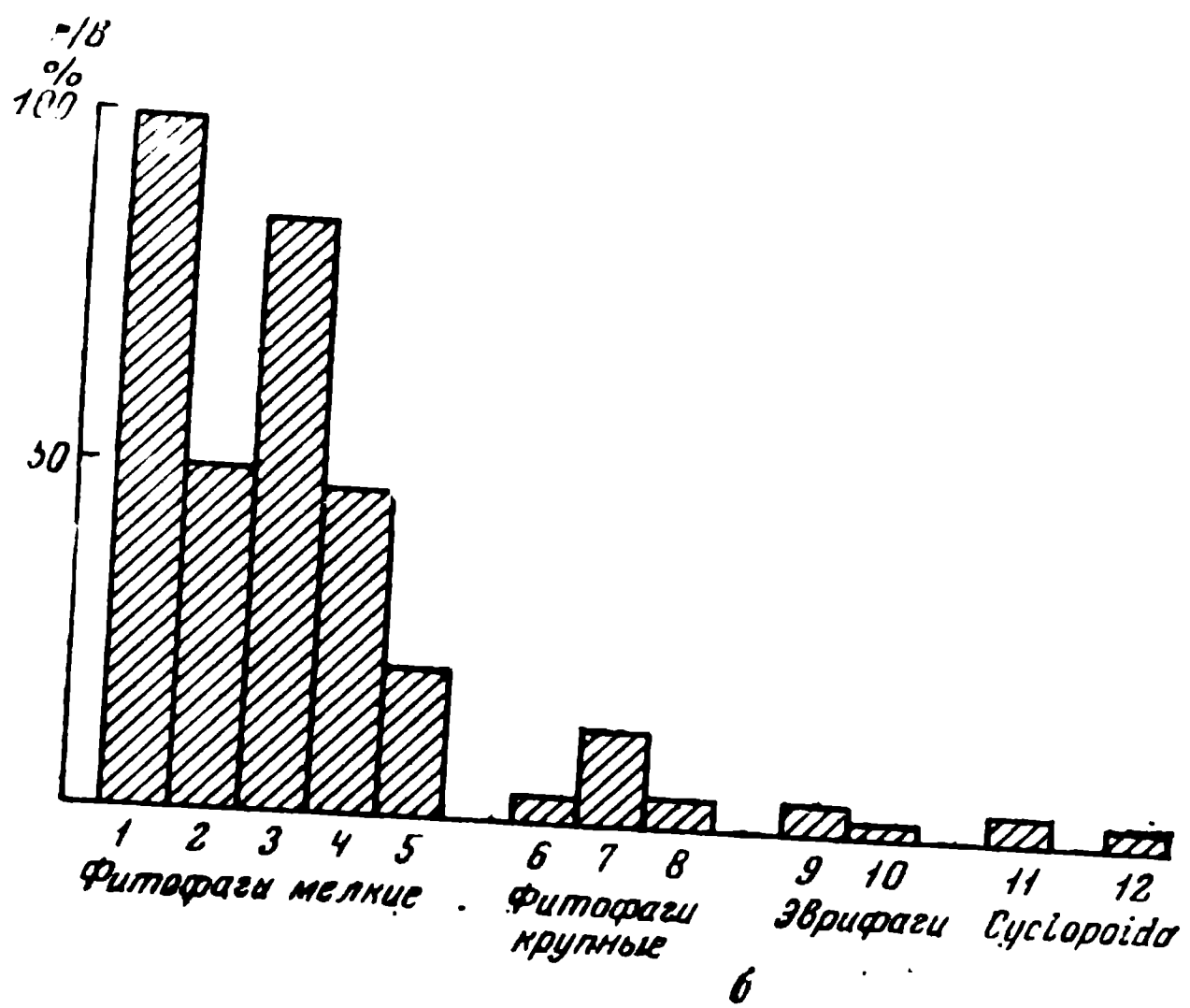
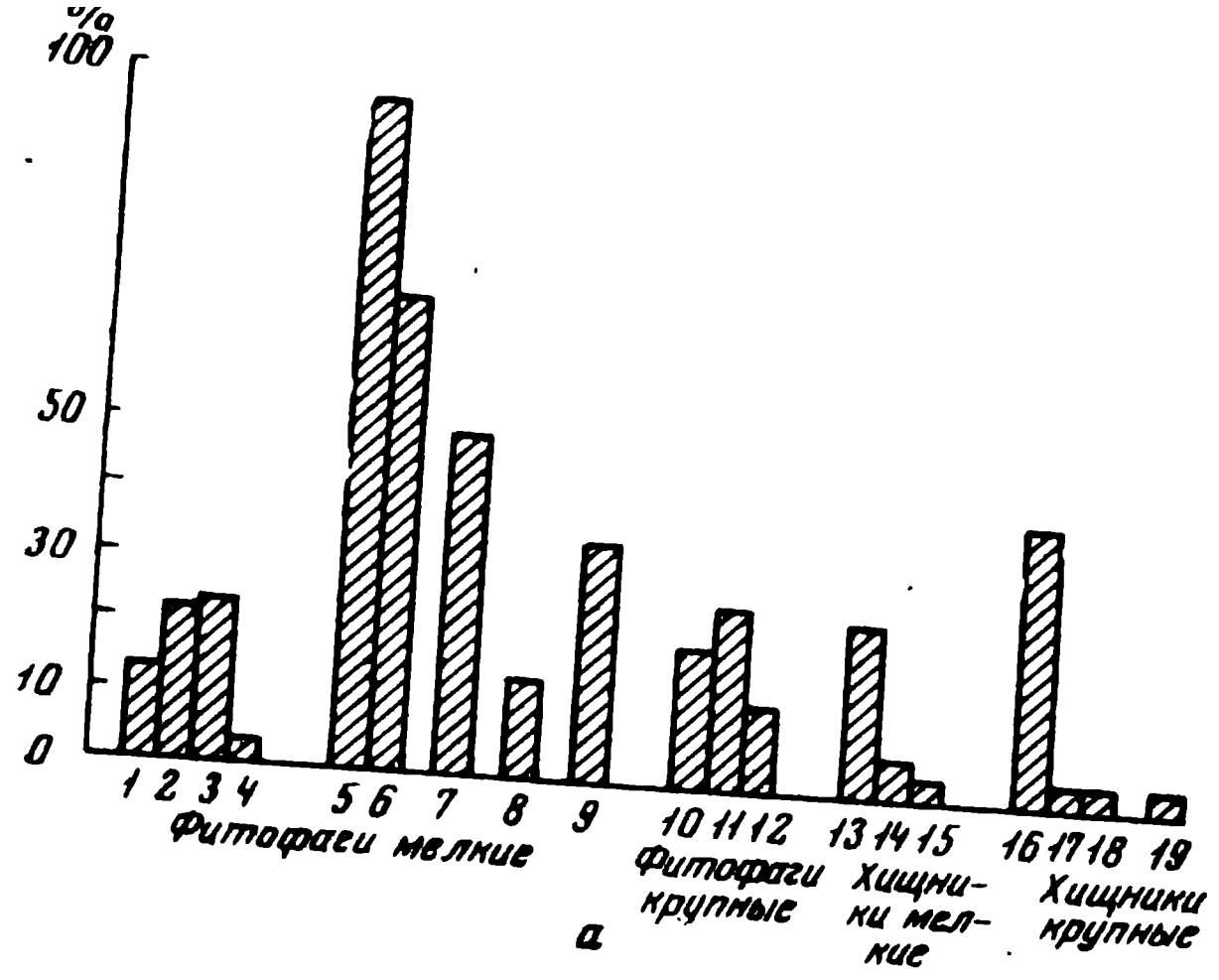
Представлялось интересным приближенно рассчитать чистую продукцию (P_0) зоопланктона, т. е. ту часть валовой продукции (ΣP_i) зоопланктона, которая может использоваться в качестве пищи животными высших трофических уровней, в частности рыбами (Шушкина, 1966).

Расчеты выполнены по отношению:

$$P_0 = \Sigma P_i - \kappa \Sigma R_j,$$

где ΣR_j — сумма рационов животных из разных трофических групп, питающихся зоопланктоном; κ — коэффициент, показывающий на сколько уменьшается величина ΣR_j за счет поедания хищниками друг друга (коэффициент каннибализма среди хищников). При расчетах величины $\kappa \Sigma R_j$ использовали коэффициенты избирательности пищи I_i . Коэффициент κ оказался примерно одинаков — 0,8.

Гораздо более низкие значения (удельной чистой продукции) получены в опытах Б на I и V полигонах связаны с тем, что опыты Б были поставлены на большей глубине, чем опыты А. Основная же доля био-



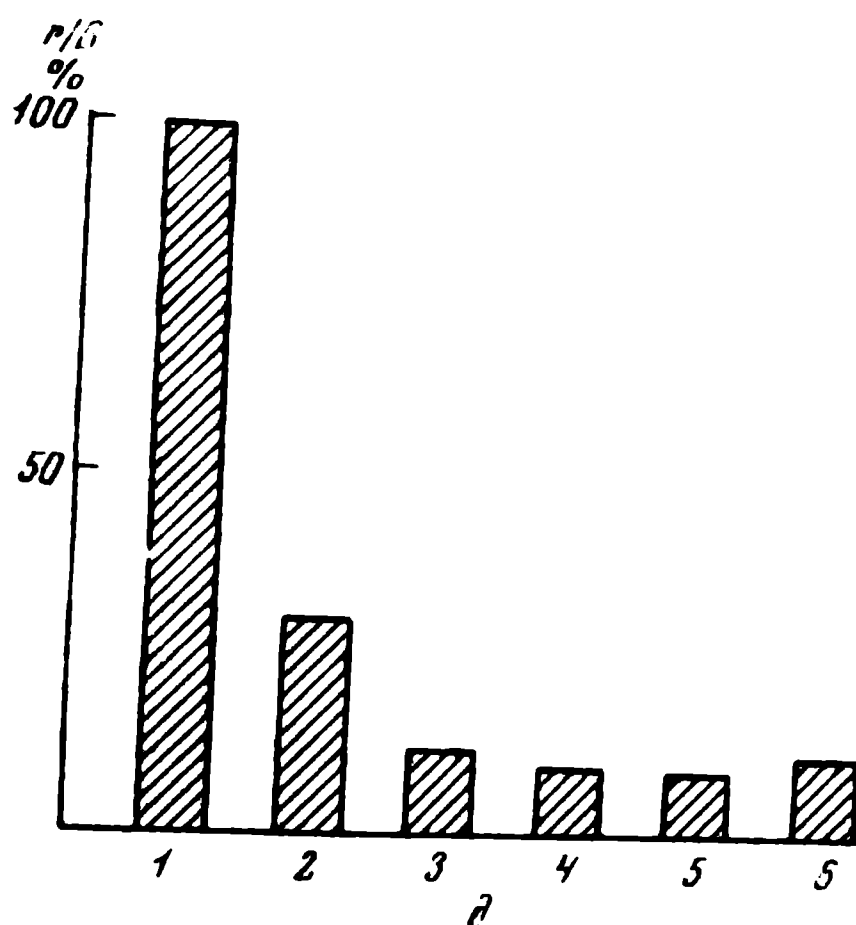
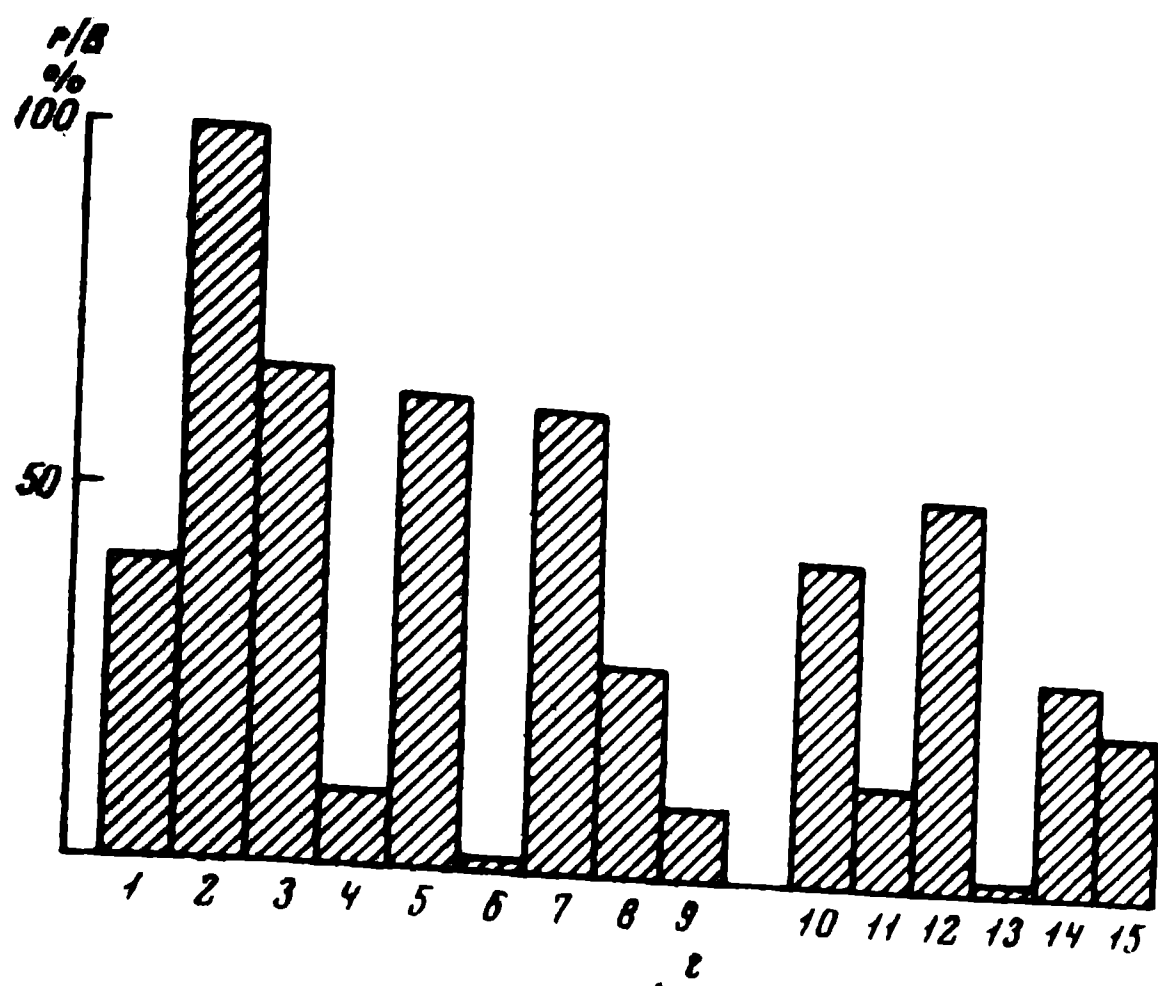


Рис. 2. Соотношение величин удельной активности у животных разных трофических, систематических и размерных групп (% от максимума) на I (а) и V (б—д) полигонах

а — опыты 1—2, б—в — опыт 9, г—д — опыт 10. а: 1—4 — науплии: 1 — I—III стадия, 2 — IV—V стадия, 3 — *Eucalanus*, 4 — Euphausiacea, 5—6 — копеподиты 5 — Calanidae, 6 — *Eucalanus*, 7—19 — взрослые; 7 — Calanidae, 8 — *Oikopleura*, 9 — *Doliolum*, 10 — *Eucalanus*, 11 — *Nannocalanus*, 12 — *Undinula*, 13 — *Oithona*, 14 — *Oncaea*, 15 — *Corycaeus*, 16 — Siphonophora, 17 — Chaetognatha, 18 — Polychaeta, 19 — *Euchaeta*; б: 1 — *Doliolum*, 2 — науплии, 3 — копеподиты, 4 — Calanidae мелкие, 5 — *Oikopleura*, 6 — *Nannocalanus*, 7 — *Calanus australis* копеподиты, 8 — то же, взрослые 9 — *Centropages*, 10 — Euphausiacea, 11 — *Oithona*, 12 — *Oncaea*; в: 1 — *Nannocalanus*, 2 — *Calanus australis*, 3 — *Centropages*, 4 — Euphausiacea, 5 — *Oithona*, 6 — *Oncaea*, 7 — *Corycaeus*, 8 — *Microsetella*, 9 — *Euchaeta*, 10 — Polychaeta, 11 — Chaetognatha; г: 1 — науплии *Oncaea*, 2 — копеподиты *Oncaea*, 3 — Calanoida мелкие, 4 — *Oikopleura*, 5 — *Doliolum*, 6 — Chaetognatha, 7 — *Calanus australis* копеподиты, 8 — то же, взрослые, 9 — *Eucalanus*, 10 — *Acartia*, 11 — *Centropages*, 12 — *Temora*, 13 — Euphausiacea, 14 — *Oithona*, 15 — *Microsetella*; д: 1 — Chaetognatha, 2 — Polychaeta, 3 — Hyperidae, 4 — Ostracoda, 5 — личинки Mysisidae, 6 — личинки Scombridae

Таблица 3

Результаты определения суточных *P/V*-коэффициентов для планктонных животных и чистой продукции зоопланктона (% за сутки)

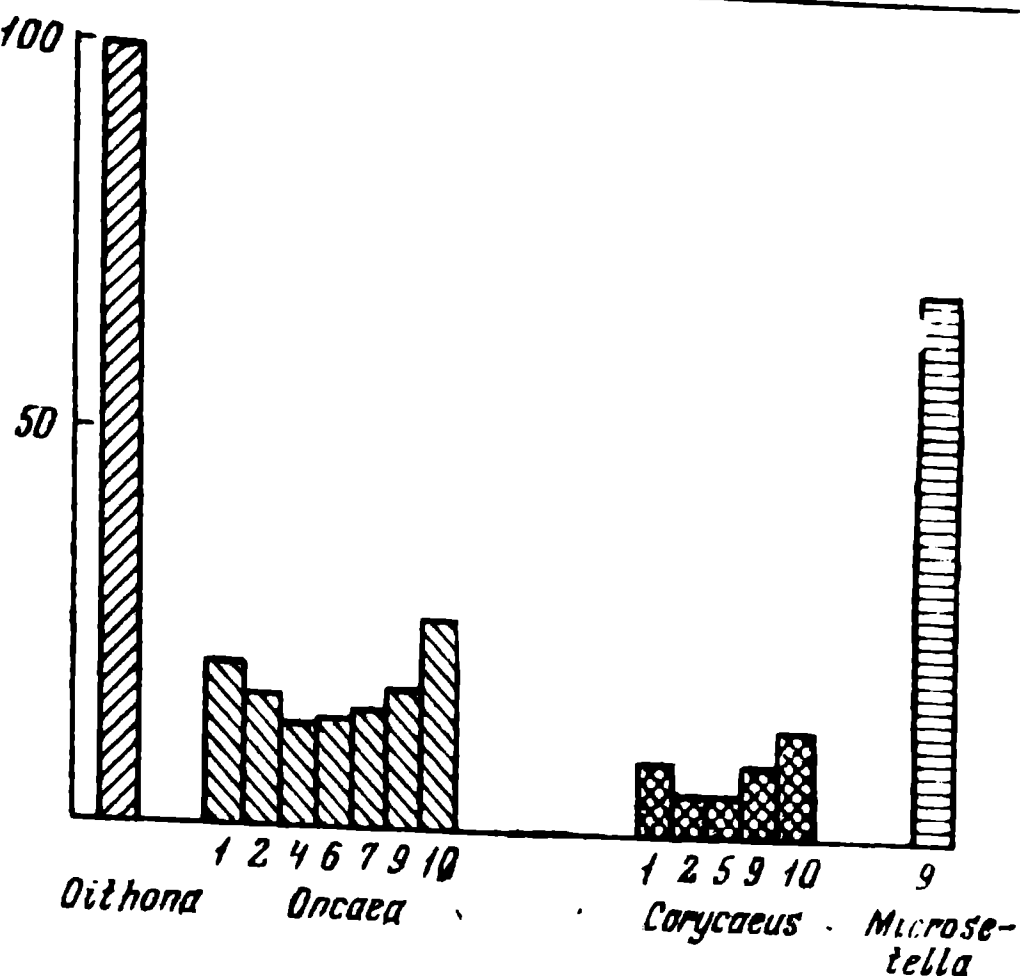
Номер полигона, его характеристика	Группа животных	Размеры <i>l</i> , мм		Вес тела, <i>W</i> мкг		<i>P/V</i> -коэффициент				Удельная чистая продукция зоопланктона <i>P₀/V</i>	
						физиологический метод		моделирование			
		А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
I, эвтрофные воды	Науплии	0,3	0,2	1,5	0,8	60	60	86	106	32	16
	Копеподиты и мелкие Calanoida	0,8	1,0	12,0	7,5	40	40	39	11		
	<i>Eucalanus</i> , <i>Acrocalanus</i>	2,7	2,5	157	176	20	20	51	60		
	<i>Oithona</i> , <i>Corycaeus</i>	0,8	0,9	5,0	4,0	38	40	65	64		
	Молодь Euphausiacea	5,0	—	520	—	22	—	64	—		
	Chaetognatha	15,0	13,0	1360	778	5	4	17	17		
	Siphonophora	—	7,6	—	200	—	30	—	43		
IV, олиготрофные воды	Науплии	0,2	0,18	0,6	0,4	100	75	102	175	—11	—4
	Копеподиты и мелкие Calanoida	0,6	0,6	3,7	3,5	50	50	24	83		
	Молодь Euphausiacea	3,0	—	782	—	14	—	28	—		
	<i>Scolecithrix</i>	—	2,5	—	474	—	15	—	30		
	<i>Oithona</i>	0,6	0,65	2,0	3,5	48	40	106	71		
	<i>Oncaea</i>	0,7	—	12,0	—	30	—	48	—		
	Chaetognatha	4,6	8,0	56	446	60	40	41	0		
V, эвтрофные воды Перу	Siphonophora	—	3,4	—	20	—	30	—	75	15	5
	Науплии, копеподиты и мелкие Calanoida	0,7	0,7	3,2	3,2	50	16	55	82		
	<i>Doliolum</i>	1,5	—	4,0	—	—	—	97	—		
	<i>Centropages</i>	1,8	—	116	—	20	—	36	—		
	<i>Calanus australis</i> (копеподиты)	—	2,0	—	265	—	18	—	27		
	<i>Microsetella</i>	0,7	—	4	—	40	—	98	—		
	<i>Oncaea</i>	0,9	—	18	—	25	—	35	—		
	<i>Oncaea</i> и <i>Oithona</i>	—	0,7	—	13	—	27	—	26		
	Молодь Euphausiacea	—	3,0	—	376	—	9	—	21		
	Polychaeta	1,5	3,0	45	129	25	20	39	46		
	Молодь рыб (<i>Scombridae</i> , <i>Myctophidae</i>)	—	5,5	—	1400	—	23	—	48		

Примечание. На каждом полигоне делалось по 2 опыта (А и Б). Номер опытов; I полигон — 1 и 2, IV — 7 и 8, V — 9 и 10.

массы всех живых элементов экосистемы на этих двух полигонах сосредоточена в самых верхних слоях, особенно много там мелких организмов с высокой интенсивностью продуцирования. Отрицательные величины *P₀/V*-коэффициентов в обоих опытах на IV полигоне могут означать, что зоопланктон, в котором необычно велика доля хищников (70% вместо обычных 30%), выедает сам себя в такой степени, что это приводит к резкому уменьшению биомассы.

Дальнейшая, более детальная обработка полученных результатов позволит оценить роль отдельных групп животных в общем процессе продуцирования зоопланктона и в планктонных сообществах вод разной степени трофности.

Рис. 3. Величины радиоактивной метки у мелких хищников (по всем опытам, цифры — номера опытов)



ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. (ред.) 1968. Методы определения продукции водных животных. Минск, «Вышэйшая школа».
- Меншуткин В. В. 1971. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. Л., «Наука».
- Мусаева Э. И., Витек З. 1975. Дыхание планктонных животных экваториальной части Тихого океана. Наст. сб.
- Петипа Т. С., Монаков А. В., Сорокин Ю. И., Волошина Г. В., Кукина И. В. 1975. Баланс вещества и энергии у веслоногих рачков (Copepoda) в экваториальных апвеллингах. Наст. сб.
- Шушкина Э. А. 1966. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер.— Гидробиол. журн., 2, № 1.
- Шушкина Э. А. 1971. Оценка продукции тропического зоопланктона.— Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука».
- Шушкина Э. А., Кисляков Ю. Я., Пастернак А. Ф. 1974. Совмещение радиоуглеродного метода с математическим моделированием для оценки продуктивности морского зоопланктона.— Океанология, 14, № 2.
- Шушкина Э. А., Павлова Е. П. 1973. Скорость обмена и продуцирования зоопланктона в экваториальной части Тихого океана.— Океанология, 13, № 2.
- Шушкина Э. А., Соколова И. А. 1972. Калорийные эквиваленты массы тела тропических животных пелагиали.— Океанология, 12, № 5.

AN ESTIMATION OF THE ZOOPLANKTON PRODUCTIVITY IN THE EQUATORIAL PART OF THE PACIFIC OCEAN AND IN THE PERUVIAN UPWELLING

E. A. Shushkina, Yu. Ya. Kislyakov

Summary

The intensity of production of plankton animals belonging to different trophic and taxonomic groups was determined in experiments in situ using both the radiocarbon method and mathematical simulation. From the data obtained the net production of zooplankton in an isolated portion of a natural community was computed. The approximate values of the average daily P/B -coefficient, obtained in the evaluation of net zooplankton production in surface layers, are 15 to 30% in eutrophic regions, and —4 to —10% in oligotrophic waters in the Eastern Equatorial Pacific.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
М. Е. Виноградов. Изучение экосистем пелагиали восточно-тихоокеанских апвеллингов во время 17-го рейса нис «Академик Курчатов»	7

Гидрофизические условия на экваториальном и перуанском апвеллингах

Ю. А. Романов. Метеорологические условия в районе восточно-тихоокеанских апвеллингов	18
К. Н. Федоров, В. И. Прохоров, В. А. Бубнов. Термохалинная мезоструктура экваториальной системы течений в восточной половине Тихого океана	24
В. А. Бубнов, В. Д. Егорихин. Структура течений на экваторе в восточной части Тихого океана	34
К. Н. Федоров. Оценка скорости подъема вод на экваторе	41
В. А. Бубнов. Вертикальный турбулентный обмен в океане вблизи экватора	47
К. Н. Федоров, В. А. Бубнов, В. И. Прохоров, А. С. Осадчий. Гидрофизические условия в Перуанском прибрежном районе	51
В. Н. Пелевин, В. М. Гринберг, Ю. Л. Маштаков, М. А. Шматко. Оптические характеристики вод тихоокеанского экваториального и перуанского апвеллингов	56

Распределение биогенных элементов, органического вещества и взвеси

В. В. Саложников. Трансформация соединений азота в экваториальной Пацифике	61
✓ В. В. Саложников. Генетические компоненты вертикального распределения фосфора	66
С. В. Люцарев, С. Д. Миркина, Е. А. Романкевич, А. В. Сметанкин. Растворенный органический углерод и фосфор в водах восточной части экваториального района Тихого океана	70
М. В. Батурина, С. В. Люцарев, Е. А. Романкевич. Фракционирование органического вещества морской воды методом ультрафильтрации	76
Я. Фишер. Распределение взвеси в восточной экваториальной Пацифике	80
Я. Фишер, Г. С. Карабашев. Сравнение данных кондуктометрического определения крупности взвеси и измерения ее оптических свойств	85
Г. С. Карабашев, А. Н. Соловьев. Закономерности формирования вертикального распределения интенсивности флуоресценции растворенных органических веществ в деятельном слое океана.	89

Биолюминесценция планктона

Л. А. Левин, Р. Н. Утюшев, А. С. Артемкин. Распределение интенсивности биолюминесцентного поля в экваториальной части Тихого океана	94
Л. А. Левин, Р. Н. Утюшев, А. С. Артемкин. Вертикальное распределение интенсивности биолюминесцентного поля в районе перуанского апвеллинга	102

Фитопланктон (распределение, продукция, фотосинтез)

✓ Ю. И. Сорокин, И. Н. Суханова, Г. В. Комовалова, Е. Б. Павельева. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана	108
З. З. Финенко, Л. А. Ланская. Скорость роста фитопланктона в экваториальном районе Пацифики	123

О. И. Кобленц-Мишке, М. А. Семенова. Пигменты фитопланктона мезотрофных и эвтрофных районов тропической Пацифики	131
О. И. Кобленц-Мишке, В. Н. Пелевин, М. А. Семенова. Пигменты фитопланктона и использование солнечной энергии в процессе фотосинтеза	140
Г. С. Карабашев, А. Н. Соловьев. Закономерности пространственно-временной изменчивости интенсивности флуоресценции пигментов в клетках живого фитопланктона	153
В. И. Ведерников, О. И. Кобленц-Мишке, И. Н. Суханова, Г. С. Карабашев, Я. Фишер. Сравнение вертикального изменения количества взвеси, хлорофилла, фитопланктона и интенсивности люминесценции пигментов в экваториальном и перуанском районах восточной Пацифики	165
В. В. Меншуткин, З. З. Финенко. Математическое моделирование процесса развития фитопланктона в условиях океанического апвеллинга	175

Бактериопланктон (распределение, продукция, деструкция)

Ю. И. Сорокин, Е. Б. Павельева, М. И. Васильева. Продуктивность и трофическая роль бактериопланктона в районе экваториальной дивергенции	184
В. К. Федоров, Ю. И. Сорокин. Потребление минерального фосфата фитопланктоном и бактериями в водах восточной части Тихого океана по измерениям с помощью P^{32}	190

Видовая, пространственная и трофическая структуры зоопланктонного сообщества

Н. И. Туманцева, Ю. И. Сорокин. Микрзоопланктон экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана	206
А. Г. Тимонин, Н. М. Воронина. Распределение сетного зоопланктона вдоль экватора	213
М. Е. Виноградов, Т. Н. Семенова. Трофическая характеристика пелагических сообществ экваториального апвеллинга	232
М. В. Флинт. Трофическая структура и вертикальное распределение трофических группировок мезопланктона на экваторе (97° з. д.)	238
А. Г. Тимонин. Вертикальное микрораспределение зоопланктона в тропической западной Пацифике	245
А. В. Цалкина. Вертикальное распределение и суточные миграции Cyclopoidea (Copepoda) в водах северного пассатного течения и в море Сулу	260
Ю. А. Рудяков. Влияние температуры на двигательную активность планктонных ракообразных	280
В. В. Меншуткин, Ю. А. Рудяков. Математическое моделирование суточных вертикальных миграций зоопланктона	288
Н. Н. Горбунова. Вертикальное распределение личинок рыб в восточно-экваториальном районе Тихого океана	295
Н. В. Парин. Смена пелагических ихтиоценозов на экваториальном разрезе в Тихом океане между 97 и 155° з. д.	313

Питание, обмен, продукция зоопланктона

Г. С. Петипа, А. В. Можаков, Ю. И. Сорокин, Г. В. Волошина, Н. В. Кукина. Баланс вещества и энергии у веслоногих рачков (Copepoda) в тропических апвеллингах	335
Е. Г. Арашкевич. Продолжительность переваривания пищи у морских copepod	351
Э. Н. Мусаева, З. Витек. Дыхание планктонных животных экваториальной части Тихого океана	358
Т. А. Горелова. Скорость дыхания молоди некоторых тропических рыб	365
Р. З. Клековски. Микрореопирометр для измерения интенсивности обмена микрозоопланктона в условиях морской экспедиции	373
Р. З. Клековски, Н. В. Кукина, Н. И. Туманцева. Интенсивность обмена микрозоопланктона	379
Э. А. Шушкина, Ю. Я. Кисляков. Оценка продуктивности зоопланктона в экваториальной части Тихого океана и в перуанском апвеллинге	394

Preface	5
<i>M. E. Vinogradov</i> . The study of ecosystems in the pelagic zone of the Eastern Pacific upwellings during 17th cruise of the R/V «Akademik Kurchatov»	7
Hydrophysical conditions In the Equatorial and Peruvian upwellings	
<i>Yu. A. Romanov</i> . Meteorological conditions in the Eastern Equatorial Pacific	18
<i>K. N. Fedorov, V. I. Prokhorov, V. A. Bubnov</i> . Thermohaline mesostructure of the equatorial current system in the eastern half of the Pacific Ocean	24
<i>V. A. Bubnov, V. D. Egorikhin</i> . Structure of currents at the Equator in the eastern part of the Pacific Ocean	34
<i>K. N. Fedorov</i> . Estimation of vertical velocity in Equatorial upwelling	41
<i>V. A. Bubnov</i> . Vertical turbulent exchange in the ocean near the Equator	47
<i>K. N. Fedorov, V. A. Bubnov, V. I. Prokhorov, A. S. Osadchy</i> . Hydrophysical conditions in the Peruvian coastal area	51
<i>V. N. Pelevin, V. M. Grinberg, Yu. L. Mashtakov, M. A. Shmatko</i> . Optical characteristics of the waters in the Pacific Equatorial and Peruvian upwellings	56
The distribution of nutrients, organic substances and particulate matter	
<i>V. V. Sapozhnikov</i> . Transformation of nitrogen compounds in the Equatorial Pacific	61
<i>V. V. Sapozhnikov</i> . Genetic components of vertical distribution of phosphorus	66
<i>S. V. Ljutsarev, S. D. Mirkina, E. A. Romankevich, A. V. Smetankin</i> . Dissolved organic carbon and phosphorus in the waters of the eastern part of the Equatorial Pacific Ocean	70
<i>M. V. Baturina, S. V. Ljutsarev, E. A. Romankevich</i> . Fractionation of organic matter in the sea water by ultrafiltration	76
<i>J. Fischer</i> . Distribution of particulate matter in the Eastern Equatorial Pacific	80
<i>J. Fischer, G. S. Karabashev</i> . A comparison of conductometric data on the sizes of particulate matter with measurements of its optical properties	85
<i>G. S. Karabashev, A. N. Solovyev</i> . Vertical distribution of the fluorescence intensity of dissolved organic matter in the active layer of the ocean	89
Bioluminescence of plankton	
<i>L. A. Levin, R. N. Utyushev, A. S. Artemkin</i> . Intensity of the field of bioluminescence in the equatorial part of the Pacific Ocean	94
<i>L. A. Levin, R. N. Utyushev, A. S. Artemkin</i> . Vertical distribution of intensity of the field of bioluminescence in the Peruvian upwelling region	102
Phytoplankton (distribution, production, photosynthesis)	
<i>Yu. I. Sorokin, I. N. Sukhanova, G. V. Konovalova, E. B. Pavelyeva</i> . Primary production and phytoplankton in the area of equatorial divergence in the eastern part of the Pacific Ocean	108
<i>Z. Z. Finenko, L. A. Lanskaya</i> . Growth rate of phytoplankton in the Equatorial Pacific	123
<i>O. J. Koblentz-Mishke, M. A. Semenova</i> . Phytoplankton pigments in the mesotrophic and eutrophic regions of the Tropical Pacific	131
<i>O. J. Koblentz-Mishke, V. N. Pelevin, M. A. Semenova</i> . Phytoplankton pigments and the utilization of solar energy during the photosynthesis	140
<i>G. S. Karabashev, A. N. Solovyev</i> . Spatial-temporal variability of the intensity of pigment fluorescence in living phytoplankton cells	153
<i>V. I. Vedernikov, O. I. Koblentz-Mishke, I. N. Sukhanova, G. S. Karabashev, J. Fischer</i> . A comparison of vertical changes in the quantities of particulate matter, chlorophyll, phytoplankton, and the intensity of pigment luminescence in the Equatorial and Peruvian regions of the Eastern Pacific	165
<i>V. V. Menshutkin, Z. Z. Finenko</i> . Mathematical simulation of the process of phytoplankton development under conditions of oceanic upwellings	175

Bacterioplankton (distribution, production, destruction)

- Yu. I. Sorokin, E. B. Pavelyeva, M. I. Vasilyeva.* Productivity and trophic role of bacterioplankton in the area of equatorial divergence 184
- V. K. Fedorov, Yu. I. Sorokin.* Mineral phosphate consumption by phytoplankton and bacteria in the eastern part of the Pacific Ocean measured with the ^{32}P 199

Specific, spatial and trophic structures of zooplankton communities

- N. I. Tumantseva, Yu. I. Sorokin.* Microzooplankton of the area of equatorial divergence in the eastern part of the Pacific Ocean 200
- A. G. Timonin, N. M. Voronina.* Distribution of the net zooplankton along the Equator 213
- M. E. Vinogradov, T. N. Semenova.* A trophic characterization of pelagic communities in the equatorial upwelling 232
- M. V. Flint.* Trophic structure and vertical distribution of trophic groups of mesoplankton at the Equator (97° W) 238
- A. G. Timonin.* Vertical microdistribution of zooplankton in the tropical Western Pacific 245
- A. V. Zalkina.* Vertical distribution and diel migrations of Cyclopoida (Copepoda) in the Northern Equatorial Current and in the Sulu Sea 266
- Yu. A. Rudyakov.* Influence of temperature on the locomotor activity of plankton crustaceans. 280
- V. V. Menshutkin, Yu. A. Rudyakov.* Mathematical simulation of the diel vertical migrations of zooplankton 288
- N. N. Gorbunova.* Vertical distribution of fish larvae in the Eastern Equatorial Pacific Ocean 295
- N. V. Parin.* Change of pelagic ichthyocoenoses along the section at the Equator in the Pacific Ocean between 97 and 155° W 313

Nutrition, metabolism, and production of zooplankton

- T. S. Petipa, A. V. Monakov, Yu. I. Sorokin, G. V. Voloshina, I. V. Kukina.* Balance of the matter and energy in copepods in tropical upwellings 235
- E. G. Arashkevich.* Duration of food digestion in marine copepods 351
- E. I. Musaeva, Z. Vitek.* Respiration of planktonic animals in the equatorial part of the Pacific Ocean 358
- T. A. Gorelova.* Rate of respiration of the fry of some tropical fishes 365
- R. Z. Klekovski.* A microrespirometer for shipboard measurements of the rate of metabolism in zooplankton 373
- R. Z. Klekovski, I. V. Kukina, N. I. Tumantseva.* Metabolism rates in microzooplankton 379
- E. A. Shushkina, Yu. Ya. Kislyakov.* An estimation of the zooplankton productivity in the equatorial part of the Pacific Ocean and the Peruvian upwelling 384

Экосистемы пелагиали Тихого океана

Труды Института океанологии им. П. П. Ширшова, том 102

Утверждено к печати Институтом океанологии им. П. П. Ширшова Академии наук СССР

Редактор К. Н. Носис. Редактор издательства А. М. Гидаевич
Художественный редактор Н. Н. Власик. Технический редактор В. И. Зудина
Корректоры А. А. Смогилева, Г. И. Суроо

Сдано в набор 6/II 1975 г. Подписано к печати 30 V 1975 г. Формат 70×108^{1/8} мм
Бумага № 1. Усл. печ. л. 35,7. Уч.-изд. л. 33,9. Тираж 850 экз. Т-10904. Тип. зак. 4447.
Цена 3 р. 60 к.

Издательство «Наука». 103717 ГСП, Москва К-82, Подсосновский пер., 21
2-я типография издательства «Наука». 121009, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

Изучение экосистем пелагиали восточно-тихоокеанских апвеллингов во время 17-го рейса нис «Академик Курчатов». Виноградов М. Е. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 7—17.

Овладение методами управления биологической продуктивностью океана — важная задача, стоящая в настоящее время перед морской биологией. В 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» (19.XII 1973 — 4.IV 1974 г.) исследовались чрезвычайно важные для понимания развития сообществ начальные стадии сукцессии, характерные для районов сильного подъема вод — зоны апвеллингов восточной экваториальной Пацифики. Исследования охватили широкий круг вопросов, включающий гидрофизическую структуру биотопа, распределение лучистой энергии и различных форм биогенных элементов, процессы фотосинтеза фитопланктона, процессы создания первичной и бактериальной продукции и включение ее в пищевые цепи пелагиали, состав, распределение, энергетический баланс и продукцию различных размерных и трофических групп зоопланктона, пространственную, трофическую и видовую структуры сообщества и ряд других. Для исследований были разработаны новые методики и созданы новые аппаратные комплексы. В результате работ 17-го рейса нис «Академик Курчатов» и предшествовавших ему специализированных планктонных рейсов «Витязя» создано целостное представление о функционировании экосистем пелагиали тропических районов океана и процессах создания биологической продукции. Полученные данные заставили пересмотреть многие традиционные представления об экологии сообщества океанской пелагиали, позволили создать математические модели их функционирования, показали необходимость разработки целого ряда новых вопросов и новых направлений исследований.

Рис. 2. Табл. 3. Библ. 4 назв.

УДК 551.506(265)

Метеорологические условия в районе восточно-тихоокеанских апвеллингов. Романов Ю. А. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 18—23.

По данным метеорологических наблюдений в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» в декабре 1973 — марте 1974 г. анализируются метеорологические условия на востоке экваториальной части Тихого океана и у берегов Перу, где проводились полигонные биологические исследования. На востоке экваториального разреза температура воды в январе-феврале 1974 г. оказалась ниже, на западе — немного выше средней многолетней. Усилению скорости ветра восточного направления соответствовало некоторое понижение температуры поверхности воды на экваторе и наоборот. Высказывается предположение, что в районе перуанского апвеллинга поверхностная пленка биологического происхождения может оказывать существенное влияние на интенсивность турбулентного обмена в нижних слоях атмосферы.

Рис. 2. Табл. 1. Библ. 6 назв.

УДК 551.466(265)

Термохалинная мезоструктура экваториальной системы течений в восточной половине Тихого океана. Федоров К. Н., Прохоров В. И., Бубнов В. А. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 24—33.

Во время 17-го рейса нис «Академик Курчатов» были проведены детальные исследования термохалинной мезоструктуры с помощью цифрового термосолезонда «АИСТ» на четырех полигонах и трех промежуточных станциях вдоль экватора между 97 и 166° з. д. Основные черты общего распределения температуры и солености вдоль экватора оказались в согласии с результатами прежних исследований. Обнаружена ограниченная связь между этими чертами и глубиной залегания верхней границы течения Кромвелла, которая в направлении на восток поднимается. Наблюдалась высокая степень изменчивости мезомасштабной термохалинной структуры, которая была наивысшей в слое, занятом течением Кромвелла, особенно в его верхней и нижней частях, выше и ниже ядра. Большое число изотермических слоев, в которых не всегда наблюдалась однородность солености, а также значительные изменения структуры за сравнительно короткие периоды времени, указывают на важную роль сдвиговой неустойчивости течения и боковой конвекции в формировании наиболее изменчивых черт мезоструктуры. Воды, вовлеченные в течение Кромвелла с северной и южной периферии, находятся в струе течения слишком недолгое время, чтобы полностью перемешаться, и сохраняются как относительно небольшие объемы с различающимися Т, S-характеристиками.

Рис. 11. Библ. 7 назв.

УДК 551.466.5(265)

Структура течений на экваторе в восточной части Тихого океана. Бубнов В. А., Егорин В. Д. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 34—40.

В январе-феврале 1974 г. в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» произведены измерения течений на четырех полигонах на экваторе в восточной части Тихого океана. Динамическая структура верхнего 500-метрового слоя океана определяется взаимодействием по вертикали трех потоков. Южного пассатного течения, экваториального подповерхностного противотечения Кромвелла и глубинного течения с преобладанием южных и юго-западных составляющих. Течение Кромвелла на всех полигонах представляет собой чрезвычайно устойчивый поток восточного направления со скоростями до 150 см/сек в центральной части океана. По мере движения к востоку максимальные скорости течения уменьшаются и на 97° з. д. составляют 70—80 см/сек. Стрежень течения поднимается с глубины 180 м в центральной части океана до 40—50 м в восточной части. Оценки мезомасштабных чисел Ричардсона, выполненные по результатам наблюдений на экваториальных полигонах показали, что вследствие больших вертикальных градиентов скорости течения, в верхней части термоклипа и подстрекновом слое течения Кромвелла в ряде случаев наблюдаются условия развитой турбулентности ($Ri < 0.25$).

Рис. 3. Табл. 5. Библ. 6 назв.

УДК 551.466.12(265)

Оценка скорости подъема вод на экваторе. Федоров К. Н. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 41—46.

На основе простой кинематической модели найдено соотношение между вертикальной скоростью экваториального подъема вод и вертикальным сдвигом зональной скорости между поверхностным дрейфовым течением и подповерхностным экваториальным противотечением, которое, вместе с меридиональной циркуляцией, считается полностью симметричным отно-

только экватора. Измерения вертикального градиента зональной скорости проводились на ядерных буйковых станциях. Оценки скорости экваториального апвеллинга в нескольких точках дали величины порядка 10^{-1} — 10^{-2} см/сек. Хотя точность абсолютных величин скорости может быть поставлена под сомнение, сравнение результатов, полученных в различных точках, может быть полезным в определении районов с более интенсивным подъемом вод.

Рис. 1. Табл. 1. Библ. 10 назв.

УДК 551.465.162(255)

Вертикальный турбулентный обмен в океане вблизи экватора. Бубнов В. А. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 47—50.

По измерениям вертикальных профилей скорости и плотности с борта нис «Академик Курчатов» в экваториальной области примерно в 300 милях к западу от о-вов Галапагосны оценки мезомасштабных коэффициентов вертикального турбулентного обмена количеством движения и теплом в верхнем 130-метровом слое океана. Характерными значениями коэффициента обмена количеством движения являются: для слоя перехода от Южного пассатного течения к течению Кромвелла 10^2 см²/сек, для стремни течения Кромвелла 10^1 — 10^2 см²/сек, для подстремнивого слоя течения Кромвелла — 10^1 — 10^2 см²/сек.

Рис. 2. Табл. 1. Библ. 5 назв.

УДК 551.465(255/55)

Гидрофизические условия в перуанском прибрежном районе. Федоров К. Н., Бубнов В. А., Прохоров В. И., Осадчий А. С. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 51—55.

Детальные исследования физических условий проведены в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» в прибрежном районе Перу между Чикама и Пакасмайо (7—8° ю. ш.). Обнаружено и картировано пятно холодной воды с температурой на поверхности менее 16,5°. Распределение температуры и солености на перпендикуляром к берегу разрезу дает основания заключить, что это пятно связано с недавним интенсивным апвеллингом, который был обусловлен либо местным усиленным юго-юго-восточных ветров до прибытия судна в район, либо влиянием геометрии береговой линии и топографии дна, наложившимся на необычно сильный в 1974 г. климатический (фоновый) подъем вод. Температуры на поверхности воды в районе Пакасмайо — Чикама и в окрестностях Кальяо были на 4—6° холоднее средних многолетних. Вблизи берега наблюдались очень слабое поверхностное дрейфовое течение, направленное на ССЗ в слое 0—6 м, и еще более слабое подповерхностное Перуано-Чилийское противотечение, направленное на ЮВ от 6—7 м до дна. Основные черты термохалинного поля хорошо соответствуют этой системе течений.

Рис. 3. Библ. 6 назв.

УДК 551.463.6(255)

Оптические характеристики вод тихоокеанского экваториального и перуанского апвеллингов. Пелевин В. Н., Гринберг В. М., Маштаков Ю. И., Шматко М. А. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 56—60.

Дана общая характеристика оптических свойств вод экваториального и перуанского апвеллингов в Тихом океане. Кривые связи основных оптических характеристик исследованных вод — показателя общего ослабления K и параметра выживания фотона Λ для шести спектральных участков от 473 до 649 нм — образуют тесное семейство. В изученных водах Λ не превышает 0,9. В относительно чистых водах наибольшее значение Λ обнаружено в синем участке спектра, с ростом K максимум Λ сдвигается на длины волн до 520 и даже 546 нм. В высокопродуктивных водах ($e > 0,2$ — $0,3$ д⁻¹) с увеличением K значения Λ в сине-зеленой области спектра уменьшаются.

Рис. 1. Библ. 6 назв.

УДК 551.464.617(255)

Трансформация соединения азота в экваториальной Пацифике. Сапожников В. В. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 61—65.

Серия полигонов вдоль экватора от 97 до 153° з. д. позволила проследить последовательное уменьшение концентрации органического азота в фотическом слое океана. В вертикальном распределении аммонийного азота наблюдались два максимума: нижний (ниже слоя максимума первичной продукции), связанный с разложением органического вещества при отмирании фитопланктона и продуктов его жизнедеятельности, и верхний, наблюдающийся в основном ночью и связанный с разложением аммонийного азота отмечаются в течении Кромвелла. Минимальные концентрации аммонийного азота заканчивается на его верхней границе, в зоне вежда, так как окисление аммиака до нитритов в поверхностном слое наблюдаются относительно максимальных градиентов плотности. Во всем слое с большой интенсивностью вертикальной турбулентности в зоне экваториальной дивергенции и (или) высокой активностью бактериальных процессов деструкции. Среднезавешенная концентрация нитратов в верхнем стометровом слое уменьшается при движении вдоль экватора на запад. В этом же направлении происходит углубление максимума нитритов и органического азота.

Рис. 2. Табл. 1.

УДК 551.464.618(255)

Генетические компоненты вертикального распределения фосфора. Сапожников В. В. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 66—69.

Вертикальное распределение фосфатов формируется под действием динамических (турбулентное перемешивание, адвекция) и биохимических процессов (утраивания фосфатов в процессе фотосинтеза, регенерация фосфора при минерализации органического вещества). Проведен расчет преформ-фосфатов, позволяющий выделить адвективную составляющую т. е. ту часть фосфора, которая принесена из района антарктической конвергенции за счет конвекции чуждого переноса. Выделены фосфаты окислительного происхождения и органики, принесенной вклад органического вещества, опускающегося из фотического слоя. Количество фосфатов окислительного с данной водной массой из района ее формирования.

происхождения, регенерированных из органических соединений, падающих сверху, непрерывно уменьшается при движении вдоль экватора на запад от 97° з. д. (1060 мг-ат/м^3) к 155° з. д. (260 мг-ат/м^3). Характерным образом изменяется и глубина проникновения фосфатов, регенерированных из падающей сверху органики: на 97° з. д. при наибольшей первичной продукции влияние поверхностной органики сказывается до глубины 1200 м, на 122° з. д. — до 1000 м, на большие глубины именно там, где подъем глубинных вод наиболее интенсивен.

Рис. 2. Табл. 1. Библ. 2 назв.

УДК 551.464.7(265)

Растворенный органический углерод и фосфор в водах восточной части экваториального района Тихого океана. Люцарев С. В., Миркина С. Д., Романкевич Е. А., Сметанин А. В. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 70—76.

Приводятся данные о содержании растворенного органического углерода и органического фосфора на четырех станциях на экваторе в восточной части Тихого океана. В верхних слоях воды вертикальное распределение $\text{C}_{\text{орг}}$ и $\text{P}_{\text{орг}}$ объясняется гидрологической и биологической структурой. Концентрации растворенного органического углерода в глубинных водах близки к $0,8 \text{ мгС/л}$, что почти вдвое меньше концентраций в глубинных водах западной части Тихого океана. Высказывается гипотеза о накоплении растворенных органических веществ при движении глубинных вод вдоль материковых склонов от Антарктиды в северную и западную части Тихого океана.

Рис. 1. Табл. 2. Библ. 9 назв.

УДК 551.464.7+66.067.38

Фракционирование органического вещества морской воды методом ультрафильтрации. Батурина М. В., Люцарев С. В., Романкевич Е. А. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 76—79.

Методом ультрафильтрации проведено фракционирование по молекулярному весу растворенного органического вещества из поверхностных и глубинных вод восточной части экваториального района Тихого океана. Относительное содержание высокомолекулярных ($>10\,000$) фракций с глубиной понижается, среднемолекулярных ($1000-10\,000$) повышается. Основная масса растворенного вещества ($>50\%$) содержится во фракции с молекулярным весом <1000 .

Табл. 2. Библ. 12 назв.

УДК 551.463.8(265)

Распределение взвеси в восточной экваториальной Пацифике. Фишер Я. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 80—84.

На 6 полигонах в экваториальном районе восточной части Тихого океана и у берегов Перу с помощью счетчика Каултера измерен объем и определен размерный спектр взвеси. Распределение взвеси в экваториальном районе характеризуется существованием поверхностных максимумов на глубине пикноклина, где концентрация взвеси составляет $0,3-1,0 \text{ см}^3/\text{м}^3$. В перуанском районе концентрация взвеси в поверхностном слое достигает $21 \text{ см}^3/\text{м}^3$ и резко падает глубже 20—25 м. Размер самых крупных частиц взвеси определяется скоростью восходящего движения воды.

Рис. 4. Табл. 1. Библ. 2 назв.

УДК 551.463.8+543.257.5+543.426

Сравнение данных кондуктометрического определения крупности взвеси и измерения ее оптических свойств. Фишер Я., Карабашев Г. С. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 85—88.

По данным измерений гранулометрического состава и содержания взвеси с помощью счетчика Каултера, рассеяния света и люминесценции пигментов фитопланктона с помощью погружаемого флуориметра рассчитаны коэффициенты корреляции между интенсивностью указанных оптических свойств и общим содержанием взвеси, концентрацией «крупных» и «мелких» частиц в водах экваториальной дивергенции в Тихом океане. Показано, что анализ совместной изменчивости рассеяния света, люминесценции пигментов фитопланктона и гранулометрического состава частиц дает практически ценную информацию о содержании и качественном составе биогенной взвеси в океане.

Рис. 1. Табл. 1. Библ. 5 назв.

УДК 551.464.7

Закономерности формирования вертикального распределения интенсивности флуоресценции растворенных органических веществ в дентальном слое океана. Карабашев Г. С., Соловьев А. Н. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 89—93.

Измерения интенсивности флуоресценции растворенных органических веществ (ФРО), выполненные погружаемым флуориметром в Тихом океане в районе экваториального и перуанского апвеллингов, показали, что форма вертикального распределения ФРО тесно связана с продуктивностью вод. В олиготрофных водах ФРО минимальна на поверхности, плавно возрастает вблизи пикноклина и мало меняется ниже него. В эвтрофных водах максимум ФРО приурочен к поверхностному слою, а вертикальные градиенты ФРО отрицательны. Для объяснения этой тенденции выдвинута гипотеза, согласно которой профили ФРО формируются под совместным воздействием биохимического разложения и оседания биогенной взвеси — поставщика растворенных органических веществ в море. Форма профилей ФРО хорошо аппроксимируется логистической функцией с одним размерным параметром, зависящим от скорости биохимического разложения взвеси, стоковой скорости оседания частиц v и скорости вертикальной адвекции вод w . Когда v и w направлены в напор (зона конвергенции, олиготрофные воды), ФРО минимальна на поверхности. Если w направлена в зенит (апвеллинг) и $v < w$, частицы не выводятся на поверхностный слой и успевают здесь раствориться, в силу чего для эвтрофных вод характерен максимум ФРО на поверхности моря.

Рис. 2. Библ. 7 назв.

УДК 551.463.5 : 535.371 (265)

Распределение интенсивности биолюминесцентного поля в экваториальной части Тихого океана. Левин Л. А., Утюшев Р. Н., Артемкин А. С. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 94—101.

Для изучения закономерностей распределения интенсивности биолюминесцентного поля и поля коррелирующих с ним параметров среды разработана батифотометрическая установка, позволяющая, наряду с изменением свечения морских организмов, производить отбор шести батометрических проб в желаемых точках по команде с борта судна. С помощью этой аппаратуры в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» были проведены измерения в экваториальной части Тихого океана. Установлено, что глубина основного максимума биолюминесценции, лежащего в зоне скачка температуры и резкого изменения концентраций основных биогенных элементов, существенно зависит от района измерений и практически не зависит от времени суток. Интенсивность биолюминесценции в ночное время в среднем на два порядка превышает дневную. Гармонический состав интенсивности биолюминесцентного поля на горизонте существенно зависит от близости горизонта к источнику биогенных элементов. Для зоны основного максимума биолюминесценции характерно существование горизонтальных неоднородностей размером порядка 10 км, а для зон, более удаленных от источника биогенных элементов, — порядка 50—300 м.

Рис. 6. Библ. 5 назв.

УДК 551.463.5 : 535.371 (265)

Вертикальное распределение интенсивности биолюминесцентного поля в районе перуанского апвеллинга. Левин Л. А., Утюшев Р. Н., Артемкин А. С. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 102—107.

Рассмотрены основные особенности вертикального распределения интенсивности биолюминесцентного поля на разрезе от района интенсивного подъема вод у мыса Лаксмайя, Перу. Район интенсивного подъема вод характеризуется устойчивой одномаксимумной структурой биолюминесцентного поля, сформированной пассивно парящими формами биолюминесцентных организмов. По мере удаления от него, вертикальная структура биолюминесцентного поля утрачивает устойчивость, становится 2—3-максимумной. По-видимому, на наиболее удаленных стоянках преобладают активно передвигающиеся формы биолюминесцентных организмов.

Рис. 2.

УДК 577.486+581.526.325 (265)

Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. Сорокин Ю. И., Суханова И. Н., Ковалова Г. В., Павельева Е. Б. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 108—122.

Описаны применявшиеся в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» методы определения первичной продукции и новый метод сбора и обработки проб фитопланктона. Благодаря прицельным ловам удалось с максимальной полнотой учесть обилие и продукцию фитопланктона. Полученные данные по численности, биомассе и первичной продукции во много раз превышают те, которые приводили предшествующие авторы. Особое внимание уделено влиянию гидрологической структуры и динамики вод, в частности течения Кромвелла, верхняя граница которого находится в пределах эвфотической зоны, на структуру фитопланктона. Рассмотрен вопрос о причинах недоиспользования биогенных элементов фитопланктоном в поверхностном слое. Для объяснения этого явления предложены две гипотезы: вынос клеток течением Кромвелла за пределы зоны фотосинтеза, что наряду с выеданием зоопланктоном приводит к интенсивной эксплуатации сообщества, и недостаток в «молодых водах» дивергенции органических комплексов железа, витаминов и других органических метаболитов. Вертикальное распределение фитопланктона дает основание считать основным механизмом формирования слоев максимумов градиент плотности.

Рис. 10. Табл. 2. Библ. 17 назв.

УДК 581.526.325+581.143 (265)

Скорость роста фитопланктона в экваториальных районах Пацифики. Фипенко З. З., Ланская Л. А. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 123—130.

В 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» на 3 станциях вдоль экватора от 97 до 155° з. д. и на 4 станциях в перуанском апвеллинге определяли биомассу фитопланктона радиоуглеродным методом и скорость фотосинтеза в склянках на борту судна. Измеряли также скорость роста отдельных видов водорослей из Тихого и Атлантического океанов в чужих культурах. На экваторе при движении с востока на запад биомасса фитопланктона снижается, а максимум его концентрации заглубляется. В перуанском апвеллинге биомасса снижается, а максимум его концентрации поднимается и снижается к его периферии. Доля углекислоты в фитопланктоне экваториальных вод (слой 0—150 м) составляет 2—10%, в среднем 6%, а в фитопланктоне экваториальных вод 25—35 в среднем 30. Развитие фитопланктона на экваторе не ограничено условиями минерального питания, уменьшение биомассы по направлению на запад связано, вероятно, с выносом части фитопланктона глубже эвфотической зоны турбулентным перемешиванием.

Рис. 4. Табл. 3. Библ. 13 назв.

УДК 581.526.325+581.174 (265)

Пигменты фитопланктона мезотрофных и эвтрофных районов тропической Пацифики. Коваленко О. И., Семенова М. А. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 131—139.

Изучался пигментный состав фитопланктона мезотрофных экваториальных вод и эвтрофных вод у побережья Перу. Для определения хлорофилла применялись стандартный и безэкстракционный методы, для определения каротиноидов — тонкослойная хроматография. Концентрация пигментов была наименьшей в перуанском районе, а на экваторе убывала с востока на запад. Отмечены суточные колебания среднего содержания хлорофилла в столбе воды. Распределение хлорофилла по вертикали ночью было более равномерным, чем днем. Фукоксантины повсеместно были самым обильным из каротиноидов. Чем продуктивнее были воды, тем выше была концентрация этого пигмента и α-зеаксантина по сравнению с другими пигментами. Относительное содержание диатоксантина и суммы каротиноидов в высокопродуктивных водах, напротив, уменьшалось.

Рис. 4. Табл. 2. Библ. 16 назв.

Пигменты фитопланктона и использование солнечной энергии в процессе фотосинтеза. Кобленц-Мишке О. И., Педевич В. Н., Семенова М. А.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 140—152.

Во время 17-го рейса в/с «Академик Курчатов» изучался баланс солнечной энергии, проникающей в море в районах экваториального и прибрежного перуанского апвеллингов; ее поглощение растительными пигментами и использование в фотосинтезе. Спектральные характеристики светового поля изучались при помощи погружаемого монохроматора, каротиноиды разделялись методом тонкослойной хроматографии. Остальные данные, такие, как ослабление света, первичная продукция, поглощение света суммой пигментов и т. п. получались при помощи обычных методов. В эвтрофных прибрежных перуанских водах свет быстро ослабляется с глубиной, причем спектральный максимум его пропускания сдвигается в сторону длинных волн. В мезотрофные экваториальные воды свет проникает гораздо глубже; максимум его пропускания не сдвигается. В первом случае пигменты поглощают 50—60% света, поглощаемого данным слоем воды, во втором— всего 5—6%. С глубиной повышается роль каротиноидов в поглощении света как за счет пассивной хроматической адаптации, так и за счет повышения концентрации некоторых каротиноидов. Разница в эффективности использования солнечной энергии в фотосинтезе фитопланктона, обитающего в мезотрофных и в эвтрофных водах, зависит в основном от полноты ее поглощения пигментами. Поглощенный свет используется для фиксации углекислоты в водах этих двух типов одинаково.

Рис. 8. Табл. 1. Библ. 21 назв.

Закономерности пространственно-временной изменчивости интенсивности флуоресценции пигментов в клетках живого фитопланктона. Карабашев Г. С., Соловьев А. Н.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 153—154.

Измерения интенсивности флуоресценции пигментов (ФП) фитопланктона с помощью погружаемого флуориметра в экваториальном и перуанском апвеллингах Тихого океана показали, что в фотической зоне ФП подтверждена колебаниями с периодом 1 сутки. Форма которых близка к косинусоиде, а амплитуда убывает с глубиной. Эти колебания объясняются, видимо, изменением пигментной системы фитопланктона под действием солнечного света. На временном ходе ФП сказывается также выедание фитопланктона зоопланктоном и внутренние волны. Наблюдавшаяся аперриодическая изменчивость ФП тесно связана с плотностной стратификацией вод и обусловлена взаимодействием перемешивания вод и роста популяции планктона в процессе фотосинтеза. В перуанском апвеллинге в однородном по плотности слое обнаружены максимумы ФП с устойчивой тонкой структурой, что указывает на действие мощных антиэнтропийных процессов, обеспечивающих существование тонких прослоек биогенной взвеси в условиях сильного перемешивания вод. В эвтрофных водах отмечены аномально интенсивные флуктуации ФП, которые можно объяснить наличием крупных форм фитопланктона или колоний его клеток.

Рис. 6. Табл. 1. Библ. 9 назв.

Сравнение вертикального изменения количества взвеси, хлорофилла, фитопланктона и интенсивности люминесценции пигментов в экваториальном и перуанском районах восточной Пацифики. Ведерников В. И., Кобленц-Мишке О. И., Суханова И. Н., Карабашев Г. С., Фишер Я.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 165—174.

В исследованных районах обнаружена положительная связь между содержанием в воде взвеси и хлорофилла, а также между этими параметрами и интенсивностью люминесценции пигментов. Отношение концентрации хлорофилла к содержанию взвеси в слое скачка было больше, чем в верхнем перемешанном слое. Увеличение с глубиной отношения между хлорофиллом и углеродом фитопланктона в экваториальном районе обусловлено ухудшением световых условий в слое скачка. Световое голодание клеток в этом слое частично компенсируется высоким содержанием в них хлорофилла. Средние для фотосинтетического слоя величины коэффициента P/B изменялись на экваторе от 0,2 в богатых фитопланктоном водах до 2,4 при невысокой его численности. Исследования у побережья Перу показали, что не только в олиготрофных, но и в высокопродуктивных районах при исчерпании нитратов в верхнем перемешанном слое основным источником азотного питания фитопланктона становится атмосферный азот.

Рис. 5. Табл. 3. Библ. 34 назв.

Математическое моделирование процесса развития фитопланктона в условиях океанического апвеллинга. Меншуткин В. В., Финенко З. З.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 175—183.

Разработана записанная на АЛГОЛ-60 и решенная на «Минск-2» модель эволюции сообщества фитопланктона во времени в условиях экваториального апвеллинга и влияния на нее подъема вод и выедания зоопланктоном. При равномерном по глубине начальном распределении биомассы система проходит на 8-е сутки через максимум продукции, на 10-е — через максимум биомассы и на 20—25-е сутки приходит в установившееся состояние. Максимум продукции при принятых начальных условиях составляет $12 \text{ гС/м}^3/\text{сут}$. Со временем содержание хлорофилла в водорослях снижается, слой максимальной интенсивности фотосинтеза заглубляется, первичная продукция и максимальная биомасса понижаются. В море такая картина соответствует удалению от южного апвеллинга. Увеличение коэффициента турбулентного перемешивания выше 500 и его снижение ниже $100 \text{ см}^2/\text{сек}$ приводит к резкому сокращению величины первичной продукции. Если в турбулентному перемешиванию добавляется эффект подъема вод снизу, то максимум продукции смещается на низкие значения коэффициента турбулентного перемешивания, при высоких значениях влияние подъема вод становится незначительным. Влияние выедания фитопланктона зоопланктоном существенно сказывается на величине продукции только при высоких значениях показателя выедания.

Рис. 4. Табл. 1. Библ. 17 назв.

Продуктивность и трофическая роль бактериопланктона в районе экваториальной дивергенции. Сорокин Ю. И., Павельева Е. Б., Васильева М. И. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 184—192.

В 17-м рейсе к/с «Академик Курчатов» на экваторе в восточной части Тихого океана определены: общее число бактерий по горизонтам методом прямого счета на мембранных фильтрах, относительная активность гетеротрофных бактерий по усвоению меченой C^{14} органики, продукция бактерий по интенсивности темновой ассимиляции $C^{14}O_2$. В районе экваториальной апвеллинга численность и биомасса ($0,5-1,5$ г/м³) бактерий достигала значений, типичных для мезо- и эвтрофных озер и водохранилищ и была достаточной для питания зоопланктонных фильтраторов, бактерии составляли ок. 30% рациона рачков-фитофагов. Микробиоценоз имел «детритный» характер: фитопланктон — детрит — бактерии — микрозоопланктон — мезомаксимуме фитопланктона, а его продукция составляла 50—60% продукции фитопланктона. Вероятно, бактерии потребляли здесь аллохтонную органику, принесенную промежуточными антарктическими водами и водами, идущими с востока, из районов апвеллингов. Максимумы численности, биомассы и продукции бактериопланктона располагались обычно у верхней границы термоклина; на глубине 400—500 м, у верхней границы промежуточных антарктических вод наблюдался второй максимум активности микрофлоры. Потенциальная продукция бактерий остается значительной вплоть до глубины 1000 м. С активностью микрофлоры связана существование кислородного минимума в слое 300—400 м. Определение биомассы ных западных полигонах, в продуктивном же районе результаты прямого счета были значительно выше, чем расчет по АТФ.

Рис. 7. Табл. 6. Библ. 29 назв.

Потребление минерального фосфата фитопланктоном и бактериями в водах восточной части Тихого океана по измерениям с помощью P^{32} . Федоров В. К., Сорокин Ю. И. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 199—206.

С применением меченого P^{32} фосфата измерено суммарное суточное потребление минерального фосфата всем микропланктоном и отдельно фитопланктоном и бактериями в районах перуанского апвеллинга и экваториальной дивергенции. В верхних слоях воды продуктивных районов апвеллинга оно составляло 5—20 мкг P/л в сутки, т. е. 20—100% наличного запаса минерального фосфата. В менее продуктивных районах экваториальной дивергенции суточное потребление фосфата снижалось до 0,3—0,6 мкг P/л и составляло 2—4% суточного запаса фосфата. Суточное потребление фосфата в толще воды ниже зоны фотосинтеза снижалось до 0,03 мкг/л, несколько возрастая лишь у верхней границы промежуточных антарктических вод на глубинах 0—500 м. Потребление фосфата фитопланктоном было в среднем в 2—8 раз ниже, чем бактериопланктоном. Фитопланктон потребляет фосфат в темноте с интенсивностью в 2—4 раза меньшей, чем на свету.

Рис. 2. Табл. 3. Библ. 7 назв.

Микрозоопланктон экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. Туманцева Н. И., Сорокин Ю. И. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 206—212.

Исследован микрозоопланктон верхнего 160-метрового слоя на четырех станциях экваториального разреза от 97° до 165° з. д. Определены численность, биомасса и вертикальное распределение основных групп микрозоопланктона. По мере удаления от района интенсивного подъема вод на запад наблюдается снижение количества микрозоопланктона в 3 раза и его биомассы в 5 раз, а доля микрозоопланктона в биомассе всего планктонного сообщества (бактерии, фитопланктон, сетной зоопланктон) повышается.

Рис. 2. Табл. 4. Библ. 11 назв.

Распределение сетного зоопланктона вдоль экватора. Тимохин А. Г., Воронин Н. М. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 213—231.

Материал собран на 7 станциях вдоль экватора от 97° до 165° з. д. Лов планктона проводили сетью ДжОМ 80/113 см по 10-метровым слоям до глубин 100—150 м, далее по слоям 180—200, 200—300, 300—400, 400—500, 500—700 и 750—1000 м. Рассмотрено распределение 17 основных видов *Copepoda Calanoida*, трех видов *Chaetognatha* и общей массы планктона (сестона). В пределах изученного слоя выделяются группы планктонов, различающихся по местобитанию: 1 — виды, связанные с поверхностной водной массой; 2 — виды, населяющие (по большей части частично) поверхностную водную массу и подстилающие ее слой с высокими градиентами температуры; 3 — интерзональные; 4 — эврибатные; 5 — батипелагические виды. Среди обитателей поверхностной зоны по характеру количественного распределения различаются 3 группы видов, максимумы которых: расположены в верхнем перемешанном слое, в слое наибольших градиентов температуры или не приурочены к определенному типу вод. Изменение численности вдоль экватора у группы видов имеющих максимум концентрации в верхнем перемешанном слое, характеризуется увеличением в западном направлении; у остальных групп видов, максимальные концентрации которых не приурочены к определенному типу вод, изменение численности наблюдается в эвтрофном восточном районе; у остальных групп видов численность меняется незначительно. Характер вертикального распределения сестона определяется соотношением положения максимальных скоплений отдельных групп видов и степенью перекрытия и не имеет однозначной зависимости от положения термоклина.

Рис. 10. Табл. 1. Библ. 20 назв.

Трофическая характеристика планктонных сообществ экваториального апвеллинга. Виноградов М. Е., Семенова Т. Н. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 233—237.

Анализируются структурные характеристики мезопланктона верхнего 200-метрового слоя воды Тихого океана на экваторе между о-вами Галапагос и Лайн (95—160° з. д.) изменения при движении с востока на запад общей биомассы планктона и соотношения трофических групп, которые связаны со степенью «зрелости» сообщества. Сделан вывод, что идеальное

няное представление о начальном моменте формирования системы (когда и поверхности поднимается «пустая» глубинная вода, в которой лишь через некоторое время наблюдается массовое развитие сначала фитопланктона, затем растительноядного зоопланктона и еще позже — хищного) реализуется только в районах с очень интенсивным подъемом вод, приходящих со значительной глубины. Там, где подъем вод происходит с небольшой глубины и не столь интенсивно, а поднимающаяся вода несет в себе сравнительно зрелое сообщество, вся система достигает определенной степени зрелости уже в месте своего формирования. В зависимости от конкретных гидрологических условий и интенсивности апвеллинга степень этой «зрелости» может быть большей или меньшей.

Табл. 3. Библ. 20 назв.

УДК 591.524.12+577.486+591.13(265)

Трофическая структура и вертикальное распределение трофических группировок мезопланктона на экваторе (97° з. д.). Флинт М. В.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 236—244.

Планктон собран сетью ДЖОМ по десятиметровым слоям от поверхности до 100 м и в слоях 100—150 и 150—200 м на ст. 1454 в восточной части Тихого океана (01°02' ю. ш., 97°03' з. д.) в зоне хорошо выраженного подъема вод. В мезопланктоне преобладали хищники — 62—68%, главным образом за счет *Chaetognatha*, фильтраторы составляли 31—37%, виды со смешанным характером питания — 1%. Это отличается от того, что было известно ранее для районов апвеллинга. Вероятная причина отличий — принос течением Кромвелла планктонного населения с запада из олиготрофных районов. Распределение всех трофических групп характеризуется резким снижением биомассы на глубинах 60—100 м, что может быть либо следствием различного происхождения отдельных частей течения Кромвелла, либо реакцией планктонных организмов на изменение знака вертикального переноса с положительного (вверх) на отрицательный (вниз) в ядре течения. Ночью биомасса грубых и тонких фильтраторов и заглатывающих хищников в самых верхних слоях воды значительно увеличивается, по-видимому, в результате суточных вертикальных миграций части видов, составляющих эти группы.

Рис. 2. Табл. 1. Библ. 18 назв.

УДК 591.524.12(265)

Вертикальное микрораспределение зоопланктона в тропической западной Пацифике. Тимонин А. Г.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 245—259.

На материале планктонных ловов, собранных по 10-метровым «микрослоям» в тропической части Тихого океана (13° с. ш., 140° в. д.) рассматривается распределение 26 массовых видов планктеров в течение суток. Выявлены детали вертикального распределения исследованных видов, выделено 6 типов суточного перераспределения популяций. Рассмотрены миграции трех возрастных стадий *Euchaeta marina*, у которой скорость миграций и амплитуда перемещений увеличивается с возрастом. Отмечается отсутствие пространственного разделения экологически сходных видов (тонких фильтраторов), критически обсуждается применимость принципа конкурентного исключения для интерпретации вертикального распределения видов планктона и критерии, обычно используемые для его выявления.

Рис. 3. Библ. 15 назв.

УДК 596.341.4(265+265.732)

Вертикальное распределение и суточные миграции *Cyclopoida* (Copepoda) в водах Северного пассатного течения и в море Сулу. Цалкина А. В.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 260—279.

Изучено распределение 13 массовых видов циклопид, собранных на 2 суточных станциях в 50-м рейсе «Витязя» в Северном пассатном течении Тихого океана и в море Сулу по 10-метровым слоям до 150 м и по 50—100-метровым — до 500 м каждые 2—3 часа. Количество циклопид в мезотрофном море Сулу было в 5 раз выше, чем в олиготрофном районе Северного пассатного течения. Уточнены вертикальные границы обитания ряда преимущественно эпипелагических видов. Выделены мигрирующие и не мигрирующие виды; показано, что некоторые виды, ранее считавшиеся немигрирующими, в действительности совершают суточные миграции очень малой амплитуды. Распределение изученных видов по вертикали крайне неравномерно, их численность в соседних 10-метровых слоях может различаться в несколько раз в десятки раз. Неравномерность вертикального распределения рачков, наличие узких слоев плотных скоплений, разделенных «пустыми» слоями, приводит к тому, что в некоторых случаях анализ распределения ядер популяций не дает реального представления о фактическом распределении видов.

Рис. 5. Табл. 4. Библ. 27 назв.

УДК 596.33/34+591.543.1

Влияние температуры на двигательную активность планктонных ракообразных. Рудяков Ю. А.—Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 280—287.

Изучены зависящие от температуры изменения двигательной активности четырех видов планктонных ракообразных (остракоды, копеподы). Двигательная активность животного в данный момент определяется не только температурой в этот момент времени, но и температурным режимом в предшествующий период. Логарифм частоты вспышек активности прямо пропорционален температуре. Эти процессы приблизительно компенсируют друг друга и, предположительно, представляют собой результат снижения спонтанной активности нервной системы в условиях холода. Помимо этих реакций на абсолютное значение температуры, обнаружено специфическое влияние скорости изменения температуры. Эта реакция проявляется только при охлаждении и выражается во временном увеличении частоты вспышек активности. Полученные данные рассматриваются в свете существующих представлений о терморегуляции у пойкилотермных животных.

Рис. 3. Библ. 43 назв.

UDK 501.594.12+501.548.43+53.074

Математическое моделирование суточных вертикальных миграций зоопланктона. М.: ИГиРМО.
кни В. В. Рудяков Ю. А. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975. 102, 268—294.

Метод математического моделирования позволяет синтезировать на основе имеющихся гипотез динамику суточных вертикальных миграций зоопланктона, исходя из значений физиологических характеристик отдельной особи и гидрологических характеристик района обитания. Для объяснения механизма миграции достаточно наличия у каждой особи суточного ритма активности и способности определенным образом реагировать на скорость изменения температуры среды. Судя по данным модельного эксперимента, на ход миграции в естественных условиях сильно влияет соотношение скоростей пассивного погружения и активного подъема.

Рис. 2. Библ. 6 назв

Рис. 2. Библ. 6 назв.

УДК 597.5+501.343(265)

Вертикальное распределение личинок рмб в восточноэкваториальном районе Тихого океана.
Горбунов Н. Н. — Труды Ин-та океанол АН СССР, 1975, 102, 296—312.
В январе-феврале 1974 г. — 45

В январе-феврале 1974 г. в 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» на 4 полигонах на экваторе (97°, 122°, 139°, 156° з. д.) проводилось изучение вертикального распределения икры и личинок рыб. Для сбора ихтиопланктона применена новая конструкция закрывающихся буксируемых горизонтальных сетей. В слое 0—250 м облавливалось 15 горизонтов. Отмечено обогатение видового состава ихтиопланктона при продвижении с востока на запад. Отмечено обилие встречи личинки 43 видов рыб (в т. ч. много эндемиков восточно-тихоокеанских вод), бийных вод, наибольшая численность личинок приурочена к слою 10—50 м, западнее горизонт максимальных уловов личинок заглубляется. По мере увеличения толщины верхнего перемешанного слоя вод с температурой выше 20°, горизонты обитания личинок *Vinciguerrilla lucetia*, *Cyclothone signata*, *C. acclinidens*, *Myctophum nitidulum*, *M. asperum*, *M. spinosum*, *Diogenichthys laternatus*, *Notolychnus valdiviae*, *Notoscopelus resplendens*, *Lampanyctus* sp. постепенно погружаются. Личинки большинства видов рыб совершают суточные вертикальные миграции, поднимаясь ночью ближе к поверхности. Значительные вертикальные перемещения совершают личинки *Myctophum*, *Hugophum*, *Gonichthys*.

Рис. 10. Табл. 2. Блбл. 4 назв.

УДК 597.3/5(265)

Смена пелагических ихтиоценозов на экваториальном разрезе в Тихом океане между 07 и 165° з. д. Парни Н. В.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 313—334.

На экваториальном разрезе в Тихом океане на четырех полигонах (96, 122, 139—142 и 165° э. д.) изучен видовой состав и разнообразие эпи- и мезопелагических иктиоценов, а также количественное распределение рыб. Относительное количество эпипелагических рыб на двух восточных полигонах характеризуется невысокими показателями; оно достигает максимума на III полигоне, но вновь снижается до минимальных значений на крайнем западном полигоне. В мезопелагических иктиоценозах, облов которых проводился в ночное время разно-глубинным тралом Айзекса — Кидда до глубины 650—800 м, количество видов закономерно увеличивается в западном направлении. Численность отдельных доминирующих рыб изменяется от полигона к полигону, но на любом из них имеются виды, дающие там максимум числа особей. По видовому разнообразию два восточных полигона несколько уступают западной паре. По средней биомассе мезопелагических рыб и по ее вертикальному распределению полигоны четко разделяются на две сходные по большинству показателей пары, причем различия между восточной (более богатой) и западной парами достаточно существенны.

Рис. 6. Табл. 8. Библ. 16 назв.

Рис. 6. Табл. 8. Бябд. 16 назв.

UDK 595.34+591.06(265)

Баланс вещества и энергии у веслоногих раков (Copepoda) в тропических апвеллингах. Петипа Т. С., Монаков А. В., Сорокин Ю. И., Волошина Г. В., Кукина И. В. — Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 335—350

Полное удовлетворение пищевых потребностей копепод в районах апвеллингов происходит, главным образом, за счет бактерий, простейших и водорослей при максимальном их потреблении, значительно превышающем энергетические траты при дыхании. Рационы рачков в зоне апвеллингов очень велики (68—322% веса тела). Хищничество или отсутствие его у копепод не отражается на величине рациона. Обилие пищи в поверхностном слое зоны апвеллинга приводит к круглосуточному питанию организмов без определенного ритма. Длительность переваривания пищи у организмов в исследованной зоне относительно постоянна и велика, однако при максимальной концентрации пищевых объектов (10 г/м³) время переваривания уменьшается и усвоение разных кормов падает, иногда до ничтожно малых величин (1%). Состав неусвоенной части рациона меняется от соотношения потребления и усвоения разных кормов. При преобладающем усвоении животными растительной пищи или при усвоении всех кормов в одинаковой степени, твердые непереваренные выделения обильнее жидких в 2—5 раз. У форм, лучше усваивающих животную или бактериальную пищу, преобладают жидкие выделения или количество жидких и твердых выделений одинаково. Низкая средняя усвояемость (34%) обнаружена при потреблении детрита из смеси кормовых объектов за счет большого содержания золы, а следовательно, и твердых выделений — фекалий по сравнению с жидкими выделениями. При питании растворенным органическим веществом из аналогичной смеси кормов усвояемость вдвое выше, так как количество золы, а значит, и твердых выделений очень мало. Возрастание общей концентрации пищи в зоне апвеллингов способствует быстрому накоплению массы животных, которое в 2.5 раза превышает траты при дыхании. В олиготрофных зонах наблюдается обратное соотношение.

Рис. 2 Табл. 10. Биол. 10 назв.

УДК 696.34+691.132

UDK 596.34+591.132
Продолжительность переваривания пищи у морских козленод. Арашкиевич Е. Г. — Труды
Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 351—357.

Продолжительность переваривания пищи у морских копепоид с использованием СИ Исследована скорость прохождения растительной пищи у 11 видов копепоид. Различия в скорости переваривания не связаны с характером питания рачков, их размером и глубиной обитания и объясняются, видимо, только

физиологическими особенностями популяции. Продолжительность переваривания у большинства исследованных рачков не меняется в течение суток, но у *Euscalania affinis* и *Acartia tonsa* отмечена тенденция к увеличению скорости прохождения пищи в ночное время. При увеличении концентрации корма продолжительность переваривания уменьшается.

Рис. 6. Табл. 2. Библ. 4 назв.

УДК 591.524.12+591.12(265)

Дыхание планктонных животных экваториальной части Тихого океана. Мусеева Э. И., Витек З.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1976, 102, 358—364.

В 17-м рейсе нис «Академик Курчатов» было выполнено 385 определений скорости дыхания Copepoda, Euphausiacea, Chaetognatha, Ctenophora, Siphonophora и др. беспозвоночных викилеровским и полярографическим методами. Рассчитаны регрессии зависимости скорости дыхания от веса тела для 6 основных групп зоопланктона. Скорость дыхания каланоид, измеренная при 20°, оказалась близкой к скорости дыхания каланоид из западной Пацифики при 27°. Это дает возможность предположить, что обмен тропических каланоид в интервале 20—28° слабо зависит от температуры. Опыты с *Euchaeta* и *Pleuromamma* показали отсутствие влияния объема респирометров и плотности посадки животных на скорость их дыхания.

Рис. 6. Табл. 1. Библ. 9 назв.

УДК 597.5+591.35+591.12(265)

Скорость дыхания молоди некоторых тропических рыб. Горелова Т. А.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 365—372.

Измерены скорости дыхания молоди рыб из сем. Coryphaenidae, Dactylopteridae, Diodontidae, Ballistidae, Carangidae, Mugilidae, Nomeidae и Myctophidae. Определение потребления кислорода проводилось на полярографе. Рассчитаны параметры уравнения связи обмена с весом $\lg Q = \lg a + k \lg W$. Величина потребления O_2 в несколько раз выше, чем у рыб умеренных широт. Наиболее интенсивный обмен у корифей, номусов и рыбы-лоцмана, наименее интенсивный у светящихся анчоусов.

Рис. 1. Табл. 2. Библ. 18 назв.

УДК 578.06+591.524.12+591.12

Микрореспирометр для измерения интенсивности обмена микрозоопланктона в условиях морской акклимации. Клековски Р. З.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 373—378.

Разработан манометрический газометрический респирометр с постоянным объемом газа для определения интенсивности обмена животных весом от 10^{-6} мг (мелкие науплии, инфузория) до 0,5 мг (копеподы) при колебаниях потребления кислорода 10^{-4} — $5 \cdot 10^{-1}$ мл/час на особь. Прибор включает 12 респирометрических камер с респирометрическими сосудами, сконструированными по типу картезианских поплавков, но закрепленными неподвижно, что позволяет работать на борту судна при качке. Описана схема прибора и методика работы с ним.

Рис. 2. Библ. 6 назв.

УДК 591.524.12+591.05

Интенсивность обмена микрозоопланктона. Клековски Р. З., Кукина И. В., Туманцев Н. И.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 379—383.

В тропических водах Атлантики и восточной Пацифики с помощью газометрического манометрического респирометра постоянного объема проведено 405 измерений интенсивности обмена у науплиев, копеподитов и взрослых копепод преимущественно из поверхностного слоя воды. Рассчитаны параметры регрессий обмена на вес в энергетических единицах для температуры *in situ* (20—27°) и с введением температурной поправки (приведение к 20°). Полученные данные позволяют сделать вывод, что в интервале 20—27° интенсивность обмена копепод относительно независима от температуры. Интенсивность дыхания копепод-фитофагов в восточно-экваториальной Пацифике близка к таковой для всех копепод тропической западной Пацифики и для ракообразных в целом, тогда как интенсивность дыхания хищных копепод (и копепод в целом) значительно уступает интенсивности дыхания копепод тропической западной Пацифики и ракообразных в целом. Причина, возможно, в том, что в чрезвычайно богатом фитопланктоном районе экваториального апвеллинга хищные копеподы вынужденно переходят на растительный корм и это снижает их метаболизм. Положение линии регрессии обмена на вес у науплиев резко отличается от ее положения у копеподитов и взрослых копепод.

Рис. 1. Табл. 2. Библ. 11 назв.

УДК 591.524.12(265)

Оценка продуктивности зоопланктона в экваториальной части Тихого океана и в перуанском апвеллинге. Шущкина Э. А., Кисляков Ю. Я.— Труды Ин-та океанол. АН СССР, 1975, 102, 384—396.

Определена интенсивность продуцирования планктонных животных разных трофических и систематических групп в экспериментах *in situ* с использованием радиоуглеродного метода в сочетании с математическим моделированием. На основе полученных материалов рассчитана чистая продукция зоопланктона в изолированной части естественного сообщества. Ориентировочные величины среднесуточных *P/B*-коэффициентов при оценке чистой продукции зоопланктона оказались равными +15—+30% в верхних слоях вод эвтрофных районов и —4——10% в олиготрофных водах исследованных районов Тихого океана.

Рис. 3. Табл. 3. Библ. 9 назв.

Опечатки

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
365	11 св.	перетические	первические
405 }	39 св.	0—500	400—500
	24 св.	700	750