

ОЦЕНКА КОЭФФИЦИЕНТОВ СМЕРТНОСТИ ЗООПЛАНКТОНА ПО ДАННЫМ ЛОВОВ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ НА ЖИВУЮ И МЕРТВУЮ ФРАКЦИИ

О.А. Черепанов, Е.В. Павлова

Институт биологии южных морей
НАН Украины
г. Севастополь, пр. Нахимова, 2
E-mail: oacherep@mail.ru

Предложен алгоритм расчета коэффициентов смертности зоопланктона по данным ловов сетью Джесди и седиментационной ловушки. Сформулированы требования к исходным данным.

Одновременная оценка живых и мертвых особей в пробах имеет давнюю историю, начиная с 1935 г. [1-4]. Такой дифференцированный подход при обработке зоопланктонных проб пока не вошел в практику океанологических исследований, скорее всего из-за методических трудностей и, возможно, отсутствия острой необходимости. В настоящее время, при усиливающемся загрязнении среды, необходимо иметь объективный биологический (не косвенный) метод оценки степени загрязнения и влияния его на экосистемы. Поэтому заманчиво, используя данные по соотношению численности живых и мертвых организмов зоопланктона в толще воды, оценивать воздействие токсического загрязнения среды на экосистему по коэффициентам смертности зоопланктона.

Пусть имеются данные о плотностях численности мертвых и живых особей, полученные вертикальным тралением сетью Джесди в слое 0-Н, с их видовой принадлежностью и размерным составом для наиболее массовой в планктоне группе Copepoda. Толща воды является аккумулятором мертвых особей. Например, при нейтральной плавучести мертвых организмов, их численность в среде будет возрастать до тех пор, пока приток мертвых не сравняется с их убылью вследствие разложения. При плотности тел типичной для копепод, убыль некрозоопланктона из слоя лова определяется в основном скоростью погруже-

ния, и чем быстрее он погружается, тем меньше аккумулирующая способность слоя.

О гидродинамических характеристиках большинства видов зоопланктона имеются только данные о диапазоне, в котором лежат их скорости погружения. Вероятно, единственным исключением являются представители группы Copepoda, гидродинамические характеристики, которых детально исследованы в работе [5]. В связи с этим далее будут рассмотрены организмы только этой группы. Расчеты показывают, что в диапазоне изменения плотности копепод (1.03-1.07 г см⁻³), варьирование температуры в пределах 10 – 25 °С и солёности от 15 до 18 ‰, относительное изменение скорости погружения составляет не более 5-8%. В большей степени скорость погружения зависит от плотности тел. Поэтому можно принять, что скорость пассивного погружения рассматриваемой группы зоопланктона в указанных диапазонах температуры и солёности постоянна.

Можно считать коэффициент удельной смертности постоянным при отсутствии в толще лова градиентов параметров, влияющих на смертность организмов, или при активной миграции особей. Поэтому при всех дальнейших выкладках принято это допущение.

Формулы расчета коэффициентов удельной смертности зоопланктона по данным ловов. Коэффициенты удельной смертности широко используются в математическом моделировании при описании динамики биомассы или численности популяции. Из уравнения динамики численности, учитывающего только процесс гибели, имеем выражение для расчета удельного коэффициента смертности

$$\beta = -\frac{1}{\tau} \ln \left(\frac{X(t+\tau)}{X(t)} \right), \quad (1)$$

где β – удельный коэффициент смертности; $X(t)$ и $X(t + \tau)$ – численности особей в моменты времени t и $t+\tau$.

Выражение (1) хорошо использовать в лабораторных условиях, где параметры, необходимые для расчетов, достаточно просто определяются. В природных условиях численность живых организмов регулируется, помимо гибели, трофическими

взаимоотношениями, размножением, турбулентностью и течениями. Кроме того, если рассматриваемая популяция состоит из особей одного размерной группы, то её численность зависит и от скорости роста. Поэтому, оценивая численность живых особей популяции по сетным ловам в моменты t и $t + \tau$, мы не можем непосредственно использовать эти данные для расчета коэффициента смертности по формуле (1). Задача становится решаемой, если дополнительно известно количество особей (x_t), погибших за некоторый период τ , и более корректной, если имеется оценка средней численности живых организмов (X_t) за период определения численности мертвых особей. В этом случае, предполагая отсутствие смертности, средняя численность живых должна быть равна $X_t + x_t$. Тогда формула (1) принимает вид

$$\beta = -\frac{1}{\tau} \ln \left(\frac{X_t}{x_t + X_t} \right). \quad (2)$$

В зависимости от орудий лова (сеть Джеди или седиментационная ловушка) имеем качественно различную информацию о погибших особях. Седиментационная ловушка регистрирует количество погибших за время τ организмов в столбе воды $S \cdot H$, где H – глубина постановки ловушки; S – площадь её входного отверстия. Поэтому данные о некрзоопланктоне, полученные при помощи седиментационной пригодны для расчета коэффициента смертности по формуле (2). Предварительно, они приводятся к численности погибших особей в единичном объёме воды делением на $S \cdot H$. В качестве средней численности живых организмов удобно принять среднее значение, полученное по результатам двух сетных ловов, выполненных перед постановкой ловушки и после ее снятия.

Сетью Джеди улавливаются особи, погибшие до и во время взятия пробы и оставшиеся в слое лова. Чтобы рассчитывать коэффициенты смертности на основе данных сетных ловов, необходимо найти коэффициент перехода от численности мертвых особей в слое 0 – H к числу погибших особей за некоторый промежуток времени. Численность живых организмов не требует коррекции.

Рассмотрим популяцию копепод, имеющую скорость погружения мертвых особей v м сут⁻¹. Пусть известны, по данным лова сетью Джеди слоя 0- H , плотности численности мертвых (x) и живых (X) организмов этой популяции. Для получения формулы в виде удобном для счета на ПК, разобьем толщу воды на m слоев. Зная скорость погружения, можно рассчитать время нахождения в слое лова особи, умершей на поверхности (τ_0 , сут.) и в k -ом слое (τ_k , сут.)

$$\tau_0 = H/v, \quad (3)$$

$$\tau_k = \frac{H}{vm} \left[\frac{1}{2} + m - k \right] \quad k = 1 \dots m.$$

При выводе зависимости (3), учитывалось, что при равновероятной гибели организмов внутри k -го слоя, среднее время нахождения мертвой особи в этом слое равно $H(2m - k)$. Особи, погибшие в k -ом слое в период времени меньше или равном $t - \tau_k$, где t – время лова, остаются в слое лова и поэтому улавливаются сетью. Вероятность гибели одной особи в k -м слое за период времени τ_k равна $\tau_k \beta$. Тогда, умножая вероятность гибели одной особи на численность живых организмов в слое и суммируя количество погибших организмов во всех слоях, получим выражение для плотности численности мертвых особей в слое 0- H :

$$x = \beta X \sum_{k=1}^m p_k \tau_k, \quad (4)$$

где X – плотность численности живых особей в слое 0- H (экз.м⁻³); p_k – распределение численности живых организмов по слоям

$$\left(\sum_{k=1}^m p_k = 1 \right).$$

Согласно зависимости (4), при всех прочих равных условиях, вклад в численность мертвых особей в слое 0- H зависит от глубины их гибели. Наибольшую долю вносят особи, погибшие в верхнем слое, а наименьшую – в нижнем. Для оценки коэффициента смертности необходимо знать количество особей погибших в слое лова за период, больший или равный максимальному времени нахождения мертвого организма в слое лова, т.е. за τ_0 . За это время,

численность погибших особей в слое 0 – Н, могла бы быть

$$x_{\tau} = \beta X \tau_0. \quad (5)$$

Объединяя формулы (4) и (5), получим выражение для расчета плотности численности погибших особей во всем слое лова в зависимости от плотности численности мертвых особей попавших в сеть

$$x_{\tau} = x k_x, \quad (6)$$

где k_x – коэффициент перехода от численности мертвых особей в слое (x) к количеству погибших особей в слое (x_{τ}) за время τ_0 , равный

$$k_x = \frac{1}{m} \sum_{k=1}^m \left(\frac{1}{2} + m - k \right) p_k; \quad (7)$$

p_k – распределение численности живых организмов по слоям. Подставляя τ_0 и значения плотностей численности погибших особей и живых организмов в слое 0 – Н в выражение (2), получим оценку коэффициента удельной смертности рассматриваемой популяции.

Для расчета коэффициента смертности особей некоторой популяции по данным сетных ловов, необходимо знать вертикальное распределение численности живого и скорость погружения мертвого зоопланктона. Как правило, и та и другая характеристики точно неизвестны. Коэффициент k_x принимает значение близкое к нулю при концентрировании живых организмов в нижнем слое лова, в верхнем – равен единице, а при равномерном распределении численности живых – 0.5. При ориентировочных оценках коэффициентов смертности можно считать вертикальное распределение численности зоопланктона равномерным. Некоторым обоснованием этого предположения служат данные работы [6] и малая глубина в бухтах. Скорее всего, равномерное распределение численности копепод в слое лова наблюдается в случае отсутствия в нем градиентов плотности. Эта ситуация характерна при сильном прогреве или ох-

лаждении всей толщи воды в бухтах или при интенсивном ветровом перемешивании.

На основании лабораторных экспериментов [7], для более точного описания вертикального распределения живого зоопланктона требуется, как минимум, три лова: дно – нижняя граница слоя градиента плотности, слой с градиентом плотности и верхний перемешанный слой.

У копепод, накопление пузырьков газа в телах мертвых особей по мере их разложения [2], увеличивает плавучесть трупов, поэтому необходимо верифицировать перенос результатов лабораторных наблюдений в реальные условия. Для этого используются данные седиментационной ловушки. Из условия равенства коэффициентов удельной смертности, полученных по данным седиментационной ловушки и по данным сетного лова, имеем

$$v = \frac{x_{\text{trap}} H}{x \tau_{\text{trap}}} k_x, \quad (8)$$

где τ_{trap} – длительность лова ловушкой; x_{trap} – численность погибших особей за время τ_{trap} в единичном объеме воды, Н – глубина нижней границы слоя лова; x – плотность численности мертвых особей в слое 0–Н; k_x рассчитывается по формуле (7), используя данные о вертикальном распределении численности зоопланктона.

Обсуждение. Для оценки влияния вертикального распределения живых организмов на оценку коэффициента смертности были рассмотрены типичные случаи, представленные на рисунке 1. Солёность считалась постоянной и равной 16.7 ‰. Гидродинамические характеристики зоопланктона соответствовали особям, относящимся к различным стадиям Copepoda и взрослым особям вида *Acartia* sp. Длина особей варьирует от 0.4 до 1.3 мм, а отношение длины к ширине цефалоторакса равно 3.7. Скорости погружения некрозоопланктона рассчитывались по данным работы [5]. На рисунке 1 распределение P1, согласно [7], соответствует особям старших возрастных групп, а P2 – младших. Результаты расчетов приведены в таблице 1.

Данные таблицы 1 показывают, что предположение равномерности распределе-

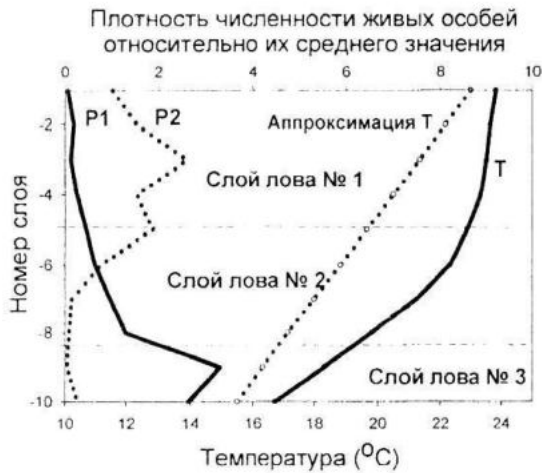


Рисунок 1 - Вертикальные профили температуры (Т), ее линейной аппроксимации и типичные возможные распределения численности живых организмов относительно среднего значения P1 и P2. Пунктирными линиями выделены слои лова для аппроксимации распределений численности. Шаг дискретности слоя лова – 1м.

ния численности живых организмов по глубине приводит к относительной ошибке коэффициентов смертности в случае распределения P1 - в 112, а при P2 - в 26 %. Таким образом, для корректного определения коэффициентов смертности требуется знание распределения численности живых организмов по слоям. Так как численность мертвых особей характеризуется целыми числами 1, 2 и т.д., то возможные получае-

Таблица 1 – Зависимость коэффициентов удельной смертности (сут^{-1}) от размера тел при разных типах распределения живых организмов по глубине. Плотности численности в слое живых и мертвых организмов, равны 100 и 1 экз м^{-3} , соответственно

Тип распределения	Длина тела, мм								
	1.3	1.2	1.1	1.0	0.8	0.7	0.6	0.5	0.4
P1	0.024	0.020	0.016	0.013	0.008	0.006	0.005	0.003	0.002
P2	0.068	0.057	0.047	0.039	0.024	0.018	0.013	0.009	0.006
Равномерное	0.050	0.042	0.035	0.029	0.018	0.014	0.010	0.007	0.004

Была смоделирована ситуация, когда распределение живых организмов известно по результатам трех послынных ловов. В этом случае относительная погрешность составляет при распределении P1 - 9 и при P2 - 0.4 %, что вполне удовлетворительно.

При расчете коэффициентов смертности зоопланктона на основе данных о количест-

стве мертвых организмов, попавших в седиментационную ловушку, удельный вклад в коэффициент смертности одной особи не зависит от ее размеров. С другой стороны он зависит от численности живых организмов. Так при суточной продолжительности лова ловушкой и плотности численности живых особей в слое лова 100 экз. м^{-3} будут принимать дискретные значения с некоторым шагом $\Delta\beta$. Этот шаг характеризует точность оценки коэффициента смертности. Например, у особей размером 1.3 мм при их плотности численности живых организмов равной 100 экз. м^{-3} , обнаружение одного мертвого организма дает оценку коэффициента смертности равную 0.024 (таблица 1). При обнаружении двух мертвых особей коэффициент смертности удваивается и будет равен 0.048 и т.д. В первом случае мы можем говорить, что его значения лежат в пределах 0 - 0.024, а во втором - в интервале 0.024 - 0.048 и т.д. «Удельный вес» лова одной мертвой особи, т.е. ее вклад в значение оценки коэффициента смертности, сильно зависит от размеров тела. Соответственно, это сказывается на точности определения коэффициентов смертности. Например, чтобы достичь такой же точности определения коэффициента смертности как у особей длиной 0.4 мм при численности живых особей 100 экз. м^{-3} , требуется, чтобы плотность численности живых организмов размером 1.3 мм была равна приблизительно 1000 экз. м^{-3} . Поэтому для сравнения коэффициентов смертности группы особей, резко отличающихся размерами, рекомендуется увеличить глубину лова. Если это невозможно, то необходимо провести серию ловов, оценить в смешанной пробе численности живых и мертвых особей с длиной тела в интервале 1- 1.3 мм и затем для них рассчитывать коэффициенты смертности.

удельный вклад одной особи в коэффициент смертности составляет 0.01 сут^{-1} , а при 10 экз. м^{-3} – на порядок выше. Параметром, который может уменьшить погрешность определения коэффициента смертности при малой численности живых организмов является длительность лова ловушкой. Но это время ограничено условием возможности определения видовой принадлежности мертвых особей.

Заключение. Предложен алгоритм расчета коэффициентов удельной смертности по данным ловов только сетью Джеди или сетью Джеди в совокупности с седиментационной ловушкой. При этом обязательное условие – зоопланктон должен дифференцироваться на живую и мертвую фракции. Рассмотренные способы лова для получения необходимой информации обладают своими достоинствами и недостатками.

Расчет коэффициентов смертности только по сетным ловам привлекает простотой отбора проб и возможностью отбирать пробы практически в любой точке акватории. К недостаткам этого метода следует отнести зависимость точности оценки коэффициентов смертности от скорости погружения некрозоопланктона и вертикального распределения живых организмов. Последнее приводит, как минимум, к необходимости совершать три послонных лова. Для повышения точности определения коэффициентов смертности популяций, состоящих из особей больших размеров, предлагается специально проводить дополнительные серии ловов.

Использование седиментационных ловушек не требует знания вертикального распределения живых и скоростей погружения мертвых организмов. С другой стороны, при существующих ограничениях на постановку ловушек в прибрежных районах и бухтах, практически большая часть акватории остается закрытой для их использо-

вания. Кроме того, увеличение точности оценки коэффициентов смертности при малой численности живых организмов практически невозможно.

Л и т е р а т у р а

1. М.А. Кастальская – Карзинкина. Методика определения живых и отмерших компонентов планктона на фиксированном материале. Труды лимнологич. станции в Косине, № 19, 1935. – С. 91 – 100.

2. Л.М. Зелезинская. Естественная смертность некоторых форм икhtiо- и зоопланктона Черного моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Одесса, 1966. – 20 с.

3. О.П. Дубовская, М.И. Гладышев, В.Г. Губанов. Сезонная динамика численности живых и мертвых особей зоопланктона в небольшом пруду и некоторые варианты оценки смертности. Журн. Общей биологии, том 60, № 5, 1999. – С. 543 – 565.

4. Е.В. Павлова, Е.Б. Мельникова. Изменение количественных показателей жизнеспособного зоопланктона Севастопольской бухты в 1998-1999 гг. (Крым, Черное море). Гидробиол. журн., Киев, том 41, № 6, 2005. – С. 3 – 12.

5. В.П. Степанов, Л.С. Светличный. Исследования гидромеханических характеристик планктонных копепод. – Киев: Наукова думка, 1981. – 126 с.

6. R. Holzman, M.A. Reidenbach, S. G. Monismith, J. R. Kose, A. Genin. Near-bottom depletion of zooplankton over a coral reef II: relationships with zooplankton swimming ability. Coral Reefs, vol. 24, No 1, 2005. – P. 87 – 94.

7. C. B. Woodson, D. R. Webster, M. J. Weissburg, J. Yen. Response of copepods to physical gradients associated with structure in the ocean. Limnol. Oceanogr., vol. 50, No. 5, 2005. – P. 1552 – 1564.