

**Национальная Академия Наук Украины
Институт биологии южных морей
им. А.О. Ковалевского**

**100-летнему юбилею
со дня рождения Владимира
Алексеевича Водяницкого
посвящается**

МОРСКИЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Ответственный редактор
доктор биол.наук С.М. Коновалов**

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 37475

Севастополь, 1994

УДК 574.55:595.166

К ВОПРОСУ О БИОПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ. ПРОДУКЦИЯ ПЕЛАГИЧЕСКИХ КОПЕПОД (*CRUSTACEA, COPEPODA*)

Л.И. Сажина

В 50-е годы в советской науке развернулась дискуссия по проблеме биологической продуктивности, а именно по вопросу, что понимать под этим термином. В.А. Водяницкий — директор Севастопольской биологической станции, имея многолетний опыт работы на Черном море, отстаивая существование гидробиологии как науки, доказывал первичность в ней проблемы биологической продуктивности. Он понимал под этой проблемой комплексное изучение процессов, происходящих в водоемах, на основе многолетних систематических наблюдений. "Только фронтальные исследования, включающие изучение круговорота вещества и потока энергии через все основные звенья создателей и потребителей органического вещества приведут к пониманию закономерностей продуктивности и возможность управлять ею" [3, стр. 96]. Восемь предвоенных лет и двадцать пять послевоенных В.А. Водяницкий отдал осуществлению своих идей. Ученый энтузиаст, страстный пропагандист новых направлений в науке, прекрасный оратор, умелый организатор, он остался в памяти своих учеников внимательным и добрым Учителем. Высокая культура, безграничная эрудиция, задушевно-мягкий такт в общении делали его прекрасным собеседником, а преданность науке покоряла и воодушевляла. Одной из основных черт его характера было умение за конкретными данными увидеть общебиологические явления. Так при изучении планктона, обнаружив обилие икры шпрота, сардины, хамсы, он сделал вывод о массовости этих видов в Черном море. Выяснив биологию их развития и размножения, выдвинул теорию, согласно которой состав черноморской ихтиофауны обусловлен экологическими особенностями, способствующими выживанию в

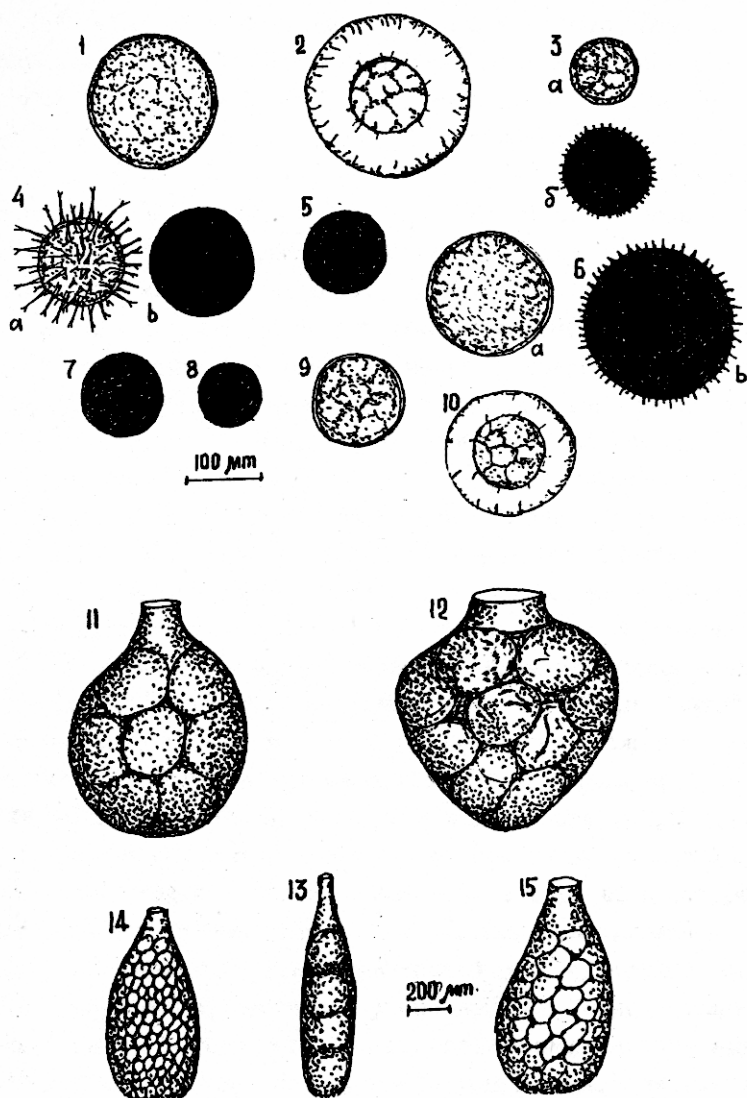
Черном море видов, у которых развитие происходит в поверхностных слоях. Используя данные по режиму выноса биогенных элементов реками, по количественному развитию планктона, бентоса, рыб, В.А. Водяницкий доказал несостоятельность теории низкой продуктивности Черного моря. А выдвинутая им теория цикличности процесса продуцирования доказывала перспективность лова рыбы в открытых водах моря [2]. Под непосредственным руководством В.А. Водяницкого было развернуто широкомасштабное изучение биологической продуктивности Черного моря. Работами сотрудников СБС и учениками В.А. Водяницкого его теоретические предпосылки были блистательно подтверждены, что и послужило основой для перестройки рыбного промысла на Черном море.

С участием В.А. Водяницкого продукционные исследования были начаты в Средиземном и Красном морях, затем в Карибском море. Проблема биологической продуктивности является основным стержнем работ сотрудников ИнБЮМ и в настоящее время, а благодаря многочисленным экспедициям исследованиями были охвачены многие регионы Мирового Океана. Одной из задач, поставленной В.А.Водяницким, было: "Изучение биологии массовых форм зоопланктона и совершенствование метода оценки его продуктивности" [3, стр. 177]. Поэтому настоящая статья касается вопросов определения продукции у массовых организмов пелагиали — веслоногих ракообразных (копепод). Эти организмы являются основной группой в планктоне и играют большую роль в продукционных экосистемных взаимоотношениях. Продукция видовой популяции представляет сумму приростов всех входящих в ее состав особей (соматическая) и прироста за счет размножения (генеративная). Для этого необходимо выяснить особенности роста всех возрастных стадий, знать количественные показатели размножения и численность организмов разного возраста в природных популяциях от яйца до половозрелых форм. Большинство видов, как правило, полициклически и в природных популяциях преобладают

личиночные стадии, определение которых затруднено из-за сложного метаморфоза и отсутствия определителей. При жизни Владимира Алексеевича было начато изучение жизненных циклов черноморских пелагических копепод. Позднее эти исследования были перенесены на виды, обитающие в других регионах Мирового Океана. В результате 30-летних работ (1963-1993 гг.) собран обширный материал в Черном, Средиземном, Аравийском морях и в тропической части Атлантического, Индийского и Тихого океанов по росту и размножению 85 видов копепод. Первоначально были получены показатели роста и размножения экспериментально, затем эти данные были подтверждены полевыми исследованиями [27]. Одновременно были выделены морфологические особенности науплиусов копепод и составлен определитель, позволяющий идентифицирование этих личинок на разных таксономических рангах [26]. В последнее время описаны морфологические особенности яиц копепод и показана роль яиц в структурных популяционных исследованиях [38]. Краткие сведения по всем перечисленным направлениям изложены ниже, как выполнение завета В.А. Водяницкого: "Продуктивность водоемов есть результат жизнедеятельности организмов в условиях среды данного водоема" [1, стр 494].

Яйца копепод в пелагиали морских экосистем. По данным К. Разулс [37] из более 3000 видов самыми многочисленными являются виды п/о *Calanoida* (85%), в меньшем числе – виды п/о *Cyclopoida* (11%) и *Harpacticoida* (4%). Виды 2-х последних п/ов вынашивают яйцевые мешки, а первого – в основном выметывают яйца в воду. Согласно современному представлению яйца покрыты двойной оболочкой: наружной плотной кутикулярной и внутренней эластичной хитиновой [36]. Наружная оболочка может быть гладкой, снабженной щетинками или шипами, прозрачной или пигментированной. Форма яйца чаще всего круглая, но встречаются и дискообразные яйца. Каждому роду копепод присущи яйца определенной формы, размера, цвета и определенного типа вымета. Однако, 4 вида рода *Clausocalanus*

яйца выметывают в воду, а *C. furcatus* – в яйцевой мешок. Некоторые виды п/о *Calanoida* выметывают 2-3 типа яиц, отличающихся по морфологическим и экологическим признакам. В 1937 году была открыта способность копепод откладывать наряду с летними, быстро развивающимися, яйца другой морфологии, требующие длительной стадии покоя [31]. В 1968 году два типа яиц были получены в эксперименте у двух черноморских стенотермных видов [22]. В настоящее время этот список расширен работами американских, японских и итальянских ученых. Разнообразие типов яиц у рачков одного вида повышает адаптационный потенциал популяций и эффективность использования ими многообразия внешних условий [38]. Установлены морфологические характеристики яиц 85 видов копепод. По форме, цвету и размерам выделены 10 типов яиц и 5 типов яйцевых мешков (рис.1). Преобладают виды, выметывающие яйца в воду (57 видов 21 рода), вынашивающих по 1 яйцевому мешку меньше (14 видов 8 родов). Причем часть родов принадлежит к п/о *Calanoida* (5), часть – к п/о *Harpacticoida* (3). Еще меньше представителей, вынашивающих по 2 мешка (14 видов 3 родов п/о *Cyclopoida*) (Табл. 1). Обработка проб микрозоопланктона в северо-западной части Индийского океана показала значительные колебания количества яиц копепод в природных пелагических экосистемах (от 0,5 до 100 тыс.экз. · м⁻³ или 1,7-26,0% численности микрозоопланктона в слое 0-100 м). В дивергентных продуктивных водах преобладает размножение фитофагов и эврифагов, выметывающих яйца в воду (*Undinula*, *Calanus*, *Clausocalanus*, *Acrocalanus*, *Paracalanus*, *Calocalanus*, *Temora*, *Acartia*, *Centropages*), и обладающих быстрой реакцией на улучшение пищевых условий увеличением скорости размножения за счет увеличения числа яиц в кладках и сокращения сроков их развития [28]. Основная масса яиц концентрируется в узких слоях (5-7 м) в виде пятен скоплений, возникающих с различной периодичностью (6-9-12 часов) на границах слоев с разными гидрологическими характеристиками. Такие скопления (>100 тыс.экз. · м⁻³) часто



Р и с. 1 Типы яиц *Copepoda* (описание в тексте).

Таблица 1. Типы и морфологические характеристики яиц *Copepoda*.

Тип (по рис.1)	Диаметр яиц, мм	Величина кладки, экз. · ♀ ⁻¹	Тип вымета	Цвет	Род или вид
	min-max	min-max			
1	0,10-0,28	10-100	в воду	полупрозрачные	<i>Calanus</i> (2)*, <i>Calanoida</i> (1), <i>Neocalanus</i> (1), <i>Nannocalanus</i> (1), <i>Undinula</i> (2)
2	0,10-0,28	10-100	"	"	<i>Undinula</i> (2)
	0,18-0,60	10-35	"	"	<i>Eucalanus</i> (5), <i>Rhincalanus</i> (1)
3a	0,06-0,07	8-90	"	"	<i>Paracalanus</i> (1), <i>Acrocalanus</i> (1), <i>Calocalanus</i> (1) <i>Clausocalanus</i> (4), <i>Acartia</i> (4), в том числе <i>A. clausi</i>
3b	0,07-0,08	8-20	"	черные	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht (покоящиеся)
4a	0,08-0,13	15-90	"	полупрозрачные	<i>Centropages</i> (3), в том числе <i>C. ponticus</i>
			"	черные	<i>Centropages ponticus</i> Karavajev (покоящиеся)
4b	0,10-0,15	15-20	"	коричневые	<i>Pontellina</i> (1), <i>Pontellopsis</i> (1)
5	0,06-0,10	10-15	"	голубые	<i>Pontella</i> (2), <i>Labidocera</i> (4), <i>Anomalocera</i> (1) и <i>P. mediterranea</i>
6a	0,10-0,28	10-35	"		

Таблица 1. Типы и морфологические характеристики яиц *Copepoda*. (Продолжение)

Тип (по рис.1)	Диаметр яиц, мм	Величина кладки, экз · φ^{-1}	Тип вымета	Цвет	Род или вид
	min-max	min-max			
6b	0,13-0,15	10-15		черные	<i>Pontella mediterranea</i> (Claus) (покоящиеся)
7	0,08-0,10	20-60	"	коричневые	<i>Candacia</i> (5)
8	0,06-0,07	15-68	"	" черные	<i>Temora</i> (4)
9-10	0,07-0,10	4-40	"	полупрозрачные	<i>Pleuromamma</i> (мелкие виды) (4)
	0,17-0,28	10-25	"	"	<i>Pleuromamma</i> (крупные виды) (2)
11-12	0,18-0,50	7-20	в 1 мешок	голубые	<i>Euchaeta</i> (6)
13	0,14-0,22	4-6	"	"	<i>Euchaeta wolfendeni</i> (A. Scott)
	0,17	10-11	"	синие	<i>Miracia efferata</i> Dana
14	0,04-0,07	60-200	в 2 мешка	полупрозрачные, оранжевые	<i>Oncaea</i> (6)
15	0,05-0,10	10-40	в 1 мешок	прозрачные	<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady), <i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck), <i>Lubbockia</i> (1), <i>Macrosetella</i> (1)
	0,28	15-20	"	черные	<i>Aetideus</i> (1), <i>Gaidius</i> (1)
	0,05-0,10	60-300	в 2 мешка	прозрачные, голубые	<i>Corycaeus</i> (6), <i>Sapphirina</i> (2)

* В скобках число видов, исследованных в данном роду.

** Иногда откладывают яйца в воду.

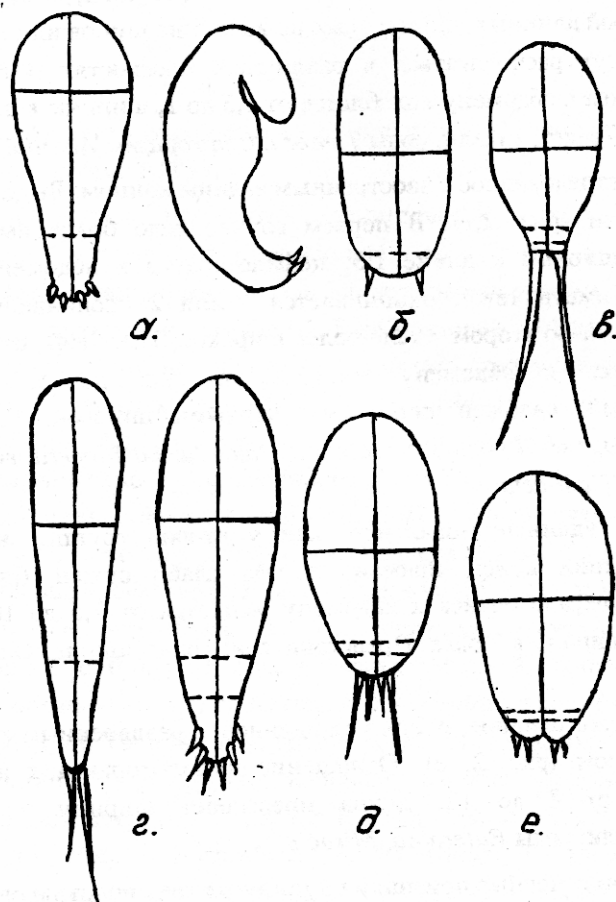
обнаруживаются в слоях максимальной плотности верхнего 100-метрового слоя (40-55-60 м). Как правило, максимумы численности яиц совпадают с максимумами развития фитопланктона. Размножение видов, как правило с хищным типом питания, вынашивающих яйцевые мешки, не приурочено к определенным районам. Они не образуют больших скоплений и встречаются повсеместно во всей 100-метровой толще. Отношение численности яиц фитофагов и эврифагов к численности яиц хищников является хорошим показателем трофического состояния экосистемы. Преобладание яиц фитофагов и эврифагов над хищниками указывает на активность динамических, а следовательно и продукционных процессов в данном регионе [39].

Покоящиеся яйца. У пяти черноморских видов была обнаружена способность наряду с летними (субитанными) откладывать покоящиеся (латентные) яйца. К настоящему моменту у 17 видов копепод выявлена способность образовывать подобные яйца [32]. Плотная оболочка с высокой резистентностью помогает сохранять в течение длительного времени жизнедеятельность яиц при крайне неблагоприятных условиях. Изменение условий к лучшему вызывает активное вылупление науплиусов из таких яиц. Образование латентных яиц связано с внутренними популяционными ритмами, вызванными изменением температуры, солености, кислородного и светового режимов. Происходит постепенное увеличение покоящихся яиц в кладках и вытеснение ими обычных летних. Как правило, на пополнение природных популяций в форме летних яиц расходуется 10-20% генеративного запаса, а оставшаяся часть в виде покоящихся яиц как резерв популяции концентрируется в верхних 5-10-см слоях грунта. Численность последних может достигать $3-4 \cdot 10^6$ экз.·м⁻² [33]. Обилие покоящихся яиц в том или ином регионе может явиться показателем экологического состояния биоты. Кроме того, при разработке методов культивирования покоящиеся яйца помогут решить проблемы живых кормов [19].

Идентификация науплиусов. В мировой литературе очень мало обобщающих сведений о морфологии, экологии, классификации и специфике науплиусов копепод. Как правило, они касаются отдельных зон и локальных регионов [30,34,35]. В структурных исследованиях зоопланктона Черного моря видовая принадлежность науплиусов, как правило, не определяется, хотя во многих работах отмечен большой вклад этих стадий в численность и биомассу планктонного сообщества [12]. До 70-х годов текущего столетия изучение морфологических особенностей личиночных стадий веслоногих ракообразных Черного моря носило эпизодический характер и касалось копеподитных стадий, морфологически сходных со взрослыми особями [18,29]. Полный жизненный цикл, с описанием науплиальных стадий, был изучен только у обитателя распресненных вод *Calanipeda aquae-dulcis* Kritcz. Б.И. Гарбером [4]. Позднее, после разработки методики длительного содержания в лабораторных условиях пелагических *Copepoda*, из яиц были выведены и описаны морфометрические особенности науплиусов 10 массовых видов [26] и копеподитов 5 видов [23]. Составленные определительные таблицы позволяли позднее идентифицировать личинок 85 видов на любом таксономическом ранге от семейства до вида [26]. По форме тела все изученные виды науплиусов разделены на шесть групп (рис. 2).

1. Тело по форме напоминает запятую (рис. 2,а). Задний конец симметричный, округлый, снабжен группой коротких шипов, иногда дополненных парой коротких или длинных щетинок. Цефалоторакс в 3 раза длиннее абдомена, наибольшая ширина соотносится с длиной как 1:2,5. Эта форма тела характерна для представителей рода *Calanus*, *Clausocalanus*, *Pleuromamma*. Отличие состоит в размерах тела и в вооружении ротовых конечностей.

2. Тело удлинено-овальное (рис. 2,б). Задний конец симметричный, овальный, незауженный, вооружение состоит из длинных тонких шипов и более длинных щетинок. Цефалоторакс



Р и с. 2 Формы тела науплиусов (описание в тексте).

превышает абдомен в 10 раз, длина ширину – в 2-2,5 раза. Представитель: род *Euchaeta*.

3. Тело округлое (рис. 2, в). Задний конец заужен, симметричен, снабжен парой длинных, одинаковых по величине шипов или щетинок, которые могут располагаться в различных плоскостях. Отношение цефалоторакса к абдомену колеблется от 1,5 до 2, ширины к длине – от 6 до 10 раз. Представители: роды *Temora*, *Centropages*, *Acartia*.

4. Тело стреловидное с заостренным задним концом. Выделены две разновидности (рис. 2, г). В первом случае тело более вытянутое, отношение ширины к длине 1:5, цефалоторакса к абдомену – 3:1. Абдомен ассиметричный, оканчивается 1 или 2 неодинаковыми по длине шипами. Во втором – тело более широкое ($H:L = 1:4$), отношение цефалоторакса к абдомену меняется от 2,5 до 5. Абдомен симметричный, снабжен короткими парными шипами. В первую подгруппу выделены роды *Rhincalanus*, *Pontella*, *Labidocera*, во вторую – *Eucalanus*, *Candacia*.

5. Тело удлинненно-овальное, как у второй группы, но более плоское, задний конец прямой, иногда слабо сужен (рис. 2, д). Отношение цефалоторакса к абдомену меняется от 7,5 до 10, длина превышает ширину в 2 раза. Представители: роды *Oithona*, *Oncaea*, *Cogusaeus*.

6. Тело листовидное, очень уплощенное, с раздвоенным коротким задним концом (рис. 2, е). Отношение цефалоторакса к абдомену колеблется от 8 до 12, длина превышает ширину в 2 раза. Представители: роды *Euterpina*, *Miracia*.

Выделены основные признаки науплиусов трех подотрядов [26].

Рост, размножение, продукция. Удельная скорость роста (C_w) является мерилем состояния организма, показателем нарастания органического вещества. Как правило, удельная скорость снижается в ходе роста организма, т.к. она зависит от отношения конечной массы (или длины) к начальному значению и находится в обратной

зависимости от времени развития [6]. Обычно среднюю удельную скорость роста (C_w) рассчитывают по формуле:

$$C_w = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

где W_1 и W_2 - сырая масса (мг) в начале и в конце периода роста за время t_1 и t_2 (сут.) [13].

В 60-е годы произошел значительный прогресс в разработке методики определения вторичной продукции у планктонных организмов с непрерывным или длительным периодом размножения и сложной структурой популяций. В лаборатории зоопланктона ИнБЮМ была сделана первая попытка рассчитать продукцию неритических копепод Черного моря - *Acartia clausi* Giesbr. и *Centropages kroyeri* Giesbr. [5, 8], у которых к тому времени были описаны морфологические особенности личиночных стадий и продолжительность развития [18,20-22]. Среднесуточные приросты массы у *A. clausi* и *C. kroyeri* (переопределен как *C. ponticus* Karav.) различались более чем вдвое и на единицу биомассы у stenothermного теплолюбивого *C. kroyeri* за лето нарастало в сутки около 0,08 по сравнению с 0,035 за год у эвриинтермной *A. clausi* (табл. 2). С использованием этого же метода были проанализированы многолетние данные (1960-1966 гг.) и определены удельные и абсолютные величины продукции у 6 видов копепод: *Calanus helgolandicus* Claus (переопределен как *C. euxinus* Hulsemann), *A. clausi*, *Pseudocalanus elongatus* (Boeck), *Paracalanus parvus* (Claus), *Oithona minuta* Kritcz. (переопределена как *O. nana* Giesbr.) и *Oithona similis* Claus. Среднегодовой суточный P/B - коэффициент составил 0,09 с колебаниями 0,04-0,16 в зависимости от вида копепод и сезона наблюдений. Общая продукция в разные годы колебалась от 1 до 2 г · м⁻² сырой массы, из которой больше половины образовали холодолюбивый *P. elongatus* и эвриинтермная *O. minuta* [6,9,10]. В это же время, используя размеры

особей [20,21] и продолжительность развития возрастных стадий [29], Т.С. Петипа определила суточный прирост каждой стадии развития *C. helgolandicus* и *A. clausi* [14-17]. Ею было отмечено, что среднесуточный прирост возрастал от науплиусов к копеподам, а затем, по мере роста и развития, вначале медленно, а затем резко падал. Коэффициент использования энергии на рост (K_2) имел тот же характер изменений.

Признавая необходимость усовершенствования методики продукционных исследований, В.Н. Грезе ввел в расчетные данные сведения по росту и размножению черноморских копепод, полученные в эксперименте Л.А. Чаяновой [29] и Л.И. Сажиной [22,24,25]. Это позволило уточнить ранее полученные продукционные показатели, установить величины K_2 в разные сезоны года и на разных стадиях онтогенеза. Было показано, что K_2 повышается в холодный период года и снижается летом. В онтогенезе K_2 достигает максимума на копеподитных стадиях и значительно понижается у науплиусов и взрослых особей. В среднем для популяций у изученных видов: *P. elongatus*, *A. clausi*, *P. parvus* и *C. ponticus* K_2 не превышал 0,2, исключая *P. elongatus* (0,38). При этом у мелких видов, с массой менее $5 \cdot 10^{-3}$ мг величина K_2 в летний сезон составляла 0,10-0,15, а у крупных копепод, с массой тела до 10^{-2} мг, - до 0,4 [7]. Обобщая имеющиеся данные по суточной удельной продукции видовых популяций гидробионтов В.Е. Заика, суммируя данные Т.С. Петипа и В.Н. Грезе для черноморских видов копепод, привел пределы колебаний от 0,07 до 0,22 [11].

Распространение методов расчета продукции по величинам суточных приростов, полученных на основе кривых индивидуального роста, заставило уделить проблеме роста черноморских видов большее внимание. Были изучены жизненные циклы 10-ти массовых видов пелагических копепод Черного моря [23,24]. Продолжительность полного цикла развития копепод колебалась от 7 до 30 суток и находилась в обратной зависимости от температуры. Кроме

Таблица 2. Показатели роста пелагических *Seropoda*.

Район	Число видов	Удельный суточный прирост (C_w)	Популяционный Р/В-коэффициент			Коэффициент использования пищи на рост (K_2)		Автор
			средне-суточный	годовой	средне-годовой	средне-суточный	средне-годовой	
Черное море	2	0,06 – 0,20	0,15 – 0,22	–	–	0,25 – 0,40	–	[14 – 17]
	2	–	–	–	0,08 – 0,12	–	0,10 – 0,18	[6]
	6	–	–	0,04 – 0,16	0,09	–	0,10 – 0,40	[7 – 10]
	10	0,11 – 0,38	–	–	–	–	–	[23,27]
Тропическая зона	37	0,02 – 0,52	0,05 – 0,26	–	–	0,20 – 0,60	–	[27]

температуры на продолжительность развития оказывало влияние состояние района обитания популяции. Так у *A. clausi* цикл развития одной генерации весной 1979 года заканчивался в течение одной недели, а осенью этого же года и в том же районе при аналогичной концентрации пищи и температуре – за 30 суток [27]. Полученные в эксперименте данные по росту копепод помогли уточнить теоретические расчеты. Разработанная методика содержания пелагических копепод дала возможность установить жизненные циклы еще 27 видов, обитающих в Средиземном море и в тропической зоне трех океанов. Продолжительность полного цикла развития при температуре 10-25°C колебалась от 10-15 до 35-40 сут., оставаясь минимальной у эпипланктонных фитофагов и эврифагов (*Undinula darwini* (Lubbock), *Temora stylifera* (Dana) и максимальной – у хищников (*Euchaeta marina* Prestandrea). В пределах отряда *Copepoda* среднесуточные удельные соматические приросты колебались от 0,02 до 0,52. Самый низкий был отмечен у хищников *E. marina* и самый высокий у эврифага *U. darwini*. Изменение удельных соматических приростов имеет четкую закономерность: снижение к концу каждого из этапов, так же как в целом за период онтогенеза – от фитофагов к хищникам, обитающим в богатых водах (0,62; 0,23; 0,18), и у этих же групп из бедных олиготрофных вод (0,18; 0,08; 0,02). Получены экспоненциальные зависимости роста с разными показателями скорости роста на каждом из этапов: для науплиусов: $C_w = 0,018 e^{0,21}$, для копеподитов: $C_w = 1,47 e^{0,05}$. Коэффициент использования ассимилированной пищи на рост варьирует от 0,2 до 0,6. Отмечено уменьшение K_2 в теплый период года и возрастание осенью и зимой. Кроме того, K_2 может достигать более высоких значений у "молодых" популяций [27]. Таким образом, экспериментальные исследования роста копепод позволили уточнить пределы колебаний некоторых продукционных показателей (табл. 2). Рассчитанные на основе графического метода В.Н. Грезе популяционные Р/В-коэффициенты

оказались явно заниженными по сравнению с таковыми, определенными по удельному приросту.

Одной из основных задач изучения продуктивности является способность организма воспроизводить потомство. О скорости размножения можно судить по таким показателям как величина кладки (число яиц или их масса за один вымет), интервалы вымета, плодовитость (число яиц или их масса, выметанное самкой за сутки) и длительность репродуктивной активности самки, а также число размножающихся самок в популяции. Изучение размножения было начато с черноморских копепод. Имеющиеся к тому времени сведения по плодовитости были рассчитаны по полевым планктонным сборам и грешили большой неточностью [9]. Разработанный метод, апробированный на 10-ти черноморских видах позволил определить показатели размножения у 37 индоокеанских, 44 атлантических и 16 тихоокеанских видов [23,25,27]. Изученные виды по характеру размножения разделены на три экологические группы. В первую группу отнесены неритические, дальне-неритические и океанические виды п/о *Calanoida*, выметающие яйца в воду, за исключением некоторых видов рода *Clausocalanus* и всего рода *Pseudocalanus*. Число яиц в кладках значительно колеблется (от 5 до 100), интервалы вымета очень короткие (0,5-1 сут.) у мелких (< 1,5 мм), несколько длиннее (1-2 сут.) у крупных (>1,5 мм) видов. Плодовитость – переменная величина (2-50-100), как и генеративный прирост (5-32 % массы самки). Максимальные показатели получены у фитофагов в эвтрофных районах. Группа самая многочисленная, охватывает эпипланктонные и интерзональные виды с разным типом питания: *Calanus*, *Undinula*, *Acartia*. Во вторую группу выделены дальне-неритические и океанические виды трех подотрядов, выметающие немногочисленные крупные яйца (5-20) в мешки с большой периодичностью (5-6 сут.). Плодовитость (1-6 яиц · самка⁻¹ · сут.⁻¹) и генеративный прирост (1-5%) низкие. Сюда отнесены эпипланктонные и интерзональные виды в основном с хищным типом

питания: *Euchaeta*, *Oithona*, *Miracia*. Максимальные показатели были в эвтрофных районах. В третью группу выделены дальне-неритические и океанические виды подотряда *Calanoida* и *Cyclopoida*, вынашивающие мешки с многочисленными мелкими яйцами (20-150). Высокие величины кладок могут сохраняться даже в олиготрофных районах. Плодовитость довольно высокая (10-25 яиц · самка⁻¹ · сут.⁻¹), несмотря на длительную периодичность вымета яиц (2-6 сут.), генеративный прирост низкий (0,5-3%). Группа включает эврифагов и хищников: *Clausocalanus*, *Pseudocalanus*, *Oncaea*, *Coryacea*, *Sapphirina*.

Количество размножающихся одновременно самок в популяциях фитофагов и эврифагов выше (25%), чем у хищников (18%). По мере удаления от продуктивных зон соотношение размножающихся и не размножающихся самок резко снижается у фитофагов (до 3-5%) и менее резко у хищников (до 10-15%). По показателям генеративной продукции районы дивергенций и циклональных циркуляций близки к районам Африканского шельфа и Перуанского апвеллинга (0,6-0,9 мг · м⁻³). Открытые олиготрофные районы характеризуются низкими показателями генеративной продукции (0,04-0,05 мг · м⁻¹). На примере трех модельных видов: *U. darwini* – эпипланктонный фито-детритофаг, выметывающий яйца в воду; *Eucalanus pseudoattenuatus* Sewell – интерзональный эврифаг, выметывающий яйца в воду; *E. marina* – интерзональный хищник, выметывающий яйца в мешок, впервые проведено сравнение экспериментальных данных с полевыми показателями для одних и тех же популяций. Сопоставление популяционных Р/В-коэффициентов для этих видов с соматическими приростами показало их идентичность. Удельные суммарные (соматический плюс генеративный) приросты, максимальные у фитофагов в продуктивных районах (76%), снижаются в менее продуктивных водах (48%). У эврифагов и хищников они несколько ниже как в продуктивных (по 37%), так и в менее продуктивных водах (0,19%). В продуктивных локальных зонах открытых районов океанов происходит увеличение суммарной продукции (в 2-3раза) по

сравнению с менее продуктивными стабильными водами за счет интенсивного размножения и роста копепод. Доля генеративного вклада особенно велика у фитофагов (40-65%), оставаясь невысокой у эврифагов и хищников (13-16 %). Рассчитанный для 4 видов копепод коэффициент использования ассимилированной пищи на рост (K_2) оказался довольно высоким у обитателей Перуанского апвеллинга (0,76) и гидрофронта (0,56), низким у обитателей олиготрофных вод океанов (0,09). Полученные данные на организменном уровне позволили перейти к расчету прироста органического вещества для популяции. Суточный популяционный P/B-коэффициент *Clausocalanus ingens* Giesbr. равен 0,25, что соответствует удельному суточному приросту особи на этих стадиях в эксперименте (0,27).

Таким образом, разработанный в 60-х годах в ИнБЮМ метод расчета продукции планктонных копепод по скорости роста отдельных особей и возрастному составу популяций, в последующие годы стимулировал исследования по росту видов из различных регионов Мирового Океана. Были изучены жизненные циклы многих пелагических копепод в экспериментальных условиях, что позволило детализировать морфологические особенности яиц и науплиальных личинок, определить скорость роста на каждой стадии в процессе онтогенеза и установить изменение продукционных показателей от биотических и абиотических факторов. Разработка принципиально нового методического подхода к определению плодовитости и природной скорости размножения, вместе с данными по росту помогли определить рост и размножение в популяциях из разных пелагических экосистем. Способность некоторых видов копепод откладывать покоящиеся яйца расширила представления об адаптационном потенциале популяций и раскрыла новые возможности использования копепод в качестве "живых кормов" в марикультурных хозяйствах.

В заключение можно сказать, что поднятые В.А. Водяницким вопросы по проблеме биологической продуктивности водоемов актуальны и в наши дни. Значительные экологические изменения,

происходящие за последние 10-15 лет еще более подчеркивают необходимость данной тематики, т.к. эти изменения влекут за собой изменения всех структурно-функциональных показателей, и определить направленность этих изменений задача современной гидробиологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Водяницкий В.А. О проблеме биологической продуктивности морей и ее значение для рыбного хозяйства // Тр. Всесоюз. конф. по вопр. рыб. хоз-ва (17-26 декабря 1951 г.).— 1953.— Вып.1.— С.487-508.
2. Водяницкий В.А. О проблеме биологической продуктивности водоемов и в частности Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР.— 1954.— 8.— С.347-433.
3. Водяницкий В.А. Записки натуралиста.— М.: Наука, 1975.— 192 с.
4. Гарбер Б.И. Наблюдения за развитием и размножением *Calanipeda aquae-dulcis* Kritcz. (Copepoda, Calanida) // Тр. Карадаг. биол. станции.— 1951.— Вып.11.— С.3-55.
5. Грезе В.Н. Графический метод расчета продукции: Второй вариант // Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г.Г. Винберга.— Минск, 1968.— С.121-125.
6. Грезе В.Н. Продукция зоопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря / Под ред. В.Н. Грезе.— Киев, 1979.— С.164-168.
7. Грезе В.Н. Использование пищи на рост и продукция в популяциях морских копепод // Биология моря.— 1983.— N 2.— С.20-25.
8. Грезе В.Н., Балдина Э.П. Динамика популяций и годовая продукция *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages kroyeri* Gs. в неритической

зоне Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР.— 1964.— 17.— С.240-261.

9. Грезе В.Н., Балдина Э.П., Билева О.К. Продукция планктонных копепод в неритической зоне Черного моря // Океанология.— 1968.— 8, вып.6.— С.1066-1070.

10. Грезе В.Н., Федорина А.И., Чмыр В.Д. Продукция основных компонентов кормовой базы планктоноядных рыб Черного моря // Биология моря, Киев.— 1973.— Вып.28.— С.3-23.

11. Заика В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов.— Киев: Наук. думка, 1983.— 205 с.

12. Ковалев А.В. Структура зоопланктонных сообществ Атлантики и Средиземноморского бассейна. — Киев: Наук. думка, 1991.— 141 с.

13. Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г.Г. Винберга.— Минск: Вышэйшая школа, 1968.— 248 с.

14. Петина Т.С. Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море // Физиология морских животных.— М., 1966.— С.69-81.

15. Петина Т.С. Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* Giesbr // Физиология морских животных.— М., 1966.— С.82-91.

16. Петина Т.С. Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря // Структура и динамика водных сообществ и популяций.— Киев, 1967.— С.44-65.

17. Петина Т.С. О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней // Структура и динамика водных сообществ и популяций.— Киев, 1967.— С.108-119.

18. Потемкина Д.А. Возрастные стадии некоторых *Copepoda* Черного моря // Зоол. журн.— 1940.— 19, вып.1.— С.119-125.

19. Размножение и экология массовых рыб Черного моря на ранних стадиях онтогенеза / Дехник Т.В., Дука Л.А., Калинина Э.М. и др. — Киев: Наук. думка, 1974.— 150 с.

20. Сажина Л.И. Развитие черноморских *Copepoda*: I. Науплиальные стадии *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages kroyeri* Giesbr., *Oithona minuta* Kritcz. // Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР.— 1960.— 13.— С.49-67.

21. Сажина Л.И. Развитие черноморских *Copepoda*: II. Науплиальные стадии *Calanus helgolandicus* (Claus) // Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР.— 1961.— 14.— С.102-108.

22. Сажина Л.И. О зимующих яйцах морских *Copepoda* // Зоол. журн.— 1968.— 47, вып.10.— С.1554-1556.

23. Сажина Л.И. Развитие и размножение массовых пелагических *Copepoda* Черного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Севастополь, 1969.— 27 с.

24. Сажина Л.И. Рост массовых копепод Черного моря в лабораторных условиях // Биология моря, Киев.— 1973.— Вып.28.— С.41-50.

25. Сажина Л.И. Темп размножения пелагических *Copepoda* Черного и Средиземного морей // Биологическая продуктивность южных морей.— Киев, 1974.— С.175-182.

26. Сажина Л.И. Науплиусы массовых видов пелагических копепод Мирового океана.— Киев: Наук. думка, 1985.— 238 с.

27. Сажина Л.И. Размножение, рост и продукция морских веслоногих ракообразных.— Киев: Наук. думка, 1987.— 156 с.

28. Сажина Л.И., Скрябин В.А. Видовой состав, распределение и оценка скорости размножения рачкового микрозоопланктона в связи с динамикой вод // Механизмы образования скоплений и функционирования планктона в экосистемах Индийского океана / Под ред. Т.С. Петипа.— Киев: Наук. думка. (В печати)

29. Чаянова Л.А. Размножение и развитие пелагических *Copepoda* Черного моря // Тр. Карадаг. биол. станции.— 1950.— Вып.10.— С.78-105.

30. Bjornberg T.K.S. Developmental stages of some tropical and sub-tropical planktonic marine Copepods // Stud. Fauna Curacao - с (..) of Caribb. Jst.— 1972.— 40.— P.132-185.

31. Fish C.J., Johnson, M.W. The biology of the zooplankton population in the Bay of Fundy and Gulf of Maine with special reference to production and distribution // J. Fish. Res. Bd. Can.— 1937.— 3.— P.189-222.

32. Grice G.D., Marcus N.H. Dormant eggs of marine Copepods // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. Aberdeen.— 1981.— 19.— P.125-140.

33. Hiroto R., Uno S. Seasonal abundance of the pelagic eggs of *Copepoda* // Autsu Mar. Biol. St. Kumanoto Univer. Collect. Repr.— 1978.— N6.— P.77-84.

34. Koga F. Morfology, Ecology, Classification and Specialization of Copepods Nauplius // Bull. Nansei. Reg. Fish. Res. Lab.— 1984.— N 16.— P.95-229.

35. Li Song, Fang Jinchuan. Larval stages of marine planktonic Copepods of China.— Beijing: China ocean. Pres., 1990.— 140 p.

36. Marshall S.M., Orr A.P. Hatching in *Calanus finmarchicus* and some other copepods // J. Mar. Biol. Ass U.K.— 1954.— 33.— N2.— P.393-401.

37. Razouls C. Repertoire mondial des Copepodes planctoniques marins et des eaux saunetres: Divers systemes de classification.— Bonyuls-Sur-Mer.: Lab. Arago Univer. Pierre et Marie Curie, 1981.— 359 p.

38. Sazhina L.I., Shadrin N.V. The variety of *Copepoda* eggs types as the mechanism of preserving the population under different environmental

conditions // Abstr. 27 European Mar. Biol. Sympos. (Durbin, 7-11 sept., 1992).— Durbin, 1992.— P.8.

39. *Sazhina L.I.* Copepod eggs and their importance in studies of pelagic ecosystems // Abstr. of 5-th Intern. Conf. on *Copepoda* (6-12 june, 1993).— Baltimore, Maryland, 1993.— P.79.

On bioproductivity of water bodies. Production contributed by pelagic copepods (*Crustacea, Copepoda*)
L.I. Sazhina

The method developed in the 1960-s for estimating production of pelagic copepod population provided a stimulus to experimental determination of life cycles of species. Data have been gained on the growth rate and reproduction in 85 mass copepod species from the Black Sea and the World Ocean. Comparison between the estimates of copepod growth and reproduction observed in laboratory experiments and at sea yielded more adequate estimates of their production. The determinative plates of copepod eggs and nauplii were compiled.

УДК 591.17:591.0.5

СТАНОВЛЕНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИЗУЧЕНИЕ ДЫХАНИЯ МОРСКИХ ПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ В ИНСТИТУТЕ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ

Е.В. Павлова

Владимира Алексеевича Водяницкого с полным правом следует считать "крестным отцом" энергетических исследований у планктонных организмов на Севастопольской биологической станции АН СССР, впоследствии переименованной в Институт биологии южных морей АН УССР. Именно его личной инициативе мы обязаны тому, что в Севастополе было положено начало развитию физиологических исследований, связанных с оценкой разных аспектов функционирования морских пелагических экосистем. В первую очередь — это изучение питания, дыхания, роста и развития