

ПРОВ 2010

ПРОВ 9

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

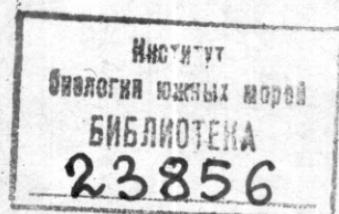
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

БИОЛОГИЯ МОРЯ

Вып. 24

ПЛАНКТОН ЮЖНЫХ МОРЕЙ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ — 1971

Морозова - Водяницкая Н.В. Некоторые результаты количественных исследований фитопланктона в Черном море Тр. Новоросс. биол. ст., 2, вып. 3, 1940.

Морозова - Водяницкая Н.В. Фитопланктон Черного моря. - Тр. Севастоп. биол. ст., 6, 1948.

Морозова - Водяницкая Н.В. и Белогорская Е.В. О значении кокколитофорид и особенно понтосфера в планктоне Черного моря. - Тр. Севастоп. биол. ст., 9, 1957.

Пицых Г.К. О количественном развитии и горизонтальном распределении фитопланктона в западной половине Черного моря. - Тр. АзЧерНИРО, вып. 14, 1950.

Пицых Г.К. О количестве, составе и распределении фитопланктона в Черном море. - Тр. ВНИРО, 28, 1954.

Стройкина В.Г. О фитопланктоне Черного моря в районе Карадага и его сезонная динамика. - Тр. Карадаг. биол. ст., вып. 10, 1950.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПРОДУКЦИИ ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ ЗООПЛАНКТОНА В НЕРИТИЧЕСКОЙ ЗОНЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

В.Н.Грезе, Э.П.Балдина, О.К.Билева

Исследования, результаты которых излагаются в настоящей статье, были начаты в 1960 г. и имели своей главной задачей выяснить типичный ход сезонной динамики популяций и их возрастного состава у основных представителей зоопланктона в Черном море, чтобы определить темп и абсолютные величины производимой ими продукции. Решение этой задачи стало возможным в результате разработки соответствующего метода расчета продукции планктонных популяций (Грезе, Балдина, 1964; Грезе, 1968) на основе изучения скорости роста различных видов (Сажина, 1960, 1961, 1967, 1968а; Заика, 1969).

Наряду с этим, по мере продолжения работ, стала появляться возможность выяснения и другого вопроса о степени стабильности или вариабельности количественного развития планктонных популяций в течение ряда лет, о размахе многолетних колебаний продукции. Десятилетняя продолжительность исследований позво-

ляет в настоящее время с достаточной достоверностью судить о закономерностях колебаний численности и продукции в течение года и о возможной амплитуде их многолетних изменений.

Сбор материалов производился в районе Севастополя, на четырех станциях 10-мильного разреза, круглогодично, с интервалами в 10-15 дней, а в зимние месяцы иногда реже, в связи с неблагоприятными условиями погоды. Орудием сбора служил планктометр (Грезе, 1962) с фильтром из газа № 64, которым облавливался слой 0-40 м. При буксировке в течение 15 мин объем профильтрованной прибором воды обычно составлял 4-9 м³, что давало относительно репрезентативную пробу планктона. Осреднение же четырех таких проб достаточно характеризовало численность планктона на разрезе.

После просчета проб с разделением стадий и размерных групп, вычерчивались соответствующие графики годовых изменений численности каждого вида (рис. I), служившие исходным материалом для суждения о числе и сроках генераций, для определения приемами планиметрирования средней численности видов по стадиям развития за определенный сезон и год, а также для построения осредненных многолетних кривых сезонной динамики численности.

При рассмотрении многолетнего хода изменений численности и возрастного состава популяций различных видов планктонных животных было бы желательно иметь исчерпывающие данные о многих экологических факторах, в той или иной мере влияющих на динамику популяций. К сожалению, мы располагаем относительно полными данными лишь по температуре воды, которые тем не менее следует предпослать дальнейшему анализу материалов, учитывая силу и многообразие действия этого фактора на ход биологических процессов.

Цифры, приводимые в табл. I, относятся к поверхностному слою моря в районе Севастополя и хотя и не отражают точно температурных условий непосредственно в изучавшемся слое 0-40 м, но дают необходимое представление о различиях термического режима разных лет и сезонов, что и требуется при анализе возможного влияния температуры на динамику популяций организмов. В период исследования 1960-1963 и 1967-1968 гг. отличались относительно небольшим отклонением температур от средней годовой

нормы. 1964 и 1965 гг. характеризовались значительным понижением термики и 1966 г. — столь же большим повышением ее. Особен-

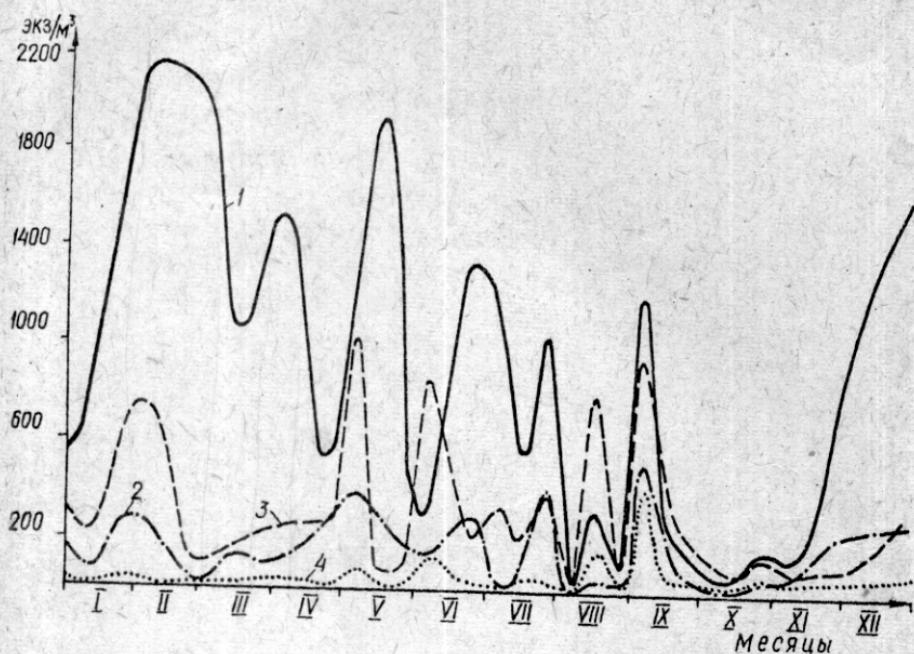


Рис. I. Сезонная динамика численности *Pseudocalanus elongatus* в 1962 г.:
1 — наутилии, 2 — яйца, 3 — копеподиты, 4 — взрослые.

но суровыми были зима 1963—1964 г., весна и осень 1965 г. Повышение средней температуры в 1966 г. было наибольшим весной и осенью. Из особенностей первых лет наблюдения следует отметить относительно прохладные летние месяцы в 1960, 1962 и 1968 гг.

Сезонная динамика численности и возрастной структуры популяций

Характер сезонных изменений в составе и количественном развитии зоопланктона неоднократно привлекал внимание исследователей Черного моря, начиная с С.А.Зернова (1904). В ряде последующих работ В.Н.Никитин (1939), М.А.Долгопольская (1940), К.В.Ключарев (1952) исследовали сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона в районе Батуми и Карадага. В открытых

районах моря такие работы были проведены А.П.Кусморской (1955), В.Д.Брайко и др. В северо-западной части длительные и обстоятельные наблюдения выполнялись Л.Г.Коваль (1961, 1962). В зарубежных водах у берегов Болгарии сезонные наблюдения проводились Димовым (Димов, 1960) и у румынских берегов Маркусом (Marcus, 1957), исследовавшим специально копепод.

Однако в этих работах не ставилась задача определения продукции, а потому особенно существенный для нас подробный анализ возрастного состава популяций и его сезонной динамики не проводился. По этой причине при дальнейшем обсуждении материалов и при расчетах результаты исследований предшественников лишь в ограниченной степени могут быть использованы для некоторых сопоставлений и дополнений.

PSEUDOCALANUS ELONGATUS. Этот вид является в Черном море представителем комплекса холодолюбивых организмов. Будучи широко распространенным в умеренно-холодноводных ра-

Таблица I
Отклонения средних месячных температур воды от многолетней (1960-1969 гг.) средней

| Год | январь | февраль | март | апрель | май | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь | ноябрь | декабрь | Среднее годовое значение |
|---------|--------|---------|------|--------|------|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|--------------------------|
| 1960 | -0,2 | -0,7 | -0,2 | -0,4 | -0,2 | -0,9 | -0,7 | -0,0 | -0,4 | -0,2 | -0,7 | -0,7 | 0,4 |
| 1961 | -0,6 | -0,2 | -0,1 | -0,4 | -0,2 | -0,3 | -0,3 | -0,0 | -0,4 | -0,2 | -0,7 | -0,7 | 0,0 |
| 1962 | -0,6 | -0,2 | -0,1 | -0,4 | -0,2 | -0,3 | -0,3 | -0,0 | -0,4 | -0,2 | -0,7 | -0,7 | 0,0 |
| 1963 | -0,6 | -0,2 | -0,1 | -0,4 | -0,2 | -0,3 | -0,3 | -0,0 | -0,4 | -0,2 | -0,7 | -0,7 | 0,0 |
| 1964 | -0,6 | -0,2 | -0,1 | -0,4 | -0,2 | -0,3 | -0,3 | -0,0 | -0,4 | -0,2 | -0,7 | -0,7 | 0,0 |
| 1965 | -0,6 | -0,2 | -0,1 | -0,4 | -0,2 | -0,3 | -0,3 | -0,0 | -0,4 | -0,2 | -0,7 | -0,7 | 0,0 |
| 1966 | -0,6 | -0,2 | -0,1 | -0,4 | -0,2 | -0,3 | -0,3 | -0,0 | -0,4 | -0,2 | -0,7 | -0,7 | 0,0 |
| 1967 | -0,6 | -0,2 | -0,1 | -0,4 | -0,2 | -0,3 | -0,3 | -0,0 | -0,4 | -0,2 | -0,7 | -0,7 | 0,0 |
| 1968 | -0,6 | -0,2 | -0,1 | -0,4 | -0,2 | -0,3 | -0,3 | -0,0 | -0,4 | -0,2 | -0,7 | -0,7 | 0,0 |
| 1969 | -0,6 | -0,2 | -0,1 | -0,4 | -0,2 | -0,3 | -0,3 | -0,0 | -0,4 | -0,2 | -0,7 | -0,7 | 0,0 |
| Средняя | 7,9 | 7,0 | 7,7 | 10,0 | 14,8 | 19,5 | 22,5 | 23,5 | 21,2 | 17,4 | 14,1 | 10,3 | 14,7 |

йонах атлантиki и Тихого океана (Бродский, 1957; Виноградов, 1968), он не встречается в водах Средиземного моря, но является массовым видом в Черном море. Здесь, как и в других районах, он избегает температуры выше 15° и потому летом обитает на глубинах более 20-25 м, а в зимнее время населяет и поверхностные слои моря (Ключарев, 1952).

Наибольшее количество яиц и по абсолютной численности, и в расчете на одного взрослого рака (табл. 2) наблюдается в первом полугодии. Минимум же приходится на август - ноябрь. Данные эти, подтверждая, с одной стороны, характеристику псевдокалинуса как холодолюбивой формы, с другой стороны, показывают, что размножение его все же происходит круглогодично, а не только в холодный сезон.

Данные Л.И.Сажиной (1968 а) показывают, что при оптимальных для размножения вида температурных условиях $8-10^{\circ}$ полный цикл развития псевдокалинуса длится около 35 дней. Это позволяет допустить возможность смены в течение года до девяти генераций раков. Полученные сезонные кривые численности разных стадий развития в большинстве случаев показывают в течение года шесть - восемь максимумов. Однако в некоторые годы, как например в 1962 г., при удачном распределении сроков наблюдений, можно было насчитать до девяти пиков численности яиц и науплиусов (см. рис. I), что соответствовало возможности, определяемой по данным Л.И.Сажиной. Весьма вероятно, что такому полному ее проявлению способствовали особенности температурного цикла 1962 г., когда, с одной стороны, развитие зимне-весенних генераций стимулировалось относительно теплой зимой, а с другой - пониженные летние температуры также были ближе к оптимальным для псевдокалинуса (см. табл. I). При иных обстоятельствах число генераций в году, вероятно, может сокращаться до семи-восьми.

Эти результаты интересно сравнить с данными Дигби (Digby, 1950) по биологии псевдокалинуса у Плимута. Его исследования, методически очень близкие нашим, привели автора к заключению о смене пяти генераций раков в год. Однако внимательное рассмотрение графиков численности отдельных копеподитных стадий (Digby, 1950, рис. 2) и то обстоятельство, что науплиусы встречались в течение всего года, позволяют с большей вероятностью предполагать шесть генераций.

Среднее за ряд лет количество раков колебалось от минимума

в октябре - 384 экз./м³ - до максимума в январе - 1712 экз./м³ (табл. 2). Таким образом, годовые колебания средних тысячных величин за ряд лет характеризовались различиями примерно в 4,5 раза. Если, однако, рассмотреть ряд годовых циклов, от лета до весны, по первичным данным, то получим величины превышения средних месячных максимумов над минимумами в следующее число раз: 1960-1961

4

1961-1962 1962-1963

124 15

1964-1965 1965-1966

10 II

1966-1967 1967-1968

8 17

1968-1969

55

Как видно, цикл 1961-1962 гг. резко выделялся по своей амплитуде колебания численности от минимума - 21 экз./м³ - в сентябре 1961 г. до максимума - 2605 экз./м³ - в феврале 1962 г. Различия же между абсолютным месячным минимумом за весь

Таблица 2

Возрастной состав популяции *Pseudocalanus elongatus* и его сезонные изменения (среднее за 1960-1969 гг.)

| Показатели | январь | февраль | март | апрель | май | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь | ноябрь | декабрь | среднее годовое значение |
|------------------------------------|--------|---------|------|--------|------|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|--------------------------|
| Всего раковин, экз./м ³ | 1712 | 1603 | 1555 | 1201 | 1069 | 898 | 997 | 477 | 707 | 384 | 555 | 1096 | 1021 |
| Науплиусы, % | 69,2 | 74,2 | 75,2 | 65,3 | 67,4 | 56,1 | 48,2 | 52,2 | 72,6 | 75,8 | 80,2 | 76,5 | 68 |
| Копеподиты, % | 26,2 | 22,4 | 21,4 | 29,8 | 27,6 | 36,7 | 42,0 | 37,3 | 19,5 | 17,4 | 15,1 | 20,3 | 26 |
| Заросльные, % | 4,6 | 3,2 | 3,4 | 4,9 | 5,0 | 7,2 | 9,8 | 10,5 | 7,9 | 6,8 | 4,7 | 3,2 | 6 |
| Личица | 3,6 | 5,1 | 3,9 | 6,2 | 4,6 | 3,5 | 2,5 | 1,9 | 1,3 | 1,8 | 2,2 | 5,0 | 3,5 |
| заросльные | 15,0 | 23,0 | 22,1 | 13,3 | 13,3 | 7,8 | 4,9 | 5,0 | 9,2 | 11,2 | 17,1 | 25,5 | 13,9 |
| науплиусы | | | | | | | | | | | | | |

период - 21 экз./м³ - и максимумом - 3210 экз./м³ - в марте 1968 г. составляли 150 раз. Но в большинстве случаев в течение года ко-

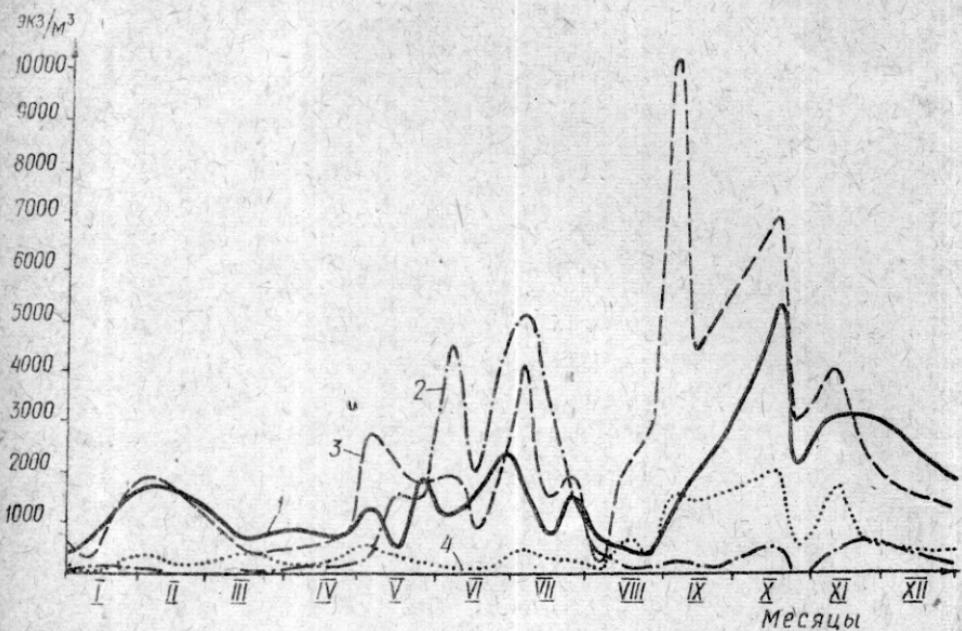


Рис. 2. Сезонная динамика численности *Paracalanus parvus* в 1962 г.: обозначения те же.

лебания средней месячной численности были не более чем в 10 раз.

Наряду с колебаниями общей численности в популяции псевдокалинуса происходили изменения и ее возрастной структуры, как в сезонном, так и в многолетнем аспекте. Общая закономерность сезонных изменений (см. табл. 2) проявляется в том, что максимальное количество взрослых - около 10% - встречается в популяции во вторую половину лета. В феврале - марте их относительно меньше - около 3%, однако в этот период отмечается и наибольшая интенсивность размножения, при которой среднее количество яиц на одну взрослую особь составляет, в апреле, в среднем за ряд лет 6,2.

Науплиусы образуют в течение всего года большую часть популяции. Лишь в июле среднее многолетнее значение их падает несколько ниже 50%, среднее же годовое равно 68%. Максимум - до 75-80% -- относится к осенне-зимнему сезону, с октября по март.

Копеподитные стадии составляют в среднем до 26% популяции, с максимумом в июне - августе и минимумом в октябре - ноябре.

В отдельные годы возрастной состав может существенно изменяться, отклоняясь от многолетних средних характеристик в различные сезоны и месяцы. Так, в 1961 г. имело место значительное преобладание взрослых раков в сентябре - октябре, при общей малочисленности популяции. В 1962 г. взрослые стадии, в отличие от средней многолетней картины, были наиболее обильными не в июле - сентябре, а в августе - ноябре. Однако можно отметить, что возрастной состав оказывается относительно более стабильным, чем общая численность популяции, которая может изменяться в значительно больших пределах.

Рассматривая многолетний ход колебаний численности и пытаясь сопоставить его с изменениями термического режима (см. табл. I), можно заметить, что наибольшее обилие псевдокалануса приходилось на 1962 г. Вероятно, условия этого годового цикла с температурами пониженными против нормы летом и повышенными в холодный период, как это уже отмечено, особенно благоприятствовали воспроизведству популяции весь год, и средняя годовая численность была в этот период наибольшей - 1255 экз./м³. В 1965 г. наблюдалось значительное снижение температуры во все сезоны, сменявшиеся с января 1966 г. столь же резко выраженным и продолжавшимся весь год повышением. Среднее месячное отклонение от средней за период наблюдений в 1965 г. составило минус 1,0°, а в 1966 г. плюс 1,2°. Эти отклонения термики, видимо, неблагоприятно сказались на размножении популяции, и численность ее в 1965 г. упала до 727 экз./м³, а в 1966 г. всего до 350 экз./м³. Холодное лето 1968 г. и последующие зима и весна 1969 г. совпали с новым повышением численности *P. elongatus*.

PARACALANUS PARVUS. Вид этот имеет пределы температурного оптимума от 10 до 20° и наиболее обилен в море в теплую часть года. Подъем численности популяции обычно начинается в мае, падение - в ноябре - декабре, но и в зимние месяцы продолжается, хотя и в меньших масштабах, размножение раков, на что указывают постоянно находящиеся в планктоне науплиусы и яйца.

Продолжительность развития паракалануса, исследованная Л.И.Сажиной (1968 а), примерно равна продолжительности развития предыдущего вида и при температуре около 15° составляет до 30 суток. Этому соответствует смена до семи-восьми генераций в те-

чение года, которые обнаруживаются в виде пиков численности яиц науплиусов и копеподитов. На кривых численности взрослых раков в большинстве случаев в году отмечается не более семи генераций. Так, на рис. 2, представляющем довольно типичный пример распределения численности популяции в течение года, кривая имаго имеет лишь пять четко выраженных подъемов и указывает на смену пяти, а может быть шести, генераций.

Период массового размножения приходится на май - июль. При этом, как показано в табл. 3, особенно интенсивно оно происходит в мае, когда на одну взрослую особь в планктоне приходится наибольшее число яиц. В связи с изменениями в интенсивности размножения, скорости развития, потребления популяции хищниками, возрастной состав популяции меняется в течение года. Науплиусы обычно преобладают весной (50-60%), копеподитные стадии - в августе - сентябре. Максимум взрослых отмечается в июне - июле.

Численность популяции, в среднем многолетнем выводе, по месяцам колебалась от максимума около 8 тыс. экз./ m^3 в сентябре - октябре до минимума 1,7 тыс. экз./ m^3 в марте - апреле. Средняя же месячная величина составляла 3619 экз./ m^3 (табл. 3). Таким образом, в течение года месячные показатели менялись в среднем в 5 раз.

Что касается многолетних колебаний численности, то в исследованные годы наибольшее обилие паракалинуса было отмечено в годовых циклах с мая по май 1961-1962 и 1962-1963 гг., которые отличались несколько более повышенной термикой (см. табл. I). Средняя месячная численность популяции составляла в эти годы соответственно 4000 и 4870 экз./ m^3 . Напротив, в 1964-1965 и 1965-1966 гг., отличавшихся низкими температурами, паракалинуса было значительно меньше - 2630 и 2670 экз./ m^3 . В следующий годовой цикл с мая 1966 по май 1967 г., выделявшийся высокими температурами, численность популяции паракалинуса стала снова повышаться, достигнув 3130 экз./ m^3 , а в 1968 г. - почти 4 тыс. экз./ m^3 .

CENTROPAGES PONTICUS. Центропагес является типичным представителем теплолюбивых организмов, встречающихся в планктоне лишь в летние месяцы. При этом первыми, начиная с апреля или мая, появляются науплиусы. Как показали исследования Л.И.Сажиной (1968), это объясняется существованием зимующих яиц, откладываемых самками центропагеса осенью. Выходящие из яиц науплиусы в июне дают первую генерацию взрослых раков, за которой обычно следуют еще две-три в июле, августе и сентябре. В типичных слу-

чаях к концу октября популяция исчезает. Максимум ее численности приходится, как правило, на август, на период наиболее высоких температур (рис. 3). В это время общее количество раков всех стадий, в среднем многолетнем значении, достигает 400 экз./м³ (табл. 4). В отдельные же годы максимальная среднемесечная численность колебалась от 228 экз./м³ в 1967 г. до 1070 экз./м³ в 1961 г.

При сравнении циклов развития центропагеса в разные годы обращают на себя внимание значительные различия в продолжительности сезона существования популяции. В 1961 г. он длился четыре месяца, с июня по сентябрь, в 1962 г. первые науплиусы появились в апреле и встречались, как и другие стадии,

Таблица 3
Возрастной состав популяции *Paracalanus parvus* и его сезонные изменения (среднее за 1960-1969 гг.)

| Показатели | Январь | Февраль | Март | Апрель | Май | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь | Ноябрь | Декабрь | Среднее годовое значение |
|----------------------------------|--------|---------|------|--------|------|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|--------------------------|
| Всего раков, экз./м ³ | 1946 | 1966 | 1701 | 1704 | 2100 | 4102 | 3128 | 3724 | 7945 | 7404 | 4939 | 2767 | 3619 |
| Науплиусы, % | 39,2 | 50,0 | 59,6 | 55,8 | 48,4 | 39,6 | 34,8 | 34,4 | 34,4 | 36,4 | 45,7 | 43,4 | 40,9 |
| Копеподиды, % | 49,2 | 40,0 | 31,4 | 32,2 | 42,4 | 47,6 | 45,2 | 50,5 | 57,5 | 53,4 | 43,5 | 46,1 | 48,1 |
| Взрослые, % | 11,6 | 10,0 | 9,0 | 12,0 | 9,2 | 12,8 | 20,0 | 11,1 | 8,1 | 10,2 | 10,8 | 10,5 | 11,0 |
| Личица | 0,3 | 0,8 | 0,8 | 0,4 | 3,3 | 1,5 | 0,9 | 0,4 | 0,3 | 0,2 | 0,5 | 0,6 | 0,7 |
| Взрослые науплиусы | 3,6 | 5,0 | 6,6 | 4,7 | 5,2 | 3,1 | 1,7 | 3,5 | 4,2 | 3,6 | 4,2 | 4,1 | 3,7 |
| Взрослые | | | | | | | | | | | | | |

до сентября включительно. В 1965 г. они встречались наиболее продолжительное время, с апреля по октябрь, а редкие особи копеподитов находились еще в ноябре и даже в декабре.

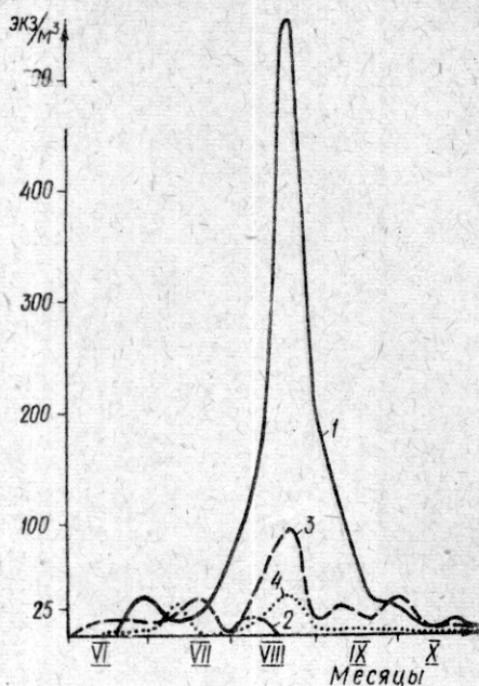


Рис. 3. Сезонная динамика численности *Centropages ponticus* в 1965 г.: обозначения те же.

Таблица 4
Возрастной состав популяции *Centropages ponticus*
и его сезонные изменения (1960-1969 гг.)

| Показатели | Апрель | Май | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь |
|---------------------|--------|------|------|------|--------|----------|---------|
| Всего раков, экз/м³ | 6 | 13 | 44 | 113 | 393 | 102 | 5 |
| Науплиусы, % | 100,0 | 85,0 | 75,0 | 69,0 | 71,0 | 71,6 | 40,0 |
| Копеподиты, % | 7,5 | 18,2 | 20,4 | 21,6 | 22,5 | 40,0 | |
| Взрослые, % | 7,5 | 6,8 | 10,6 | 7,4 | 5,9 | 20,0 | |
| Яйца | 0,0 | 1,0 | 3,7 | 1,5 | 4,2 | 3,0 | 1,0 |
| взрослые | | | | | | | |

Возрастной состав популяции в течение сезона претерпевает некоторые изменения: при ее появлении весной она состоит лишь из

науплиусов, позднее же постепенно появляются копеподитные и взрослые стадии (см. табл. 4). В среднем за ряд лет процент науплиусов падает от 100% в апреле до примерно 40% в октябре. Копеподиты составляют летом около 20% популяции, взрослые - от 6 до 10%.

Остается неясной судьба науплиусов и копеподитов, встречающихся в конце сезона развития центропагеса осенью. Но можно предполагать, что они погибают в течение зимы, не закончив метаморфоза, так как в этот сезон обнаружить их в планктоне не удается.

Рассматривая многолетний ряд наблюдений и пытаясь сопоставить численность раков в разные годы с их термическими условиями, можно отметить некоторую связь этих двух явлений, судя по следующему ряду показателей:

| Год | 1960 | 1961 | 1962 | 1964 | 1965 |
|--|------|------|------|------|------|
| Средняя численность популяции, экз./м ³ | 154 | 188 | 104 | 94 | 86 |
| Отклонение t^0 воды от средней многолетней за сезон (J-IX) | -0,3 | +0,5 | -0,3 | -0,7 | -0,8 |

Хотя приведенные цифры не доказывают безоговорочной прямой зависимости численности популяции центропагеса от температуры воды в летний сезон, однако несомненным является факт, что наиболее теплый сезон 1961 г. был также и сезоном максимальной численности раков, а в самый холодный сезон 1965 г. их количество было минимальным. Таким образом, есть достаточные основания считать роль температурных условий весьма значительной или даже ведущей в определении количественного развития центропагеса в разные годы.

ACARTIA CLAUSTI. Популяция этого вида принадлежит к наиболее многочисленным в неритической зоне Черного моря, встречаясь в планктоне весь год. Размножение акарии происходит непрерывно, однако наибольшая интенсивность его отмечается в весенне-летний период. Максимальная численность яиц акарии - около 500 на 1 м³ воды - бывает в мае - июле. Этому соответствует увеличение и количества яиц, приходящихся на одну взрослую особь

(табл. 5). Однако этот показатель наибольших значений достигает в холодный период, с ноября по январь, свидетельствуя, что зимой при пониженной численности и замедленном развитии размножение акарии тем не менее происходит довольно интенсивно.

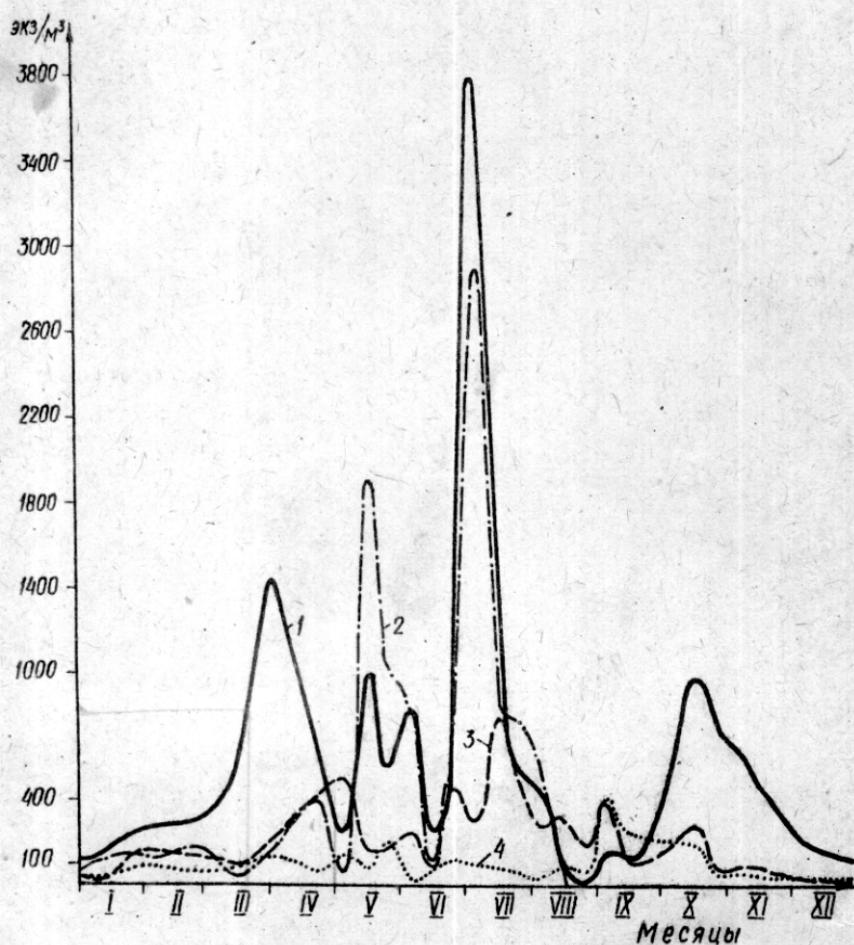


Рис. 4. Сезонная динамика численности *Acartia clausi* в 1962 г.: обозначения те же.

Рассматривая графики численности различных стадий развития, в большинстве случаев можно насчитать в годовом цикле семь-девять подъемов кривых, соответствующих числу появляющихся генераций раков. Примером может служить рис. 4 с графиками численности акар-

ции в 1962 г., где по кривой копеподитов довольно отчетливо видно девять генераций, по кривым науплиусов и имаго можно проследить восемь генераций.

Общая численность популяции достигает максимума в среднем для ряда лет до 2-3 тыс. экз./м³ в летне-весенние месяцы - мae - июне, минимум же - около 200 экз./м³ - наблюдается в декабре-январе. Соответственно этому в период нарастания численности в феврале-апреле в популяции оказывается наибольший процент науплиусов - более 80%. В мае-июле оказывается наиболее высоким - до 40% и выше - процент копеподитных стадий. Максимальная же относительная численность взрослых особей - до 16% - отмечается в осеннее время и зимой. В среднем в течение года науплиусы составляют 68%, копеподиты 22% и взрослые около 10% численности популяции.

Многолетние колебания средних месячных показателей численности лежат в пределах от 55 экз./м³ в январе 1968 г. до 15 тыс. экз./м³ в июне 1969 г. Та-

Таблица 5

Возрастной состав популяции *Acartia clausi*
и его сезонные изменения (среднее за 1960-1969 гг.)

| Показатели | янв. варь | Фев- раль | Март | Ап- рель | Май | Июнь | Июль | август | сентябрь | окт- ябрь | но- вember | дек- абрь | среднее годовое значение |
|--|--------------|--------------|------|-------------|------|------|------|--------|----------|--------------|---------------|--------------|--------------------------------|
| Всего рак- ков, экз./м ³ | 250 | 473 | 1139 | 1732 | 2033 | 3253 | 1975 | 1583 | 644 | 470 | 350 | 213 | 1176 |
| Науплиусы, % | 67,2 | 77,8 | 86,9 | 78,5 | 49,6 | 63,5 | 48,9 | 59,7 | 68,5 | 75,5 | 79,4 | 68,1 | 68,2 |
| Копеподи- ты, % | 21,2 | 13,8 | 7,7 | 17,6 | 43,8 | 30,9 | 39,0 | 26,7 | 19,9 | 12,6 | 13,7 | 18,8 | 22,2 |
| Взрослые, % | 11,6 | 8,4 | 5,4 | 3,9 | 6,6 | 5,6 | 12,1 | 13,6 | 16,6 | 11,9 | 6,9 | 13,1 | 9,6 |
| Инца взрослые | 3,0 | 2,5 | 0,8 | 1,7 | 3,5 | 2,5 | 2,0 | 0,8 | 0,8 | 2,0 | 8,8 | 5,5 | 2,8 |
| Науплиусы взрослые | 5,8 | 9,2 | 16,0 | 20,3 | 7,5 | 11,3 | 4,1 | 4,4 | 3,8 | 6,4 | 11,6 | 5,2 | 8,8 |

ким образом, многолетние изменения количества раков могут быть более чем в 270 раз. Средние годовые величины численности изменяются в гораздо меньших пределах. Минимальная годовая численность наблюдалась в 1966 г. - 274 экз./м³, наибольшая - 4328 экз./м³ - в 1969 г., то есть величина изменилась всего примерно в 16 раз.

В противоположность изменениям, отмеченным в популяции центропагеса, у акарции наиболее продуктивными оказались 1965 и 1969 гг., отличавшиеся пониженной термикой, а наиболее теплый 1966 г. был годом резкого сокращения численности популяции.

OITHONA MINUTA. Популяция O. minuta достигает в неритической зоне Черного моря, так же как и в пелагической области, очень большой численности. В месяцы наибольшего обилия, в сентябре - ноябре, ее величина составляет в среднем за ряд лет 18-19 тыс. экз./м³, минимум же, приходящийся на март - июнь, не опускается ниже 7,9 тыс. экз./м³.

Все стадии развития O. minuta встречаются в планктоне весь год, однако минимальное число яиц наблюдается в холодный период, в январе - марте. Этому соответствует и минимальное число яиц, приходящихся на одну взрослую особь в декабре - марте. Наиболее интенсивное размножение отмечается в мае - июле, когда этот показатель возрастает до 1,3 - 1,4 (табл. 6), а также растет и абсолютная численность яиц, доходящая в среднем за ряд лет до 3-4 тыс./м³. Таким образом, выясняется довольно четкая приуроченность массового размножения O. minuta к теплому периоду года.

Более детальное рассмотрение сезонных колебаний численности разных стадий развития O. minuta позволяет считать, что в типичных случаях в год появляется семь-восемь генераций (рис. 5). Интересно отметить, что, по наблюдениям Дигби (Digby, 1950), в районе Плимута в 1947 г. популяция O. minuta в первую половину года, до июля включительно, была очень мала (менее 40 экз./м³), ее численность достигала максимума - 8300 экз./м³ - лишь в октябре. Таким образом, массовое размножение начиналось лишь после прогрева воды до температуры 14-15°. При этом автор, анализируя графики численности отдельных стадий, делает предположение, что с августа по декабрь сменяется четыре генерации.

Наши данные показывают, что в Черном море осенью, при максимальной численности популяции, в ее составе находится относительно самый высокий процент науплиусов - до 36%. Позднее, в январе - феврале, возрастает содержание копеподитов - выше 70%;

в апреле и мае отмечается самый высокий процент в популяции взрослых особей - более 26%, по средним многолетним данным. Нужно отметить, что кроме этих максимумов в течение года у каждой возрастной группы отмечается обычно и второй, несколько меньший, подъем ее процентного содержания в популяции. По-видимому, это связано с двумя волнами наиболее интенсивного размножения: первой, достигающей максимума в мае - июне при относительно низкой абсолютной численности популяций, и второй, наступающей осенью.

В многолетних изменениях численности и возрастного состава популяции можно отметить, что наибольшая численность - в среднем около 17 000 экз./м³ - наблюдалась в 1961 г., минимальная - около 9000 - в 1965 г. Первый из этих лет был наиболее теплым, второй - наиболее холодным из наблюденного ряда. Значительное обилие *O. minuta* отмечалось и в относительно теплом 1967 г.

При рассмотрении соотношения возрастных групп в популяции *O. minuta* видно, что они заметно отличаются от наблюдаемых у других видов, где обычно большинство составляют наутилиусы. Хотя и не исключена возможность существования

Таблица 6

Возрастной состав популяции *Oithona minuta*
и ее сезонные изменения (среднее за 1960-1969 гг.)

| Показатели | январь | февраль | март | апрель | май | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь | ноябрь | декабрь | Среднее годовое значение |
|----------------------------------|--------|---------|-------|--------|-------|-------|--------|--------|----------|---------|--------|---------|--------------------------|
| всего раков, экз./м ³ | 14,635 | 12,928 | 7,944 | 8,426 | 8,950 | 8,838 | 10,168 | 13,805 | 16,083 | 18,476 | 21,318 | 15,216 | 13,065 |
| наутилиусы, | 20,6 | 15,0 | 18,5 | 23,0 | 20,9 | 28,5 | 25,5 | 13,0 | 17,4 | 27,0 | 36,2 | 26,3 | 22,6 |
| конеподиты, | 67,8 | 72,1 | 63,0 | 50,3 | 52,6 | 48,8 | 47,1 | 58,0 | 55,3 | 48,6 | 47,9 | 57,2 | 55,7 |
| взрослое, | 11,6 | 12,9 | 18,5 | 26,7 | 26,5 | 22,7 | 27,4 | 29,0 | 27,3 | 24,4 | 15,9 | 16,5 | 21,7 |
| наутилиусы | 0,1 | 0,2 | 0,4 | 0,6 | 1,3 | 1,4 | 1,4 | 0,5 | 0,7 | 0,8 | 0,8 | 0,4 | 0,7 |
| взрослое | 1,7 | 1,1 | 0,9 | 0,8 | 0,8 | 1,2 | 0,9 | 0,4 | 0,6 | 1,1 | 2,2 | 1,5 | 1,1 |

некоторых особенностей *O. minuta* в этом отношении, однако, вероятно, здесь сказались исключительно малы размеры науплиусов этого вида, часть которых могла не задерживаться фильтрующим ко-

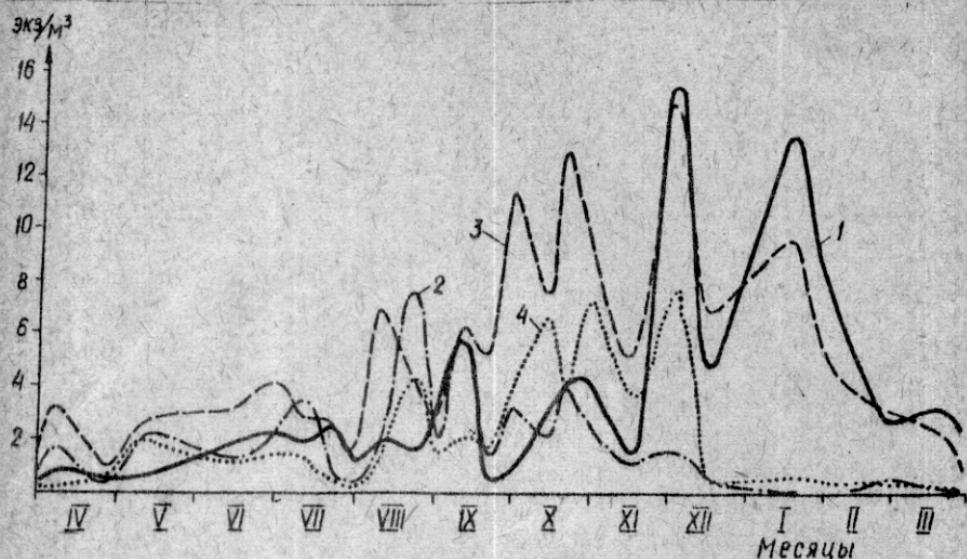


Рис. 5. Сезонная динамика численности *Oithona minuta* в 1965-1966 гг.: обозначения те же.

нусом планктонометра, что искажало истинную картину возрастного состава популяции.

OITHONA SIMILIS. Взрослые стадии *O. similis*, как и все прочие, встречаются в планктоне весь год. Их наибольшая численность приурочена ко второму полугодию, однако сезонные колебания невелики, находясь, в среднем за ряд лет, в пределах от 145 экз./м³ в марте до 430 экз./м³ в июле. Не в большей степени изменяется в году и общая численность популяции - от 920 до 2250 экз./м³, по данным 1960-1969 гг. (табл. 7). Такое сравнительно равномерное распределение численности по сезонам года, получаемое при осреднении многолетних данных, связано отчасти с тем, что в отдельные годы наблюдалось довольно разнообразное распределение максимумов разных стадий по месяцам. Так, например, наибольшее число лиц бывало в разные годы в мае, июне, июле и октябре, науплиусов и копеподитов - в январе, апреле, мае, июне, сентябре, ноябре. Таким образом, у *O. similis* в наших наблюдениях обнаружилась значительная лабильность в годовом цикле развития.

К.В.Ключарев (1952), по наблюдениям в районе Карадага, относит этот вид к числу холдноводных, судя по тому, что в слое 0-10 м *O. similis* отсутствовала с апреля по декабрь, между тем как в слое 25-50 м она обитала весь год. Наши данные, относящиеся к слою 0-40 м, в общем подтверждают это мнение К.В.Ключарева, так как в среднем многолетнем выводе минимальные месячные значения численности *O. similis* приходятся на август (табл. 7). Однако наибольшая интенсивность размножения, когда число яиц на одну взрослую особь превышает два, отмечается в весенне-летний период с февраля до июля, при температурах в зоне обитания раков в пределах 7-15°.

Анализ графиков численности *O. similis* по стадиям показывает, что в течение года происходит смена шести-семи генераций (рис. 6). В разные годы, однако, они проявляются на графиках с большей или меньшей отчетливостью, иногда прослеживаясь не по всем стадиям.

Средний многолетний возрастной состав популяции включает 57% науплиусов, около 28% копеподитов и 15% взрослых особей. При этом сезонные изменения состава относительно невелики. Взрослые ракчи наименьший процент - 7-8% - составляют в ян-

Таблица 7

Возрастной состав популяции *Oithona similis*
и ее сезонные изменения (среднее за 1960-1969 гг.)

| Показатели | Январь | Февраль | Март | Апрель | Май | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь | Ноябрь | Декабрь | Среднее годовое значение |
|----------------------------------|--------|---------|------|--------|------|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|--------------------------|
| Всего раков, экз./м ³ | 2411 | 1681 | 1420 | 2189 | 1996 | 1409 | 2252 | 926 | 1865 | 1378 | 1853 | 2192 | 1756 |
| Науплиусы, % | 51,9 | 58,3 | 61,3 | 63,9 | 61,5 | 70,9 | 55,1 | 56,2 | 54,4 | 55,8 | 46,0 | 45,7 | 57,0 |
| Копеподиты, % | 40,7 | 33,3 | 28,9 | 26,9 | 23,5 | 17,7 | 25,8 | 24,1 | 25,7 | 25,4 | 34,6 | 28,3 | 27,9 |
| Взрослые, % | 7,4 | 8,4 | 9,8 | 9,2 | 15,0 | 11,4 | 19,1 | 17,7 | 19,9 | 18,8 | 19,4 | 26,0 | 15,1 |
| Яйца | 0,4 | 2,0 | 3,2 | 3,0 | 1,5 | 3,4 | 2,5 | 1,9 | 1,0 | 1,5 | 0,8 | 0,5 | 1,8 |
| Науплиусы | 6,8 | 6,6 | 5,9 | 6,9 | 4,2 | 6,0 | 2,9 | 3,3 | 2,8 | 3,0 | 2,3 | 4,7 | 4,6 |
| взрослые | | | | | | | | | | | | | |

варе – феврале, когда, соответственно, отмечается относительно большее количество копеподитных стадий. В сентябре–ноябре процент взрослых раков повышается до 18–19%. Однако в отдельные

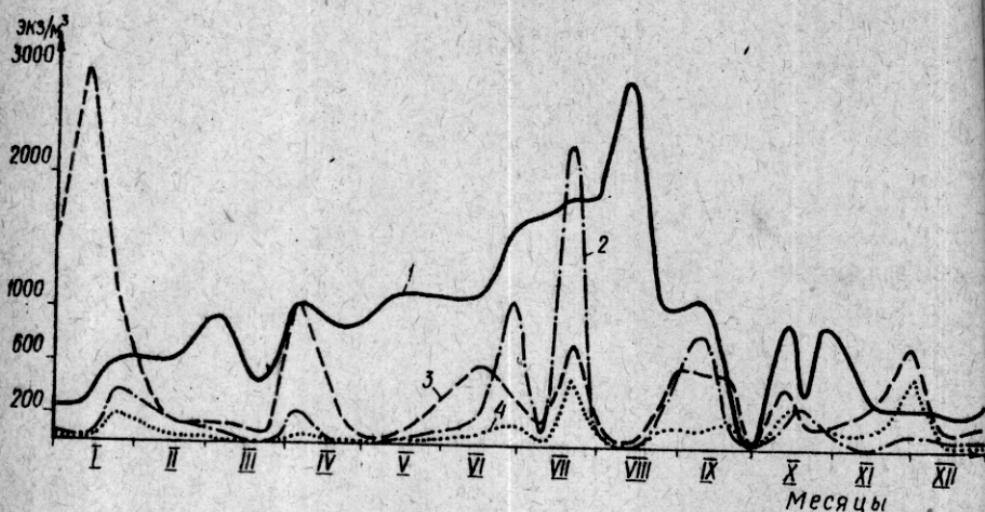


Рис. 6. Сезонная динамика численности *Oithona similis* в 1965 г.: обозначения те же.

годы это процентное соотношение стадий в популяции довольно сильно изменялось, а максимумы их значительно смещались во времени. Так, например, в 1961 г. взрослые раки составляли до 40% популяции в июне и почти исчезли к осени. В 1962 г. максимум их, напротив, относился именно к осенним месяцам – сентябрю – ноябрю. Подобные колебания состава, как и изменения общей численности, не показывают выраженной связи с температурными особенностями данного сезона и года. Вероятно, что нарушения закономерного хода динамики популяции *O. similis*, наблюдавшиеся в наших материалах, были связаны с тем, что часть популяции, обитая глубже облавливавшегося слоя 0–40 м, могла при каких-то глубинных гидрологических изменениях мигрировать выше или ниже 40 м, изменения при этом соотношения разных возрастных групп.

PENILIA AVIROSTRIS. Как почти все другие виды клядацер, пенилия обнаруживается в планктоне лишь в теплый период, с июня по декабрь. Численность популяции резко возрастает в июле, достигает значительного максимума в августе, а в сентябре – октябре падает. В декабре встречаются лишь единичные экземпляры (табл. 8). Начиная с весны, популяцию составляют интенсивно размножающиеся партеногенетические самки и неполовозрелые особи, число которых составляет 50 и более процентов. По наблюдениям Е.В.Павловой (1959), самки с покоящимися яйцами появляются в октябре, однако количество их в популяции не превышает 15%.

Хотя средние многолетние значения численности пенилии в общем составляют закономерную кривую с максимумом, совпадающим с годовым максимумом температуры воды в августе, в отдельные годы пики численности смещаются. Так, в холодный 1964 г. максимум ее наступил в июле, после значительного прогрева, наступившего вслед за понижением температуры воды ниже нормы в весенние месяцы (см. табл. I). В следующем, почти столь же холодном, году максимум численности наступил в сентябре – единственном месяце, когда вода прогрелась до средней многолетней нормы. При сопоставлении же средней численности пенилии за сезон ее развития в море с температурными условиями данного года нельзя обнаружить ясной прямой корреляции. Так, например, холодные лета 1962 и 1964 гг. по обилию пенилии не отличались от лета 1967 г., когда температуры были выше средней нормы. Такие примеры подчеркивают значительную сложность связей и зависимостей популяций от различных факторов среды.

EVADNE SPINIFERA, E. TERGESTINA. Представители рода *Evadne* отличаются еще более ограниченным сезоном развития, находясь в планктоне с июня по октябрь. В редких случаях *E. spinifera* единично встречалась в мае, а в 1967 г. зарегистрирована в марте. Но развитие ее практически заканчивается уже в октябре, когда в планктоне наблюдаются лишь отдельные особи (табл. 9). Максимум, как правило, приходится на июль, иногда август.

Динамика численности *E. tergestina* немного отличается от предыдущего вида более поздними сроками максимума популяции. Вид этот ни разу не встречался ранее июня и максимума численности достигал в сентябре, иногда в августе. В октябре в планктоне находилось обычно еще значительное количество раков, а единичные особи встречались в ноябре и даже декабре (см. табл. 9). Средние

Таблица 8

Численность популяции *Penilia avirostris* (экз/м³)

| Год | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь | Ноябрь | Декабрь | Средняя численность за сезон |
|-----------|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|------------------------------|
| 1960 | | 943 | 1167 | 748 | 295 | 215 | 6 | 482 |
| 1961 | I | 1116 | 1899 | 331 | 361 | 61 | 4 | 539 |
| 1962 | | 37 | 2578 | 937 | 217 | 145 | | 652 |
| 1964 | I | 1964 | 1801 | 356 | 122 | 8 | I | 607 |
| 1965 | I | 47 | 132 | 657 | 313 | 7 | I | 165 |
| 1966 | 3 | | 1260 | 254 | 127 | 19 | 9 | 279 |
| 1967 | I | 305 | 3520 | 172 | 262 | 128 | | 627 |
| 1968 | I | | 1235 | 66 | 78 | 5 | | 198 |
| 1969 | | 40 | 3164 | 134 | 94 | | | 686 |
| Среднее I | | 556 | 1862 | 406 | 208 | 74 | 3 | 444 |

показатели численности в разные годы изменялись у обоих видов в семь–восемь раз и, как и у пенилии, не обнаруживали четкой зависимости от температурных условий сезона.

PODON POLYPHEMOIDES. Встречается, как правило, с июня по октябрь, но в отдельные годы единичные экземпляры обнаруживаются также в мае и в ноябре – декабре. Максимум численности относится к наиболее теплому времени – с июля до сентября. Однако общее количество раков никогда не бывает велико; максимальная наблюдавшаяся численность не превышала 40 экз/м³, а средняя месячная в среднем за весь период составила менее 5 экз/м³.

Многолетние наблюдения показали совпадение максимальной численности популяции с относительно теплыми 1961 и 1962 гг. и минимальной с наиболее холодными 1964 и 1965 гг.

SAGITTA SETOSA. Сезонная динамика численности сагитты с хорошо выраженным максимумом, наступающим в сентябре или октябре, и с так же ясно проявляющимся минимумом в зимне–весенние месяцы, с января по май, указывает на теплолюбивость этого вида. Средние месячные величины численности сагитты (табл. IO) при их сопоставлении показывают, что наиболее интенсивно нарастает популяция в первую половину лета – с июня до июля почти вдвое, а с июля по август – почти вчетверо. Во вторую половину лета, при максимальной численности, темп размножения сагитт, очевидно, снижается, но, как показывает анализ размерного состава (табл. II), молодь сагитт в это время начинает резко преобладать. Такое положение сохраняется и в осенние месяцы, но с наступлением зимы, а затем и весной в популяции начинают доминировать

крупные размерные группы. Следовательно, максимум размножения относится к летнему и осеннему сезонам.

Многолетние колебания численности сагитты относительно невелики и при сравнении средних месячных значений за полный годовой цикл различия в отдельные годы не превышают трех раз, от минимума 35 экз./м³ в 1965 г. до максимума 92 экз./м³ в 1962 г.

NOTILOCA MILITARIS.

Сезонная динамика численности ноктиюки характеризуется одним годовым максимумом в весенне-летний период, с мая по июль. Минимум приходится на октябрь (табл. 12). Наибольшее количество наблюдалось в мае 1961 г., когда ее средняя месячная численность равнялась 9750 экз./м³. Минимальные же значения, когда численность падала ниже 10 экз./м³, были отмечены в октябре 1968 г. и в августе - сентябре 1969 г. Этот последний период наблюдений, начиная с осени 1967 г., отличался необычным сокращением популяции ноктиюки, причину которого трудно усмотреть в каких-либо особенностях гидрометеорологических условий.

Годовой ход изменений численности показывает, что с максимальной интенсивностью

Таблица 9

Численность популяций *Dyadne spinifera* и *E. tergestina* (экз./м³)

| Год | <i>E. spinifera</i> | | | | <i>E. tergestina</i> | | | | Средняя числен- ность за сезон |
|---------|---------------------|------|------|--------|----------------------|---------|--------|---------|---|
| | май | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь | ноябрь | декабрь | |
| 1960 | 46 | 320 | 255 | 29 | 108 | 196 | 54 | 18 | 18 |
| 1961 | 84 | 412 | 668 | 11 | 125 | 195 | 7 | 38 | 38 |
| 1962 | 3 | 404 | 110 | 228 | 63 | 11 | 25 | 12 | 56 |
| 1963 | 1 | 83 | 106 | 184 | 1 | 31 | 59 | 11 | 19 |
| 1964 | 1 | 56 | 42 | 51 | 39 | 32 | 28 | 49 | 17 |
| 1965 | 3 | 71 | 18 | 107 | 53 | 22 | 30 | 18 | 19 |
| 1966 | 1 | 135 | 17 | 15 | 19 | 27 | 67 | 6 | 19 |
| 1967 | 1 | 132 | 143 | 55 | 14 | 42 | 7 | 28 | 19 |
| 1968 | 1 | 57 | 194 | 181 | 42 | 45 | 8 | 108 | 8 |
| Среднее | I | | | | | | | | 42 |

Таблица 10

Численность популяции *Sagitta setosa* (экз./м³)

| Год | январь | февраль | Март | апрель | Май | Июнь | Июль | август | Сентябрь | октябрь | ноябрь | декабрь | Средняя численность за сезон |
|---------|--------|---------|------|--------|-----|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|------------------------------|
| 1960 | 12 | 20 | 140 | 320 | 130 | 67 | 8 | 57 | | | | | |
| 1961 | 5 | 14 | 45 | 240 | 345 | 180 | 19 | 86 | | | | | |
| 1962 | 2 | 14 | 35 | 160 | 200 | 480 | 25 | 92 | | | | | |
| 1963 | 10 | 1 | 14 | 7 | 75 | 80 | 340 | 325 | 180 | 35 | 138 | | |
| 1964 | 1 | 1 | 14 | 2 | 43 | 65 | 83 | 110 | 110 | 13 | 35 | | |
| 1965 | 11 | 6 | 3 | 2 | 2 | 3 | 210 | 75 | 130 | 75 | 46 | | |
| 1966 | 25 | 12 | 2 | 2 | 2 | 20 | 36 | 200 | 230 | 180 | 150 | 9 | |
| 1967 | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 10 | 17 | 48 | 132 | 120 | 120 | 74 | |
| 1968 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 6 | 92 | | | | 44 | |
| 1969 | 2 | 4 | | | | | | | | | | 26 | |
| Среднее | 7 | | | | | | | | | | | 18 | 64 |

нонтилюка размножается в апреле - мае, вследствие чего за месяц ее популяция увеличивается втрое.

OIKOPLEURA DIOICA.

Популяция *O. dioica*, в отличие от двух предыдущих видов, относительно стабильна в течение года. В среднем многолетнем выводе месячные средние величины численности изменяются менее чем в 5 раз, от 105 экз./м³ в апреле до 492 экз./м³ в июне (табл.13). Обычно наблюдается некоторое снижение численности популяции, в большинстве случаев в июле, между двумя максимумами в начале и конце лета.

Годовые колебания численности *O. dioica* также относительно невелики, и в период наблюдений средняя годовая величина изменялась не более чем в 3 раза.

ЛИЧИНКИ MOLLUSCA E

POLYCHAETA. В перитической зоне моря личинки моллюсков и полихет составляют довольно существенный элемент планктона, особенно в теплое время года, когда происходит наиболее интенсивное размножение этих животных. Как показывает табл. 14, особенно многочисленны моллюски, количество которых в июле - октябре, в среднем за ряд лет, пре- восходит 2000 экз./м³. При этом

Таблица II
Сезонные изменения состава популяции *Sagitta setosa* (%)

| Сезон | Размеры тела, мм | | | | | | | | Средний вес I экз, мг |
|-------------------------|------------------|------|------|------|------|------|------|------|-----------------------|
| | 1 | 3 | 5 | 7 | 9 | II | 13 | 15 | |
| Лето (июнь-сентябрь) | 39,1 | 27,9 | 14,6 | 11,5 | 5,7 | 1,1 | 0,1 | 0,14 | |
| Осень (октябрь-декабрь) | 46,2 | 30,6 | 16,7 | 4,8 | 1,4 | 0,3 | | 0,08 | |
| Зима (январь-март) | 0,8 | 5,6 | 4,9 | 8,2 | 25,7 | 23,7 | 81,1 | | 1,56 |
| Весна (апрель-июнь) | 20,7 | 35,1 | 8,5 | 21,4 | 11,0 | | 3,3 | | 0,47 |

резко преобладают личинки пластинчатожаберных моллюсков — *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilaster lineatus*, *Gastrana fragilis*, *Venus gallina* — и других видов, размножение которых в целом приурочено к теплому времени года, хотя максимумы его не вполне совпадают у разных форм (Захваткина, 1959). Минимальные количества личинок моллюсков, в среднем 500–600 экз/м³, наблюдаются в феврале–марте.

Личинки полихет занимают в планктоне значительно более скромное место. Максимум их численности выражен относительно более резко, чем у моллюсков; будучи приуроченным в среднем к июлю, в отдельные годы смещался на июнь или август.

Видовая принадлежность личинок полихет не определялась при количественной обработке материалов, но в результате исследований М.И. Киселевой (1959) выяснено, что основная масса их относится к видам родов *Harmothoe*, *Nephthys* и семейств *Spionidae*, *Capitellidae*.

В многолетнем аспекте не обнаружилось значительных изменений средней численности ни у личинок моллюсков, ни у полихет, что в известной мере должно быть связано с многочисленностью видового состава этих групп, при котором возможные межгодовые колебания популяций отдельных видов нивелируются в суммарных величинах численности.

Биомасса основных компонентов зоопланктона и ее сезонная динамика

Для определения общей продукции зоопланктона и выяснения

Таблица 12

Численность популяции *Noctiluca miliaris* ($\text{экз}/\text{м}^3$)

| Год | январь | февраль | март | апрель | май | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь | ноябрь | декабрь | Средняя численность |
|---------|--------|---------|------|--------|------|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|---------------------|
| 1960 | | | | | 6750 | 5850 | 6350 | 750 | 650 | 50 | 50 | 500 | 2619 |
| 1961 | 850 | 900 | 800 | 1850 | 9750 | 7400 | 3750 | 400 | 150 | 50 | 100 | 500 | 2208 |
| 1962 | 750 | 600 | 300 | 3350 | 4750 | 4750 | 4600 | 1250 | 1300 | 350 | 700 | 1400 | 2008 |
| 1963 | 1400 | 3000 | 4200 | 3000 | 4750 | | | | | | | | |
| 1964 | | | | | 3250 | 2375 | 2800 | 2450 | 1325 | 525 | 1125 | 700 | 1819 |
| 1965 | 150 | 1075 | 450 | 700 | 1000 | 5750 | 4550 | 550 | 500 | 500 | 950 | 1000 | 1431 |
| 1966 | 600 | 600 | 400 | 450 | 850 | 7400 | | 400 | 150 | 50 | 50 | 50 | 1095 |
| 1967 | | | 50 | 50 | 100 | 1450 | 5000 | 5500 | 250 | 30 | 30 | 180 | 300 |
| 1968 | 240 | 180 | 60 | 180 | 960 | 900 | 420 | 50 | 30 | 10 | 90 | 10 | 1176 |
| 1969 | 100 | 70 | 200 | 250 | 130 | 10 | 5 | | | | | | 307 |
| Среднее | 584 | 809 | 807 | 1247 | 3631 | 4388 | 3563 | 719 | 460 | 196 | 406 | 733 | 1417 |

ее сезонных и многолетних колебаний необходимо получить, в качестве исходного материала, соответствующие данные по биомассе популяций основных его видов. Рассчитать ее величины можно было по таблицам численности, с учетом возрастных стадий, пользуясь их средними весами. Результаты этой работы содержатся в табл. 15. Многолетняя динамика биомассы рассматривается в ней по четырем гидрологическим сезонам, на которые мы подразделяем год: зима - 90 дней (январь - март), весна - 81 день (1 апреля - 20 июня), лето - 102 дня (20 июня - 1 октября) и осень - 92 дня (октябрь - декабрь). Средние температуры воды для этих сезонов равны, соответственно, приблизительно 8, 12, 21 и 14° , с колебаниями в пределах $\pm 1 - 1,5^{\circ}$ в отдельные годы.

В среднем многолетнем выводе биомасса всего зоопланктона составляет от 311 mg/m^3 осенью до 340 mg/m^3 весной (табл. 15). Максимальная биомасса в весенний сезон образуется вследствие обильного развития ноктилиюки, составляющей в это время до 300 mg/m^3 , или более 87% биомассы. Все другие компоненты зоопланктона образуют максимальную биомассу в летнее время. Мини-

мальные же биомассы отмечаются у сагитты весной, ноктилюки — осенью, у копепод, ойкоплевры и личинок полихет и моллюсков — зимой.

Средние многолетние процентные соотношения биомассы этих главных компонентов планктона по сезонам показаны в табл. 16. Резкое доминирование по биомассе ноктилюки, при значительных ее сезонных колебаниях, значительно меняет соотношение отдельных компонентов планктона, однако во всех случаях ведущая роль после ноктилюки остается за копеподами. Осенью же они преобладают даже над ноктилюкой.

Рассматривая многолетний ход изменений биомассы и рассчитывая ее в среднем за годовые циклы с лета до весны, можно отметить (см. табл. 15), что общая биомасса зоопланктона имела тенденцию к снижению от начала к концу 60-х годов до 2-4 раз. Однако явление это обусловливается в основном изменениями биомассы ноктилюки. Прочие же компоненты зоопланктона, в целом, обнаруживают большую стабильность биомассы, которая менялась не более чем

Таблица 13

Численность популяции *Oikopleura dioica* (экз./м³)

| Год | Январь | Февраль | Март | Апрель | Май | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь | Ноябрь | Декабрь | Средняя численность |
|---------|--------|---------|------|--------|------|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|---------------------|
| 1960 | 70 | 60 | 50 | 60 | 300 | 150 | 170 | 200 | 130 | 85 | 20 | 163 | |
| 1961 | 400 | 500 | 250 | 200 | 300 | 700 | 500 | 200 | 100 | 100 | 250 | 249 | |
| 1962 | 200 | 550 | 950 | 250 | 100 | 650 | 650 | 700 | 650 | 650 | 250 | 471 | |
| 1963 | | | | | | | | | | | | | |
| 1964 | 45 | 65 | 70 | 50 | 1070 | 475 | 420 | 415 | 275 | 400 | 190 | 487 | |
| 1965 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 35 | 350 | 400 | 450 | 450 | 150 | 244 | |
| 1966 | 105 | 105 | 45 | 100 | 45 | 400 | 650 | 732 | 675 | 399 | 435 | 364 | |
| 1967 | 75 | 54 | 219 | 36 | 75 | 285 | 156 | 130 | 303 | 330 | 375 | 330 | |
| 1968 | 315 | 75 | 108 | 57 | 237 | 30 | 561 | 300 | 345 | 306 | 246 | 210 | |
| 1969 | | | | | | | | | | | | | |
| Среднее | 150 | 189 | 224 | 105 | 238 | 492 | 370 | 468 | 450 | 349 | 336 | 198 | 302 |

Таблица 14
Численность пелагических личинок моллюсков и полихет (экз/м³)

| Год | янв- | фев- | март | апрель | май | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь | ноябрь | декабрь | Средняя численность |
|--------------------------|------|------|------|--------|------|------|------|--------|----------|---------|--------|---------|---------------------|
| | варь | раль | | | | | | | | | | | |
| <u>М о л и н с к и й</u> | | | | | | | | | | | | | |
| 1960 | | | | | | | | | | | | | |
| 1961 | 1100 | 850 | 250 | 350 | 750 | 1150 | 750 | 1850 | 2900 | 4950 | 3850 | 500 | 2088 |
| 1962 | 350 | 400 | 850 | 1950 | 1750 | 2650 | 900 | 950 | 1100 | 2850 | 1000 | 800 | 1138 |
| 1963 | 500 | 700 | 1350 | 1250 | 1500 | 1950 | 2250 | 750 | 2750 | 2750 | 1850 | 1200 | 1500 |
| 1964 | | | | | | | | | | | | | |
| 1965 | 550 | 250 | 100 | 1600 | 1600 | 3850 | 850 | 3650 | 650 | 2300 | 1250 | 1150 | 1800 |
| 1966 | 700 | 600 | 700 | 700 | 1100 | 1500 | 2000 | 1500 | 2350 | 1650 | 1600 | 850 | 1217 |
| 1967 | 500 | 500 | 325 | 550 | 1400 | 1650 | 1650 | 1125 | 2200 | 1875 | 625 | 600 | 990 |
| 1968 | 1250 | 700 | 625 | 725 | 1025 | 1025 | 1975 | 3275 | 4450 | 1625 | 1375 | 1100 | 1335 |
| 1969 | 500 | 350 | 1000 | 2175 | 1975 | 375 | 3100 | 1875 | 1500 | 1500 | 1375 | 600 | 1550 |
| Среднее | 707 | 544 | 650 | 1162 | 1719 | 1100 | 2075 | 1975 | 2032 | 2003 | 1375 | 862 | 1355 |
| <u>Л о м и х е т и</u> | | | | | | | | | | | | | |
| 1960 | | | | | | | | | | | | | |
| 1961 | 2 | 2 | 2 | 7 | 2 | 25 | 105 | 44 | 82 | 120 | 142 | 115 | 81 |
| 1962 | 1 | 1 | 5 | 2 | 3 | 7 | 53 | 65 | 115 | 35 | 40 | 37 | 32 |
| 1963 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 13 | 65 | 66 | 35 | 106 | 66 | 26 | 23 |
| 1964 | 7 | 5 | 5 | 5 | 10 | 35 | 35 | 275 | 75 | 95 | 45 | 30 | 74 |
| 1965 | 7 | 5 | 3 | 3 | 10 | 10 | 135 | 230 | 86 | 146 | 50 | 15 | 59 |
| 1966 | 5 | 5 | 2 | 2 | 150 | 150 | 68 | 68 | 120 | 70 | 16 | 10 | 31 |
| 1967 | T2 | T2 | 2 | 2 | 10 | 10 | 246 | 76 | 86 | 26 | 28 | 10 | 59 |
| 1968 | | | | | | | 96 | 326 | 150 | 126 | 36 | 5 | 105 |
| 1969 | | | | | | | 6 | 268 | 54 | 36 | | | 40 |
| Среднее | 2 | 5 | 3 | 4 | 30 | 90 | 166 | 89 | 84 | 52 | 21 | 10 | 47 |

Таблица 15

Средние сезонные биомассы популяций основных видов зоопланктона ($\text{мг}/\text{м}^3$)

| Вид | Сезон | Год | | | | | | Среднее значение | | | | |
|---------------------|-------|------|------|------|------|------|------|------------------|------|------|------|----|
| | | 1960 | 1961 | 1962 | 1963 | 1964 | 1965 | 1966 | 1967 | 1968 | 1969 | |
| I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | II | 12 | 13 |
| <i>P. elongatus</i> | Зима | 8,2 | 6,3 | 12,9 | 4,1 | 1,9 | 2,7 | 14,7 | 14,3 | 8,1 | | |
| | Весна | 17,2 | 8,5 | 8,2 | 2,7 | 1,1 | 4,4 | 4,0 | 13,6 | 7,8 | | |
| | Лето | 13,7 | 7,0 | 7,9 | 17,7 | 6,0 | 3,3 | 1,3 | 3,7 | 7,6 | | |
| | Осень | 2,7 | 2,2 | 5,0 | 7,1 | 6,4 | 0,8 | 2,3 | 0,6 | 3,4 | | |
| <i>P. parvus</i> | Зима | 8,6 | 6,6 | 3,4 | 1,1 | 2,2 | 1,7 | 7,4 | 3,0 | 4,2 | | |
| | Весна | 11,4 | 10,7 | 4,1 | 6,9 | 2,9 | 7,1 | 5,3 | 4,1 | 6,2 | | |
| | Лето | 25,0 | 20,9 | 18,9 | 10,9 | 10,5 | 27,2 | 9,5 | 35,6 | 21,1 | | |
| | Осень | 23,1 | 20,9 | 26,1 | 9,7 | 14,5 | 15,7 | 17,8 | 9,4 | 17,2 | | |
| <i>C. ponticus</i> | Лето | 1,2 | 2,0 | 1,1 | 1,0 | 0,7 | 1,8 | 1,0 | 1,2 | 1,2 | 1,2 | |
| <i>A. clausi</i> | Зима | 1,8 | 3,4 | 2,3 | 3,4 | 1,7 | 2,7 | 1,8 | 4,4 | 2,7 | 2,6 | |
| | Весна | 6,6 | 6,2 | 3,0 | 6,1 | 1,7 | 2,2 | 5,4 | 3,7 | 22,4 | 6,4 | |
| | Лето | 8,7 | 5,7 | 6,7 | 14,3 | 9,6 | 3,0 | 4,3 | 7,5 | 27,6 | 9,7 | |
| | Осень | 1,0 | 1,4 | 3,6 | 1,9 | 1,3 | 0,3 | 2,3 | 1,1 | 1,7 | | |
| <i>O. minuta</i> | Зима | 24,4 | 31,3 | 24,3 | 5,4 | 6,0 | 12,5 | 18,1 | 8,0 | 16,4 | | |
| | Весна | 23,8 | 21,2 | 9,8 | 13,4 | 6,5 | 14,0 | 9,1 | 12,0 | 13,0 | | |
| | Лето | 32,3 | 30,3 | 24,5 | 14,2 | 12,4 | 37,0 | 21,0 | 21,6 | 14,5 | 23,0 | |
| | Осень | 19,6 | 27,7 | 23,3 | 16,0 | 28,0 | 33,3 | 32,5 | 22,5 | 25,4 | | |
| <i>O. similis</i> | Зима | 1,5 | 1,0 | 9,4 | 2,0 | 6,7 | 1,7 | 1,8 | 1,3 | 2,3 | | |
| | Весна | 1,3 | 1,1 | 10,0 | 3,1 | 1,2 | 0,8 | 1,1 | 1,6 | 2,4 | 2,5 | |
| | Лето | 1,4 | 0,5 | 12,4 | 2,9 | 0,9 | 0,9 | 0,8 | 0,5 | 3,1 | 2,8 | |
| | Осень | 1,0 | 1,0 | 19,8 | 0,9 | 0,9 | 0,8 | 0,8 | 0,5 | 2,8 | | |

Продолжение табл. 15

| | I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | II | II | 12 | 13 |
|-------|---------------------------|--------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|--------------------------------|----|----|
| Всего | <i>Copropoda</i> | Зима Весна Лето Осень | 44,5 60,3 71,0 58,2 | 48,6 47,7 72,8 77,8 | 52,8 35,1 | 40,1 65,7 35,6 | 16,0 15,9 40,7 50,1 | 12,1 17,6 73,3 50,9 | 19,7 30,8 38,2 55,7 | 46,4 22,0 71,2 34,1 | 29,3 54,0 73,4 51,0 | 33,7 35,9 45,2 51,0 | | |
| | <i>P. avirostris</i> | Лето | 16,9 | 18,9 | 22,8 | 21,2 | 5,8 | 9,8 | 21,9 | 6,9 | 2,4 | 16,5 | | |
| | <i>E. tergestina</i> | Лето | 0,7 | 1,5 | 2,2 | 0,8 | 0,7 | 0,8 | 0,8 | 0,3 | 1,6 | 1,0 | | |
| | <i>E. spinifera</i> | Лето | 4,3 | 7,8 | 5,0 | 2,5 | 1,3 | 1,2 | 1,1 | 1,8 | 2,9 | 3,1 | | |
| | <i>B. cero Gladiocera</i> | Лето | 21,9 | 28,2 | 30,0 | 24,5 | 7,8 | II,8 | 23,8 | 9,0 | 28,5 | 20,6 | | |
| | <i>N. miliaris</i> | Зима Весна Лето Осень | 101,5 765,8 360,0 22,4 | 65,5 497,4 306,2 25,4 | 340,4 401,2 251,6 88,5 | 333,4 251,6 270,2 97,9 | 61,0 88,5 70,2 7,8 | 63,7 286,1 34,2 12,0 | 8,5 258,4 373,1 4,7 | 22,7 38,9 58,0 4,7 | 13,0 16,9 2,0 2,0 | 84,5 298,5 208,0 45,2 | | |
| | <i>S. setosa</i> | Зима Весна Лето Осень | 3,1 1,0 18,9 5,2 | 1,6 17,4 16,8 16,0 | 1,0 22,2 13,3 | 7,8 3,8 4,7 | 18,0 0,5 16,2 7,9 | 3,1 0,5 16,2 7,8 | 4,7 2,8 27,7 8,3 | 3,1 2,8 9,0 8,3 | 3,1 0,9 14,0 10,5 | 5,6 1,6 16,7 10,5 | | |
| | <i>O. dioica</i> | Зима Весна Лето Осень | 0,2 1,5 1,4 0,3 | 1,1 1,0 1,8 0,6 | 1,1 1,5 0,7 1,7 | 1,7 2,4 1,5 0,7 | 0,1 0,1 0,1 0,9 | 0,3 0,5 2,1 1,3 | 0,4 0,3 0,9 1,0 | 0,3 0,3 1,2 0,8 | 0,3 0,3 1,5 0,9 | 0,5 0,9 1,5 0,9 | | |
| | <i>Mollusca larv.</i> | Зима Весна Лето Осень | 1,4 2,9 3,4 3,0 | 0,9 3,4 4,7 3,8 | 1,7 3,3 4,5 3,6 | 2,1 4,7 3,8 3,8 | 0,5 3,3 4,0 2,0 | 1,3 1,7 4,0 1,3 | 0,8 2,7 5,1 2,0 | 1,7 2,7 6,5 2,0 | 1,1 3,5 6,5 2,0 | 1,2 2,8 4,7 2,7 | | |

в 2,5 раза от максимума в 1960-1961 гг.
до минимума в годичный цикл 1965-1966 гг.

Продукция зоопланктона

Вычисление продукции в популяциях разных видов копепод велось по разработанной ранее методике (Грезе, Балдина, 1964; Грезе, 1968), которая основана на знании темпа весового роста особи и возрастного состава популяций для каждого сезона данного года.

На этом же принципе велись и расчеты продукции кладоцер, развивающихся только летом, для которых был принят средний коэффициент суточной удельной продукции 0,18, определенный для популяции *P.avirostris* (Грезе, 1966).

При расчете продукции *S.setosa* были использованы данные по темпу роста особи, любезно предоставленные Г.Н.Мироновым, и наши материалы по среднему размерному составу сагитт в разные сезоны года (см. табл. II). Вычисленные по ним средние суточные Р/В-коэффициенты составили для лета 0,17, осени 0,14, зимы 0,03, весны 0,06. Эти коэффициенты оказались значительно ниже определявшихся В.Е.Зайкой (1969), однако мы полагаем их более достоверными, в связи с тем что применявшийся этим автором, для выяснения темпа роста, анализ размерного состава популяции сагитт в последовательных сериях сборов планктона мог дать не вполне адекватную картину роста.

В отношении продуктивности *O.dicoica* имеются данные В.Е.Зайки (1969), определившего в летний сезон суточные коэффициенты Р/В 0,32-0,35. Не имея дополнительных материалов для проверки этих величин,

Продолжение табл. 15

| | I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | II | 12 | 13 |
|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Polychaeta larr. | | | | | | | | | | | | | |
| Зима | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,2 | 0,2 | 0,2 | 0,2 |
| Весна | 0,5 | 0,8 | 1,0 | 1,1 | 1,1 | 1,1 | 1,1 | 1,1 | 1,1 | 1,1 | 1,1 | 1,1 | 1,1 |
| Лето | 2,4 | 2,2 | 2,0 | 1,9 | 1,7 | 1,5 | 1,3 | 1,1 | 0,9 | 0,7 | 0,5 | 0,3 | 0,1 |
| Осень | 2,6 | 1,6 | 1,0 | 0,8 | 0,6 | 0,4 | 0,3 | 0,2 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 | 0,1 |
| Всего зоопланктона | 150,8 | 117,8 | 404,5 | 95,7 | 80,6 | 307,4 | 108,5 | 108,5 | 108,5 | 74,3 | 46,8 | 125,6 | 125,6 |
| | 832,0 | 551,3 | 440,1 | 364,8 | 323,7 | 143,9 | 143,9 | 143,9 | 143,9 | 65,1 | 298,8 | 340,4 | 340,4 |
| | 487,6 | 338,5 | 433,8 | 336,4 | 336,4 | 157,3 | 157,3 | 157,3 | 157,3 | 160,6 | 470,8 | 319,7 | 319,7 |
| | 84,1 | 99,2 | 208,6 | 140,6 | 140,6 | 78,8 | 78,8 | 78,8 | 78,8 | 50,4 | | | |

Таблица 16
Сезонные изменения состава биомассы зоопланктона (%)

| Компоненты зоопланктона | Сезон | | | |
|-------------------------|-------|-------|-------|-------|
| | Зима | Весна | Лето | Осень |
| Copepoda | 26,7 | 10,8 | 20,6 | 45,8 |
| Cladocera | 0,0 | 0,0 | 6,4 | 0,0 |
| Noctiluca | 67,3 | 87,4 | 65,1 | 40,6 |
| Sagitta | 4,5 | 0,5 | 5,2 | 0,4 |
| Oikopleura | 0,4 | 0,3 | 0,4 | 0,9 |
| Mollusca larv. | 1,0 | 0,8 | 1,3 | 2,4 |
| Polychaeta larv. | 0,1 | 0,2 | 1,0 | 0,9 |
| Всего | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 |

но принимая во внимание мелкие размеры аппендикулярий, можно считать допустимым такой относительно очень быстрый темп продуцирования в летний период: порядка 0,3 биомассы в сутки. Однако несомненно, что в другие сезоны он должен быть значительно ниже. Учитывая зависимость роста и удельной продуктивности организмов от температуры (Заика, Маловицкая, 1967), Р/В-коэффициенты для других сезонов были определены, в соответствии с их средними температурами, осенью (0,19), весной (0,15) и зимой (0,09).

Темп продукции личинок полихет и моллюсков может быть оценен в настоящее время лишь весьма условно, из-за недостатка прямых наблюдений за их ростом.

При такой условной оценке продукции личинок можно исходить из того, что скорость их роста у полихет и моллюсков не должна отличаться во много раз от роста личиночных стадий копепод, у которых суточные коэффициенты удельной продукции, в условиях летних температур, составляют 0,15-0,20 биомассы, а в другие сезоны снижаются до 0,05-0,03. Исходя из этих данных, при расчете возможной продукции, создаваемой в планктоне личинками полихет и моллюсков, были приняты коэффициенты 0,20 летом, 0,15 осенью, 0,04 зимой и 0,08 весной.

В отношении ноктилюки нет возможности использовать методику определения продукции, применяемую для других организмов зоопланктона, в силу своеобразия ее биологии. Рассчитать ее продукцию по темпу деления также нельзя, из-за отсутствия нужных данных. Поэтому мы не пытаемся в этой работе оценить величину продукции ноктилюки. Результаты же расчетов всех прочих компонентов зоопланктона содержатся в табл. 17.

Таблица 17

Сезонная продукция популяций основных видов зоопланктона ($\text{мг}/\text{м}^3$)

| Вид | Сезон | Год | | | | | | Среднее значение | | | |
|---------------------|-------|------|------|------|------|------|------|------------------|------|------|------|
| | | 1960 | 1961 | 1962 | 1963 | 1964 | 1965 | 1966 | 1967 | 1968 | 1969 |
| <i>O. minuta</i> | I | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 12 |
| | Зима | 1281 | 1579 | 1265 | 736 | 275 | 408 | 570 | 819 | 404 | 825 |
| | Весна | 1313 | 1202 | 567 | 1675 | 447 | 423 | 891 | 561 | 755 | 766 |
| | Лето | 4129 | 3458 | 2988 | 1998 | 1791 | 4337 | 2930 | 3150 | 1802 | 2918 |
| | Осень | 1247 | 2018 | 1755 | 1375 | 1998 | 2587 | 2715 | 2013 | | 1964 |
| <i>C. ponticus</i> | Лето | 16 | 28 | 17 | 9 | 6 | 21 | 13 | 16 | 22 | 16 |
| <i>O. similis</i> | Зима | 154 | 134 | 797 | 177 | 70 | 64 | 116 | 93 | 243 | 200 |
| | Весна | 93 | 123 | 704 | 215 | 138 | 87 | 195 | 193 | 219 | 210 |
| | Лето | 179 | 44 | 1128 | 195 | 201 | 62 | 59 | 180 | | 256 |
| | Осень | 184 | 89 | 1126 | 176 | 81 | 22 | 59 | 36 | | 209 |
| <i>P. parvus</i> | Зима | 329 | 260 | 362 | 50 | 112 | 80 | 263 | 116 | 196 | |
| | весна | 701 | 615 | 259 | 454 | 208 | 432 | 364 | 280 | 238 | 395 |
| | Лето | 1979 | 2220 | 1785 | 1632 | 939 | 3047 | 1010 | 3202 | 2123 | 1993 |
| | Осень | 1366 | 1261 | 1544 | 616 | 786 | 993 | 1127 | 639 | | 1042 |
| <i>P. elongatus</i> | Зима | 1111 | 954 | 2502 | 432 | 241 | 300 | 1846 | 2742 | 1266 | |
| | Весна | 2916 | 1642 | 1506 | 1914 | 344 | 146 | 725 | 747 | 1715 | 1295 |
| | Лето | 2169 | 1106 | 1387 | 2477 | 1002 | 516 | 164 | 478 | 1213 | 1168 |
| | Осень | 559 | 408 | 752 | 1154 | 1079 | 154 | 458 | 115 | | 585 |
| <i>A. clausi</i> | Зима | 89 | 119 | 99 | 152 | 34 | 88 | 217 | 140 | 117 | |
| | Весна | 422 | 378 | 254 | 487 | 123 | 151 | 453 | 311 | 2066 | 516 |
| | Лето | 1013 | 1000 | 815 | 1669 | 1364 | 335 | 648 | 1060 | 3715 | 1291 |
| | Осень | 76 | 132 | 252 | 155 | 121 | 86 | 200 | 119 | | 143 |

Продолжение табл. 17

| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII | XIII |
|------------------|------|------|------|----|---|----|-----|------|----|---|----|-----|------|
| Всего | | | | | | | | | | | | | |
| Copepoda | | | | | | | | | | | | | |
| Зима | 2964 | 3046 | 5024 | | | | | | | | | | |
| Весна | 5445 | 3960 | 3291 | | | | | | | | | | |
| Лето | 7856 | 8120 | | | | | | | | | | | |
| Осень | 3432 | 3908 | 5429 | | | | | | | | | | |
| P. avirostris | | | | | | | | | | | | | |
| и Apygae | | | | | | | | | | | | | |
| Cladocera | | | | | | | | | | | | | |
| S. setosa | | | | | | | | | | | | | |
| Зима | 17 | 9 | 42 | | | | | | | | | | |
| Весна | 6 | 6 | 6 | | | | | | | | | | |
| Лето | 161 | 178 | 226 | | | | | | | | | | |
| Осень | 206 | 271 | 172 | | | | | | | | | | |
| O. dioica | | | | | | | | | | | | | |
| Зима | 2 | 9 | 14 | | | | | | | | | | |
| Весна | 18 | 12 | 17 | | | | | | | | | | |
| Лето | 43 | 55 | 46 | | | | | | | | | | |
| Осень | 10 | 30 | 12 | | | | | | | | | | |
| Mollusca larv. | | | | | | | | | | | | | |
| Зима | 5 | 3 | 6 | | | | | | | | | | |
| Весна | 19 | 22 | 14 | | | | | | | | | | |
| Лето | 37 | 73 | 36 | | | | | | | | | | |
| Осень | 41 | 52 | 26 | | | | | | | | | | |
| Polychaeta larv. | | | | | | | | | | | | | |
| Зима | 0,4 | 0,4 | 0,4 | | | | | | | | | | |
| Весна | 0,3 | 0,5 | 0,6 | | | | | | | | | | |
| Лето | 49 | 45 | 41 | | | | | | | | | | |
| Осень | 36 | 14 | 15 | | | | | | | | | | |
| Весь зоопланктон | | | | | | | | | | | | | |
| Зима | 2988 | 3067 | 5086 | | | | | | | | | | |
| Весна | 5491 | 4005 | 3319 | | | | | | | | | | |
| Лето | 8582 | 9046 | 8569 | | | | | | | | | | |
| Осень | 4179 | 5797 | 3594 | | | | | | | | | | |

Они показывают, что суммарная годовая продукция всего зоопланктона, без учета ноктилюки, в среднем многолетнем выводе равна в изучавшемся слое $18,4 \text{ г}/\text{м}^3$. При этом около $17,4 \text{ г}/\text{м}^3$, или свыше 94% ее, приходится на копепод. Среди них наибольшее значение имеют *O. minuta* (около $6,5 \text{ г}/\text{м}^3$) и *P. elongatus* ($4,3 \text{ г}/\text{м}^3$). Наименьшей продукцией отличается *C. ponticus*, развивающийся только летом и в небольших количествах, а также *O. similis* (менее $0,9 \text{ г}/\text{м}^3$).

В сезонном аспекте максимум продукции производится летом, минимум — зимой, что, естественно, соответствует годовому ходу температуры воды и интенсивности процессов обмена и роста у организмов.

Если рассмотреть общую продукцию восьми годовых циклов (лето — весна), представленных в наших материалах, то наиболее урожайным окажется цикл 1962—1963 гг., когда было произведено почти $23,5 \text{ г}/\text{м}^3$ сырого веса зоопланктона. Минимальной была продукция в 1965—1966 гг., равнявшаяся всего $12 \text{ г}/\text{м}^3$, в остальные годовые периоды она колебалась следующим образом.

Годовой

цикл 1960—1961 1961—1962 1962—1963 1964—1965 1965—1966

Продукция,

| | | | | | |
|-----------------------|------|------|------|------|------|
| $\text{г}/\text{м}^3$ | 22,3 | 19,8 | 23,5 | 14,7 | 12,1 |
|-----------------------|------|------|------|------|------|

1966—1967 1967—1968 1968—1969

| | | |
|------|------|------|
| 16,7 | 15,8 | 20,3 |
|------|------|------|

Эти цифры показывают пределы колебаний урожайности зоопланктона отдельных лет, которая в течение наших исследований изменялась до двух раз. При этом можно отметить в многолетнем ходе повышенную продукцию в первой трети десятилетия и заметное снижение ее во второй половине с тенденцией к новому повышению в конце десятилетия. Если рассматривать при этом также и показатели обилия ноктилюки, то повышение продуктивности в 1960—1963 гг. будет выражено еще более четко, но депрессия середины десятилетия будет сдвинута к его последним годам.

Общая картина этих колебаний вторичной продукции планктона за 60-е годы, таким образом, может служить подтверждением представлений о ритмике биологических процессов, развивавшихся Г.К.Ижевским (1961, 1964). Проанализировав ход 5-летних, 10-летних и 20-летних гармоник интенсивности процессов в бассейнах Европейско-Азиатской системы, он сделал прогноз снижения био-

логической продуктивности Черного моря к концу 60-х годов, что и отмечено нашими наблюдениями по зоопланктону.

Резюмируя итоги исследований динамики численности и продукции зоопланктона, можно остановиться на следующих главных результатах.

1. В общей численности зоопланктона основная роль принадлежит популяции *O. minuta*, которая составляет в среднем за год около 55% всего количества зоопланктеров. Следующие места занимают *P. parvus*, *O. similis* и *N. miliaris*. Именно массовое развитие *O. minuta* и *P. parvus*, приходящееся на сентябрь - ноябрь, определяет и максимум общей численности планктона в этот период, когда она превышает 30 тыс. экз./ m^3 . Минимальное количество организмов наблюдается в марте - около 15,5 тыс. экз./ m^3 . Таким образом, в многолетнем осреднении численность в течение года меняется вдвое, от 15 до 30 тыс.экз./ m^3 .

2. Для популяций большинства видов копепод характерны изменения их возрастного состава, заключающиеся в увеличении относительного количества наутилиальных стадий в зимне-весенний период, с декабря по март - апрель. Особенно характерны в этом отношении *P. elongatus*, *P. parvus* и *O. similis*. Что касается относительной численности яиц, приходящихся на одну взрослую особь, то максимум ее у *P. parvus*, *O. similis*, а также у *A. clausi* и *O. minuta* приходится на последующий сезон, в основном с мая по июль, что указывает на максимальную интенсивность размножения в конце весны и в первую половину лета. В этот период происходит и массовое размножение *N. miliaris*, моллюсков и полихет, численность которых резко возрастает.

3. Годовой цикл изменений общей биомассы не вполне соответствует годовым изменениям численности зоопланктона, что связано в основном с большим развитием ноктилюки в весенний сезон. При ее относительно крупных размерах это обусловливает общий максимум биомассы не в летне-осенний период, когда наиболее высока общая численность, а в мае - июне. Если исключить ноктилюку, образующую в разные сезоны от 40 до 80 и более процентов биомассы, то максимум ее для остального зоопланктона наблюдается в летние месяцы, минимум - зимой.

Сезонные величины общей биомассы в году, по многолетним средним, изменяются примерно в три раза.

4. Продуцирование в популяциях основных видов зоопланктона с

наибольшей интенсивностью протекает в период максимальных температур и медленнее всего зимой. Средние месячные величины создаваемой продукции в течение года меняются в 4-5 раз, и, таким образом, колебания этого показателя оказываются несколько большими, чем амплитуда годовых изменений численности и биомассы.

Если не принимать в расчет ноктилуку, то основная масса продукции образуется копеподами, преимущественно в летний сезон, когда ими создается более 40% всей годовой продукции зоопланктона.

5. Наблюдения многолетней динамики численности популяций и продукции зоопланктона показали, что более продуктивными были первые из 60-х годов, в середине же десятилетия отмечено значительное - до двух раз - падение продукции зоопланктона.

Л и т е р а т у р а

Брайко В.Д., Горомосова С.А., Пицник Г.К., Федорина А.И. Динамика зоопланктона Черного моря по наблюдениям 1956-1958 гг. - Тр. АЗЧЕРНИРО, 18. Пищепромиздат, М., 1960.

Бродский К.А. Фауна веслоногих раков (*Calanoida*) и зоogeографическое районирование северной части Тихого океана и сопредельных вод. М.-Л., 1957.

Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. "Наука", М., 1968.

Грезе В.Г. Опыт применения планктонометра при исследованиях морского планктона. - Океанология, 2. М., 1962.

Грезе В.Н. Темп продукции в популяциях гетеротрофных морских организмов. II-й Междунар. океаногр. конгресс. Тез. докл., М., 1966.

Грезе В.Н. Графический метод расчета продукции. Второй вариант. - В кн.: Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968.

Грезе В.Н., Балдина Э.П. Динамика популяций и годовая продукция *Acartia clausi* Giesbr. и *Centropages kroyeri* Giesbr. в неритической зоне Черного моря. - Тр. Севастоп. биол. ст., 17. "Наукова думка", К., 1964.

Долгопольская М.А. Зоопланктон Черного моря в районе Карадага. - Тр. Карадагск. биол. ст., вып.6. К., 1940.

З а и к а В.Е. О продукции аппендикулярий и сагитт в неритической зоне Черного моря. - В кн.: Биология моря, вып. I?. "Наукова думка", К., 1969.

З а и к а В.Е., М а л о в и ц к а я Л.М. Характеристика изменчивости удельной продуктивности у некоторых популяций зоопланктона. - В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. "Наукова думка", К., 1967.

З а х в а т к и н а К.А. Личинки двустворчатых моллюсков севастопольского района Черного моря. - Тр. Севастоп. биол. ст., II. М., 1959.

З е р н о в С.А. К вопросу о годичной смене черноморского планктона у Севастополя. - Изв. Академии наук, 20. СПб, 1904.

И ж е в с к и й Г.К. Океанологические основы формирования промысловой продуктивности морей. Пищепромиздат, М., 1961.

И ж е в с к и й Г.К. Системная основа прогнозирования океанологических условий и воспроизводства промысловых рыб. Изд-во ВНИРО, М., 1964.

К и с е л е в а М.И. Распределение личинок многощетинковых червей в планктоне Черного моря. - Тр. Севастоп. биол. ст., I2, М., 1959.

К л ю ч а р е в К.В. Материалы для количественной характеристики зоопланктона Черного моря у Карадага. - Тр. Карадагск. биол. ст., вып. I2. К., 1952.

К о в а л ь Л.Г. Зоопланктон північно-західної частини Чорного моря. - Наук. зап. Одеськ. біол. ст., вип. 3. Вид-во УРСР, К., 1961.

К о в а л ь Л.Г. Экологические закономерности развития и распределения зоопланктона северо-западной части Черного моря. - В кн.: Вопросы экологии IУ экол. конф., 5. Изд-во КГУ, К., 1962.

К у с м о р с к а я А.П. Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря. - Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 6. Изд-во Академии наук СССР, М., 1955.

Н и к и т и н В.Н. Планктон Батумской бухты и его годичные изменения. Пищепромиздат, М.-Л., 1939.

П а в л о в а Е.В. О питании *Penilia avirostris* Dana. - Тр. Севастоп. биол. ст., I1. М., 1959.

С а ж и н а Л.И. Развитие черноморских *Copepoda*. I. Неплодильные стадии *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages kröyeri* Giesbr., *Oithona minuta* Kritcz. - Тр. Севастоп. биол. ст., I3. М., 1960.

Сажина Л.И. Развитие черноморских Сопепода. II. Науплиальные стадии *Calanus helgolandicus* (Claus). - Тр. Севастоп. биол. ст., 14. М., 1961.

Сажина Л.И. Развитие черноморских Сопепода. III. Науплиальные стадии *Pontella mediterranea* Claus и *Labidocera brune cens* Czern. - В кн.: Биология и распределение планктона южных морей. "Наука", М., 1967.

Сажина Л.И. Об индивидуальной плодовитости и продолжительности развития некоторых массовых пелагических Сопепода Черного моря. - Гидробиол. журн., 4, З. К., 1968а.

Сажина Л.И. О зимующих яйцах морских Galanoidea. - Зоол. журн., 47, вып. 10. М., 1968б.

Digby R.S. The biology of the small planctonic Copepoda of Plymouth. - Journ. Marin. Biol. Ass., 29, 2, 1950.

Димов И.Г. Зоопланктон в Черном море перед болгарским берегом в 1954, 1955, 1956 гг. - Тр. Н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва и пром. Варна (Болгария), 2, 1960.

Marcus Amelie. Notă preliminară asupra copeopodelor din planctonul Marii Negre (litoralul românesc). Comun. Acad. RPR 7 N 1. Bucuresti, 1957.

БИОМАССА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕДУЗ *AURELIA AURITA* (L.) ПО ДАННЫМ ТРАЛОВЫХ ЛОВОВ В 1949-1962 ГГ.

В ЧЕРНОМ МОРЕ

Г.Н.Миронов

Медуза *Aurelia aurita* является массовым и широкораспространенным видом, присутствующим в планктоне Черного моря круглый год. Она встречается как у берегов, так и в открытом море. Бигелоу (Bigelow, 1928) считает для *A. aurita* 100-метровую изобату пределом удаления ее от северо-американских берегов. Однако в Черном море *A. aurita* встречается в центральной части на значительном удалении от 100-метровой изобаты.

Появление медуз в разных частях моря связано с ветрами, течениями и волнением моря (Зернов, 1913; Борсеа, 1928а, 1928б).

К такому же выводу приходят Рейбиш (Reibisch, 1926), наблюдавший эту медузу в Кильской бухте, Ильмо (Ilmo, 1951) -