

ПРОВ 2010

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

БИОЛОГИЯ МОРЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

ВЫПУСК 37

ПРОДУКЦИЯ И МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ
У МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Институт биологии
южных морей АН УССР

БИБЛИОТЕКА

№ 12

КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1976

ЛИТЕРАТУРА

- Виноградова З. А. Некоторые биохимические аспекты сравнительного изучения планктона Черного, Азовского и Каспийского морей.— Океанология, 1964, т. 4, № 2.
- Грезе В. Н., Балдина Э. М., Билева О. К. Продукция планктонных копепоид в неретической зоне Черного моря.— Океанология, т. 8, № 6, 1968.
- Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. К., «Наукова думка», 1972.
- Маловицкая Л. М. Продукция копепоид Азовского моря.— Тр. ВНИРО, вып. 80, 1973.
- Окул А. В. Питание и пища планктоноядных рыб Азовского моря.— Тр. АзЧерНИРО, вып. 12, ч. 2, 1940.
- Петипа Т. С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих рачков *Acartia clausi* Giesbr и *Acartia latisetosa* Kritcz. — Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 3.
- Петипа Т. С. Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря.— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. К., «Наукова думка», 1967.
- Петипа Т. С., Павлова Е. В., Миронов Г. И. Структура пищевых сетей, передача и использование вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря.— В кн.: Продукция и пищевые связи в сообществах планктонных организмов. К., «Наукова думка», 1970.
- Петипа Т. С., Тен В. С. Использование культур водорослей для изучения питания животных и выяснения взаимосвязи между процессами элиминации и продуцирования.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. К., «Наукова думка», 1971.
- Павлова Е. В. Энергетические превращения у планктонных организмов.— В кн.: Проблемы морской биологии. К., «Наукова думка», 1971.
- Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных.— Тр. ИБВВ, вып. 12 (15), 1966.
- Студеникина Е. И., Черпакина М. В. Средний вес основных форм зоопланктона Азовского моря.— Гидробиол. журн., 1969, № 3.
- Студеникина Е. И. К вопросу о трофической структуре планктонных гетеротрофов Азовского моря.— В кн.: Рыбохозяйственные исследования в бассейне Азовского моря. Ростов-на-Дону, 1972.
- Студеникина Е. И. Поглощение кислорода планктонными беспозвоночными Азовского моря.— Изв. Северо-Кавказского научного центра Высшей школы, 1975.
- Цихон-Луконина Е. А., Солдатова И. Н. Усвоение пищи водными беспозвоночными.— В кн.: Трофология водных животных. М., «Наука», 1973.

Азово-Черноморский институт
рыбного хозяйства, Ростов-на-Дону

Поступила в редколлегию
29.XII 1974 г.

Г. Н. Миронов

ПЛОДОВИТОСТЬ ЧЕРНОМОРСКОЙ *SAGITTA SETOSA* MULLER НА УРОВНЕ ПОПУЛЯЦИИ¹

Под плодовитостью на уровне популяции мы понимаем общее количество яиц, откладываемых популяцией за год в одном кубическом метре воды. Численно она будет выражаться произведением трех величин: 1) среднего числа яиц в одной кладке одной особи, 2) числа нерестящихся особей за год и 3) среднего числа кладок у одной особи за то же время.

Определение величины плодовитости популяции интересно еще и с точки зрения величины продукции популяции, которая образуется не только за счет увеличения массы тела особей, но и за счет яиц (Заика, 1972), количество и масса которых может быть значительной.

Приступая к расчетам плодовитости на уровне популяции, мы приняли во внимание показатели, которые рекомендуют учитывать при таких расчетах С. А. Северцов (1941), В. С. Ивлев (1953), Ю. Е. Лапин и Ю. Г. Юровицкий (1959), Н. В. Никольский (1961, 1963). К таким показателям отно-

¹ Соглашаясь с М. Фюрнестен (Furnestin, 1961), мы считаем, что в Черном море живет только один вид щетинкочелюстных — *Sagitta setosa* Müller.

сятся: возрастной состав популяции в течение года, возраст, при котором наступает половая зрелость при различной температуре среды, количество яиц в одной кладке с учетом изменения их числа в зависимости от возраста и сезона года, промежуток времени между двумя последовательными кладками в зависимости от возраста и сезона, число нерестящихся особей в возрастных группах в разное время года. Мы не использовали такой показатель как соотношение самок и самцов, поскольку сагитты гермафродитны.

Материал собирали на разрезе Херсонес — Босфор в ноябре 1968 г. и в феврале, мае и августе 1969 г., а также на Камышовском разрезе в 10 милях к западу от юго-западного побережья Крыма один — три раза в месяц в те же годы. Пробы собирали сетью Джели с диаметром входного отверстия 36 см из газа № 49 и фиксировали формалином¹. Отобранных из проб сагитт измеряли под биноклем с точностью до 0,1 мм, а затем рассматривали под микроскопом для определения степени зрелости гонад, числа и стадий развития овоцитов.

Все три перечисленные выше величины, необходимые для расчета плодовитости, нельзя наблюдать непосредственно в природе, но их можно определить по материалам планктонных сборов, обработанных по соответствующим показателям, которые затем сопоставляются между собой и дают основания для расчетов и выводов.

Перейдем к определению этих величин.

1. Среднее число яиц, откладываемых одной самкой за одну кладку. За величину одной кладки принимали число готовых к выходу яиц в яйцеводах половозрелых особей. Поскольку при обработке материала этот подсчет производили по размерным группам, а дальнейшие расчеты вели по возрастным группам, было необходимо установить длину сагитт на конец каждого месяца роста, что было сделано по графикам роста сагитт при разных температурах (Миронов, 1973 б). Интересно отметить, что в зависимости от сезона группа одномесячных особей состоит из семи — десяти размерных групп, двухмесячных — из пяти-шести групп, трехмесячных — трех-четырех групп и так далее, снижаясь до одной размерной группы у восьми и девятимесячных. Это снижение вполне понятно, поскольку скорость прироста тела сагитты в длину с возрастом уменьшается.

Средняя величина одной кладки особи каждой возрастной группы вычислялась как средняя из суммы средних величин кладок у особей размерных групп, входящих в состав данной возрастной группы (табл. 1). Из таблицы видно, что наименьшее число яиц в кладке наблюдается у самых молодых, одномесячных особей, наивысшее у особей среднего возраста — трех- и четырехмесячных. Особи старше пятимесячного возраста по числу яиц в кладке занимают промежуточное положение между первыми двумя группами. Таким образом, в отношении зависимости между числом яиц в кладке и возрастом черноморские сагитты не отличаются от других животных. Различия в числе яиц в одной кладке у отдельных особей одной размерной группы может быть велико, например, в группе сагитт длиной 9,1—10,0 мм крайние величины различаются в 10 раз (3 и 30), а в размерной группе 8,1—9,0 мм даже в 24 раза (1 и 24). М. Рив (Reeve, 1968), наблюдая нерестящихся сагитт на протяжении двух суток, отметил в отдельных выметах 33, 16, 4, 51 яйцо.

2. Определение числа нерестящихся особей в 1 м³. Это определение проводится в два этапа. На первом этапе определяется численность половозрелых особей от общего числа особей в каждой возрастной группе, на втором — расчет численности нерестящихся особей.

1). Половозрелые особи отличаются от неполовозрелых наличием крупных, более 50 мкм в диаметре, овоцитов с большим, четким

¹ Автор приносит благодарность В. Д. Чмыру за разрешение воспользоваться собранным им в Херсонес-Босфорском разрезе материалом, а также О. К. Билевой и Э. П. Балдиной за предоставление данных обработки материалов по Камышовскому разрезу.

Таблица 1

Среднее число яиц в одной кладке у сагитт в разных возрастных группах по материалам сборов в районе Севастополя и по Камышовскому разрезу в 1968—1969 гг.

Возрастные группы	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Одномесечные	0	—	—	0	—	0	11,1	11,6	11,6	11,6	11,4	0	0	—
Двухмесячные	13,0	—	—	0	—	0	12,1	12,2	13,9	13,9	13,6	13,5	13,0	—
Трехмесячные	19,4	—	—	0	—	0	16,7	19,5	0	18,0	0	0	19,3	—
Четырехмесячные	0	—	—	19,7	—	18,0	20,3	0	0	0	0	0	0	—
Пятимесячные	0	—	—	0	—	15,5	16,0	0	0	0	0	0	0	—
Шестимесячные	0	—	—	0	—	17,0	0	0	0	0	0	0	0	—
Семимесячные	0	—	—	0	—	17,0	0	0	0	0	0	0	0	—
Восьмимесячные	0	—	—	0	—	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Девятимесячные	0	—	—	0	—	17,0	0	0	0	0	0	0	0	—

ядром и начинающим появляться в цитоплазме вителлином в виде мелких зернышек. Из общей численности сагитт по возрастным группам и проценту половозрелых сагитт в возрастных группах по месяцам была рассчитана численность половозрелых особей в возрастных группах в течение года (табл. 2). Верхние числа этой таблицы — общая численность сагитт в 1 м^3 , средние — процент половозрелых особей в данной возрастной группе, нижние — численность половозрелых особей в экз/1 м^3 . По нижним числам табл. 2 можно видеть, что в группе одномесечных особей половозрелые встречаются в мае в небольших количествах, в последующее время их численность быстро растет и в сентябре достигает максимума, превышая майскую более чем на три порядка. Совершенно иную картину дает изменение процента половозрелых особей. Максимальное значение его у одномесечных особей приходится на июнь, а затем к сентябрю он постепенно снижается до майского уровня. Между увеличением численности половозрелых особей и уменьшением их процента в одномесечной группе нет никакого противоречия. Этот феномен объясняется тем, что в данной возрастной группе численность неполовозрелых сагитт быстро увеличивается за счет пополнения вышедшими из яиц особями, и поэтому процент половозрелых снижается, но затем неполовозрелые, подрастая и созревая, пополняют численность половозрелых, увеличивая объем процента. Половозрелые особи наблюдаются в группе одномесечных до сентября включительно; в группе двухмесячных дольше — и в октябре, и в ноябре.

Половозрелые особи в двухмесячной группе в мае составляют почти четвертую часть всей численности (в июне, для которого нет данных, процент половозрелых, вероятно, не меньше). С июля по октябрь их процент колеблется от 50 до 100, а в ноябре половозрелые особи этой группы хотя и имеются в планктоне, но составляют всего немногим больше 1% численности своей возрастной группы. Значительные колебания процента половозрелых особей в период с июля по октябрь могут зависеть от прихода других популяций сагитт, находившихся в иных условиях. Что касается численности половозрелых особей двухмесячной группы, то она, несмотря на высокий процент их, не может идти ни в какое сравнение с численностью половозрелых в группе одномесечных; максимальная численность половозрелых двухмесячного возраста наблюдалась в июле, августе и сентябре, но и тогда она составляла лишь десятые доли экз/м³ — 0,615, 0,804 и 0,230 соответственно. В мае, июне и октябре численность их на один-два порядка меньше максимальной величины, наблюдавшейся в августе.

В группе трехмесячных процент половозрелых особей в общем довольно высок в течение всего года — 50—100; исключением является май, когда половозрелые особи составляют всего 23%. Численность их невелика по сравнению с одномесячными и колеблется в пределах 0,187—0,033 экз/м³.

В старших возрастных группах процент половозрелых особей еще более высок и колеблется между 75 и 100, хотя и встречаются исключения: так, в феврале и мае он не превышал 40. Численность старших групп выражается в основном величинами, меньшими, чем 1 экз/м³, и только в апреле группа шестимесячного возраста превышает эту величину (1,347 экз/м³).

Обобщая данные о проценте половозрелых особей, можно сказать, что у одномесячных особей он нарастает от некоторого минимума до известного максимума, а затем снова снижается до такого же минимума. Максимальное значение его у одномесячной группы никогда не может достичь 100%, как у более старых возрастов, по той причине, что состав одномесячной группы постоянно пополняется неполовозрелыми особями, выходящими из яиц, и которым требуется время для полового созревания.

2). Расчет численности нерестящихся особей. Нерестящиеся особи отличаются от половозрелых наличием крупных (более 80 мкм в диаметре) овоцитов с переполненной вителлином цитоплазмой, через которую слабо видно ядро в виде темного круга с размытым контуром. Данные для расчета численности нерестящихся особей в 1 м³ воды приведены в табл. 3. Верхние цифры в клетках этой таблицы показывают численность половозрелых особей, средние — процент нерестящихся среди них, нижние — численность нерестящихся особей. Численность нерестящихся особей неодинакова в течение года и изменяется примерно так же, как и общая численность. Особенно велики изменения численности нерестящихся особей в группе одномесячных, в которой нарастание числа нерестящихся особей накладывается на общее увеличение численности сагитт в планктоне. Различие между минимумом численности нерестящихся особей в мае и их максимумом в сентябре достигает четырех порядков. У двухмесячных сагитт это различие вдвое меньше, а у последующих возрастных групп различия находятся в пределах одного порядка. Исключение составляет только группа четырехмесячных сагитт в августе, которая на два порядка меньше, чем в феврале, апреле и мае.

3. Расчет числа яиц, откладываемых одной самкой в месяц. Для расчета необходимо знать число кладок в месяц. Это число можно рассчитать, если известен промежуток времени между двумя последовательными кладками. Такие данные для черноморской сагитты в литературе отсутствуют, поэтому в настоящей работе сделана попытка определить такой промежуток, исходя из конкретного материала сборов сагитт в разное время года.

При этом мы руководствовались следующими соображениями: если вымет яиц происходит каждые сутки, то все половозрелые особи будут нереститься в эти сутки и число нерестящихся будет равно числу половозрелых, т. е. составит 100%; если вымет яиц будет происходить каждые вторые сутки, то каждые сутки будет нереститься половина половозрелых особей — 50%. При нересте каждый четвертый день число нерестящихся особей составит одну четвертую часть от числа половозрелых или 25%. Соответственно при нересте на пятый день доля нерестящихся составит 20% к числу половозрелых особей. В первом случае промежуток времени между нерестами составит около суток, во втором — двое суток и далее соответственно трое, четверо и пятеро суток. Таким образом, можно связать процент нерестящихся особей с промежутком времени между нерестами и построить график, в котором по оси абсцисс отложено время в сутках, а по оси ординат — процент нерестящихся особей. Такой график позволяет делать и обратный расчет, то есть по проценту нерестящихся особей находить промежуток времени между двумя последовательными кладками (рисунк).

Из графика видно, что промежуток времени между двумя последовательными кладками колеблется между 1 и 2,5 сутками. Однако есть две экстремальных величины — 5,6 и 6,2 суток, приходящиеся на начало нерестового периода — апрель и май — и обе на наиболее молодой, начинающий нереститься возраст особей в данном месяце. Возможно, что здесь имеет место влияние предшествовавших низких температур, сдерживавших развитие половых продуктов, и у этих групп еще не наступила та скорость развития овоцитов, которая наблюдается при почти вдвое большей температуре воды, чем зимой. Исключая оба экстремальных срока, промежутки между нерестами довольно хорошо согласуются с наблюдениями Рива (Reeve, 1968) для *Sagitta hispida* в районе Майами и Далло (Dallot, 1967) для *Sagitta setosa* в районе Виллафранка, которые наблюдали величину 1—2 суток.

Число дней месяца, деленное на найденный по графику промежуток

Численность сагитт, процент и численность половозрелых особей в различных группах Босфорскому разрезам

Возрастные группы	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель
Одномесечные	39,45 0 0	8,0 0 0	1,42 0 0	0,339 0 0	0,143 0 0	0,554 0 0
Двухмесячные	4,68 1,8 0,084	1,42 0 0	1,335 0 0	0,142 0 0	0,029 0 0	0,347 0 0
Трехмесячные	0,374 46 0,172	0,01 0 0	0,158 0 0	0,794 0 0	0,022 0 0	0,065 50 0,033
Четырехмесячные	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0,810 35 0,285	0 0 0	0,724 89 0,645
Пятимесячные	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0,265 0 0	0 0 0	1,499 90 1,347
Шестимесечные	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0,025 0 0	0 0 0	0,230 89 0,205
Семимесечные	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0,090 75 0,068
Восьмимесечные	0	0	0	0	0	0
Девятимесечные	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0,023 100 0,023
Суммарная численность	44,47	9,43	2,92	2,38	0,194	3,56

времени между кладками, дает число кладок в месяц (верхние числа строк табл. 4). В этих числах трудно подметить какую-либо закономерность в зависимости величин промежутков между последовательными кладками и временем года или возрастом размножающейся возрастной группы. Возможно, что это обусловлено относительно стабильными условиями внешней среды в период массового размножения.

Теперь имеется возможность получить величину месячной кладки яиц особями каждой возрастной группы в течение года. Этот расчет произведен в табл. 4, где средние числа в строках показывают величину одной кладки, которая, будучи умножена на число кладок в месяце, дает в произведении величину месячной кладки одной особью (нижние цифры в строках таблицы).

Из данных табл. 4 видно, что число яиц, откладываемых одной самкой в месяц, чаще всего бывает в пределах 200—400. Наименьшее число

Т а б л и ц а 2

по материалам сборов в районе Севастополя, по Камышовскому и Херсонес-1968—1969 гг. (в экз/м²)

Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
0,114 12 0,013	0,117 68 0,80	7,145 37 2,630	35,864 21 16,95	338,682 13 44,0	49,253 0 0	36,711 0 0	3,994 0 0
0,058 24 0,014	0,070 24 0,017	0,615 100 0,615	1,500 54 0,804	0,330 100 0,330	0,017 50 0,008	4,634 1,3 0,060	1,294 0 0
0,658 23 0,151	0,058 100 0,058	0 0 0	0,248 65 0,161	0 0 0	0 0 0	0,347 54 0,187	0,030 0 0
1,617 39 0,631	0 0 0	0 0 0	0,010 100 0,010	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0
0,827 94 0,798	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0
0,130 100 0,130	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0
0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0
0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0
0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0
0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0
3,41	0,175	7,761	37,622	338,912	49,270	41,678	11,318

Численность половозрелых особей, процент и численность нерестящихся особей сагитт Камышовскому и Херсонес-Босфорскому разрезам в

Возрастные группы	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель
Одномесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	0 0 0	0 0 0
Двухмесячные	0,121 75 0,091	— — —	— — —	0 0 0	0 0 0	0 0 0
Трехмесячные	0,187 85 0,159	— — —	— — —	0 0 0	0 0 0	0,033 0 0
Четырехмесячные	0 0 0	— — —	— — —	0,285 40 0,114	0 0	0,645 17,4 0,113
Пятимесячные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	0 0	1,347 62,5 0,880
Шестимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	0 0 0	0,205 62,5 0,128
Семимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	0 0 0	0,068 67 0,046
Восьмимесечные	0	0	0	0	0	0
Девятимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	0 0 0	0,023 100 0,023

отложенных за месяц яиц — 56 — было отмечено у одномесечных особей, наибольшее — свыше 500 — у девятимесечных особей также в мае. Принимая продолжительность нерестового периода в среднем два месяца, можно считать, что общее число яиц, выметанных одной особью в течение жизни, составляет в среднем 400—800, при крайних значениях — 200—1200. Эти величины близки к тем, которые были получены нами при расчете индивидуальной плодовитости сагитт (Миронов, 1973а). Таким образом мы рассчитали третью величину, необходимую для получения величины продукции яиц популяцией сагитт в 1 м³ воды в течение года.

Используя данные о численности нерестящихся особей по месяцам в течение года, мы можем получить число яиц, выметываемых популяцией сагитт в год в 1 м³ воды (табл. 5). Из данных табл. 5 видно, что максимальное количество яиц откладывается в период с июля по сентябрь, минимальное — в феврале и октябре. Февральский и октябрьский минимумы, хотя и близки по абсолютной величине, обусловлены разными обстоятельствами. В феврале еще не наступило время массового размножения, число продуцирующих особей — 0,114 экз/м³, группа одномесечных составляет только 3% общей численности и, кроме того, особи этой группы не достигли половой зрелости. В этом месяце нерестятся только отдельные особи старших

Таблица 3

в разных возрастных группах по материалам сборов в районе Севастополя, по 1968—1969 гг. (экз/м³)

Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
0,013 16,7 0,002	0,080 78,0 0,062	2,63 89,0 2,34	16,95 74,0 12,54	44,0 75,0 33,0	0 0 0	0 0 0	— — —
0,014 60 0,008	0,070 100 0,070	0,615 100 0,615	0,804 76 0,611	0,230 100 0,230	0,080 100 0,080	0,060 75 0,045	— — —
0,151 39,4 0,059	0,058 50 0,029	0 0 0	0,161 66 0,106	0 0 0	0 0 0	0,187 85 0,159	— — —
0,631 58 0,366	0 0 0	0 0 0	0,010 50 0,005	0 0 0	0 0 0	0 0 0	— — —
0,797 64,5 0,514	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	— — —
0,130 100 0,130	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	— — —
0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	— — —
0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	— — —

возрастов. В октябре общая численность значительна — 49 экз/м³, но в октябре, в противоположность предшествовавшему месяцу, наиболее многочисленная группа одномесячных особей уже прекратила кладку яиц. Максимальное число яиц — 8644, отложенных популяцией в 1 м³ в месяц, приходится на сентябрь. В июле — августе отложено также много яиц — больше тысячи. Суммарное годовое количество яиц, отложенных популяцией, превышает 14 тыс. в одном кубическом метре воды. Наибольшую продукцию яиц — 87% дают одномесячные особи. Чем старше возрастная группа, тем меньше ее доля в общей продукции яиц популяцией. Вместе с тем в течение года значение возрастных групп в продукции яиц неодинаково. В начале репродукционного периода наибольшую продукцию яиц (76%) дают в апреле пятимесячные особи; в мае такую же долю дают уже две возрастных группы — пяти- и четырехмесячные вместе. В июне 65% яиц дают трехмесячные сагитты, а с июля по сентябрь основная масса яиц производится одномесячными особями (по месяцам соответственно 75, 95 и 99%).

Яйца черноморской сагитты, встречающиеся в планктоне, различаются по размеру. В летне-осенний период они более мелкие, чем в зимне-весенний (Долгопольская, 1940; Галаджиев, 1946). Это объясняется тем, что возрастной состав нерестящихся особей в течение года меняется: летом

Число яиц, откладываемых одной особью в месяц, у сагитт разных возрастных групп
Камышовского и Херсонес-Босфорского

Возрастные группы	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель
Одномесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	0 — —	0 0 0
Двухмесечные	23,1 13,0 300	— — —	— — —	0 0 0	— — —	0 0 0
Трехмесечные	25,0 15,0 385,0	— — —	— — —	11,2 19,7 222	— — —	0 0 0
Четырехмесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	5,4 18,0 97
Пятимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	20,0 15,5 310
Шестимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	18,8 17,0 322
Семимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	21,4 17,0 364
Восьмимесечные	0	—	—	0	—	0
Девятимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	30,0 17,0 510

и осенью преобладают мелкие особи молодого возраста, а зимой — старые, более крупного размера, соответственно чему и яйца у них большего размера. Находясь в яйцеводах, яйца имеют в поперечнике 160 и 260 мкм в среднем, их округлая форма немного нарушена давлением друг на друга. Попадая в воду, яйца разбухают и увеличиваются в размере.

Принимая во внимание шарообразную форму и удельный вес яиц, близким к единице, массу их можно считать равной 0,0021 мг для мелких яиц и 0,0064 мг для крупных. Суммарная масса яиц, отложенных за год, составляет более 33 мг/м³. Свыше 50% этой величины приходится на сентябрь и около 20% — на август (табл. 6).

Рассматривая полученные результаты, можно прийти к выводу, что величина продукции яиц у сагитт зависит от следующих факторов: численности популяции, длительности полового созревания и продолжительности созревания овоцитов. Влияние первого фактора — численности популяции — понятно: чем больше число генерирующих особей, тем больше будет число продуцированных яиц.

Влияние длительности периода полового созревания на число продуцируемых яиц проявляется в том, что чем он короче, тем скорее попол-

Таблица 4

по месяцам в течение года по материалам сборов в районе Севастополя,
разрезов 1968—1969 гг.

Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
5,0 11,1 56	25,0 11,6 290	28,0 11,6 325	23,8 11,6 276	23,1 11,2 258	0 0 0	0 0 0	— — —
19,4 12,2 236	30,0 12,2 366	30,0 13,9 417	23,8 13,9 331	30,0 13,8 413	31,0 13,5 418	23,1 13,0 300	— — —
11,9 16,7 199	15,0 19,5 292	0 0 0	20,6 18,0 371	0 0 0	0 0 0	25,0 19,3 483	— — —
18,3 20,3 371	0 0 0	0 0 0	15,0 16,0 240	0 0 0	0 0 0	0 0 0	— — —
20,6 16,0 329	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	— — —
31,0 17,0 527	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	— — —
0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	— — —
0	0	0	0	0	0	0	0
0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0	0 0 0

нение молодых особей вступает в период размножения и тем дольше оказывается период нереста (Никольский, 1960; Лапин, Юровицкий, 1959). Этот фактор у сагитт не оказывает заметного влияния на величину продукции яиц, поскольку сокращение срока полового созревания у одномесячных особей изменяется в небольших пределах.

Влияние третьего фактора — продолжительности созревания овоцитов оказывается сильнее. Сокращение этого срока обуславливает уменьшение промежутка времени между отдельными кладками и, соответственно, увеличение числа кладок. Принимая во внимание, что среднее число яиц в кладке изменяется незначительно, уменьшение или увеличение числа кладок может существенно влиять на общее число отложенных яиц. До наступления времени массового нереста, т. е. в позднесенний, зимний и весенний периоды половое созревание и развитие овоцитов замедленно. В эти периоды года особи среднего и старшего возраста более многочисленны, чем одно- и двухмесячные, и составляют основную массу популяции. Некоторые из них продолжают продуцировать яйца (в феврале, например, в группе четырехмесячных особей наблюдались половозрелые, нерестящиеся). Общее число яиц, откладываемых особями за этот период, невелико.

Весной, когда вода начинает согреваться, половая зрелость наступает все раньше и раньше и к репродукции приступают особи все более ранних возрастов. Срок развития овоцитов сокращается, промежутки времени между отдельными кладками уменьшаются, а число кладок увеличивается. Оба фактора, накладываясь один на другой, создают наблюдающуюся в планктоне картину быстрого нарастания численности яиц и сагитт в Черном море. Следует иметь в виду, что рассчитанный нами для конкретной

Численность нерестящихся особей, число яиц, откладываемых одной нерестящейся группам, по материалам сборов в районе Севастополя и на разрезах

Возрастные группы	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май
Одномесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	0 0 0	0,002 56 0,11
Двухмесечные	0,091 300 27,4	— — —	— — —	0 0 0	— — —	0 0 0	0,008 236 1,89
Трехмесечные	0,159 483 76,8	— — —	— — —	0 0 0	— — —	0 0 0	0,059 199 11,7
Четырехмесечные	0 0 0	— — —	— — —	0,114 221 25,2	— — —	0,113 97 12,6	0,366 376 138
Пятимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	0,880 310 263	0,514 320 165
Шестимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	0,128 320 40,9	0,130 527 68,5
Семимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	0,046 364 16,8	0 0 0
Восьмимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	0,023 510 14,7	0 0 0
Девятимесечные	0 0 0	— — —	— — —	0 0 0	— — —	— — —	— — —

Число и масса яиц, отложенных нерестящимися сагиттами в 1 м³ воды по месяцам в течение

Возрастные группы	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май
Одномесечные	0 0	— —	— —	0 0	0 0	0 0	0,11 0,0002
Двухмесечные	27,4 0,058	— —	— —	0 0	0 0	0 0	1,89 0,004
Трехмесечные	76,8 0,161	— —	— —	0 0	0 0	0 0	11,7 0,013
Четырехмесечные	0 0	— —	— —	25,2 0,161	0 0	12,6 0,081	138,0 0,883
Пятимесечные	0 0	— —	— —	0 0	0 0	263,0 1,683	165,0 1,056
Шестимесечные	0 0	— —	— —	0 0	0 0	40,9 0,262	68,5 0,438
Семимесечные	0 0	— —	— —	0 0	0 0	16,8 0,108	0 0
Восьмимесечные	0 0	— —	— —	0 0	0 0	0 11,7	0 0
Девятимесечные	0 0	— —	— —	0 0	0 0	0,075 —	0 —

популяции сагитт уровень продукции яиц в 14,5 тыс. в год в 1 м³ не может быть принят как средний уровень, для получения которого необходимо иметь данные за ряд лет.

Выше мы уже указывали на то, что основная масса яиц поступает от сагитт самой молодой, одномесечной группы. Изменение возрастного состава популяции сагитт в течение года показывает, что наиболее сильная элиминация сагитт происходит в летне-осеннее время, так как в этот

Таблица 5

особью в месяц, и число яиц, отложенных популяцией сагитт в месяц по возрастным Камышевском и Херсонес-Босфорском в 1968—1969 гг.

Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Яиц, м ³ /год
0,062	2,34	12,54	33,0	0	0	—	12787,11
290	325	276	252	0	0	—	
18,0	760,0	3461,0	8548,0	0	0	—	
0,070	0,615	0,611	0,234	0,080	0,045	—	
366	417	331	413	418	300	—	640,35
2,56	257	206	97,6	33,4	13,5	—	
0,029	0	0,106	0	0	0,159	—	
292	0	371	0	0	483	—	
84,7	0	3,93	0	0	76,7	—	253,83
0	0	0,005	0	0	0	—	
0	0	240	0	0	0	—	
0	0	1,2	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	177,0
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	428,0
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	109,4
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	16,8
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	11,7
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	
0	0	0	0	0	0	—	

Таблица 6

года, по материалам Херсонес-Босфорского и Камышевского разрезов в 1968—1969 гг.

Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Всего яиц за год	Масса яиц (всего)
18,0	760,0	3461,0	8548,0	0	0	12787,11	26,853
0,038	1,596	7,268	17,951	0	0		
2,56	257,0	206,0	97,6	33,4	13,5		
0,005	0,540	0,433	0,205	0,070	0,028		
84,7	0	3,93	0	0	76,7	639,35	1,343
0,178	0	0,008	0	0	0,161		
0	0	1,2	0	0	0		
0	0	0,008	0	0	0		
0	0	0	0	0	0	177,0	1,133
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0	428,0	2,739
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0	109,4	0,700
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0	16,8	0,108
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0	11,7	0,075
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0		
0	0	0	0	0	0		
Всего						14423,19	33,473

период они доживают только до двух- и трехмесячного возраста.

С одной стороны, раннее созревание одномесячных особей в совокупности с ускорением развития овоцитов можно рассматривать как приспособительное свойство вида (Никольский, 1965), позволяющее противостоять усилению элиминации в летне-осенний период и обеспечивающее популяции возможность поддержания своей численности на уровне массовой формы в черноморском планктоне.

С другой стороны, именно усиленная элиминация не позволяет сагитте, с ее быстрым темпом размножения, оказывать катастрофическое действие на зоопланктон, подобное тому, какое оказывает гребневик *Bolinopsis* в

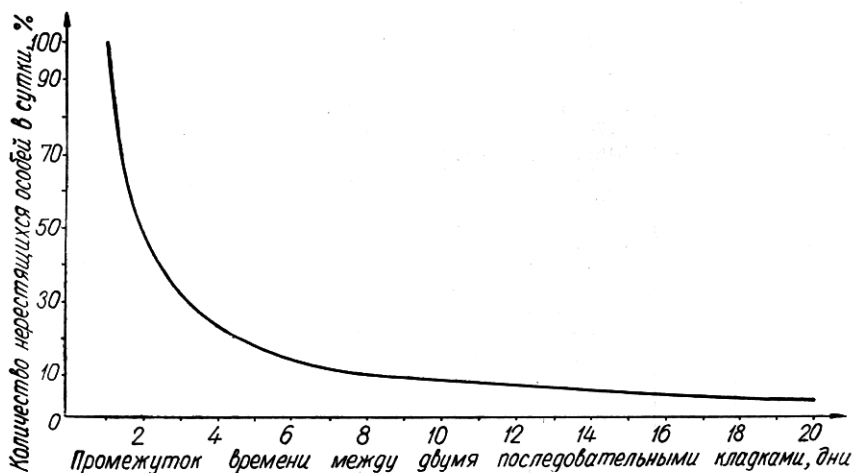


График зависимости количества нерестящихся особей от промежутка времени между двумя кладками у черноморской сагитты (в процентах).

Баренцовом море, почти начисто уничтожая зоопланктон в местах своего массового развития (Мантейфель, 1941).

Плодовитость популяции сагитт, выраженная числом или массой яиц, отложенных популяцией в 1 м^3 за год, дает некоторое представление о способности популяции к воспроизводству.

Интересно учесть, какая доля пластического обмена идет для воспроизводства популяции. Для этого рассчитывают годовую продукцию массы популяции (также в 1 м^3 в год). Она может быть определена как сумма произведений разностей средних масс возрастных групп на число особей на конец месяца в возрастных группах в течение года. Расчеты дали величину прироста массы популяции за год округленно $112 \text{ мг/м}^3/\text{год}$, прибавляя к ней массу яиц — 33 мг — получим суммарную биопroduкцию $145 \text{ мг/м}^3/\text{год}$, в которой масса яиц составляет 23% или около четверти продукции популяции.

Популяцию сагитт можно рассматривать как один из узлов трофической сети, объем которого определяется биомассой популяции. Поток вещества и энергии, проходящий через этот узел, используется на движение и пластический обмен. Последний обеспечивает прирост тела живущих особей и образование половых продуктов. Половые продукты, находящиеся внутри особи, учитываются как прирост массы, а выметанные — отдельно, как самостоятельная часть планктона. Часть вещества, необходимая для воспроизводства популяции и обеспечивающая численный рост популяции, остается «в своем узле трофической сети», на своем трофическом уровне. Другая часть вещества, идущая на увеличение массы наличного числа особей уходит затем в узлы других трофических уровней, составляя продукцию популяции. Конечно, и яйца уходят из своего узла, но эта часть относительно невелика.

Соотношение между частью вещества, содержащегося в выметанных половых продуктах, и частью, идущей на увеличение массы наличных особей популяции, можно рассматривать как один из показателей, характеризующий уровень плодovitости популяции. Такой показатель можно использовать для оценки устойчивости популяции и ее роли в экосистеме: чем большая доля пластического вещества, образовавшегося в популяции, идет на увеличение ее численности, тем устойчивее эта популяция в системе трофических связей в экосистеме. Чем меньшая часть пластического вещества переходит в связанные с ней узлы трофической сети, тем меньше ее продуктивность для других энергетических уровней.

ЛИТЕРАТУРА

- Галаджиев М. А. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения зоопланктона Каркинитского залива и открытого моря в районе южного берега Крыма.— Тр. Севастопольской биол. станции АН СССР, т. VI, 1949.
- Долгопольская М. А. Зоопланктон Черного моря в районе Карадага.— Тр. Карадагской биол. станции, вып. 6, 1940.
- Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. К., «Наукова думка», 1972.
- Ивлев В. С. Метод оценки популяционной плодovitости рыб.— Тр. Латвийского отделения ВНИРО, вып. 1, 1953.
- Лапин Ю. Е., Юровицкий Ю. Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодovitости рыб.— Журн. общей биологии, 1959, т. 20, вып. 6.
- Мантейфель Б. П. Планктон и сельдь в Баренцовом море.— Тр. ПИНРО, т. VII, 1941.
- Миронов Г. Н. О числе генераций и индивидуальной плодovitости черноморской сагитты.— В кн.: Биология моря, вып. 28. К., «Наукова думка», 1973а.
- Миронов Г. Н. О максимальной длине и коэффициенте Р/В у черноморской сагитты.— В кн.: Биология моря, вып. 28, К., «Наукова думка», 1973б.
- Никольский Г. В. О формах приспособлений с саморегуляцией численности популяций рыб.— Журн. общей биологии, 1960, т. 21, вып. 4.
- Никольский Г. В. О некоторых закономерностях воздействия рыболовства на структуру популяций и свойства особей облавливаемого стада промысловой рыбы.— Тр. Совещания по динамике численности рыб. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М., «Высшая школа», 1963.
- Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., «Наука», 1965.
- Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М., Изд-во АН СССР, 1941.
- Dallot S. La reproduction du Chaetognethe planctonique Sagitta setosa Muller, en ete, dans la rade de Villefranche.— C. R. Acad. Sci. Paris, 1967, 246, ser. D.
- Furnestin M.-L. Complements a l'etude de Sagitta euxina variete de Sagitta setosa.— Rapp. et proc.-verb. reun. Commis. internat. explor. Mer. mediterr., v. 16, N 2, 1961.
- Reeve M. R. The biology of Chaetognatha. I. Quantitative aspects of growth and eggs production in Sagitta hispida, Simposium on marine food chains. University of Aarhus. Denmark, 23—26 July, 1968.

Институт биологии южных морей
АН УССР, Севастополь

Поступила в редколлегию
10.I 1975 г.

Г. И. Аболмасова

ПИТАНИЕ И ЭЛЕМЕНТЫ БАЛАНСА ЭНЕРГИИ У GAMMARUS OLIVII M.-EDW. ИЗ ЧЕРНОГО МОРЕЯ

Ракообразные играют исключительно важную роль в функционировании водных экологических систем. От степени количественного развития этих животных в значительной мере зависит эффективность трансформации вещества и энергии между автотрофными уровнями продукционного процесса.

В последние годы проведены исследования, посвященные изучению всех элементов балансового равенства на примере отдельных видов ракообразных (Richman, 1958; Сущеня, 1962, 1968; Ивлева, 1964; Виленкин, 1966; Lasker, 1966; Петипа, 1966; Хмелева, 1967, 1971).