

В. Н. ГРЕЗЕ, Э. П. БАЛДИНА

**ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИИ И ГОДОВАЯ ПРОДУКЦИЯ
ACARTIA CLAUSI GIESBR. И *CENTROPAGES KRÖYERI* GIESBR.
В НЕРИТИЧЕСКОЙ ЗОНЕ ЧЕРНОГО МОРЯ**

С мая 1960 г. на Севастопольской биологической станции проводились систематические наблюдения за динамикой численности зоопланктона в пределах десятимильной прибрежной зоны Черного моря. Задачей исследований было изучение сезонных изменений количества массовых видов планктона и их отдельных стадий развития, а также выяснение величин годовой продукции.

В статье приведены первые результаты, полученные в итоге обработки годового цикла сборов 1960—1961 гг. по двум видам копепода, различным по своей экологии — эвритермному *Acartia clausi* и теплолюбивому *Centropages krøyeri*.

Сборы проводились в районе Севастополя, на траверзе б. Камышевой, на четырех станциях на расстоянии 2,5; 5; 7,5 и 10 миль от берега, в среднем дважды в месяц, в летний сезон чаще, зимой реже. В качестве орудия лова планктона применяли скоростной планктонотометр, которым делали ступенчатые 15-минутные ловы, охватывающие горизонты от глубины 40 м до поверхности. Эта методика обеспечивала более обильные и репрезентативные пробы планктона, чем получаемые сетями (Грезе, 1962), и давала точное количество профильтрованной прибором воды. Скорость буксировки планктонотометра составляла обычно 0,5—0,7 м/сек; для его фильтрующего конуса использовали мельничный газ № 64. Поскольку диаметр отверстий газа этого номера составляет около 0,1 мм, в приборе улавливались все яйца *C. krøyeri*, диаметр которых вместе с шипами составлял примерно 0,12 мм, и значительная часть яиц *A. clausi* диаметром 0,06—0,07 мм.

Обработка материала заключалась в просчете части пробы в камере Богорова, с учетом каждой стадии развития данного вида и последующим вычислением средней численности стадий в 1 м³. Для определения продукции был применен метод, предложенный В. Н. Грезе и В. С. Теном.

Общий характер сезонных изменений в составе и обилии планктона был исследован в районе Севастополя еще С. А. Зерновым (1904). Однако в этой работе не были дифференцированы отдельные виды копепода, а оценка обилия давалась визуально. В последующих исследованиях в различных районах Черного моря были получены более детальные данные о сезонной смене видов в планктоне и изменениях их численности и биомассы (Долгопольская, 1940; Никитин, 1939; Ключарев, 1952; Кусморская, 1955; Брайко, Горомосова, Пицык, Фе-

дори́на, 1960; Коваль, 1961; Димов, 1960; Marcus, 1957). Однако использовать эти материалы для выяснения деталей жизненного цикла и определения продукции отдельных массовых видов планктона не представлялось возможным, так как обычно в работах отсутствовали данные по численности их личиночных стадий. Осуществить подобную работу в отношении копепод стало возможно лишь в последние годы в результате подробного изучения личинок и сроков развития (Потемкина, 1940; Чаянова, 1950; Сажина, 1960, 1961).

Acartia clausi Giesbr.

Годичный цикл развития *A. clausi* может быть расшифрован по табл. 1, где приведены цифры средней численности разных стадий рачка. В каждой ее горизонтальной графе указаны величины, средние для четырех станций. В летнее время сборы повторялись в две-три смежные даты, и в этих случаях результат объединялся в одной средней цифре, относящейся к средней дате данной серии сборов. По табл. 1 был составлен график (рис. 1), на котором несколько исправлялись недостатки материала, связанные с неравномерностью интервалов между сроками сборов, возникавшей по условиям неблагоприятной погоды или иным причинам. Ход изменений численности рачков по кривым представлялся в более плавном, закономерном виде.

Таблица 1

Сезонная динамика численности *A. clausi* (в экз/м³)

Дата	Яйца	Науплиусы	Копеподиты	Самки	Самцы	Всего взрослых
1960 г.						
25—29. V	1263	1987	604	92	80	172
8—13. VI	948	1372	763	206	74	280
23—27. VI	1398	1100	719	400	171	571
9—12. VII	346	450	674	311	160	471
24—29. VII	159	456	515	13	3	16
17—19. VIII	228	502	142	65	0	65
5—9. IX	42	797	87	35	7	42
21. IX	276	163	16	42	0	42
28. X	250	105	87	9	0	9
11. XI	588	308	0	20	14	34
7. XII	156	102	6	12	0	12
1961 г.						
4. I	13	133	101	16	9	25
2. II	898	737	134	0	0	0
1. III	0	730	82	10	12	22
18. III	0	375	177	19	22	41
3. IV	23	886	158	92	20	112
15. IV	225	527	305	52	14	66
13. V	624	1364	274	134	47	181
24. V	95	1252	976	129	67	196
Среднее за год . .	323	702	306	87	37	124

Рассматривая колебания численности яиц и науплиальных стадий *A. clausi*, можно отметить, что в течение года следует семь подъемов, которые нужно считать соответствующими появлению семи генераций рачков — в середине мая, в конце июня, в начале августа, в начале сентября, в середине ноября, в начале февраля и в начале апреля.

Длительность развития отдельных генераций оказывается, таким образом, различной, варьируя от одного месяца в летнее время до двух-трех зимой. Очевидно, различия эти связаны с изменениями тем-

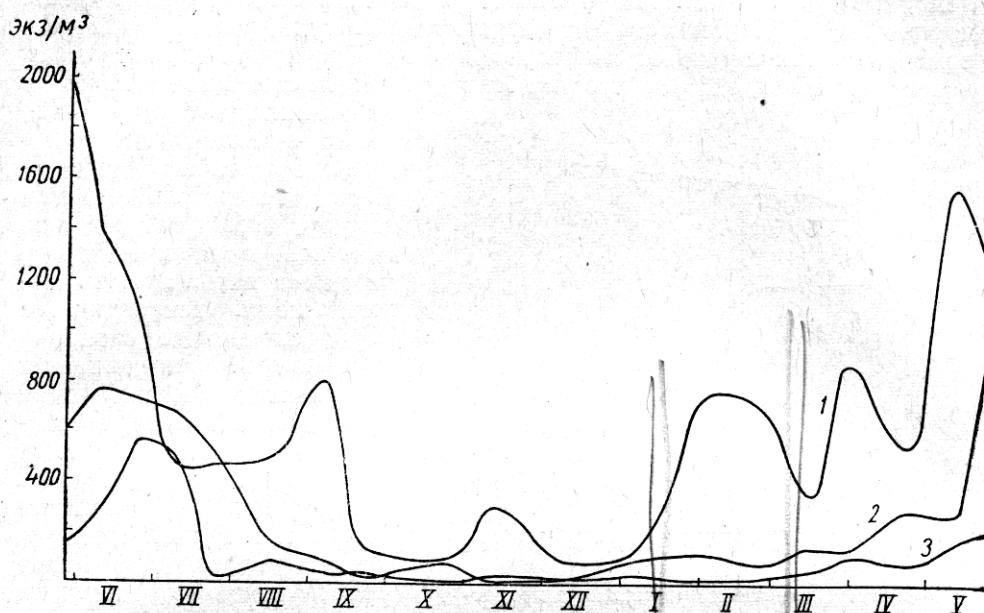


Рис. 1. Сезонные изменения численности *A. clausi* в Черном море у Севастополя:

1 — науплиусы, 2 — копеподиты, 3 — взрослые рачки.

пературных условий, которые в 1960—1961 гг. в поверхностном слое воды в районе Севастополя характеризовались, по данным Гидрометеорологической обсерватории Азовского и Черного морей ГМС, следующими среднемесячными цифрами:

Месяц . . .	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV
Температура	14,1	19,7	22,1	23,5	20,3	17,5	15,3	12,0	9,5	6,8	7,8	11,0

При сопоставлении этих данных и сроков развития видно, что при наивысшей температуре воды в августе очередная генерация развивалась всего примерно 30 дней, что соответствует и экспериментальным данным Л. А. Чаяновой (1950), установившей срок развития *A. clausi* при температуре 17—23° в 36 суток. Указанный автор приходит к выводу, что общее число генераций *A. clausi* в Сухумской бухте должно быть не менее 9 в год. Это отличие от полученных нами результатов, вероятно, также связано с разницей температурного режима моря в районе Севастополя и Сухуми. Севастополь находится между многолетними февральскими изотермами 6 и 7° и августовскими изотермами 22 и 23°, между тем как в Сухуми средняя многолетняя температура воды в феврале выше 8,5° и в августе выше 25° (Морской гидрометеорологический ежемесячник, 1961—1962).

Рис. 1 показывает также, что наиболее интенсивное размножение и соответствующие максимальные показатели численности всех стадий *A. clausi* приурочены к весенне-летнему периоду. Минимум же числен-

ности рачков наблюдается в месяцы гидрологической осени — октябре — декабре. Однако и в этот период имеет место, хотя и не столь резко выраженный, подъем кривой численности яиц и науплиусов при появлении ноябрьской генерации. Таким образом, размножение *A. clausi* происходит в Черном море в течение круглого года, что отличает черноморскую популяцию от некоторых других. Так по наблюдениям Коновера (Conover, 1956), в проливе Лонг-Айленд *A. clausi* почти исчезает

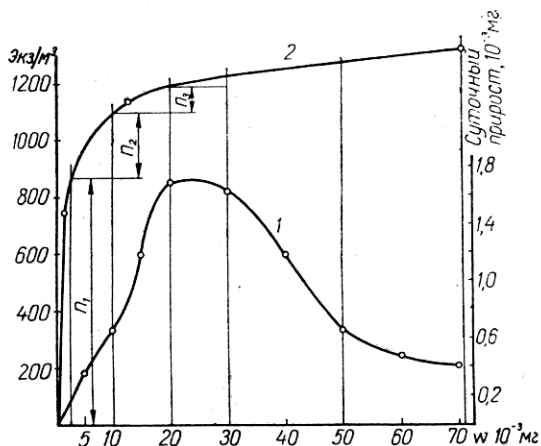


Рис. 2. Численность и интенсивность прироста *A. clausi*.

находится в связи с температурными особенностями этих районов. Максимальные температуры воды у Плимута, судя по данным Дигби, не превышали 18° , и годовая сумма средних месячных температур составляла примерно 150° против 180° в районе Севастополя. Однако надо отметить, что температура осенне-зимних месяцев в обоих случаях одного порядка. Точно так же очень близок к севастопольскому и весь годичный ход температурной кривой в проливе Лонг-Айленд, однако этому тоже не соответствует аналогичный ход годичного биологического цикла *A. clausi*.

Таким образом, нужно считать, что хотя *A. clausi* нашла, по-видимому, в Черном море благоприятные температурные условия, позволившие ей распространить период размножения на весь год, воздействие этих температур проявляется через посредство других факторов, проанализировать которые пока не представляется возможным. Основная же особенность сезонного цикла, состоящая в приуроченности периода наиболее интенсивного размножения к весенне-летним месяцам, у черноморской *A. clausi* остается неизменной. Основной пик кривой численности взрослых рачков, как и науплиусов, приходится на май — июнь.

Гидрологические сезоны у Севастополя можно характеризовать следующей схемой:

		Продолжительность (в сутках)	Средняя температура ($^{\circ}\text{C}$)
Лето	июнь — сентябрь . . .	127	21
Осень	октябрь — декабрь . .	93	15
Зима	январь — март . . .	92	8
Весна	апрель — май . . .	53	12

из планктона с августа до ноября—декабря, в остальную же часть года дает четыре генерации. Дигби (Digby, 1950) считает, что *A. clausi* в районе Плимута имеет пять, а быть может, шесть генераций (с конца апреля до октября) и также не размножается в зимние месяцы, хотя кривые численности, составленные по данным Дигби, показывают скорее лишь четыре ясно выраженные генерации. Естественно допустить, что сокращение репродуктивного периода рачков у Плимута по сравнению с Черным морем

Температурные условия развития *A. clausi* в эти сезоны существенно различаются, что вынуждает вести расчеты продукции для каждого из них отдельно. Так как в основе метода определения продукции лежит кривая темпа роста организма, который зависит от температуры, то прежде всего следует определить сроки развития рачков в температурных условиях указанных четырех сезонов. Для этого использованы данные Л. А. Чаяновой (1950) по развитию *A. clausi* при средней температуре 20° и коэффициенты, рассчитанные Г. Г. Винбергом (1956), для изменений обмена в зависимости от температуры, в соответствии с кривой Крога. Результаты этих пересчетов приведены в табл. 2, где указана продолжительность разных стадий при температурных условиях отдельных сезонов.

Таблица 2
Рассчитанные сроки развития стадий *A. clausi* при разных температурах (в сутках)

Стадия	По Чаяновой при 20°	Лето 21°	Осень 15°	Зима 8°	Весна 12°
Науплиусы	10	9,2	15,7	34,8	21,6
Копеподиты	20	18,4	31,4	69,6	43,2
Взрослые	90	82,8	141,3	313,2	194,4
Всего . .	120	110,4	188,4	417,6	259,2

Средний вес науплиусов, копеподитов и взрослых *A. clausi*, полученный Т. С. Петица (1957), составляет соответственно 0,0008; 0,006 и 0,038 мг. Используя эти цифры и данные табл. 2, можно вычертить серию кривых ($a-z$, рис. 3) весового роста рачков при температурных условиях четырех гидрологических сезонов.

После достижения половой зрелости рост рачка почти прекращается, но процесс воспроизводства живого вещества продолжается путем образования яиц. Поэтому на рис. 3 пунктиром намечаются верхние части кривых, соответствующие общему итогу образования биомассы в результате роста и откладки яиц. По данным Л. А. Чаяновой (1950), самка *A. clausi* делает 15 кладок по 16 яиц, что составляет при весе яйца 0,00014 0,033 мг на одну самку.

По рис. 3 определялись суточные приросты на разных участках кривой. Для этого были проведены касательные к ряду данных точек кривой, и прирост за сутки определялся как тангенс угла α между касательной и горизонтальной осью графика (см. рис. 5). На основании этого была вычерчена кривая 1 (рис. 2), характеризующая темп прироста одной особи *A. clausi* (в мг/сутки) в зависимости от ее веса.

По данным табл. 3, для каждого сезона года были вычерчены кривые зависимости численности от веса, подобные кривой 2 на рис. 2, характеризующей летний сезон. Для построения этих кривых на горизонтальной оси графика откладывался максимальный вес науплиусов, копеподитов и взрослых рачков с учетом продукции их яиц, определявшийся по кривой роста (рис. 3). На вертикальной оси откладывались нарастающим итогом величины средней численности науплиусов, копеподитов и взрослых особей. Затем в зависимости от хода кривых 1 и 2 график рис. 2 был разделен на отрезки рядом вертикалей.

По каждому из них определялось количество особей $n_1, n_2 \dots n_n$, имеющих вес в пределах, ограниченных соседними вертикалями. Так, для случая, представленного на рис. 2, численность особей весом менее 0,0025 мг равнялась 850 экз/м³, во втором столбце количество рачков весом 0,0025—0,01 мг составляло 250 экз/м³ и т. д.

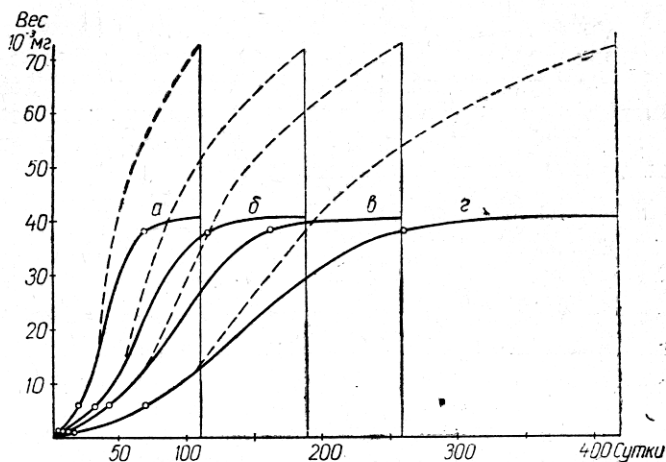


Рис. 3. Весовой рост черноморской *A. clausi* по сезонам.

Пунктиром показан вес производимых самкой яиц.

Таблица 3

Общая биомасса (в мг/м³) и численность стадий *A. clausi* (в экз/м³) по сезонам

Стадии	Лето	Осень	Зима	Весна
Численность:				
науплиусы	730	141	571	916
копеподиты	406	36	130	316
взрослые	173	20	26	128
Всего	1309	197	727	1360
Биомасса	9,7	1,1	2,3	7,5

Получаемые таким путем n умножались на средние для данного столбца значения прироста, снимавшиеся с кривой 2 на рис. 2. Подсчет продукции состоял в суммировании получаемых произведений по всем вертикальным отрезкам графика. Итоги этих расчетов по графику рис. 2 выражались, в частности, следующим образом (в 10^{-3} мг):

Весовая группа	Число экз/м ³	Суточный прирост особи	Суточная продукция
0—2,5	850	0,09	76,5
2,5—10	250	0,45	108,0
10—20	87	1,20	104,4
20—30	35	1,68	58,8
30—50	47	1,20	56,4
50—70	40	0,47	18,8

При продолжительности летнего сезона 127 суток общая продукция составила $0,423 \times 127 = 53,0$ мг/м³. Средняя за летний сезон биомасса

A. clausi составляла $9,6 \text{ мг/м}^3$, откуда общий за сезон P/B коэффициент в популяции равнялся $\frac{53,0}{9,6} = 5,5$, а суточный — $\frac{0,423}{9,6} = 0,044$.

Подсчитанные таким же порядком величины суточной продукции и суточные P/B коэффициенты равнялись:

	Продукция 10^{-3} мг/м^3	P/B
Осень . .	29,0	0,026
Зима . .	53,9	0,024
Весна . .	104,7	0,014
Лето . .	422,9	0,044

Полученные суточные P/B коэффициенты заметно отличались в разные сезоны. Естественно, что в этом, с одной стороны, отражалось воздействие температурных условий данного времени года, с другой стороны, возрастной, а следовательно, и размерный состав популяции, где изменения относительной доли более крупных, медленнее растущих особей могли существенно менять итог продукционного процесса. Такими двумя путями проявлялась связь темпа продукции с интенсивностью обмена и роста организмов, отмечавшаяся Г. Г. Винбергом (1962).

Общий итог продукции всей популяции *A. clausi* составил за год $66,8 \text{ мг/м}^3$, чему соответствовали общий годовой P/B коэффициент 13,0 и средний суточный 0,035.

Для суждения об относительной интенсивности продукции у копепод Черного моря представляло большой интерес произвести подобные расчеты продукции в других морях. Сделать это оказалось возможным для атлантической популяции *A. clausi* в районе Плимута, используя подробные данные Дигби (1950). По цифрам его табл. VI (стр. 422) были составлены кривые численности стадий, по которым была определена средняя плотность науплиусов 1400, копеподитов — 550 и взрослых *A. clausi* — 200 экз/м^3 . Средняя температура развития рачков определилась за период с апреля по октябрь, по графику (Digby, 1950, рис. 1, стр. 397) в $13,2^\circ$. Отсюда, по данным о сроках развития черноморской *A. clausi* с использованием соответствующих температурных коэффициентов была определена средняя длительность стадий плимутской *A. clausi*. Она равнялась у науплиусов 17, у копеподитов — 35 и у взрослых — 150 дням. Так как размеры *A. clausi* у Плимута, приведенные Дигби в табл. XIV, не имеют существенных различий от размеров ее в Черном море (Ковалев, 1964), то для построения графика роста можно было использовать весовые характеристики стадий развития черноморских рачков (Петипа, 1957). При этом учитывалась также возможная продукция яиц на последних этапах жизненного цикла.

По кривой роста был составлен график темпа прироста в зависимости от веса, а по данным о численности стадий — график суммарной численности рачков в зависимости от веса. Соответствующая обработка этих кривых дала следующие результаты (в 10^{-3} мг):

Весовая группа	Число экз/м ³	Суточный прирост особи	Суточная продукция
0—2,5	1580	0,10	158,0
2,5—10	300	0,32	96,0
10—20	140	0,55	77,0
20—35	70	0,70	49,0
35—50	30	0,52	15,6
50—70	30	0,25	7,5

Средняя суточная продукция равнялась $0,403 \text{ мг/м}^3$, общая продукция за 260 суток составляла $104,8 \text{ мг/м}^3$. Средняя биомасса за сезон, определенная по средним весам и численности стадий развития рачков, составила $12,0 \text{ мг/м}^3$. Отсюда общий за сезон P/B коэффициент $\frac{104,8}{12,0} = 8,7$. Сопоставим эти результаты с полученными в Черном море:

	Черноморская популяция <i>A. clausi</i>	Атлантическая популяция <i>A. clausi</i>
Продолжительность продукционного сезона, сутки	365	260
Средние температуры за сезон, °C	14,9	13,0
Средняя биомасса, мг/м^3	5,1	12,0
Продукция за год, мг/м^3	66,8	104,8
Общий P/B коэффициент	13,0	8,7
Суточный коэффициент прироста	0,035	0,034

Из этого сравнения видно, что один и тот же организм — *A. clausi*, развивая в Черном море меньшую биомассу благодаря растянутому на весь год периоду существования в планктоне, дает относительно большую продукцию. Биомасса *A. clausi* в Черном море оказывается в 2,3 раза меньше, чем у Плимута, но продукция, создаваемая в течение года, ниже лишь в 1,5 раза.

Centropages kröyeri

Сезонный ход изменений численности *C. kröyeri* и отдельных стадий его развития приведен в табл. 4 и на рис. 4. В соответствии с его теплолюбивой природой этот рачок находился в море с мая по октябрь, в течение примерно 150 суток, как отмечали и другие авторы. Количество науплиусов, копеподитов и взрослых особей в это время увеличивалось до середины августа. Количество яиц было наибольшим в июле. Колебания их средней численности позволяют отметить четыре подъема, которые можно истолковывать, как появление четырех последовательных генераций *C. kröyeri* — в мае, июле, августе и сентябре. Это согласуется с наблюдениями Л. А. Чаяновой (1950), определяющей цикл развития рачка в 26—30 суток. Нужно, однако, сказать, что в результате продолжающегося размножения особей первых генераций, наряду с размножением последующих, в численности науплиальных и копеподитных стадий, особенно во вторую половину лета, уже не проявляются отдельные максимумы, представляющие какую-либо определенную генерацию.

Таблица 4

Сезонная динамика численности *C. kröyeri* (в экз/м³)

Дата	Яйца	Науплиусы	Копеподиты	Самки	Самцы	Всего взрослых
1960 г.						
25—29.V.	16	27	3	0	0	0
9—13.VI	9	0	+	+	0	+
23—27.VI	0	47	12	+	0	+
8—12.VII	54	14	20	8	5	13
24—29.VII	90	403	44	28	6	34
17.VIII	155	611	237	6	6	12
5—9.IX	10	151	27	20	0	20
21.IX	79	54	29	+	0	+

* Присутствие рачков менее 1 экз/м³.

Температурные условия размножения *C. kröyeri* за пять месяцев его присутствия в планктоне меняются мало — от 15—16° во второй половине мая до 23° в августе. Развитие же наибольшей его массы в июле — сентябре происходит в еще более узком диапазоне температур — 23—18°. Это позволяет, приступая к расчетам продукции рачка за летний сезон, не вычислять ее по отдельным периодам, как в случае с *A. clausi*. Указанные температуры, в среднем около 20°, соответствуют условиям, в которых изу-

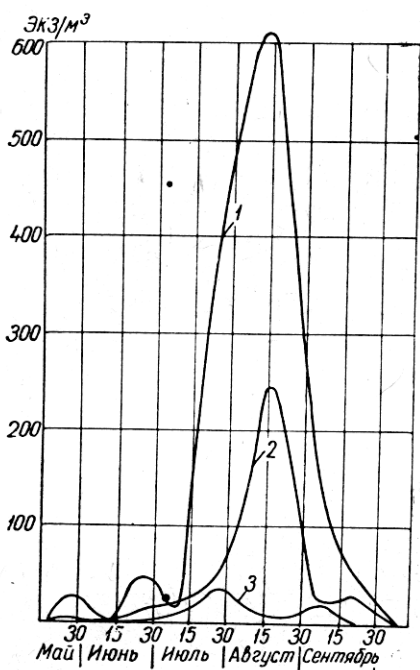


Рис. 4. Сезонные изменения численности *C. kröyeri*:

1 — науплиусы, 2 — копеподы, 3 — взрослые рачки.

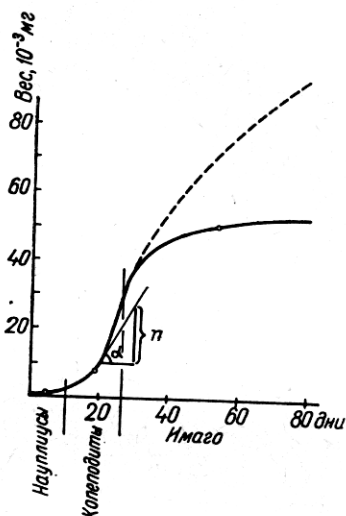


Рис. 5. Весовой рост *C. kröyeri*.

пользуем для построения кривой роста (рис. 5), приняв продолжительность науплиального периода 10 дней, копеподобного — 27 и взрослой стадии — 58. Соответствующие средние веса для этих стадий, согласно Т. С. Петипа (1957), составляют 0,0006; 0,008 и 0,05 мг, вес яйца — 0,00016 мг.

По кривой роста была получена характеристика суточного прироста рачков в зависимости от веса (рис. 6, 1).

Для получения кривой численности в зависимости от веса (рис. 6, 2) были планметрированы кривые рис. 4 и получены средние за сезон количества разных стадий развития рачков. Они составляли 158 науплиусов, 53 копеподитов и 11 экз/м³ взрослых *C. kröyeri*.

При обработке рис. 6 таким же способом, как и в предыдущем случае, был получен расчет средней суточной продукции популяции (в 10^{-3} мг/м³) (см. стр. 258).

Продукционный период у *C. kröyeri* в море продолжался около 150 дней. Следовательно, общая продукция за сезон составила $0,092 \times 150 = 13,8$ мг/м³. Средняя биомасса за это время равнялась 1,2 мг/м. Общий P/V коэффициент $\frac{13,8}{1,2} = 11,5$, а средний суточный $\frac{0,092}{1,2} = 0,077$.

Весовая группа	Число экз/м ³	Суточный прирост особи	Суточная продукция
0—2,5	162	0,12	19,4
2,5—5	15	0,40	6,0
5—10	16	0,83	13,3
10—20	16	1,80	28,8
20—30	5	2,27	11,3
30—50	5	2,00	10,0
50—70	3	1,08	3,2

Таким образом, темп продукции в популяции *C. kröyeri* оказывается вдвое более высоким, чем средний годовой темп продукции *A. clausi*.

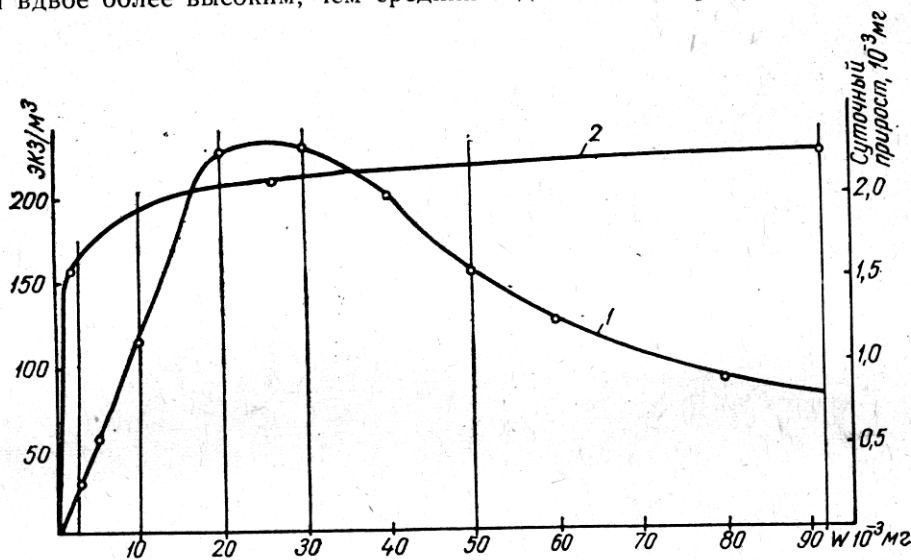


Рис. 6. Численность и интенсивность прироста *C. kröyeri*.

si, и превышает его в 1,7 раза даже при сравнении с летним периодом наиболее интенсивной продукции. Причина такой значительной разницы должна прежде всего заключаться в видовой специфике рачков, у которых рост идет с разной интенсивностью и различными сроками жизни. Если сопоставить суточные приросты (с учетом веса яиц), средние для различных весовых групп *A. clausi* и *C. kröyeri* в процентном выражении, то для летнего сезона при одинаковых температурных условиях получим следующее:

Весовая группа	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	Среднее
10^{-3} мг								
<i>A. clausi</i>	7,2	8,0	6,8	4,2	2,0	1,0	0,6	4,2
<i>C. kröyeri</i>	11,0	11,7	9,2	6,3	3,9	2,5	1,8	6,7

Эти цифры достаточно ясно показывают, что главная причина более высокой продуктивности популяции *C. kröyeri* заключается в более интенсивном росте особей.

Однако следует учитывать и то, что в связи с изменением интенсивности роста с возрастом на общие результаты продуцирования всей популяцией в целом может существенно влиять характер элиминации, изменяющий тем или иным образом возрастную структуру популяции.

В частности, более высокому темпу продуцирования в популяции *C. kröyeri* должно, вероятно, способствовать более интенсивное выедание его рыбами планктофагами. В связи с тем, что основная масса этого вида распределяется в верхних слоях моря, где концентрируются главные потребители копепод — хамса и молодь ставриды, в популяции *C. kröyeri* оказывается больше быстрорастущих молодых стадий, чем у *A. clausi*. Большая часть популяции последнего вида, находясь на глубинах более 10 м, относительно меньше истребляется рыбами, чем *C. kröyeri* (Чаянова, 1954).

Сопоставляя результаты, полученные при подсчете продукции двух рассматриваемых видов, можно видеть значительную разницу в продуктивности их популяций. Основные их показатели имели следующие значения:

	<i>A. clausi</i>	<i>C. kröyeri</i>
Продолжительность продукционного сезона, сутки	365	150
Средняя биомасса за сезон, мг/м ³	5,1	1,2
Общая продукция за сезон, мг/м ³	66,8	13,8
Суточный <i>P/V</i> коэффициент	0,035	0,077
Общий <i>P/V</i> коэффициент за сезон	13,0	11,5

Благодаря более высокому суточному приросту *C. kröyeri* за сравнительно короткий сезон своего массового развития в море дает *P/V* коэффициент, близкий к тому, который отмечается у *A. clausi*, развивающейся в планктоне весь год.

Средние суточные приросты веса различались у рассматриваемых видов более чем вдвое, и на единицу биомассы *C. kröyeri* нарастало в сутки около 8% против 3,5 у *A. clausi*. Исследование кривых индивидуального роста рачков в период его наибольшей интенсивности при летних температурах показывает, что наибольшие относительные суточные приросты отмечаются у обоих рачков в пределах весовой группы 0,01—0,02 мг. Это соответствует копеподитным, а у *A. clausi* отчасти и первым имагинальным стадиям, когда прирост у *C. kröyeri* доходит до 12—15% веса тела в сутки и у *A. clausi* — до 8—10%. Исходя из этого, надо считать, что определявшийся для популяции средний темп продукции около 8% для *C. kröyeri* должен быть близок к максимально возможному.

В подтверждение этого предположения могут быть приведены некоторые сопоставления с литературными данными об интенсивности питания копепод. Большинство расчетов и наблюдений в этой области (Богатова, 1951; Делало, 1961; Яновская, 1956; Marshall, Nicholls, Orr, 1935; Clarke, Bonnet, 1939; Marshall, Orr, 1955; Conover, 1961; Corner, 1961; и др.) свидетельствует о том, что суточные рационы обычно составляют не более 20—25% веса животного. В случаях же избыточного питания в периоды «цветения» фитопланктона, когда потребление его фитофагами может достигать большей величины (Беклемишев, 1957; Beklemishev, 1961), усвоение поглощенной пищи оказывается невысоким. По расчетам Райли (Riley, 1947), в Саргассовом море усвоение углерода зоопланктоном в таких условиях избыточного питания не должно быть выше 8% его содержания в теле животного в сутки. В последующем (Riley, Gorgy, 1948) эта величина определяется в 12%. Гарвей и другие (Harvey, Cooper, Lebour, Russel, 1935; Harvey, 1950) также принимают суточный прирост зоопланктона в размере 10% его биомассы. По наблюдениям Т. С. Петипа (1963, в печати), у черномор-

ского *Calanus helgolandicus* в море суточные рационы могут составлять более 100% веса рачков, что сопровождается интенсивным накоплением жира, запас которого, однако, при интенсивных вертикальных миграциях рачков в основном расходуется в те же сутки. Таким образом, и в подобных случаях нельзя предположить расходования на пластический обмен большой доли энергии и допустить возможность приростов порядка 20—30% веса тела в сутки. При таком положении на рост должна была бы использоваться почти вся энергия пищи даже при подобных больших суточных рационах, превышающих вес животного.

Выводы

1. Конкретные исследования темпа продукции у двух видов копе-под разного экологического характера показали, что ее интенсивность не превышала даже в летний сезон в среднем 10% прироста веса в сутки. В общем же итоге годовой P/B коэффициент составлял 11—13. Поскольку эти виды являются массовыми и характерными элементами черноморского зоопланктона, размножающимися и растущими со скоростью не меньшей, чем большинство других планктонных копе-под, можно с большой долей вероятности считать, что средний коэффициент P/B для зоопланктона в Черном море будет не выше 15—20. Поэтому применение при расчетах продукции зоопланктона такого коэффициента должно дать более близкие к истинным значения ее, чем расчеты В. Г. Дацко (1959), где из-за отсутствия более определенных данных этот показатель ориентировочно принимался равным 30.

2. Сравнение темпа продукции черноморской *A. clausi* с продукцией популяций этого рачка в Атлантике у английского побережья показывает, что, несмотря на значительно более высокую биомассу, общая продукция в районе Плимута относительно мало превышает годовую продукцию в Черном море. Хотя интенсивность продукционного процесса оказывается в обоих случаях близкой — около 3,5% веса в сутки, но благодаря сокращенному продукционному периоду в умеренных широтах Атлантики общий годовой P/B коэффициент *A. clausi* оказывается там ниже, чем в Черном море.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В., 1957, Избыточное питание зоопланктона и вопрос об источниках пищи донных животных, Тр. Всес. гидроб. о-ва, т. VIII.
- Богатова И. Б., 1951, Количественные данные о питании *Cyclops strenuus* Fischer и *Cyclops viridis* Jurine, Тр. Саратов. отд. Касп. фил. ВНИРО, т. I.
- Брайко В. Д., Горомосова С. А., Пицык Г. К., Федорина А. И., 1960, Динамика зоопланктона Черного моря по наблюдениям 1956—1958 гг., Тр. АзЧерНИРО, в. 18, Пищепромиздат.
- Винберг Г. Г., 1956, Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб, Минск.
- Винберг Г. Г., 1962, Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем, Зоол. журн., т. XLI, в. II.
- Грезе В. Н., 1962, Опыт применения планктонометра при исследованиях морского планктона, Океанология, т. II, в. 2.
- Зернов С. А., 1904, К вопросу о годичной смене черноморского планктона у Севастополя, Тр. особой зоол. лабор. и Севаст. биол. ст., № 7.
- Дацко В. Г., 1959, Органическое вещество в водах южных морей СССР, Изд-во АН СССР.
- Делало Е. П., 1961, Предварительные данные по питанию *Paracalanus parvus* (Claus) в Черном море, Тр. Севаст. биол. ст., т. XIV.
- Долгопольская М. А., 1940, Зоопланктон Черного моря в районе Карадага, Тр. Карадагск. биол. ст., в. 6.

- Ключарев К. Н., 1952, Материалы для количественной характеристики зоопланктона Черного моря у Карадага, Тр. Карадагск. биол. ст. в. 12.
- Ковалев А. В., 1964, Сезонные изменения размеров планктонных копепоид Черного моря, Зоол. журн., т. 43, в. 1.
- Коваль Л. Г., 1961, Зоопланктон північно-західної частини Чорного моря, Наук. зап. Одеськ. біол. ст., в. 3.
- Кусморская А. П., 1955, Сезонные и годовые изменения зоопланктона Черного моря, Тр. Всес. гидроб. о-ва, т. VI.
- Никитин В. Н., 1939, Планктон Батумской бухты и его годичные изменения, Сб. в честь Книповича, изд. ВНИРО.
- Петипа Т. С., 1956, О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря, Тр. Севаст. биол. ст., т. IX.
- Петипа Т. С., 1959, Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbr. Тр. Севаст. биол. ст., т. XI.
- Петипа Т. С., 1964, Суточный ритм в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море, Тр. Севаст. биол. ст., т. XVI.
- Потемкина Д. А., 1940, Возрастные стадии некоторых Copepoda Черного моря, Зоол. журн., т. XIX.
- Сажина Л. И., 1960, Развитие черноморских Copepoda. I. Науплиальные стадии *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages krøyeri* Giesbr., *Oithona minuta* Kritz, Тр. Севаст. биол. ст., т. XIII.
- Сажина Л. И., 1961, Развитие черноморских Copepoda. II. Науплиальные стадии *Calanus helgolandicus* (Claus), Тр. Севаст. биол. ст., т. XIV.
- Чаянова Л. А., 1950, Размножение и развитие пелагических Copepoda Черного моря, Тр. Карадагск. биол. ст., в. 10.
- Чаянова Л. А., 1954, Питание черноморской хамсы, Тр. Всес. н.-и. и-та рыбн. хоз. и океаногр., т. XXVIII.
- Яновская Г. Я., 1956, Питание веслоногих ракообразных и их личинок в Черном море, Тр. Всес. гидроб. о-ва, т. VII.
- Beklemishev C. W., 1961, Superfluous feeding of marine herbivorous zooplankton, Int. Council expl. sea, symp. «Zoopl. production».
- Clarke G. L., Bonnet D. D., 1939, The influence of temperature on the survival, growth and respiration of *Calanus finmarchicus*, Biol. bull. Woods Hole, 76.
- Conover R. J., 1956, Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*, Bull. Bingham ocean. coll., v. XV.
- Conover R. J., 1961, Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle, Int. Council Expl. sea, Symp. «Zoopl. product.», № 11.
- Corner E. D., 1961, On the nutrition and metabolism of zooplankton. I. Preliminary observations on the feeding of the marine copepod, *Calanus helgolandicus* (Claus), J. mar. biol. Ass. U. K., 41.
- Digby P. S., 1950, The biology of the small planktonic copepods of Plymouth, J. mar. biol. Ass. U. K., v. XXIX, № 2.
- Димов Г. И., 1960, Зоопланктон в Черно море пред българских бряг през 1954, 1955 и 1956 г., Трудове на научноизследоват. инст. по рибарство и рибна промишленост — Варна, т. II, София.
- Harvey H. W., 1950, On the production of living matter in the sea off Plymouth, J. Mar. Biol. Ass. U. K., n-s. 29.
- Harvey H. W., Cooper L. H., Lebour M. V., Russell F. S., 1935, Plankton production and its control, J. mar. biol. ass. U. K., 20.
- Marcus A., 1957, Données sur la variation saisonnière de Copépodes pelagiques dans les eaux romaines de la mer Noire. Travaux du Museum d'histoire naturelle «Gr. Antipa», v. 1, Bucuresti.
- Marshall S. M., Nicholls A. G., Orr A. P., 1935, On the biology of *Calanus finmarchicus* VI. Oxygen consumption in relation to environmental conditions, J. mar. biol. ass. U. K., v. 20, № 1.
- Marshall S. M., Orr A. P., 1955, The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), Ed. Oliver a Boyd, Edinburgh—London.
- Riley G. A., 1947, A theoretical analysis of the zooplankton population of Georges Bank, J. mar. res., v. VI, № 2.
- Riley G. A., Gorgy S., 1949, Quantitative studies of summer plankton populations of the western North Atlantic, J. mar. res., v. VII, № 2.