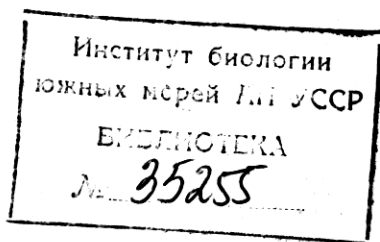


ПРОВ 2010

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

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЮЖНЫХ МОРЕЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА», КИЕВ, 1974

ПРОДУКЦИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ БИОЦЕНОЗА ЦИСТОЗИРЫ

Е. Б. Маккавеева

В 1967 г. в докладе на юбилейной сессии Института биологии южных морей АН УССР в честь пятидесятилетия Советской власти В. А. Водяницкий осветил основные научные направления, по которым развивались исследования Черного моря. В области гидробиологии они привели к углубленному изучению количественного развития жизни, продуктивности и биологической структуры Черного и других морей.

Первые количественные исследования животного населения зарослей цистозеры были проведены В. А. Водяницким 45 лет назад (Водяницкий, 1928) в Новороссийской бухте. В последующие 20 с лишним лет это сообщество специально не изучалось, хотя в прибрежных районах проводилось количественное изучение фауны скалистых грунтов (Арнольди, 1949; Шаронов, 1952). В 1957 г. О. Г. Резниченко провел количественный учет фауны в районе Голубой бухты.

С 1954 г. на Севастопольской биологической станции под руководством В. А. Водяницкого начали проводить регулярные сезонные количественные исследования биоценоза цистозеры, которые дали возможность выяснить основные экологические взаимоотношения между компонентами этого сообщества, сезонную динамику численности и биомассы в прибрежных зарослях (Маккавеева, 1959), перейти к определению продукции этого биоценоза.

Биоценоз цистозеры играет существенную роль в продуктивности Черного моря. Об этом свидетельствует то, что цистозера является доминирующей зарослеобразующей водорослью, покрывающей скалистые грунты на глубинах от 0 до 10—15 м. В пределах Советского Союза вдоль побережья Черного моря цистозера занимает площадь более 357 км² (Возжинская и др., 1971).

Многолетние исследования ихтиологов Института биологии южных морей показали, что в зарослях цистозеры обитает и питается 29 видов молоди рыб (Дука, Гордина, 1971). В настоящее время в пищу 26 видов рыб, в том числе молоди кефали, султанки, смариды, морского карася, бычков и других обнаружено до 100 видов беспозвоночных, являющихся типичными компонентами биоценоза цистозеры.

Из 145 видов организмов, обнаруженных нами на цистозере (Маккавеева, 1959, 1960б), наибольшее значение в общей продуктивности этого биоценоза имеют брюхоногие моллюски, среди которых первое место занимает *Rissoa splendida*. Значительную часть биоценоза составляют животные-планктофаги, которые используют заросли только как субстрат.

Для расчета продукции массовых видов биоценоза цистозеры были использованы данные о численности, биомассе и размерном

составе животных, полученные при изучении ежемесячных сборов в районе Севастополя на глубине 1 м. Биомасса приведена в сыром весе. Моллюсков взвешивали вместе с раковиной. Все расчеты сделаны на 1 м² площади дна.

При вычислении продукции мы пользовались формулой Бойсен — Иенсена (1919). Продукцию вычисляли для каждой размерной

Таблица 1

Продукция массовых видов планктофагов в биоценозе цистозир

Вид	Размерная группа, мм	Годовая продукция, г/м ²	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м ²	Суточная удельная продукция
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmel.)	1—4	33	7,1	0,09	0,020
	5—8	332	7,4	0,91	0,020
	9—12	429	5,1	1,17	0,014
	> 13	957	—	2,62	—
Суммарная		1751	8,3	4,79	0,023
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lam.	1—4	60	20,5	0,16	0,056
	5—8	612	20,0	1,68	0,055
	9—12	23	4,7	0,06	0,013
	13—16	21	3,4	0,06	0,009
	17—20	99	—	0,27	—
	> 20	145	—	0,40	—
Суммарная		960	13,1	2,63	0,035

группы массовых видов отдельно за период времени, равный примерно 1 месяцу (промежутки между взятием сезонных проб). Среднегодовая биомасса определена как среднеарифметическая. Суточную продукцию определяли по годовой (делили на 365). Удельная продукция получена делением годовой и суточной продукций на среднегодовую биомассу. Потерю органического вещества при линьках ракообразных и прижизненные выделения животных не учитывали.

Планктоноядные животные в биоценозе цистозир представлены пластинчатожаберными моллюсками сравнительно небольших размеров (обычно длиной менее 15 мм), губками, сидячими полихетами — спирорбисами, усоногими раками — баянусами и сидячими сцифонидными медузами — люцернариями.

Рассматривая продукцию массовых видов планктофагов (табл.1), можно прийти к заключению, что реальные величины суточной удельной продукции пластинчатожаберных моллюсков на цистозире лежат в пределах 0,009—0,056. Следует особо подчеркнуть, что на макрофитах обитает в основном молодь, имеющая более высокие темпы прироста, чем взрослые моллюски, обитающие на дон-

ных грунтах. Обращает на себя внимание снижение удельной продукции с ростом моллюсков у митилястеров в 1,4, а у мидий в 6 раз.

Удельная продукция у митилястеров крупнее 13 мм и мидий крупнее 16 мм не вычислялась. Митилястеры крупнее 13 мм на цистозире почти не встречаются. Если с июля по сентябрь крупные моллюски этого вида постоянно присутствуют в пробах, то осенью, зимой и весной встречаются единично и не регулярно. Удельная продукция митилястеров в Азовском море, по подсчетам В. Е. Заики (1972), составляет 0,010. Эта величина близка к полученной нами для размеров 9—12 мм — 0,014.

Раковина митилястеров может достигать длины 25 мм, однако на цистозире моллюсков, превышающих 18—20 мм, практически не встречается. Судя по данным В. П. Воробьева (1949), эти моллюски достигают возраста не более одного года. Материалы В. П. Воробьева, послужившие В. Е. Заике основой для определения удельной продукции, включают, помимо годовиков, двух- и трехлеток. Этим объясняется несколько более низкий уровень суточной продукции.

Молодь митилястеров (1—8 мм) имеет более высокую продукцию. Оседание молоди в значительном количестве наблюдается с февраля по июнь. Особенно много молоди в мае. Интересно отметить, что удельная продукция молоди митилястеров примерно в 2 раза ниже, чем молоди мидий. Это можно объяснить тем, что дефинитивные размеры митилястеров значительно меньше мидий.

Молодь мидий встречается на цистозире с конца мая по август. Особенно много мелких моллюсков в июне. Зимой, с января по апрель, молодь не встречается. Среднегодовая биомасса первой размерной группы (1—4 мм) примерно в 10 раз ниже, чем следующей (5—8 мм), однако темпы продукции почти одинаковы.

Молодь мидий длиной 1—8 мм имеет почти одинаковую высокую удельную продукцию. Удельная продукция следующих размерных групп (9—16 мм) в 4—6 раз ниже. Самую низкую удельную продукцию на цистозире имеет молодь длиной 13—16 мм ($C = 0,009$), но и она значительно превышает удельную продукцию взрослых черноморских мидий, вычисленную В. Е. Заикой (1972) по данным А. И. Иванова ($C = 0,0025$). Молодь при определении продукции ими не учитывалась. Взрослые мидии достигают 140 мм длины, но на цистозире обычно встречаются моллюски размером до 17 мм. Мидии размерами 17—20 мм встречаются единично примерно в половине ежемесячных проб, поэтому удельная продукция у них не вычислялась.

В феврале — апреле обычно все мидии отрываются от цистозир и сносятся на донные грунты. Нитчатые талломы водорослей удобны только как временный субстрат для молоди моллюсков. С увеличением индивидуального веса мидии не могут противостоять ударам волн в прибойной зоне и во время зимних штормов отрываются.

Продукция других планктофагов значительно ниже, чем пластинчатожаберных моллюсков (табл. 2). У губок продукция около 100 г в год; они имеют довольно низкую среднегодовую биомассу (около 27 г/м²). В весенне-летний период наблюдается уменьшение биомассы. Минимальная биомасса в мае — июне, максимальная — в декабре.

Л. П. Салехова (1971) приводит данные о питании губками взрослых особей зубарика, которых ловят в значительном количестве в прибрежной полосе в мае — июне.

Спирорбисы в большом количестве встречаются не только на цистозире, но и на других субстратах в прибрежной зоне. При изу-

Таблица 2

Продукция планктофагов в биоценозе цистозир

Планктофаги	Годовая продукция, г/м ²	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м ²	Суточная удельная продукция
Двустворчатые моллюски	2711,0	9,5	7,420	0,026
Губки	124,5	4,6	0,341	0,013
Спирорбисы	16,4	10,6	0,045	0,030
Баянусы	5,4	8,6	0,015	0,023
Люцернрии	0,6	16,0	0,002	0,042
Суммарная и средняя	2857,9	9,1	7,823	0,025

чении биоценоза филофоры мы пришли к заключению, что в этом сообществе численность и биомасса их значительно выше, чем в биоценозе цистозир. На цистозире наблюдается резкое увеличение биомассы спирорбисов (до 4 г/м²) в январе и июле, и уменьшение — в сентябре и июне (до 0,1 г/м²). Удельная продукция спирорбисов 0,03 (табл. 2).

Баянусы встречаются на цистозире не регулярно. Обычно это мелкие формы диаметром 3—8 мм. Среднегодовая биомасса менее 0,7 г. Величина годовой продукции этого вида в биоценозе цистозир низкая, как у всех редко встречающихся форм с низкой среднегодовой биомассой.

Люцернрии встречаются на водорослях единично (6—7 экз/м²). Максимальная численность не превышает 15 экз/м², индивидуальные веса самых крупных люцернрий равны 30—40 мг. Годовая продукция этого вида ниже 1 г/м², так как среднегодовая биомасса очень низкая — 0,04 г.

Все планктофаги в биоценозе цистозир имеют значительную среднегодовую биомассу — более 300 г/м², а продукция за год составляет около 3 кг/м² (табл. 2). Для создания этой продукции они должны потребить (по грубым подсчетам) около 30 кг планктона на каждый квадратный метр дна, покрытого зарослями цистозир. Суточная удельная продукция планктофагов около 0,025. По данным

В. Н. Грезе (1966, 1967), продукция зоопланктона на порядок (до 0,2), а фитопланктона на 2 порядка выше (до 2).

Бентосоядные организмы, населяющие заросли цистозир, представлены главным образом фитофагами, из которых наибольшую среднегодовую биомассу имеют брюхоногие моллюски (238 г/м^2). Общая среднегодовая биомасса бентофагов — 271 г/м^2 , а руководящий вид биоценоза цистозир — *Rissoa splendida* — имеет среднегодовую биомассу 213 г/м^2 . Таким образом, на все другие группы животных-фитофагов приходится всего 58 г/м^2 , т. е. примерно 21% среднегодовой биомассы.

Продукция риссои за 1 год достигает 1680 г/м^2 (табл. 3). Массовое оседание молоди наблюдается в июне, однако недавно осевшие моллюски встречаются с апреля по сентябрь. К августу молодь достигает 5—6 мм длины. Более крупные моллюски (до 8 мм) встречаются редко. Удельная продукция молоди в 2 раза превышает таковую взрослых. Суточная удельная продукция риссой размером 3—4 мм приближается к величине суточной удельной продукции, вычисленной для этого вида В. Н. Грезе (1967). Величина, полученная В. Н. Грезе (0,0106), несколько ниже той, которая получена нами (0,016). Интересно отметить, что В. Е. Заика (1972), воспользовавшись нашими данными (Маккавеева, 1959а), рассчитал среднюю удельную скорость весового роста этих моллюсков за сутки, исходя из продолжительности жизни. Полученная им величина (0,032) занимает среднее положение между удельной продукцией молоди (0,050) и удельной продукцией взрослых моллюсков (0,02).

Продукция *Bittium reticulatum* почти в 17 раз ниже продукции риссои (табл. 3). Среднегодовая биомасса ниже таковой риссои более чем в 10 раз (19,8 г). Биттиум встречается на цистозире в значительном количестве только в теплое время года, с мая по октябрь. В январе единично встречаются моллюски размером 1—4 мм. Биттиумы этого размера отмечены на цистозире также в сентябрьских и октябрьских пробах. Минимальное количество молоди биттиумов на цистозире в периоды оседания моллюсков из планктона свидетельствуют о том, что личинки оседают на другие субстраты, а на водоросли мигрируют в основном выросшие в соседних биотопах моллюски длиной 5—10 мм. Удельная продукция этих моллюсков уменьшается с увеличением животных от 5 до 10 мм и составляет последовательно 0,029; 0,015 и 0,010. В. Е. Заика (1972) считает, что реальная удельная продукция моллюсков разных видов находится в пределах 0,0003—0,03, т. е. продукция молоди биттиума достаточно высокая. Возможно, высоким темпом продукции можно объяснить массовость этого вида в ряде биотопов.

Годовая продукция молоди биттиумов длиной менее 5 мм очень низкая, что связано с оседанием и ростом моллюсков в других биотопах. Удельная продукция моллюсков длиной 11—12 мм не определялась, так как такие крупные экземпляры встречаются довольно редко — в мае и с августа по октябрь.

Таблица 3

Продукция массовых видов бентофагов в биоценозе цистозир

Вид	Размерная группа, мм	Годовая продукция, г/м ²	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м ²	Суточная удельная продукция
<i>Rissoa splendida</i> Eichw.	1—2	41	19,5	0,112	0,050
	3—4	33	5,7	0,090	0,016
	5—6	1509	7,8	4,134	0,021
	7—8	97	7,7	0,266	0,021
	Суммарная и средняя	1680	7,8	4,602	0,020
<i>Bittium reticulatum</i> (Costa)	< 5—	0,07	—	0,0002	—
	5— 6	11,00	10,6	0,0300	0,029
	7— 8	40,00	5,4	0,1090	0,015
	9—10	35,60	3,8	0,0970	0,010
	11—12	14,20	—	0,0390	—
	Суммарная и средняя	101	5,1	0,276	0,014
<i>Tricolia pulla</i> (Lin.)	1—3	41	11,5	0,112	0,032
	4—9	20	9,7	0,055	0,026
	Суммарная и средняя	61	10,9	0,167	0,030
<i>Leptochelia savignyi</i> (Kr.)	1—2	45,5	19,9	0,124	0,054
	3—5	27,4	7,2	0,075	0,019
	Суммарная и средняя	72,9	11,9	0,199	0,033
<i>Idotea baltica basteri</i> Aud.	3—5	0,6	—	0,0016	—
	6—7	1,0	—	0,0027	—
	8—9	4,0	12,1	0,0109	0,033
	10—12	5,2	10,3	0,0142	0,028
	13—14	2,8	7,6	0,0077	0,021
	15—16	1,2	6,7	0,0032	0,019
	17—19	0,6	2,5	0,0016	0,006
	> 20	2,4	—	0,0066	—
	Суммарная и средняя	17,8	7,9	0,0485	0,022

Мелкие моллюски *Tricolia pulla* встречаются на цистозире в меньшем количестве, чем биттиумы. С января по май их почти нет. Сравнительно низкая годовая продукция связана с низкой среднегодовой биомассой ($5,6 \text{ г/м}^2$). Годовая продукция триколий составляет около $\frac{3}{5}$ продукции биттиумов и только $\frac{1}{23}$ продукции риссон.

Почти такую же годовую продукцию имеют мелкие, но очень многочисленные танаидовые рачки *Leptochelia savignyi*. Их продукция ($72,9 \text{ г}$) почти в 12 раз превышает среднегодовую биомассу ($6,1 \text{ г/м}^2$). Численность танаид превышает таковую прочих компонентов биоценоза цистозир (представителей макрофауны). Размножение у них происходит в июне, а к сентябрю животные вырастают и начинают размножаться. В конце октября вновь появляется на цистозире огромное количество молоди. Крупные рачки отмечены с мая по август.

Idotea baltica basteri имеют сравнительно невысокую продукцию в зарослях цистозир (около 18 г/м^2) — в 4 раза ниже, чем танаидовые раки. Среднегодовая биомасса их довольно низкая ($2,25 \text{ г/м}^2$), рачки разных размерных групп встречаются неравномерно. Преобладают рачки длиной 8—19 мм, удельная продукция снижается с увеличением длины: 0,033; 0,028; 0,021; 0,019 и 0,006. Удельная продукция рачков 3—7 мм не определялась. Молодь встречается с июня по октябрь в большом количестве на зеленых и красных водорослях у уреза воды, а не на цистозире. Морские тараканы очень подвижны и мигрируют не только на разные глубины в прибрежных зарослях, но могут уходить в планктон и некоторое время там активно плавать. Осенью и зимой рачки мигрируют на цистозир с других водорослей, находящихся ближе к урезу воды. Крупные экземпляры (более 20 мм) на цистозире отмечены только в январе и феврале. Как видно из данных табл. 3, удельная продукция этого вида колеблется от 0,03 до 0,006 в зависимости от возраста рачков.

Среди полихет, обитающих на цистозире, основную роль играет массовый вид *Platynereis dumerilii* (A u d. et M.-E d w.). Биология и продукция этого вида изучена М. И. Киселевой (1970, 1971). Мы разделили всех полихет на две размерные группы — молодь и взрослых — и определили продукцию для каждой группы и общую. Годовая продукция молоди полихет составляет $23,9 \text{ г/м}^2$, в то время как взрослых — $56,6 \text{ г/м}^2$, т. е. в 2,3 раза больше. Среднегодовая биомасса молоди 2,7, а взрослых — $9,6 \text{ г/м}^2$. Удельная продукция соответственно равна 8,7 и 5,9 (средняя 6,54).

Суточная продукция молоди 0,0655, а взрослых — $0,1550 \text{ г/м}^2$ (средняя $0,2205 \text{ г/м}^2$). Суточная удельная продукция молоди равна 0,024, а взрослых — 0,016.

Молодь полихет на цистозире встречается с мая по январь. Самая низкая численность молоди наблюдается с февраля по апрель.

М. И. Киселева (1971) приводит данные по удельной годовой продукции *P. dumerilii* на разных глубинах в бухте Омега (до 10 м). На глубине 3 м в этом районе удельная продукция взрослых форм составляет 5,8. Эта величина очень близка к удельной продукции

взрослых полихет (5,9), определенной нами для бухты Казачья (глубина 1 м).

На цистозире встречается 15 видов бокоплавов, из которых 6 видов — почти постоянно. Круглогодично встречаются 2 массовых вида: *Erichthonius difformis* M.-Edw. и *Amphithoe vaillanti* L u c a s. (Маккавеева, 1960б).

Так как биология бокоплавов является предметом специального изучения И. И. Грезе и продукция многих видов уже определена экспериментальным путем, мы посчитали возможным определить общую продукцию всех видов бокоплавов, разбив их на размерные группы.

У бокоплавов длиной 1—2 мм годовая продукция составляет 57,2 г/м², 3—7 мм — 22,5 г/м². Бокоплавы крупнее 10 мм встречаются редко; их продукция 1,5 г/м² в год. Среднегодовая биомасса примерно одинакова: соответственно 2,7; 3,2 и 2,9 г/м². Удельная продукция самая высокая у мелких форм — 21,3, при длине 3—7 мм она в 3 раза ниже (6,9), а у крупных — в 42 раза ниже (0,5).

Суточная продукция у трех размерных групп равна соответственно 0,156; 0,062 и 0,004 г/м². Суточная удельная продукция у рачков длиной 1—2 мм равна 0,058, 3—7 мм — 0,019 и более 10 мм — 0,0013.

Продукция всех бокоплавов на цистозире за год составляет 81,1 г/м² при среднегодовой биомассе 8,8 г/м². Удельная продукция — 9,2, суточная — 0,222 и удельная суточная — 0,0243 (в табл. 5 приведена продукция бокоплавов вместе с капреллидами). Данные о продукции отдельных видов приведены в работе В. Н. Грезе (1967) и И. И. Грезе и В. Н. Грезе (1969). В первой приведена удельная суточная продукция *Dexamine spinosa* (M o n t.) — 0,013. Она несколько ниже общей для рачков длиной 3—7 мм (0,019), вычисленной нами, но порядок величин один. Во второй работе приведены суточные привесы трех видов бокоплавов, обитающих на цистозире, определенные экспериментальным путем. У *Amphithoe vaillanti* L u c a s. годовая удельная продукция 10—15; так как этот вид занимает второе место по численности, т. е. играет существенную роль в общей продукции бокоплавов, не удивительно, что приведенная авторами величина близка к вычисленной нами средней удельной продукции всех видов (9,2). *Dexamine spinosa* более мелкий и реже встречающийся вид. Удельная продукция этого вида, определенная экспериментальным путем, не выше 7—8. Эта величина близка к удельной продукции, определенной нами для бокоплавов размерами 3—7 мм (6,9).

Годовая продукция, вычисленная авторами по численности, приведенной нами для биоценоза цистозир (Маккавеева, 1960б), составляет 86,2 г/м², а вычисленная нами другим методом — 81,1 г. Годовой Р/В-коэффициент, определенный авторами, — 11 и 6,4. Средняя из этих величин приближается к 9, т. е. к средней, определенной нами для всех бокоплавов биоценоза цистозир. Следует отметить, что и амфибионтные бокоплавы, питающиеся выбросами

цистоциры, имеют близкий коэффициент $P/B = 8,3$ (Сушения, 1967).

Остальные виды бентофагов, обитающие на цистозире, имеют очень низкую среднегодовую биомассу (менее 2 г/м^2) и невысокую продукцию (менее 20 г/м^2), однако суточная удельная продукция иногда достигает сравнительно больших величин (до 0,04), которые следует, по возможности, проверить экспериментальным методом (табл. 4).

Мелкие креветки *Hippolyte longirostris* встречаются на цистозире в небольшом количестве; максимальная численность их 53 экз/м^2 наблюдалась в октябре. Поэтому нет смысла делить этот

Таблица 4

Продукция второстепенных видов бентофагов в биоценозе цистозир

Вид	Годовая продукция, г/м^2	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м^2	Суточная удельная продукция
<i>Hippolyte longirostris</i> Czern.	19,10	10,3	0,0523	0,028
<i>Caprella acanthifera</i> Leach.	9,30	6,7	0,0255	0,018
<i>Macropodia longirostris</i> (Fabr.)	1,20	12,1	0,0032	0,032
<i>Gibbula divaricata</i> (L.)	1,20	12,0	0,0032	0,032
<i>Naesa bidentata</i> (Adams.)	0,14	10,8	0,0004	0,033
<i>Endeis spinosa</i> (Mont.)	0,03	15,7	0,0001	0,044

малочисленный вид на размерные группы. В мае — июне они почти не встречаются. Это очень подвижные и легко мигрирующие креветки, среднегодовая биомасса которых $1,86 \text{ г/м}^2$.

Caprella acanthifera — мелкие рачки, численность и биомасса которых достигает значительной величины только в июле (в период размножения). С августа по май численность их снижается; среднегодовая биомасса $1,4 \text{ г/м}^2$. Удельная продукция (6,7) близка к таковой бокоплавов размером 3—7 мм (6,9), к которым капреллиды очень близки по систематическому положению.

Малоподвижный краб-паук *Macropodia longirostris* встречается в зарослях цистозир единично и не постоянно. Однако, по сравнению с прочими ракообразными на цистозире достигает значительного индивидуального веса — свыше 300 мг.

Брюхоногий моллюск *Gibbula divaricata* — обитатель соседних фаций. На цистозире встречается с мая по июль и с ноября по декабрь. Достигает на цистозире размеров не более 8 мм, взрослые моллюски гораздо крупнее — 23 мм. Два последних вида имеют близкую среднегодовую биомассу (около $0,1 \text{ г/м}^2$) и годовую продукцию ($1,2 \text{ г/м}^2$).

Равноногий рак *Naesa bidentata* встречается на цистозире единично. Численность его повышается осенью (сентябрь — октябрь) до 10 экз/м^2 .

Морских пауков *Endeis spinosa* находили на цистозире с февраля по июль. Обычно встречается менее 4 экз/м²; в феврале — 6 экз/м². Удельная продукция явно завышена.

Если суммировать продукцию бентофагов по крупным систематическим группам, то можно прийти к заключению, что у ракооб-

Таблица 5

Продукция ракообразных бентофагов в биоценозе цистозир

Группа	Годовая продукция, г/м ²	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м ²	Суточная удельная продукция
Боклопавы	89,40	8,76	0,2470	0,024
Танаидовые	72,90	11,90	0,1990	0,033
Десятиногие	20,30	10,36	0,5504	0,028
Равноногие	17,94	7,94	0,0489	0,022

разных основную роль в продуцировании биомассы играют мелкие, но многочисленные ракообразные — боклопавы и танаидовые раки (табл. 5). По сравнению с ними равноногие и десятиногие раки производят в год продукции в 4 раза меньше. Удельная продукция наиболее высокая у танаидовых раков, имеющих самые малые индивидуальные размеры, но самую высокую численность среди ракообразных на цистозире.

Таблица 6

Продукция бентофагов в биоценозе цистозир

Бентофаги	Годовая продукция, г/м ²	Удельная продукция	Суточная продукция, г/м ²	Суточная удельная продукция
Брюхоногие моллюски	1843,20	7,74	5,0490	0,021
Ракообразные	200,54	9,78	0,5504	0,027
Полихеты	80,50	6,54	0,2205	0,018
Морские пауки	0,03	15,70	0,0001	0,044
Суммарная и средняя	2124,27	7,8	5,82	0,021

Если сравнить годовую продукцию брюхоногих моллюсков, ракообразных и полихет (табл. 6), то видно, что каждая последующая группа производит продукцию более низкую, чем предыдущая, на целый порядок.

Основная масса бентофагов является фитофагами, питающимися за счет растительной части биоценоза. Растительная часть биоценоза представлена диатомовыми водорослями (Маккавеева, 1960а), макрофитами, эпифитирующими на цистозире (Маккавеева, 1960), и самой цистозирой. Как видно из данных, приведенных ниже, сум-

марная годовая продукция растений примерно в 10 раз выше продукции фитофагов.

Продуценты	Годовая продукция, г/м ²
Диатомовые обрастания	4 944
Макрофиты-эпифиты	2 646
Цистозира	13 011
Суммарная	20 601

В бухтах и заливах прибрежная донная растительность развивается обычно более пышно, чем на открытом побережье. Годовая продукция цистозиры, определенная нами для Казачьей бухты (13 кг/м^2), выше, чем средняя для всего побережья моря, включающего открытые места, подверженные прибою. По данным А. А. Гутник (см. статью в наст. сб.), эта величина равна 8363 г/м^2 .

Для того чтобы определить ту часть продукции водорослей, которая потребляется беспозвоночными животными биоценоза цистозиры, необходимо изучить питание популяций массовых видов экспериментальным путем. Впервые рационы фитофагов, питающихся в зарослях цистозиры, начала определять Н. С. Гаевская. В течение ряда лет ею было изучено питание брюхоногих моллюсков и морского таракана (Гаевская, 1954, 1956, 1958, 1958а, 1959). Питание бокоплавов в биоценозе цистозиры всесторонне изучалось И. И. Грезе (1963, 1965, 1966, 1968, 1970, 1973). Питание полихеты *Platynereis dumerilii* в зарослях цистозиры изучено М. И. Киселевой (1970).

Несмотря на неполный перечень видов, рационы которых уже известны, появилась возможность определить примерный рацион массовых видов растительноядных животных в этом биоценозе. По расчетам И. И. Грезе (1973), популяции фитофагов ежегодно потребляют 4 кг растительной биомассы с каждого квадратного метра дна, покрытого зарослями цистозиры. Продукция водорослей, по нашим данным, более 20 кг/м^2 за год. Таким образом, годовое потребление продукции водорослей фитофагами составляет 20%.

В. В. Кузнецов (1946), изучая потребление животными прибрежных водорослей в Баренцевом море, определил, что годовое потребление составляет 5—46%.

Многие беспозвоночные, обитающие в зарослях цистозиры, могут потреблять одновременно с растительной пищей и некоторое количество животной (например, морские тараканы и бокоплавы). Почти все растительноядные животные потребляют в той или иной степени детрит. О питании их микроорганизмами, простейшими животными и растворенным органическим веществом практически еще ничего не известно.

Изучая пищевые спектры бокоплавов, И. И. Грезе установила, что у четырех видов этих рачков, обитающих в зарослях цистозиры и питающихся водорослями, 50% пищи — детрит, а у шести видов — даже 80—95%.

Для определения той части продукции водорослей, которая может быть использована растительноядными рыбами, обитающими в

зарослях цистозеры, например, морским карасем (Миловидова, 1964), следует вычесть из первичной продукции рацион беспозвоночных животных, питающихся водорослями. Часть из оставшейся продукции водорослей (из 16 кг 600 г/м²) может быть использована рыбами, однако в действительности они потребляют только небольшую часть этой продукции.

Большинство прибрежных бентосоядных рыб питаются в зарослях цистозеры беспозвоночными животными как планктофагами, так и бентофагами. Суммарная годовая продукция беспозвоночных животных в биоценозе цистозеры — около 5 кг/м² дна. Продукция беспозвоночных животных также не полностью используется рыбами.

Учесть ту часть продукции, которая используется рыбами, сравнительно легче в небольших замкнутых водоемах, например, в озерах (Шушкина, 1966), чем в морях, хотя и в малых водоемах трудно учесть всех потребителей продукции первого трофического уровня. Из 17 кг/м² растительной и 5 кг/м² животной продукции, образующейся за год в биоценозе цистозеры Черного моря, одна часть используется бентосоядными рыбами, а другая, довольно значительная, в виде выбросов потребляется амфибионтными ракообразными.

Во время штормов вместе с водорослями отрываются от субстрата и уносятся волнами многие животные, особенно неподвижные и малоподвижные. Часть водорослей разлагается и поступает в донные осадки в виде детрита и в воду в виде растворенного органического вещества.

ЛИТЕРАТУРА

- А р н о л ь д и Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1949, 7.
- В о д я н и ц к и й В. А. Отчет о работе Новороссийской биологической станции им. проф. Арнольди за 1927 г. — Гидробиол. журн., 1928, 7, 3—4.
- В о з ж и н с к а я В. Б., Ц а п к о А. С., Б л и н о в а Е. И., К а л у г и н а А. А., П е т р о в Ю. Е. Промысловые водоросли СССР. Справочник. «Пищпром», М., 1971.
- В о р о б ь е в В. П. Бентос Азовского моря. — Тр. АзЧерНИРО, 1949, 13.
- Г а е в с к а я Н. С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. 1. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1954, 8; Сообщ. 2. — Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, 1956, 61, 5; Сообщ. 3. — Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром. и х-ва, 1958, 9; Сообщ. 4. — Зоол. журн., 1958а, 37, 11; Сообщ. 5. — Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, 1959, 10.
- Г р е з е В. Н. Темп продукции в популяциях гетеротрофных морских организмов. — В кн.: Тезисы докладов II Междунар. океаногр. конгресса. М., 1966.
- Г р е з е В. Н. Темп продукции в популяциях гетеротрофных морских организмов. — Вopr. биоокеаногр. «Наукова думка», К., 1967.
- Г р е з е И. И. Питание бокоплава *Dexamine spinosa* (M o n t.) в Черном море. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1963, 16.
- Г р е з е И. И. Питание бокоплава *Gammarellus carinatus* (R a t h k e) в Черном море. — Зоол. журн., 1965, 44, 6.
- Г р е з е И. И. Биология бокоплава *Amphithoe vaillanti* L u c a s в Черном море. — В кн.: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. «Наукова думка», К., 1966.

- Грезе И. И. Пищевые спектры амфипод Черного моря.— *Rev. Roumaine de biologie. Serie de zoologie*, 1968, 13, 6.
- Грезе И. И. Биология бокоплава *Erichthonius difformis* M.—*E d w.* в Черном море.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. «Наукова думка», К., 1970.
- Грезе И. И. Питание амфипод Черного моря.— В кн.: Памяти Н. С. Гаевской, М., 1973.
- Грезе И. И., Грезе В. Н. Относительная продукция популяций некоторых амфипод Черного моря.— *Зоол. журн.*, 1969, 48, 3.
- Гутник А. А. Биология и продукция массовых видов водорослей Черного моря.— См. наст. сборник.
- Дука Л. А., Гордина А. Д. Видовой состав и питание молодых рыб Черного моря в зарослях цистозир.— В кн.: Биология моря, 23. Вопросы экологии рыб южных морей. «Наукова думка», К., 1971.
- Занка В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. «Наукова думка», К., 1972.
- Киселева М. И. Питание полихеты *Platynereis dumerilii* (A u d. et M.—*E d w.*) в Черном море.— В кн.: Эколого-морфологические исследования донных организмов. «Наукова думка», К., 1970.
- Кузнецов В. В. Питание и рост растительных беспозвоночных Восточного Мурмана.— *Изв. АН СССР, сер. биол.*, 1946, 1.
- Маккавеева Е. Б. Биоценоз *Cystoseira barbata* Ag. (W o r.) прибрежного участка Черного моря.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1959, 12.
- Маккавеева Е. Б. Динамика численности и биомассы *Rissoa splendide* прибрежного участка Крыма.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1959а, 11.
- Маккавеева Е. Б. Сезонная смена водорослей, эпифитирующих на цистозире в районе Севастополя.— *Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва*, 1960, 10.
- Маккавеева Е. Б. К экологии и сезонным изменениям диатомовых образований на цистозире.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1960а, 13.
- Маккавеева Е. Б. К биологии и сезонным колебаниям численности некоторых бокоплавов Черного моря.— *Тр. Севастоп. биол. ст.*, 1960б, 13.
- Миловидова Н. Ю. Материалы по питанию морского карася *Sargus annularis* L.— В кн.: Питание морских промысловых рыб. «Наука», М., 1964.
- Резниченко О. Г. Фауна зарослей цистозир Черного моря.— *Тр. Ин-та океанол. АН СССР*, 1957, 27.
- Салехова Л. П. Морфологическая изменчивость зубарика *Puntazzo puntazzo* (C e t t i).— В кн.: Биология моря, 25. Исследования морфологии и экологии рыб южных морей. «Наукова думка», К., 1971.
- Сущеня Л. М. Продукция и годовой поток энергии в популяциях *Orchestia bottae* M.—*E d w.*— В кн.: Структура и динамика водных сообществ и популяций. «Наукова думка», К., 1967.
- Шаронов И. В. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Кара-Дага.— *Тр. Карадаг. биол. ст.*, 1952, 12.
- Шушкина Э. А. Соотношение продукции и биомассы зоопланктона озер.— *Гидробиол. журн.*, 1966, 2, 1.
- Boysen-Jensen P. Valiation of the Limfjord., 1.— *Rep. Dan. biol. sta.*, 1919, 26.
- Kisseleva M. I. Dynamique et production de la population des Polychetes *Platynereis dumerilii* dans la biocoenose des cystoseires en Mer Noire. *Trav. Muséum d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*, 11, Bucuresti, 1971.

PRODUCTION OF MASS SPECIES OF CYSTOSEIRA BIOCECENOSIS

E. B. Makkaveeva

Summary

Production of the *Cystoseira* biocenosis consists of the primary production and production of animals. The total annual production of the biocenosis plant part accounts for more than 20 kg/m². The mean annual biomass of herbivorous animals

in the *Cystoseira* biocenosis is about 270 g/m²; their production for a year accounts for about 2 kg/m². The mean annual biomass of plankton-feeding animals in the *Cystoseira* biocenosis is above 300 g/m²; their production for a year is about 3 kg/m². The total annual production of animals in the *Cystoseira* biocenosis is about 5 kg/m². The specific diurnal production for all the invertebrates of the *Cystoseira* biocenosis is approximately 0.02 on the average. Annual consumption of the algae production by herbivores is 20%.

СТРУКТУРА ДОННОГО БИОЦЕНОЗА *Modiolus Phaseolinus* У ПОБЕРЕЖЬЯ КАВКАЗА

М. И. Киселева

При изучении одноименных биоценозов бентоса в разных районах Черного моря было обращено внимание на различие в их составе и количественном развитии отдельных видов (Якубова, 1948; Киселева, 1967). Дальнейшие исследования показали, что даже в пределах одного района и одного биоценоза отдельные виды, входящие в данный биоценоз, в разных точках его имеют различную характеристику. Так, в пределах биоценоза цистозир в районе Севастополя продукция полихеты *Platynereis dumerilii* составляла за восемь месяцев от 0,39 г/кг цистозир у нижней границы биоценоза до 1,15 г/кг цистозир в его центральной части. Неодинаковой оказалась и размерная структура популяции *P. dumerilii* в разных точках биоценоза (Kisseleva, 1971). Эти данные натолкнули на мысль провести более детальный анализ структуры донных биоценозов.

С. А. Зернов (1913), описывая биоценоз фазеолинового ила, отмечал, что у верхней и нижней границ биоценоза происходит «ослабление его типичности». Однако до сих пор нет критерия «типичности» биоценоза и в чем выражается «ослабление типичности» остается не выясненным.

Располагая данными о качественном составе биоценозов и количественном развитии всех видов, входящих в них, мы проследили изменения в структуре биоценозов по мере перехода от их верхней границы к нижней. Сделана попытка проанализировать не только качественную сторону этих изменений, но и количественную.

Первая работа в таком плане была выполнена на полигоне в районе Ялты, где сбор проб проводили в течение трех сезонов (весной, летом и осенью) на трех постоянных разрезах. Станции на полигоне располагались через каждые 10 м глубины, что позволило более точно наметить границы биоценозов.

На примере биоценоза фазеолины мы проследили как изменяется видовой состав, размерная структура популяции руководящего вида и количественная характеристика биоценоза при переходе от его верхней границы к нижней (Киселева, в печати).