

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203—4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ

1871



33

1989

ПЕРВИЧНАЯ И ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ И ФАКТОРЫ, ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ

УДК 581.526.325 (262)

З. З. ФИНЕНКО

ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ¹

Район исследований в северо-западной части Средиземного моря находится под влиянием алжиро-прованского циклонического круговорота. Чтобы получить представление о влиянии динамики вод на изменение содержания хлорофилла и первичной продукции, выполнены измерения соответствующих параметров на 31 дрейфовой станции через 30 миль в начале осенне-зимнего охлаждения.

В результате этих исследований описана структура пространственной неоднородности фитопланктона с различным уровнем продуктивности. Районы с относительно высоким уровнем первичной продукции расположены в зоне циклональных круговоротов. Эти области занимают 20% площади всего полигона, но в них создается около 40% общей продукции. Исходя из гидрофизических наблюдений, проведенных в этот период, установлено, что уровень продукции контролируется в основном двумя факторами: стабильностью вод и количеством биогенных элементов. Самые благоприятные условия для развития фитопланктона в этот период наблюдаются в зоне циклональных круговоротов, когда в термохалинной структуре имеется промежуточный слой, плотность которого сравнима с плотностью поверхностных вод. К началу зимы верхний квазиоднородный слой в центре круговоротов был практически разрушен, а по периферии имел толщину 75—100 м.

Таким образом, на фоне относительно невысокой продукции фитопланктона открытых районов Алжиро-Прованского бассейна можно выделить районы с высокими значениями первичной продукции, которые характерны для циклональных круговоротов в Лионском заливе и Лигурийском море. В целом полученные результаты не позволяют говорить об исключительной бедности всего Средиземного моря, хотя продуктивные зоны и занимают ограниченную часть его акватории.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 28.07.87

УДК 577.472 (262)

В. Н. ГРЕЗЕ

ПРОДУКЦИЯ ЗООПЛАНКТОНА СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ

Количественные исследования зоопланктона в Средиземном море ведутся начиная с работ датской экспедиции 1908—1910 гг., когда были получены сравнительные оценки обилия планктона по общему объему сестона в разных районах бассейна. В последующем во многих иссле-

¹ Полные тексты статей З. З. Финенко (с. 2); Б. Кост, А. Каденес, Х. Ж. Минас (с. 14); Х. Ж. Минас, Б. Кост, М. Минас (с. 15); Х. И. Минас, М. Минас, Т. Т. Паккарт (с. 67—68); Г. А. Печень-Финенко (с. 68—69) опубликованы в книге: *Productions et relations trophiques dans les ecosystèmes marins: Deuxième colloque Franco-Sovietique*, Jalta, 27 oct.—2 nov. 1984. — Brest: IFREMER, 1987.

дованиях стали применять счетный метод учета зоопланктона, определяя его численность в тех или иных районах или наблюдая ход ее сезонных изменений при стационарных исследованиях в определенных пунктах. Однако к изучению скорости воспроизводства зоопланктона и определению величин его продукции до настоящего времени в сколь угодно широком масштабе не приступали. Между тем выяснение размеров вторичной продукции, создаваемой в пелагиали моря животными, находящимися на разных трофических уровнях, имеет важное научное и практическое значение в связи с познанием закономерностей функционирования экосистемы моря и задачей определения возможного промыслового потенциала бассейна.

Наиболее прямой путь непосредственной оценки скорости и величины продукции зоопланктона заключается в подробном исследовании скорости роста и динамики популяций отдельных видов [1]. При таких исследованиях получают и удельную продукцию на единицу биомассы популяции данного вида. Используя накопленные и известные из литературы величины C , можно получать приближенные оценки размеров продукции, имея данные по биомассе зоопланктона и его отдельных таксономических элементов.

Наряду с этим возможен и обоснованный Г. Г. Винбергом [2] физиологический путь расчета продукции, при котором требуется знание численности и размерного состава популяций систематических групп, составляющих зоопланктон, и характеристики зависимости обмена от массы тела, температуры среды и степени использования усвоенной пищи на рост (K_2).

В Средиземноморском бассейне известны пока лишь единичные исследования, где непосредственно определяли продукцию и C в популяциях отдельных планктонных животных. К. Разульс [18—20], наблюдая популяции копепод в районе Баньюльса, оценил их суточную чистую продукцию по убыли численности. У Вильфранша Р. Годи [13] рассчитал величины продукции 6 видов копепод. Известна работа по изучению *Nematoscelis megalops* и *Acanthephyra pelagica* [11]. Р. Фено [10] определил суточную продукцию популяции аппендикулярий у Вильфранша, основываясь на кривых скорости роста животных. Эти и многие другие наблюдения, выполненные в Средиземном море, хотя и представившие существенные данные, остаются еще недостаточными для проведения на их основе широких оценок продуктивности зоопланктона в бассейне. Поэтому была предпринята попытка определить размеры продукции и получить величины C основных групп зоопланктона физиологическим методом, для чего имелись следующие предпосылки:

— в течение 1959—1982 гг. в ряде экспедиций на судах «Академик А. Ковалевский», «Академик С. Вавилов», «Михаил Ломоносов», «Профессор Водяницкий» в разных районах Средиземного моря были собраны материалы по зоопланктону, коллекционировавшиеся сетью Джеди с диаметром отверстия 36 см, газом № 49, послонно до глубины 200—500 м и обработаны унифицированной счетно-весовой методикой с таксономической и размерной дифференцировкой. Из этого массива данных для изучения продукции использованы материалы с 50 станций 4 рейсов в Адриатике, Эгейском море, на севере Алжира-Прованского бассейна и в Тунисском проливе (см. рисунок);

— в 70-х годах в Средиземном море и Атлантике были проведены большие и тщательные исследования скорости обмена (при разных температурных условиях) значительного числа видов планктонных животных, принадлежащих к разным группам кишечнорастных, ракообразных, щетинкочелюстных [7, 16]. При этом были получены параметры уравнений связи обмена и массы тела животных;

— в литературе накоплены материалы, достаточно достоверно характеризующие K_2 ; в частности, по копеподам в Черном море этот коэффициент был исследован на основе прямых определений величины продукции [3].

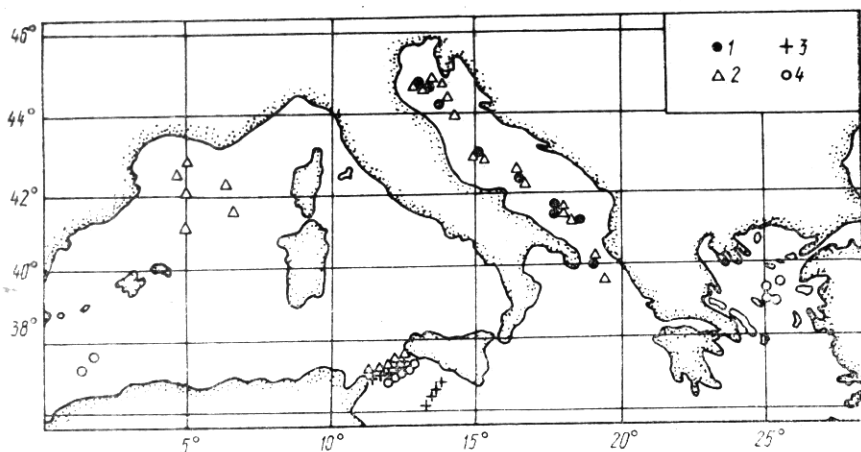


Схема станций:

1 — «Академик А. Ковалевский», 3-й рейс; 2 — «Профессор Водяницкий», 12-й рейс; 3 — «Академик А. Ковалевский», 71-й рейс; 4 — «Академик А. Ковалевский», 90-й рейс

В результате стало возможно провести на ЭВМ расчеты величин продукции и C , составив соответствующий алгоритм, в основу которого были заложены формулы зависимости обмена R при данной температуре от массы организма w :

$$R = Aw^b, \quad (1)$$

зависимости продукции P от обмена и степени использования усвоенной пищи на рост — K_2

$$P = R \frac{K}{1 - K_2} \quad (2)$$

и параметры численности и биомассы разных размерных категорий отдельных таксономических групп. Поскольку использованные материалы относились к разным сезонам года и слоям моря с различными температурами, при расчетах скорости обмена необходимо было учитывать средние температурные характеристики каждого слоя в данный сезон, в зависимости от которых принимать величины A в уравнении (1). Они снимались с соответствующих графиков зависимости обмена от температуры по работам И. В. Ивлевой. В зимний сезон при гомотермии величина A по вертикали существенно не менялась, в других случаях определялась различной по слоям в соответствии с их температурой. В марте и апреле 1982 г. в Адриатическом море были выполнены две съемки с интервалом около месяца, в течение которого вода прогрелась в северной части от 11 до 13°C, в южной — от 13 до 14°C, что соответственно отразилось на величине A . Летом температуры, меняясь от 23° в слое 0—25 м до 14—15° на глубинах, определяли изменения A по вертикали (табл. 1).

Показатель степени b в уравнении (1) принимался у исследованных групп животных равным 0,7, кроме сагитт, у которых он был 0,6. Коэффициент K_2 в уравнении (2) принимался, в соответствии с рядом литературных данных, в том числе по Средиземному морю [21], у копепоид размером $< 0,5$ мм — 0,1, 0,5—1 мм — 0,2; > 1 мм — 0,3; у эуфаузиид < 3 мм — 0,3; > 3 мм — 0,2; у других групп организмов принят равным 0,3. Необходимые в расчетах значения калорийности сырой массы, принимаемые по литературным данным, были у копепоид — 700, у эуфаузиид — 900, у щетинкочелюстных — 250, у медуз, сифонофор, сальп — 70 кал·г⁻¹.

Расчеты продукции копепоид (табл. 2) были проведены дифференцированно по размерным группам $< 0,5$; 0,5—1; 1—2; 2—3; 3—6 мм, по которым при обработке определяли численность и биомассу. Резуль-

Таблица 1. Температурные условия и принятые значения A в уравнении $R=AW^b$

Район исследования	Дата	Слой, м	T, °C	A		
				Crustacea	Chaetognatha	Coelenterata, Tunicata
Север Алжиро-Прованского бассейна	1—7. IV 1982 г.	0—200	13	0,56	0,28	0,14
	2—20. III 1982 г.	0—200	13	0,56	0,28	0,14
Северная Адриатика	20—27. IV 1982 г.	0—200	14	0,62	0,31	0,15
	2—20. III 1982 г.	0—200	11	0,45	0,23	0,12
	20—27. IV 1982 г.	0—200	13	0,56	0,28	0,14
Северная и Южная Адриатика	VII 1960 г.	0—100	20,5	1,10	0,61	0,28
		100—200	15,5	0,71	0,36	0,18
Тунисский пролив	IX 1972 г.	0—25	23	1,25		
		25—50	20	1,05		
		50—100	16	0,74		
		0—200	13	0,56	0,28	0,14
Эгейское море	III 1982 г.	0—200	13	0,56		
	IX 1980 г.	0—25	23	1,25		

Таблица 2. Биомасса B , продукция P ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$), удельная суточная продукция C копепод в разных районах Средиземного моря по слоям *

Район	Время исследований	0—50 м			50—100 м			100—200 м		
		B	P	C	B	P	C	B	P	C
Север Алжиро-Прованского бассейна	IV 1982 г.	56,7	8,82	0,155	10,3	1,47	0,140	8,6	0,68	0,080
Южная Адриатика	III 1982 г.	54,3	4,08	0,075	14,8	1,12	0,075	9,8	0,89	0,091
	IV 1982 г.	26,2	1,92	0,073	10,2	0,88	0,086	7,5	0,71	0,094
	VII 1960 г.	15,7	2,40	0,153	10,3	1,61	0,156	6,9	1,04	0,149
Северная Адриатика	III 1982 г.	102,0	6,40	0,062	23,0	1,62	0,070			
	IV 1982 г.	74,1	6,30	0,085	21,2	1,77	0,083			
	VII 1960 г.	22,0	3,48	0,157	25,5	4,39	0,172	27,6	2,83	0,103
Тунисский пролив	III 1982 г.	39,3	3,28	0,084	22,7	1,81	0,080	5,1	0,42	0,083
	IX 1972 г.	17,2	1,63	0,095	8,1	0,53	0,065	3,0	0,12	0,040
	IX 1980 г.	76,5	13,65	0,178						
Эгейское море	IX 1980 г.	29,3	5,24	0,178						
Среднее		45,2	4,25	0,104	16,2	1,68	0,103	9,8	0,95	0,091
		$\pm 9,76$	$\pm 0,81$	$\pm 0,013$	$\pm 2,27$	$\pm 0,36$	$\pm 0,013$	$\pm 3,09$	$\pm 0,33$	$\pm 0,12$
Ошибка средней абс. %		21	19	12	14	21	13	31	35	13

* Показатели для слоя 0—25 м в расчет средней величины не включены.

таты показали, что в исследованных случаях, относившихся к летнему, осеннему и зимне-весеннему сезонам, от Алжиро-Прованского района до Эгейского моря величина продукции этой главной группы планктонных животных колебалась в слое 0—50 м от 1,63 до 8,82 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ при средней из всех измерений (без данных по слою 0—25 м) 4,25 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, или 212,5 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$. В слое 50—100 м образовывалось от 0,53 до 4,39, в среднем 1,68 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ продукции копепод, что составляло 84,0 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$. Соответствующие показатели в слое 100—200 м были от 0,12 до 2,83, в среднем 0,95 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и 95,0 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$. Таким образом, в верхней 200-метровой толще моря продукция копепод в среднем из всех определений составляла 391,5 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$ сырой массы. Ошибка этой величины должна находиться в пределах ± 20 —25%. Такая ее оценка, как и пределы колебаний, свидетельствует об относительной равномерности распределения продукционных показателей популяции копепод в Средиземном море.

земноморском бассейне, особенно если учесть значительность географических и временных отличий осредняемых материалов.

Весной 1982 г. относительно более высокий уровень продукции был на севере Алжиро-Прованского бассейна и в Северной Адриатике. Южная часть этого моря по результатам повторных съемок в марте и апреле оказалась заметно беднее. В слое 0—100 м в ней производилось $1,4 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$; еще меньшей — около $1,1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ — была продукция в сентябре 1972 г. в Тунисском проливе. В целом же (при всех различиях сезонов и районов) в верхнем 100-метровом слое производилось примерно от 1 до $5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ биомассы копепод в сутки.

Следует обратить внимание на наблюдения в сентябре 1980 г. в Тунисском проливе и Эгейском море, где в наиболее продуктивном слое 0—25 м отмечена большая разница в уровне продукции — $13,6 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в первом и $5,2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ во втором районе. Это, с одной стороны, подтверждает богатство планктона в струе атлантических вод, приходящих к Тунисскому проливу в поверхностном слое, а с другой — указывает на относительную бедность вод восточной части Средиземноморского бассейна, и в частности Эгейского моря.

Величины продукции, полученные путем физиологических расчетов по биомассе и размерному составу копепод, позволяют судить о том, какой вклад в общую продукцию вносят разные их размерные категории. Выявляется, что, несмотря на большую численность микропланктонной группы, которую образуют первые копеподитные стадии мелких видов и науплиусы, ее доля в общей продукции популяции невелика (табл. 3). В среднем по всем материалам она составляет в слое 0—50 м 7,4% при колебаниях в отдельных сериях наблюдений от 1,6 до 17,7%. Такое небольшое значение первой размерной группы находится в соответствии с известной закономерностью роста копепод, описываемой S-образной кривой, а с другой стороны — с малой биомассой группы. Основная часть продукции создается на более зрелых стадиях развития, где увеличивается общая масса организмов размерами 0,5—1 и 1—2 мм и достигается наибольшая скорость роста. Продукция в каждой из этих групп составляет в среднем 33—47%. При этом заметно, что в слое 0—50 м относительно большая доля принадлежит группе 0,5—1 мм, с глубиной же она уступает свое место группе 1—2 мм. В слоях 50—100 и 100—200 м отмечается тенденция увеличения вклада в общую продукцию и следующих крупноразмерных групп, хотя в целом он остается около 15%.

Рассчитанные величины биомассы и продукции позволяют определить средние значения удельной продукции у копепод (табл. 2). В зависимости от глубины, размерно-возрастного состава популяции и температурных условий они менялись от 4 до 17—18% в сутки. Минимальные величины были отмечены на глубинах 100—200 м и более осенью

Таблица 3. Распределение продукции копепод

Район	Время исследований	0—50 м				
		<0,5	0,5—1	1—2	2—3	>3
Север Алжиро-Прованского бассейна	IV 1982 г.	2,1	62,2	18,7	10,3	6,7
	III 1982 г.	1,6	46,7	40,9	4,4	6,4
Южная Адриатика	IV 1982 г.	4,0	51,5	37,4	7,1	—
	VII 1960 г.	8,6	31,8	52,5	4,9	2,2
	III 1982 г.	14,9	41,7	38,5	3,2	1,7
Северная Адриатика	IV 1982 г.	5,9	30,4	61,7	1,4	0,6
	VII 1960 г.	17,7	37,4	39,1	4,1	1,7
	III 1982 г.	2,1	62,6	27,7	5,0	2,6
Тунисский пролив	IX 1972 г.	10,0	60,2	26,9	2,1	0,8
	%	7,4	47,1	38,0	4,7	2,8
Среднее		0,31	2,00	1,62	0,20	0,12
$\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$						

в районе Тунисского пролива, наиболее высокие — на глубинах 0—50—100 м летом в Адриатическом море, а также весной в Алжиро-Прованском бассейне. В этом случае столь же высокие, как и у копепоид Адриатики летом, C около 15—16%, как наблюдавшиеся при значительно более низкой сезонной температуре, определялись в основном составом популяции, находившейся в фазе интенсивного роста и размножения. Высокие (до 18%) величины удельной продукции были рассчитаны также в сентябре 1980 г. в Эгейском море и Тунисском проливе, где, однако, работы проводились в слое 0—25 м, средняя температура которого в этот сезон была выше средней, принимавшейся в других случаях, для слоев 0—50 м и глубже (табл. 1).

Сопоставив эти оценки удельной продукции с литературными данными, полученными другими, более прямыми методами измерений, можно судить о степени достоверности наших расчетов и правомерности использования физиологического метода для измерения продукции. Результаты исследований видовых популяций в прибрежной зоне, полученные в районах Баныюльса и Вильфранша, были близки к нашим данным. Так, у Баныюльса по круглогодичным наблюдениям над популяциями *Temora stylifera* и *Centropages typicus* удельная продукция их была около 0,06 в сутки [19, 20].

У Вильфранша в мае — июне 1971 г. подробное изучение популяций массовых копепоид *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *Oithona hegolandica*, *O. pana*, *Euterpina acutifrons* показало, что суточные величины C в среднем для этих 6 видов равны 0,125: от 0,035 у *O. pana* до 0,203 у *C. typicus* [13]. Это существенно не отличается от 0,155, рассчитанных для всех копепоид в целом, в верхнем 50-метровом слое северной части Алжиро-Прованского бассейна в апреле (табл. 2).

К. Разульс [20], обсуждая результаты исследований, проводившихся в 1966—1967 гг. над популяцией копепоид в целом в прибрежных водах у Баныюльса (глубина до 55 м), пришел к заключению, что $C=0,06$, ранее определенная у *T. stylifera* и *C. typicus*, слишком низка и более реальна ее величина для копепоид в целом около 0,13—0,15.

Таким образом, материалы авторов, работавших в Средиземном море, и литературные данные по некоторым другим акваториям, аналогичным в экологическом отношении [5, 14], достаточно близки к нашим результатам, по которым средняя годовая удельная продукция популяций копепоид в слое 0—100 м составляет около 0,10 в сутки. Это свидетельствует об адекватности расчетов, получаемых при использовании физиологического метода определения продукции, и в частности в отношении основной группы зоопланктона — копепоид.

Аналогичные расчеты были выполнены для эуфаузиид и амфипод, для щетинкочелюстных, а также медуз, сифонофор, сальп и долиолид (табл. 4). Продукция высших ракообразных составила (в среднем по

по размерным группам (мм) в разных слоях моря, %

50—100 м					100—200 м				
<0,5	0,5—1	1—2	2—3	>3	<0,5	0,5—1	1—2	2—3	>3
1,7	45,2	36,2	12,6	4,3	0,9	40,9	29,5	20,4	8,3
9,3	32,9	46,6	8,9	2,3	5,9	29,0	60,3	4,4	0,4
3,8	32,4	53,0	8,4	2,4	3,3	32,6	53,2	8,5	2,4
7,1	19,8	57,7	10,9	4,5	8,4	26,2	56,6	8,8	—
4,1	27,7	64,2	4,0	—					
5,2	28,2	65,0	1,6	—					
8,8	20,4	62,0	5,2	3,6	9,5	23,4	54,2	9,8	3,1
4,2	56,5	29,3	5,8	4,2	2,4	37,7	46,8	8,9	4,5
11,7	72,8	13,5	1,8	0,2	10,7	40,8	22,1	26,4	—
6,2	37,2	47,3	6,5	2,8	5,8	32,9	46,0	12,4	2,9
0,10	0,62	0,80	0,11	0,05	0,05	0,31	0,44	0,12	0,03

Таблица 4. Биомасса *B*, продукция *P* (мг·м⁻³) и удельная продукция *C* некоторых таксономических групп зоопланктона

Район	Время исследования	Слой, м	Эуфаузииды, амфиподы			Щетинкочелюстные			Медузы, сифонофоры, сальпы, долиолиды		
			<i>B</i>	<i>P</i>	<i>C</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>C</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>C</i>
Север Алжиро-Прованского бассейна Южная Адриатика	IV 1982 г.	0—50	0,42	0,040	0,095	1,14	0,092	0,080	1,08	0,265	0,257
		50—100	0,21	0,015	0,071	0,17	0,012	0,070	0,52	0,108	0,207
		100—200	0,16	0,007	0,043						
	III 1982 г.	0—50	0,06	0,002	0,033	0,66	0,021	0,031	0,40	0,026	0,065
		50—100				0,05	0,009	0,074			
	IV 1982 г.	0—5				3,76	0,142	0,038	21,77	1,676	0,077
		50—100	0,41	0,006	0,016	0,44	0,021	0,047	2,79	0,181	0,065
	VII 1960 г.	0—5	0,66	0,007	0,011	1,72	0,409	0,237	4,71	1,098	0,212
		50—100				2,14	0,125	0,100	2,83	0,531	0,187
		100—200				6,19	0,142	0,023	0,13	0,015	0,118
Северная Адриатика	III 1982 г.	0—50				4,41	0,191	0,043	3,70	0,285	0,077
		50—100	0,07	0,004	0,057						
		100—200									
	IV 1982 г.	0—50	0,03	0,003	0,100	0,30	0,034	0,113	2,70	0,277	0,102
		50—100	1,09	0,019	0,017	0,20	0,021	0,105			
	VIII 1960 г.	0—50	0,66	0,026	0,039	6,73	1,622	0,241	16,38	1,841	0,113
		50—100	0,10	0,012	0,120	7,32	0,962	0,131	7,56	1,648	0,218
		100—200	0,16	0,016	0,100	5,02	0,544	0,108	21,31	1,705	0,080
Тунисский пролив Средняя ошибка	III 1982 г.	0—50	2,24	0,077	0,034	7,97	0,402	0,050	13,51	2,003	0,148
		50—100	0,98	0,026	0,026	0,91	0,072	0,079	6,88	0,348	0,050
		100—200	0,69	0,013	0,019	0,89	0,038	0,042	0,14	0,016	0,114
		0—50	0,48	0,020	0,062	3,33	0,364	0,104	8,02	0,899	0,131
			±0,23	±0,006	±0,012	±1,02	±0,182	±0,031	±0,26	±0,320	±0,024
		50—100	0,43	0,011	0,049	1,60	0,150	0,086	2,94	0,402	0,145
			±0,18	±0,003	±0,020	±1,39	±0,132	±0,010	±1,09	±0,201	±0,029
		100—200	0,25	0,009	0,054	3,02	0,181	0,057	5,39	0,434	0,104
			±0,15	±0,003	±0,024	±1,52	±0,113	±0,025	±5,07	±0,404	±0,012

всем районам), в слое 0—50 м — 0,020 мг·м⁻³ сырой массы; в слое 50—100 — 0,011 и в слое 100—200 м — 0,009 мг·м⁻³, или около 2,45 мг·м⁻² во всей толще 0—200 м. Это равнялось менее чем 1% продукции копепод. Соответствующие цифры у щетинкочелюстных по слоям были 0,364; 0,150 и 0,181 мг·м⁻³, или около 43,8 мг·м⁻² в слое 0—200 м. Более высокие величины — 0,899; 0,402 и 0,434 мг·м⁻³, или около 108,4 мг·м⁻² в слое 0—200 м — составляла продукция сборной группы кишечноротовых и оболочников, несколько искусственно объединенных при расчетах по общему признаку высокой обводненности тела.

При относительно меньшей численности рассматриваемых групп животных (по сравнению с копеподами) у них труднее выявить какие-либо особенности пространственного распределения продукции в бассейне. Но в весенние месяцы все же можно было констатировать в 1982 г. в Адриатическом море более высокую, чем в Алжиро-Прованском бассейне, продукцию щетинкочелюстных, кишечноротовых и оболочников. Сопоставляя результаты расчетов по разным сезонам в Адриатике, можно отметить несколько большие размеры продукции этих групп в летнее время по сравнению с весной.

Размерный состав биомассы и продукции у рассматриваемых таксонов (в отличие от копепод) лежит в диапазоне от 2—3 мм и более. При этом у эуфаузиид и амфипод и у группы целентерат и оболочников основная доля продукции приходится на размерные группы 2—3 и 3—

Таблица 5. Распределение продукции по размерным группам по слоям моря, %

Слой, м	Эуфаузииды, амфиподы			Щетинкочелюстные				Медузы, сифонофоры, сальпы, долиолиды		
	2—3 мм	3—6 мм	6—10 мм	2—3 мм	3—6 мм	6—10 мм	10 мм	2—3 мм	3—6 мм	6—10 мм
0—50	53,7	38,6	7,7	23,4	35,2	22,5	18,9	61,0	34,8	4,2
50—100	43,8	47,4	8,8	3,1	24,7	29,2	43,0	66,6	33,0	0,4
100—200	40,0	40,0	20,0		17,7	41,1	41,2	41,9	58,1	

Таблица 6. Продукция планктонных фитофагов P_h , эврифагов P_e и хищников P_c ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$) по слоям

Район, дата	0—50 м			50—100 м			100—200 м		
	P_h	P_e	P_c	P_h	P_e	P_c	P_h	P_e	P_c
Север Алжиро-Прованского бассейна IV 1982 г.	259,1	92,5	114,5	35,2	29,9	25,1	9,9	23,1	3,1
	36,0	12,9	14,2	4,8	4,1	2,7	1,4	3,2	0,4
Южная Адриатика III 1982 г.	172,9	34,5	17,5	36,6	9,1	12,1	37,3	40,4	13,7
	23,6	4,8	2,1	5,1	1,3	1,7	4,8	5,6	1,9
IV 1982 г.	142,1	12,2	41,7	17,0	15,9	22,9	23,8	29,3	18,3
	12,1	1,6	2,3	2,4	2,2	2,0	3,3	4,1	2,6
VII 1960 г.	147,5	46,8	129,1	61,3	13,8	57,4	45,0	29,5	57,8
	18,5	6,1	9,7	8,0	1,9	3,7	6,2	3,9	6,5
Северная Адриатика III 1982 г.	28,6	70,2	75,4						
	3,7	13,1	7,7						
IV 1982 г.	206,9	97,9	51,2	60,9	13,6	17,6			
	28,8	13,1	5,0	8,5	1,9	2,3			
VII 1960 г.	291,4	188,7	317,3	149,3	53,9	190,5	146,4	112,9	229,8
	17,5	20,7	24,9	18,5	6,9	13,5	19,1	14,1	18,0
Тунисский пролив III 1982 г.	211,4	57,1	114,8	71,4	36,5	34,3	16,2	19,0	15,4
	22,2	7,3	6,5	9,3	4,6	2,4	2,3	2,6	1,7
Среднее $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$	182,4	73,4	107,6	61,6	20,4	51,4	46,4	42,3	56,3
	20,3	8,3	9,0	8,0	3,2	4,0	6,1	5,5	5,1
%	50,3	20,2	29,5	46,2	15,3	38,5	32,0	29,0	39,0
	54,0	22,1	23,9	52,7	21,0	26,3	36,6	32,9	30,5

* Примечание. Над чертой — сырое вещество, под чертой — сухое беззольное вещество.

6 мм, у щетинкочелюстных — на более крупные. Так же, как у копе-под, наблюдается увеличение доли продукции крупноразмерных категорий в нижнем слое (табл. 5). Так, на глубине 0—50 м у хетогнат животные 2—3 и 3—6 мм образуют свыше 23 и 35% продукции; в слое 100—200 м первой из этих групп нет совсем, вторая образует лишь около 18%, а наибольший вклад в продукцию дает группа >10 мм. Цифры табл. 6 являются средними для всего массива рассматриваемых материалов по бассейну независимо от сезона, влияние которого при таком обобщении и сравнительно небольшой численности организмов в большинстве случаев не обнаруживается. Только у щетинкочелюстных заметнее большая продукция мелкоразмерных особей в летний сезон, приуроченная в основном к слою 0—50 м. В группах от 2 до 6 мм она может составлять здесь более 70%, тогда как в остальные сезоны менее 15% общей продукции популяции.

Показатели удельной продукции в разных таксономических группах в зависимости от глубины слоя обитания и состава популяции изменяются и, в частности, у перакарид составляли от 0,01 до 0,12. Средние же по всем материалам величины S близки к 0,05. У щетинкочелюстных удельная продукция определялась от 0,02 до 0,24 при средних значениях по слоям 0—50—100—200 м соответственно 0,10; 0,08 и 0,05. Средневзвешенная для слоя 0—200 м величина $S=0,07$. В группе медуз, сифонофор, сальп и долиолид удельная продукция оказалась максимальной — от 0,05 до 0,26 — при средних значениях для тех же слоев от 0,10 до 0,14 и средневзвешенной по слою 0—200 м 0,12, что превышает этот показатель у копепод и других животных.

Сопоставить эти результаты по Средиземному морю можно лишь

с данными К. Франквилль [11], относящимися к эуфаузииде *Nematoscelis megalops*, удельная продукция которой в разные периоды жизненного цикла особи менялась от 0,04—0,05 на личиночных стадиях до 0,005 у взрослых. По литературным сводкам [5, 14], суточная продукция других немногочисленных изучавшихся представителей перакарид, главным образом бентосных амфипод, находилась в пределах 0,01—0,05. Таким образом, как и в случае копепод, наши результаты соответствуют другим определениям продукции этой группы ракообразных.

Что же касается щетинкочелюстных, то известны расчеты, основанные на изучении скорости роста животных в Черном море. Г. Н. Миرونнов [8] определял удельную продукцию популяции *Sagitta setosa* в сентябре от 0,08 до 0,12. В. Е. Заика [5, табл. 9] приводит данные по расчетам продукции популяции этого вида 8. VII 1960 г., из которых следует, что средняя суточная $C=0,16$. Эти величины лежат в пределах, полученных в Средиземном море, и, таким образом, данные взаимно подтверждаются, хотя существуют и более высокие оценки продукционных свойств сагитт, до $C=0,20—0,40$ [5, 22].

Надо, однако, полагать, что такая скорость продуцирования может достигаться лишь при большом преобладании в популяции молодых стадий развития и при благоприятных температурах, а потому полученные для всех наших средиземноморских материалов средние оценки C (около 0,10 в слое 0—50 м) не должны сильно преуменьшать реальные величины удельной продукции.

Скорость продукции кишечнополостных животных так же, как и оболочников, изучена очень мало. В работе [5] приводятся некоторые сведения, касающиеся медуз и сифонофор, у которых $C=0,07÷0,35$, и сальпы *Thalia democratica*, где $C=1,2$.

В Средиземном море были обстоятельно изучены только аппендикулярии *Fritillaria pellucida* [10], у которых в зимне-весенний сезон удельная продукция популяции в среднем достигала 0,27. Таким образом, надо полагать, что оболочники обладают относительно большей скоростью, чем другие рассмотренные группы животных, и результаты, полученные для них и кишечнополостных, вместе взятых, в пределах $C=0,10—0,14$, превышающие эти показатели у всех других животных планктона, могут быть близки к реальным, хотя несколько и преуменьшены.

Полученные величины продукции разных таксономических групп не могут быть суммированы при анализе трофической структуры планктонного сообщества, поскольку даже в пределах отдельных групп находятся организмы, стоящие на разных трофических уровнях. Поэтому в дальнейшем продукция была разделена на создаваемую фитофагами, эврифагами и хищниками. К продукции фитофагов были отнесены продукция аппендикулярий, вычислявшаяся на основании коэффициента $C=0,20—0,30$, менявшегося в зависимости от температуры; продукция сальп и долиолид; половина продукции эуфаузиид и амфипод и части копепод. Вторая половина продукции перакарид вместе с продукцией части копепод и некоторых групп животных, отнесенных к «прочим», причислялась к трофическому уровню эврифагов, потребляющих животную и растительную пищу и детрит. В категории хищников находились щетинкочелюстные, сифонофоры, медузы, некоторая доля «прочих», а также копепод.

Последние, в соответствии со многими литературными данными, в том числе по Средиземному морю [6, 12, 15], следующим образом распределялись по трофическим уровням в зависимости от характера пищи, преобладающей в рационе представителей тех или иных семейств. К фитофагам отнесены Calanidae, Pseudocalanidae, Lucicutiidae, Paracalanidae; к эврифагам — Aetideidae, Phaennidae, Scolecithridae, Temoridae, Metridiidae, Centropagidae, Heterorhabdidae, Acartiidae, Oncaeidae; к хищникам — Euchaetidae, Augaptilidae, Candaciidae, Pontellidae и представители группы Cyclopoidae, в основном Oithonidae.

Известно, что многим копеподам в большей или меньшей степени свойственна эврифагия, а потому выполненную здесь группировку следует рассматривать не как точную пищевую характеристику того или иного семейства, а как среднестатистическое распределение разных семейств по занимаемым ими трофическим уровням. Это же справедливо и в отношении других групп животных, из которых многие могут менять состав пищи в зависимости от обстоятельств, но уже такая схематизация позволяет получить относительно адекватные представления о продукции отдельных экологических категорий в планктоне, следовательно, и о функционировании пелагической системы в целом.

Поскольку сопоставление полученных величин продукции сырой массы организмов с разным содержанием влаги и золы затрудняет уяснение их истинного экологического значения в экосистеме, показатели продукции были выражены в сухой беззольной массе. При этом, согласно ряду источников [7, 17, 19], содержание беззольного вещества было принято в количестве 10% у аппендикулярий, 14% у копепод, 19% у амфипод и эуфаузиид, 5% у щетинкочелюстных, 2% у сальп, долиолид, 1,5% у медуз и сифонофор.

Результаты расчетов, обобщающих материалы по продукции всего зоопланктона в сыром и сухом веществе с дифференцировкой по трофическим уровням, показывают, что в верхних 100 м фитофаги образуют более 50% всей продукции сухого вещества, свыше 20% принадлежит эврифагам и около 25% — хищникам. Нужно заметить, что особенно сильно изменяется значение продукции при пересчете сырой массы на сухую у хищников, поскольку в этой группе наибольшее количество животных с высоким содержанием воды. С глубиной заметна тенденция увеличения доли хищников, которая по сырой массе возрастает от 29,5% в слое 0—50 м до 39,0% в слое 100—200 м, а по сухой беззольной — от 23,9 до 30,5%.

Соответственно уменьшается значимость фитофагов, которые в нижнем слое образуют лишь 32—36% общей продукции. Таким образом, по вертикали происходит определенная перестройка функциональной организации сообщества зоопланктона, при которой в глубине хищники с большей эффективностью используют продукцию низших трофических уровней. Из их процентных соотношений следует, что в верхнем слое отношение продукции хищников к продукции потребляемых фито- и эврифагов $P_c/P_h + P_e = 0,31$, а в нижнем — 0,42. Нужно сказать, что в обоих случаях показатели эти очень высоки и, с одной стороны, отражают несомненно высокую сбалансированность трофических связей в планктоне Средиземного моря, а с другой — могут указывать на не вполне адекватную сортировку состава зоопланктона по трофическим категориям. В частности, возможна переоценка роли хищничества в некоторых таксонах копепод, отнесенных к хищникам, но способных использовать в какой-то мере и растительную пищу. Что же касается группы эврифагов, то в их питании наряду с фитопланктоном и некоторой долей животной пищи значительную часть рациона должен составлять детрит, долю которого учесть в настоящее время трудно, но который обеспечивает создание части продукции эврифагов, а в какой-то мере — и фитофагов-фильтраторов.

Более детальная расшифровка трофических связей, характера питания и рационов основных компонентов зоопланктона представляется одной из важнейших задач дальнейшего изучения экосистемы пелагиали Средиземноморского бассейна.

1. Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г. Г. Винберга. — Минск: Вышэйш. шк., 1968. — 246 с.
2. Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных // Успехи соврем. биологии. — 1966. — 61, № 2. — С. 274—293.
3. Грезе В. Н. Использование пищи на рост и продукция в популяциях морских копепод // Биология моря, Владивосток. — 1983. — Вып. 2. — С. 20—25.

4. Заика В. Е. О продукции аппендикулярий и сагитт в неритической зоне Черного моря // Биология моря. Киев. — 1960. — Вып. 17. — С. 65—78.
5. Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. — Киев: Наук. думка, 1983. — 206 с.
6. Заика В. Е., Павлова Е. В., Ковалев А. В. Питание планктонных ракообразных // Экспедиционные исследования в Средиземном море в мае—июне 1968 г. — Киев: Наук. думка, 1970. — С. 78—85.
7. Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. — Киев: Наук. думка, 1981. — 232 с.
8. Миронов Г. Н. О максимальной длине и коэффициенте P/B у черноморской сагитты // Биология моря. Киев. — 1973. — Вып. 28. — С. 23—26.
9. Павлова Е. В., Витюк Д. М. О содержании некоторых химических компонентов в теле копепоид Адриатического моря // Биология и распределение планктона южных морей. — М.: Наука, 1967. — С. 99—104.
10. Fenaux R. Cycle vital, croissance et production chez *Fritillaria pellucida* (Appendicularia), dans la baie de Villefranche-sur-mer France // Mar. Biol. — 1976. — 34, N 2. — P. 229—238.
11. Frangueville C. Essai d'estimation de biomasses et de production secondaire de quelques espèces du micronecton de Méditerranée nord-occidentale // Tethys. — 1974. — 6, N 4. — P. 741—750.
12. Gaudy R. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions // Mar. Biol. — 1974. — 25, N 2. — P. 125—141.
13. Gaudy R. Etude du plancton de la zone nord de la rade de Villefranche-sur-mer a la fin du printemps (17 mai 71 au 16 juin 71). III. Production secondaire des copépodes pelagiques // Vie et milieu. — 1976. — 26, f. 1, ser. B. — P. 77—106.
14. Greze V. N. Production in animal populations // Mar. ecology. — 1978. — 4. — P. 89—114.
15. Homen B., Regner D. Some preliminary data on the nutrition of dominant copepods in the Kastela Bay // Rapp. et proc.-verb. Comm. int. exp. sci. Méditerran. — 1977. — 24, N 10. — P. 163—164.
16. Ivleva I. V. Quantitative correlation of temperature and respiratory rate in poikilothermic animals // Pol. arch. hydrob. — 1973. — 20, N 2. — P. 283—300.
17. Mazza J. Premières observations sur les valeurs de poids sec chez quelques copépodes de Méditerranée // Rev. trav. Inst. pêche. marit. — 1964. — 28, N 3. — P. 292—301.
18. Razouls C. Estimation de la production secondaire (copépodes pelagiques) dans une province neritique Méditerranéenne. — Paris: These to doctorat, 1972. — 301 p.
19. Razouls C. Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de copépodes planctoniques; *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de region de Banyuls; cycle biologique et estimation de la production // Cah. biol. mar. — 1973. — 14, N 3. — P. 361—390.
20. Razouls C. Estimation de la production globale des copépodes planctoniques dans la province neritique du golfe du Lion (Banyuls-sur-mer). II. Variation annuelles de la biomasse et calcul de la production // Vie et milieu. — 1975. — 25, f. 1-B. — P. 99—122.
21. Razouls C., Apostolopoulou M. Bilan énergétique de deux populations de copepodes pelagiques *Temora stylifera* et *Centropages typicus*, en relation avec la presence d'une thermocline // Ibid. — 1977. — 27, N 1, ser. B. — P. 13—25.
22. Reeve M. R., Baker L. D. Production of two planktonic carnivores (chaetognat and ctenophore) in South Florida inshore Waters // Fish. Bull. — 1975. — 73, N 4. — P. 238—248.

Ин-т биологии юж. морей

им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 26.10.87

V. N. GREZE

ZOOPLANKTON PRODUCTION IN THE MEDITERRANEAN SEA

Summary

Estimation of the zooplankton population growth rate was made using the physiological method. The specific rate of the copepod growth in the upper 100 m layer was about 0.10 on the average, that of other pelagic crustaceans — 0.05-0.06, chaetognaths — 0.08-0.10, coelenterates and tunicates — 0.13-0.14. Basing on the biomass, taxonomic and size composition of zooplankton in different parts of the Mediterranean Sea the production values were estimated and relative share of herbivores, carnivores and euryphags in these values was found.