

УДК 639.3.043.2 : 595.34(262.54)

## ПРОДУКЦИЯ КОПЕПОД АЗОВСКОГО МОРЯ

Л. М. Маловицкая

Правильное представление о кормности водоема дает только оценка продукции кормовых зоопланктеров и коэффициента продуктивности, т. е. отношения продукции к средней биомассе (Р/В коэффициент).

В Азовском море работы по определению продукции зоопланктона и вычислению Р/В коэффициента впервые были проведены в 1937 г. А. В. Окулом (1940), который вывел коэффициент Р/В путем сопоставления ежемесячно наблюдаемой в течение года биомассы копепод с потреблением их планктофагами. По А. В. Окулу годовой коэффициент оборачиваемости у копепод Азовского моря (без Таганрогского залива) был равен 30. Сам автор считал, что полученная им величина продукции копепод в Азовском море приуменьшена и что истинное значение Р/В коэффициента должно быть выше.

Однако этим коэффициентом (30) пользуются и до настоящего времени для расчета продукции зоопланктона Азовского моря (Дацко, 1959; Куделина, 1964).

После зарегулирования стока р. Дона произошли значительные изменения гидрологического и гидрохимического режима Азовского моря, что, несомненно, отразилось на условиях обитания организмов и продуктивности моря (Карпевич, 1965). По-видимому, могли измениться и Р/В коэффициенты массовых форм зоопланктона.

В настоящее время появились новые методы расчета продукции, каждый из которых имеет свое оригинальное решение. В связи с этим мы сделали попытку рассчитать для современного периода продукцию наиболее массовых видов копепод Азовского моря различными методами: по А. С. Константинову (1960), Б. М. Медникову (1962), В. Н. Грезе и Э. П. Балдиной (1964) и частично графическим методом — Г. А. Печень (1965). После анализа полученных результатов и сравнения величин продукции зоопланктона с величиной продукции планктоноядных рыб мы пришли к заключению, что метод В. Н. Грезе дает наиболее правильное представление о продукции организмов с коротким жизненным циклом. Кроме того, метод этот прост, не требует сложных расчетов и полученные при пользовании им результаты хорошо совпадают с результатами вычислений, произведенных графическим методом А. Г. Печень и Э. А. Шушкиной (1964, 1965).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для расчета продукции копепод Азовского моря мы воспользовались данными, полученными во время ежемесячных стандартных рейсов, проводившихся на судах АзНИИРХа с марта — апреля по ноябрь в 1962—1964 гг. Кроме того, для изучения динамики численности популяций мас-

совых видов некоторых копепод и расчета их продукции в 1963—1964 гг. проводили круглогодичные наблюдения на двух стационарных пунктах: в море на Арабатской Стрелке и в Таганрогском заливе на Кривой косе. Пробы брали через 7—10 дней и фиксировали 4%-ным раствором формалина. Во всех случаях в качестве орудия лова использовали сеть Джеджи из газа № 61 с диаметром входного отверстия 18 см.

Выполняли два тотальных лова от дна до поверхности. Всего было собрано около 800 проб\*. Обработку проводили с учетом различных стадий развития копепод с последующим пересчетом численности и биомассы на 1 м<sup>3</sup>. Сведения о средней массе азовских копепод (по стадиям) заимствованы из материалов лаборатории АзчерНИРО (вычисления индивидуальной массы выполнены А. В. Окулом в 1937—1938 гг. и частично дополнены Г. К. Пищыком и А. Н. Новожиловой в 1947 г.). Расчет продукции выполнен для трех видов копепод: *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages kroyeri* Giesbr., *Calanipeda aquae-dulcis* Kritsch. отдельно по морю и заливу.

Поскольку продукция копепод зависит от темпа роста, который значительно изменяется под влиянием температуры, в первую очередь необходимо было определить сроки развития рачков при различной температуре. Для выяснения этого вопроса в отношении *A. clausi* и *C. kroyeri* были использованы данные Л. А. Чайновой (1950) о развитии этих рачков при температуре 20°С. При других температурных вариантах были использованы поправочные коэффициенты для приведения величины интенсивности обмена к данной температуре по «нормальной кривой Крога» (Винберг, 1956). Данные эти вполне соответствовали срокам развития отдельных генераций, наблюдавшимся нами в Азовском море (Маловицкая, 1967).

Для определения продолжительности развития отдельных стадий *C. aquae-dulcis* при разной температуре использовали данные Б. И. Гарбера (1951) (табл. 1) и находили, какую долю (в процентах) составляла продолжительность развития каждой стадии от общей продолжительности метаморфоза. Затем, используя полученные Е. Н. Куделиной (1950)

Таблица 1

Продолжительность развития отдельных стадий *Calanipeda aquae-dulcis* при различной температуре

Стадия развития	Продолжительность развития (по осредненным данным Гарбера, 1951), сутки	Отношение продолжительности развития отдельных стадий к общей продолжительности метаморфоза, %	Продолжительность развития отдельных стадий при температуре, °С			
			10	17	22	26
Науплии						
мелкие . . . . .	5	20	12	6,0	3,6	2,4
средние . . . . .	4	16	9,6	4,8	2,9	1,9
крупные . . . . .	4	16	9,6	4,8	2,9	1,9
Копеподиты						
I . . . . .	2,6	11	6,6	3,3	2,0	1,3
II . . . . .	1,8	7	4,2	2,1	1,2	0,9
III . . . . .	2,3	10	6,0	3,0	1,8	1,2
IV . . . . .	2,5	11	6,6	3,3	2,0	1,3
V . . . . .	2,2	9	5,4	2,7	1,6	1,1
Всего . . . . .	24,4	100	60	30	18	12

\* В сборе и камеральной обработке проб стандартных рейсов принимали участие С. Д. Журавлева и М. М. Черепахина. На стационарных пунктах материал собирали наблюдатели А. В. Жолудь и А. П. Супрунов. Пробы обработаны автором.

данные о скорости развития рачка при температуре 10, 17, 22 и 26° С, вычисляли сроки развития отдельных возрастных групп при этой температуре.

Используя эти данные, можно определять продолжительность метаморфоза при любой температуре. Продолжительность развития отдельных генераций *S. aquae-dulcis*, полученная расчетным путем, совпала с наблюдаемой в Азовском море (Маловицкая, 1967).

Продукцию рассчитывали по методу В. Н. Грезе и Э. П. Балдиной (1964), но для большей точности не по сезонам, а по месяцам, так как в течение сезона, особенно весной, температура воды в Азовском море значительно изменяется.

По совету В. С. Тена были внесены некоторые изменения в расчеты. Вместо того, чтобы графически определять продукцию яиц, мы рассчитывали отдельно продукцию рачка за счет размножения по формуле:

$$P_p = W_0 q R,$$

где  $P_p$  — суточная продукция рачка за счет откладки яиц;

$W_0$  — масса яйцевого мешка;

$R$  — численность самок;

$q = \frac{1}{\tau}$  (где  $\tau$  — промежуток между двумя кладками).

Данные суммировались с общей суточной продукцией, создававшейся в результате роста особей, и получали общую суточную продукцию рачка.

#### ПРОДУКЦИЯ *ACARTIA CLAUSI*

*A. clausi* — доминирующая форма в Азовском море. Этот рачок встречается в планктоне в течение всего года и дает шесть генераций (Маловицкая, 1967). В результате наших круглогодичных наблюдений за динамикой численности и биомассы популяций удалось установить, что продолжительность развития отдельных генераций колеблется от 21—40 суток в весенне-летний период до 50—190 суток в осенне-зимний период.

Таблица 2

Продукция и биомасса *A. clausi* в Азовском море в 1963—1964 гг. (по данным пункта на Арабатской Стрелке), мг/м<sup>3</sup>

Месяц	Суточная продукция			Месячная продукция	Средняя биомасса	Суточный P/B коэффициент
	за счет роста	за счет размножения	общая			
Апрель . . . . .	0,01	0,26	0,27	8,25	7,31	0,0373
Май . . . . .	4,65	1,03	5,68	176,08	143,70	0,0390
Июнь . . . . .	8,04	5,90	13,94	418,00	199,00	0,0698
Июль . . . . .	15,28	11,17	26,45	819,00	294,10	0,0899
Август . . . . .	7,51	3,63	11,14	345,34	126,20	0,0882
Сентябрь . . . . .	3,06	2,24	5,30	159,00	83,40	0,0365
Октябрь . . . . .	0,63	0,24	0,87	26,97	18,60	0,0465
Ноябрь . . . . .	0,43	—	0,43	12,90	19,00	0,0226
Декабрь . . . . .	0,17	—	0,17	5,15	34,80	0,0047
Январь . . . . .	0,16	—	0,16	4,87	30,30	0,0052
Февраль . . . . .	0,07	—	0,07	2,16	29,50	0,0024
Март . . . . .	0,36	0,17	0,53	16,43	48,90	0,0108
Итого . . . . .	—	—	—	1995,05	86,2	0,0399

Из данных табл. 2 видно, что суточная продукция значительно изменяется от месяца к месяцу. Как правило, она выше летом.

Самая низкая продукция наблюдалась с ноября по апрель. В этот период в зоопланктоне преобладали половозрелые особи *Acartia clausi*, уже не растущие и не размножающиеся. Относительные приросты в это время были наименьшими. С мая — июня по сентябрь, когда преобладали молодые, растущие особи, величина продукции увеличивалась. Общая продукция *A. clausi* в Азовском море в 1963—1964 гг. составляла  $1995 \text{ мг/м}^3$ , а ее отношение к среднегодовой биомассе этого вида (коэффициент Р/В) оказалось равным 23.

Для сравнения темпа продуцирования *A. clausi* в Азовском море и в других водоемах мы воспользовались данными В. Н. Грезе (1964) о продукции *A. clausi* в Черном море и в северо-восточной части Атлантического океана, вычисленной этим автором по материалам Дигби (Digby, 1950).

В результате такого сопоставления выяснилось, что Р/В коэффициент *A. clausi* в Азовском море в 2—3 раза выше, чем в Черном море и Атлантическом океане (табл. 3).

Таблица 3

Основные показатели процесса продуцирования *A. clausi* в различных водоемах

Показатели	Черное море	Атлантический океан	Азовское море
	данные В. Н. Грезе (1964)		наши данные
Продолжительность продукционного периода, сутки	365	260	365
Средняя температура, °С	14,9	13,0	11,5
Среднегодовая биомасса, $\text{мг/м}^3$	5,1	12,0	86,2
Годовая продукция, $\text{мг/м}^3$	66,8	104,8	1995,0
Общий Р/В коэффициент	13	8,7	23
Средний суточный коэффициент Р/В	0,035	0,034	0,040

Так как Р/В коэффициент является показателем скорости продукционных процессов, то можно считать, что в Азовском море темп формирования продукции *A. clausi* более интенсивный. Об этом свидетельствует значительно более высокая биомасса азовской акарции, а также итог процесса продуцирования, выраженный в абсолютных цифрах ( $\text{мг/м}^3$ ) в единицу времени (см. табл. 3).

Несмотря на то что в Азовском море *A. clausi* дает меньше поколений (6), чем в Черном море (7—8) (Чаянова, 1950; Грезе, 1964), продукция этого рачка на  $1 \text{ м}^3$  в Азовском море оказалась выше, чем в Черном море и Атлантическом океане, соответственно в 28 и 18 раз.

По мнению Г. И. Шпета (1965) наибольшая биомасса — продукция за данный период времени определяется главным образом плодовитостью вида. В литературе имеются конкретные данные о зависимости плодовитости от интенсивности питания рачков. Так, у *Calanus helgolandicus* (Петипа, 1964) и у *Calanus finmarchicus* (Marschall q. Orr, 1955) при повышенной концентрации водорослей количество откладываемых яиц может увеличиться с 1—8 до 15—22 шт. в сутки. Повышение плодовитости рачков на 40% и более при увеличении концентрации корма наблюдала также Э. А. Шушкина (1964) у циклопов.

Известно, что Азовское море богато фитопланктоном (Дацко, 1959). Его средняя биомасса составляет около  $4 \text{ г/м}^3$ . Намного беднее фитопланктоном Черное море, где биомасса его в слое 0—50 м не превышает  $0,1 \text{ г/м}^3$  (Морозова-Водяницкая, 1950; Пищук, 1950, 1954). Можно предположить, что и плодовитость у *A. clausi* в Азовском море выше, чем в Черном. Следовательно, если в Азовском море количество поколений *A. clausi* лимитируется годовой суммой тепла, то большие численность и

биомасса этого вида формируются, по-видимому, вследствие увеличения плодовитости. Выживание молоди и высокая численность рачков в Азовском море обусловлены хорошими трофическими условиями вследствие интенсивного развития фитопланктона.

### ПРОДУКЦИЯ CENTROPAGES KROYERI

*C. kroyeri* — теплолюбивая летне-осенняя форма, развитие которой в водоеме ограничено во времени. Первое появление этого рачка в планктоне отмечается в мае, в случае же холодной продолжительной весны — в июне. Максимального развития достигает в августе. В октябре с наступлением похолодания развитие и размножение рачков резко замедляется, и они постепенно исчезают из планктона. За 5—6 месяцев *C. kroyeri* Азовского моря дает 3—4 генерации (Маловицкая и Журавлева, 1964).

Л. А. Чайнова (1950) указывает, что в годы с пониженной температурой *C. kroyeri* в Черном море развивается в меньшем количестве, а резкие колебания температуры сказываются катастрофически на выживании этого рачка. Аналогичную картину наблюдали и мы в Таганрогском заливе в 1962 г. при резких перепадах температуры. В результате такой зависимости развития *C. kroyeri* от температурных условий биомасса, а также абсолютная величина продукции этого рачка значительно изменяются как по месяцам, так и по годам (табл. 4).

Таблица 4

Продукция *C. kroyeri* в Азовском море в 1962—1964 гг.

Показатели	Черное море*	Азовское море			Таганрогский залив		
	1960 г.	1962 г.	1963 г.	1964 г.	1962 г.	1963 г.	1964 г.
Продолжительность продукционного периода, сутки	150	184	153	153	184	184	184
Средняя биомасса за сезон, мг/м <sup>3</sup>	1,2	40,9	88,1	10,9	7,6	5,8	1,3
Общая продукция за сезон, мг/м <sup>3</sup>	13,8	671,8	985,1	182,6	192,5	71,7	30,4
Суточный Р/В коэффициент	0,077	0,09	0,08	0,09	0,132	0,147	0,173
Общий Р/В коэффициент за сезон	11,5	16,4	11,2	16,7	25,3	12,3	23,4

\* Данные В. Н. Грезе (Грезе и Балдина, 1964).

В результате трехлетних наблюдений выяснилось, что абсолютная величина продукции колеблется в море от 182 до 985 мг/м<sup>3</sup>. Соответственно изменяется и биомасса. Коэффициент Р/В колеблется в море от 11 до 16, в заливе — от 12 до 25.

Близкий коэффициент Р/В получил и В. Н. Грезе для *C. kroyeri* в Черном море — 11,5, где этот рачок, так же как в Азовском море, имеет 3—4 генерации.

По данным М. А. Долгопольской (1964), в тридцатых годах *C. kroyeri* по многочисленности и частоте попадания занимал одно из первых мест после *C. aquae-dulcis*. В рассматриваемый период количество *C. kroyeri* в Азовском море значительно уменьшилось. Еще больше сократилась численность *C. kroyeri* в Таганрогском заливе.

Известно (Яблонская, 1955), что *C. kroyeri* предпочитает соленость выше 5‰. В рассматриваемые годы соленость Таганрогского залива

резко снизилась в среднем до 4,4‰, а в восточной его части — до 0,3‰. Но даже при минимальной биомассе этого рачка в заливе — 1,3 мг/м<sup>3</sup>, он дает здесь продукцию в 2 раза выше, чем при такой же биомассе (1,2 мг/м<sup>3</sup>) в Черном море.

Темп формирования продукции *C. kroyeri* в Азовском море значительно более высокий, чем в Черном. Так, если в Черном море суточные приросты составляют около 8%, то в Азовском — 8—9%, а в Таганрогском заливе 13—17% биомассы (см. табл. 4).

### ПРОДУКЦИЯ *CALANIPEDA AQUAE-DULCIS*

В Азовском море развитие *C. aquae-dulcis* происходит в течение всего года. За год она дает 7 генераций (Маловицкая, 1967). Этот рачок является доминирующей формой Таганрогского залива: в табл. 5 приведены результаты расчетов продукции этого вида по данным стационарных наблюдений в 1963—1964 гг.

Таблица 5

Продукция *C. aquae-dulcis* в Таганрогском заливе (по данным стационарных наблюдений 1963—1964 гг.), мг/м<sup>3</sup>

Месяц	Суточная продукция			Месячная продукция	Средняя биомасса	Суточный Р/В коэффициент
	за счет роста	за счет размножения	общая			
Апрель . . . . .	5,91	0,74	6,65	199,40	310,8	0,021
Май . . . . .	74,20	2,60	76,80	2380,60	840,2	0,091
Июнь . . . . .	131,30	16,93	148,23	446,90	1457,8	0,101
Июль . . . . .	18,15	0,91	19,06	590,86	113,0	0,168
Август . . . . .	258,70	15,55	264,25	8190,20	1143,2	0,262
Сентябрь . . . . .	131,60	19,39	147,99	4439,70	1248,2	0,118
Октябрь . . . . .	41,50	10,16	51,66	1601,46	980,0	0,053
Ноябрь . . . . .	28,55	—	28,55	856,50	1528,0	0,018
Декабрь . . . . .	4,56	—	4,56	1414,84	305,4	0,016
Январь . . . . .	6,24	—	6,24	193,30	632,8	0,010
Февраль . . . . .	1,70	—	1,70	51,09	163,1	0,010
Март . . . . .	8,01	1,53	9,54	295,74	737,1	0,013
Итого . . . . .	—	—	—	24660,59	788,3	0,073

Из данных табл. 5 видно, что величина продукции *C. aquae-dulcis*, так же как и у первых двух видов, значительно изменяется по сезонам, достигая максимума летом и снижаясь зимой. Соответственно наибольший темп роста наблюдается летом, когда суточная продукция этого рачка составляет от 10 до 26% его биомассы. Большие суточные приросты свидетельствуют о высоком потреблении пищи и интенсивном росте рачков. Действительно, с мая по сентябрь основную часть планктона в заливе составляют науплиальные стадии *C. aquae-dulcis*, а, как известно, прирост в молодом возрасте наиболее интенсивен.

Среднегодовая суточная продукция у *C. aquae-dulcis* составляет 7% его биомассы против 4% у *A. clausi*. Общая годовая продукция по данным круглогодичных наблюдений в 1963—1964 гг. составила 24660 мг/м<sup>3</sup>. При средней годовой биомассе этого рачка (788 мг/м<sup>3</sup>) Р/В коэффициент равен 30.

Высокая продукция, которую дает в заливе каланипеда, формируется вследствие ее большой воспроизводительной способности. По экспериментальным данным Е. Н. Куделиной (1950), самки этого рачка при температуре 23—25°С живут 42 дня: за это время они дают 8 яйцевых кладок по 18 яиц в каждой. Вылупившиеся из яиц личинки через 11—

12 дней становятся половозрелыми и способны к размножению через каждые 1—2 дня.

Таким образом, продукционные процессы у трех наиболее распространенных и массовых видов копепод в Азовском море протекают с различной интенсивностью. Наиболее интенсивное продуцирование летом наблюдается у *S. aquae-dulcis* и *S. kroyeri*, затем у *A. clausi* (табл. 6). Такую же картину наблюдал и В. Н. Грезе в Черном море. Темп формирования продукции в популяции *S. kroyeri* был вдвое выше, чем у *A. clausi* (Грезе и Балдина, 1964).

Таблица 6

Относительные суточные приросты массы (в %) различных возрастных групп копепод Азовского моря при температуре 23° С

Вид	Стадия развития						
	яйцо нау- плии	нау- плии I копе- подиты	I—II	II—III	III—IV	IV—V	V— самки и сам- цы
			копеподиты				
<i>Acartia clausi</i> . . . . .	15,7	21,6	15,1	9,2	5,2	3,4	2,1
<i>Centropages kroyeri</i> . . . . .	16,6	18,0	13,8	11,4	12,8	9,1	3,5
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i> . . . . .	16,6	19,5	18,0	20,5	27,1	14,8	3,2

Несмотря на одинаковую направленность процессов продуцирования в Азовском и Черном морях, в первом эти процессы протекают более интенсивно, что свидетельствует о весьма благоприятных условиях для роста и размножения рачков в Азовском море.

Анализ величины суточных приростов показывает (см. табл. 6 и 7), что у трех изучаемых видов копепод наибольшие приросты наблюдаются на различных копеподитных стадиях: у *A. clausi* — на I—II, у *S. kroyeri* — на III—V, у *S. aquae-dulcis* — на III—IV.

Таблица 7

Средние суточные приросты массы различных возрастных групп копепод Азовского моря ( $1 \cdot 10^{-3}$  мг) при температуре 23° С

Вид	Стадия развития						
	яйцо нау- плии	нау- плии I копе- подиты	I—II	II—III	III—IV	IV—V	V—самки и самцы
			копеподиты				
<i>Acartia clausi</i> . . . . .	0,05	0,20	0,25	0,23	0,20	0,17	0,14
<i>Centropages kroyeri</i> . . . . .	0,05	0,22	0,34	0,45	0,78	0,78	0,46
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i> . . . . .	0,05	0,40	1,00	0,90	4,20	3,50	1,10

В связи с тем что в Азовском море 92—98% всей продукции зоопланктона формируется с марта — апреля по сентябрь — октябрь, для сравнительной оценки продуктивности различных видов копепод по годам мы пользуемся величинами продукции и P/V коэффициентами, вычисленными для этого периода (6—7 месяцев).

## ИЗМЕНЕНИЕ ПРОДУКЦИИ КОПЕПОД ПО ГОДАМ

Количественные изменения продукции и биомассы копепод по годам определяются в основном степенью обеспеченности их пищей и гидрологическими условиями года. Из трех рассматриваемых лет (1962 г., 1963 г. и 1964 г.) первые два года были более продуктивными.

1962 г. характеризовался теплой зимой, ранней теплой и продолжительной весной, жарким летом и теплой осенью, а также хорошими кормовыми условиями. Все это обеспечило высокое продуцирование зоопланктона (табл. 8).

Таблица 8

Продукция копепод в Азовском море и Таганрогском заливе по годам, мг/м<sup>3</sup>\*

Год	Азовское море			Таганрогский залив			Общая продукция	
	<i>C. aquae-dulcis</i>	<i>C. kroyeri</i>	<i>A. clausi</i>	<i>C. aquae-dulcis</i>	<i>C. kroyeri</i>	<i>A. clausi</i>	море	залив
1962	2055	671	3031	14696	192	631	5757	15519
1963	1389	985	3676	17953	72	299	6050	18323
1964	877	183	936	9898	30	64	1996	9992

\* Для периода с марта—апреля по сентябрь—октябрь.

В 1963 г. наблюдался необычайно большой сток р. Дона, который был наиболее высоким за последние 20 лет. В результате значительного опреснения Таганрогского залива продукция солоноватоводной формы *C. aquae-dulcis* увеличилась почти в два раза, а продукция типично морских видов *A. clausi* и *C. kroyeri* уменьшилась в 2—3 раза (см. табл. 8). В море продукция всех трех видов копепод увеличилась.

В 1964 г. были крайне неблагоприятные гидрометеорологические условия, что сказалось на темпе продуцирования всех видов копепод как в море, так и в заливе. Суровая зима 1963/64 г., холодная продолжительная весна вызвали депрессию в развитии зоопланктона в течение всего года. В декабре 1963 г. температура воды в море была значительно ниже средней многолетней, что обусловило, вероятно, гибель значительной части копепод и их яиц. Кроме того, длительный ледостав способствовал оседанию органического вещества, а слабая ветровая деятельность весной не обеспечила достаточной подачи детритной взвеси и бактерий в толщу воды. Это отрицательно сказалось на обеспеченности планктона пищей (Спичак, 1966; Алдакимова, 1966).

Вертикальная устойчивость вод, их медленный прогрев весной и в начале лета вызвали задержку размножения и развития всего зоопланктона в море. В результате его средняя биомасса в 1964 г. составляла всего 180 мг/м<sup>3</sup>, что почти в два раза меньше, чем средняя многолетняя за период после зарегулирования стока р. Дон, и в три раза меньше, чем в 1963 г. Соответственно в три раза уменьшилась и продукция копепод: с 5757 и 6050 мг/м<sup>3</sup> в 1962 и 1963 гг. до 1996 мг/м<sup>3</sup> в 1964 г. (см. табл. 8).

Сокращение продукции в море произошло в основном вследствие уменьшения в 4—5 раз темпа продуцирования *A. clausi* и *C. kroyeri*.

Развитие зоопланктона в Таганрогском заливе в 1964 г. также протекало менее интенсивно. Среднегодовая биомасса его почти вдвое меньше прошлогодней: 712 мг/м<sup>3</sup> в 1964 г. против 1364 мг/м<sup>3</sup> в 1963 г. Это, безусловно, также явилось следствием крайне неблагоприятных гидрометеорологических условий, сложившихся весной и в начале лета.

В марте в заливе отмечалась еще отрицательная температура и только к концу месяца она повысилась до 5—6°С. В это время в планктоне появились самки *C. aquae-dulcis* с яйцевыми мешками. Однако массовое размножение каланипеды началось месяц спустя, в конце апреля, когда температура воды повысилась до 10°С.

В этом же году наблюдалась не свойственная заливу гетеротермия, при которой разность температур поверхностного и придонного слоев даже в июне достигала 5°С.

На развитие и размножение *A. clausi* и *C. kroyeri* оказало существенное влияние и опреснение Таганрогского залива и моря, которое началось в 1963 г. в результате большого стока р. Дон. В 1964 г. произошло еще более сильное опреснение вод восточной, центральной и частично западной частей залива, что привело к сокращению ареала, биомассы и продукции не только морских форм, образующих наибольшую биомассу обычно при солености более 5‰ (Яблонская, 1955), но и солоноватоводной каланипеды (табл. 9).

Таблица 9

Изменение биомассы (В) и продукции копепоид (Р) в зависимости от солености в Таганрогском заливе, мг/м<sup>3</sup>

Год	Среднегодовая соленость, ‰	<i>C. clausi</i>		<i>C. kroyeri</i>		<i>C. aquae-dulcis</i>	
		В	Р	В	Р	В	Р
1962	7,67	39,0	631	7,6	192	685,6	14696
1963	5,61	18,3	299	5,8	72	574,9	17953
1964	4,44	3,8	54	1,3	30	374,0	9898

В табл. 10 представлены коэффициенты оборачиваемости Р/В массовых копепоид в собственно Азовском море и Таганрогском заливе в 1962—1964 гг.

Таблица 10

Р/В коэффициенты копепоид в Азовском море и Таганрогском заливе по годам

Год	В и д ы							
	<i>C. aquae-dulcis</i>		<i>C. kroyeri</i>		<i>A. clausi</i>		Средний для трех видов	
	море	залив	море	залив	море	залив	море	залив
1962	37,0	21,4	16,4	25,3	14,2	16,2	18,5	21,1
1963	32,6	34,2	11,2	12,3	16,8	16,3	17,3	30,6
1964	40,2	26,5	16,7	23,4	16,9	14,1	22,7	26,3

Поскольку рассматриваемые виды копепоид являются руководящими формами и составляют основу кормовой биомассы, можно принять средний Р/В коэффициент для зоопланктона собственно Азовского моря в период с апреля по октябрь равным 19,5, а для Таганрогского залива—26. Общий годовой коэффициент Р/В будет выше, однако для собственно моря он вряд ли приблизится к 30 (Окул, 1940) и будет, вероятно, порядка 20—25.

Следует отметить более высокую продукцию и Р/В коэффициент копепоид в Таганрогском заливе по сравнению с собственно Азовским морем. Выедание зоопланктона в заливе массовыми планктоноядными рыбами, особенно тюлькой, весьма интенсивно (Бокова, 1959). Это наглядно

подтверждается и небольшой продолжительностью жизни зооплактонов. По литературным данным известно, что выедание рыбами зоопланктона способствует высокому темпу его продуцирования (Грезе, Балдина, 1964). По-видимому, в данном случае имеет место явление саморегуляции численности популяции как приспособительное свойство многих видов животных отвечать на изменения обеспеченности пищей изменением интенсивности воспроизводства (Никольский, 1961).

Таганрогский залив называют пастбищем планктоноядных рыб. В единице объема воды здесь продуцируется в три раза больше зоопланктона, чем в собственно море (см. табл. 8). Хотя объем залива почти в 12 раз меньше объема моря, валовая величина продукции копепод в 1962 и 1963 гг. была только в три раза, а в 1964 г. в два раза меньше, чем в собственно море.

Основную продукцию зоопланктона в Таганрогском заливе создает, как это видно из табл. 11, *C. aquae-dulcis* (95—99% общей продукции), в море — *A. clausi* (47—61% общей продукции).

Таблица 11

Соотношение величин продукции копепод в Азовском море и Таганрогском заливе (в %)

Год	Собственно Азовское море			Таганрогский залив		
	<i>C. aquae-dulcis</i>	<i>C. kroyeri</i>	<i>A. clausi</i>	<i>C. aquae-dulcis</i>	<i>C. kroyeri</i>	<i>A. clausi</i>
1962	36	12	52	95	1	4
1963	23	16	61	98	0,5	1,5
1964	44	9	47	99	0,4	0,6

Обращает на себя внимание несоответствие величины биомассы и продукции разных копепод. Так, в 1962 г. каланипеда, имевшая в море среднюю биомассу в 4 раза меньшую, чем биомасса акарции, дала продукцию всего в 1,4 раза меньше, чем *A. clausi*. В другие годы наблюдалось аналогичное несоответствие. Это, по-видимому, объясняется, во-первых, различным темпом роста этих двух видов, а во-вторых, недоучетом количества каланипеды в связи с ее способностью скапливаться у дна. Об этом свидетельствуют данные о наибольшей встречаемости в кишечниках личинок хамсы науплиусов каланипеды, хотя количество последних в пробах зоопланктона было незначительным. Здесь, по-видимому, сказывается и степень доступности корма, обусловленная характером движения рачков. По типу добывания пищи Т. С. Петипа (1967) относит *A. clausi* к хватателям, которые активно ловят свою добычу. Основным типом движения этого рачка являются частые мелкие и резкие большие скачки. *C. aquae-dulcis*, по мнению А. Ф. Гунько и А. Я. Алдакимовой (1963), относится к пассивным фильтраторам пастбищного типа, для которых преимущественный способ перемещения при захвате пищи — плавное скольжение (Петипа, 1964). Естественно, что рачки, передвигающиеся скачками со скоростью от 0,05 до 2,5 см/с, менее доступны, чем двигающиеся со скоростью 0,08—0,1 см/с.

#### Выводы

Процессы продуцирования у трех наиболее массовых видов копепод Азовского моря (*Acartia clausi*, *Centropages kroyeri* и *Calanipeda aquae-dulcis*) протекают с различной интенсивностью. Наибольшая средняя суточная продукция наблюдается у теплолюбивой формы *C. kroyeri* (8—9% от средней биомассы в собственно море и 13—17% в Таганрог-

ском заливе). В связи с круглогодичным присутствием в планктоне и уменьшением суточных приростов в осенне-зимний период средняя суточная продукция у *A. clausi* снижается до 4%, а у *C. aquae-dulcis* — до 7% биомассы.

По величине продукции копепод наиболее продуктивными были 1962 и 1963 гг. Низкую величину продукции в 1964 г. как в собственно море, так и в Таганрогском заливе предопределили неблагоприятные гидрометеорологические условия.

Наиболее высокий темп продуцирования зоопланктона наблюдается в Таганрогском заливе: на 1 м<sup>3</sup> здесь продуцируется в 3—4 раза больше копепод, чем в собственно море.

Основу продукции рачкового планктона в Таганрогском заливе образует *C. aquae-dulcis* (95—98%), в море — *A. clausi* (47—61%).

P/V коэффициенты рассматриваемых видов копепод сильно колеблются по годам: в Азовском море — от 17,3 до 22,7 (в среднем 19,5), в Таганрогском заливе — от 21,2 до 30,6 (в среднем 26).

#### Список использованной литературы

- Алдакимова А. Я. Фитопланктон Азовского моря в 1964 г. Аннотации работ АзНИИРХа. Ростов-Дон, 1966.
- Боква Е. Н. Условия откорма молоди рыб в восточной части Таганрогского залива. — «Вопросы ихтиологии». 1959, вып. 12.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — «Научные труды Белорусского государственного университета». Минск, 1956.
- Гарбер В. И. Наблюдения за развитием и размножением *Calanipeda aquae-dulcis* Krüsch. (Copepoda Calanoida). — «Труды Карадагской биологической станции». 1951, вып. 11.
- Гресе В. Н., Балдина Э. П. Динамика популяций и годовая продукция *Acartia clausi* Giesbr. и *Centropages kroyeri* Giesbr. в неретической зоне Черного моря. — «Труды Севастопольской биологической станции». 1964, т. XVII.
- Гулько А. Ф., Алдакимова А. Я. Материалы о питании *Calanipeda aquae-dulcis* (Crustacea, Calanoida) в Азовском море. — «Труды АзНИИРХа», 1963, вып. VI.
- Давко В. Г. Органическое вещество в водах южных морей СССР. М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Долгопольская М. А., Паули В. Л. Планктон Азовского моря. — «Труды Севастопольской биологической станции», 1964, т. XV.
- Жарневич А. Ф. Изменение продуктивности Азовского моря в условиях зарегулированного стока рек. Современное состояние Азовского моря. — «Гидробиологический журнал». 1965, т. I, вып. 2.
- Константинов А. С. К методике определения продукции кормовых для рыб животных. Научные доклады высшей школы. Биологические науки. Вып. 4, 1960.
- Куделина Е. Н. Влияние температуры на размножение, развитие и плодовитость *Calanipeda aquae-dulcis*. Труды Каспийского бассейнового филиала ВНИРО. Т. XI, 1950.
- Куделина Е. Н. Зоопланктон Азовского моря и причины изменений его видового и количественного состава. Сборник аннотаций работ АзНИИРХ, Ростов-Дон, 1964.
- Макарова Г. Д. Гидрохимический режим Азовского моря и Таганрогского залива в 1964 г. Аннотации работ АзНИИРХ, Ростов-Дон, 1966.
- Маловицкая Л. М. и Журавлева С. Д. Состояние зоопланктона и закономерности его изменения в Азовском море в 1962 г. Сборник аннотаций АзНИИРХ. Ростов-Дон, 1964.
- Маловицкая Л. М. Динамика популяций основных представителей зоопланктона Азовского моря. Сб. «Биология и распределение планктона южных морей». М., «Наука», 1967.
- Медников Б. М. О продолжительности метаморфоза веслоногих рачков (Calanoida) и определении продукции видов с растянутым периодом размножения. — «Океанология». 1962, т. II, вып. 5.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Численность и биомасса фитопланктона в Черном море. — «ДАН СССР». 1950, т. 73, № 4.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М. «Высшая школа», 1961.
- Окул А. В. Питание и пища планктоноядных рыб Азовского моря. — «Труды АзчерНИРО». 1940, вып. 12, ч. 2.
- Петина Т. С. О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней. — В сб.: «Структура и динамика водных сообществ и популяций». «Наукова думка», 1967.

- Печень Г. А., Шушкина Э. А. Продукция планктонных ракообразных в озерах разного типа.— «Труды X научной конференции по внутренним водоемам Прибалтики», Минск, 1964.
- Печень Г. А., Продукция ветвистоусых ракообразных озерного зоопланктона.— «Гидробиологический журнал». 1965, т. I, № 4.
- Пицык Г. К. О количественном развитии и горизонтальном распределении фитопланктона в Черном море.— «Труды АзчерНИРО». 1950, т. 14.
- Пицык Г. К. О количестве и распределении фитопланктона в Черном море.— «Труды ВНИРО». 1954, т. XXVIII.
- Спичак М. К. Характеристика гидрологического режима Азовского моря в 1964 г. Аннотации работ, выполненных АзНИИРХом в 1964 г., 1966.
- Шпет Г. И. К сравнительной продуктивности водных (и других) животных.— «Журнал общей биологии». 1965, т. XXVI, вып. 2.
- Шушкина Э. А. Размножение и развитие планктонных циклопов при различных условиях питания.— «Труды X научной конференции по внутренним водоемам Прибалтики». Минск, 1964.
- Чаянова Л. А. Размножение и развитие пелагических Copepoda Черного моря.— «Труды Карадагской биологической станции». 1950, вып. 10.
- Яблонская Е. А. Кормовая база, питание рыб и прогноз их изменений.— «Труды ВНИРО». 1955, т. XXXI, вып. 1.
- Digby P. S. The biology of the small planktonic copepods of Plymouth. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1950, vol. XXIX, N 2.
- Marshall S. M., Orr A. P. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). 1955.

#### SUMMARY

Findings of the in situ and in vitro observations (1962—1964) were used for calculating by the Greze method the production of the three most abundant species of copepods from the Sea of Azov. The mean daily production of the thermophilic *Centropages kroyeri* was found to constitute 8—9% of the mean standing crop. The corresponding data for forms developing in the plankton all the year round decrease up to 4% for *Acartia clausi*, and to 7% for *Calanipeda acquae dulcis*.

The copepod production in the Bay of Taganrog is 3—4 times as high as in the open sea. The P/B coefficients of the copepods studied varied by years from 17.3 to 22.7 (19.5, at an average) in the Sea of Azov, and from 21.2 to 30.6 (26, at an average) in the Bay of Taganrog. It follows from the production values that the years of 1962—1963 were most productive.