

RESULTS OF THE TWENTY-YEAR-LONG STUDY OF RESPIRATION AND LOCOMOTION IN THE BLACK SEA PLANKTONIC ORGANISMS

Summary

Twenty years of the study eventuated in a new methodology for estimating energy metabolism of planktonic organisms. Original techniques have been suggested. The modes of motion were described. The rate and acceleration, hydrodynamic characteristics and the work in swimming have been estimated. Examination of the respiration dynamics disclosed the types of adaptation which developed depending on space, density of settlement in respirometer, availability of hydrogen sulfide and chemical elements. Transitional processes of respiration were found to be nonspecific that makes them applicable for testing the physiological state of the organisms prior to and after the experiment. Daily changes of specific rates of oxygen uptake were calculated. The equations to standardize data of respiration rates obtained were proposed as based on the parameters of weight. Trends of current ecological investigation of the Black Sea have been outlined.

УДК 595.34 : 591 (262.5)

Л. И. САЖИНА

ИЗУЧЕНИЕ РОСТА И РАЗМНОЖЕНИЯ ПЕЛАГИЧЕСКИХ КОПЕПОД ЧЕРНОГО МОРЯ В ИНБЮМ НАН УКРАИНЫ

В статье обобщены исследования по росту и размножению пелагических черноморских копепод, выполненные в ИнБЮМ НАН Украины за последние 30 лет. Перечислены методы определения вторичной продукции по суточным удельным приростам массовых видов, рассчитанных теоретическим способом, позднее — по экспериментальным наблюдениям. Показано изменение удельных соматических приростов копепод в зависимости от возраста, типа питания и трофического состояния среды обитания. Перечислены особенности размножения копепод и представлена оригинальная трактовка изменения генеративной продукции. Указаны пределы колебаний величин суммарного прироста, коэффициентов P/V и K_2 у отдельных видов и видовых популяций. Затронута проблема покоящихся яиц как резерва популяций. Поднят вопрос о необходимости идентифицирования личиночных (науплиальных) стадий при определении показателей видовых популяций.

При изучении продуктивных процессов, происходящих в тех или иных экосистемах, в центре внимания исследователей оказалась удельная продукция (коэффициент P/V), основанная на скорости роста. Поэтому дальнейшее решение проблемы заставило уделить вопросам роста гидробионтов большое внимание. К настоящему времени имеется немало теоретических исследований и обобщений по росту различных систематических групп животных [9, 12, 13], но довольно немногочисленные сведения по росту пелагических копепод.

Копеподы — веслоногие ракообразные, являются основной группой планктонного звена и играют большую роль в продукционных экосистемных взаимоотношениях. Черноморские виды, как правило, полициклические и в природных популяциях преобладают личиночные стадии, идентификация которых крайне затруднена из-за сложного метаморфоза. Продукция видовой популяции представляет собой сумму приростов всех входящих в ее состав особей (соматическая часть) и прироста за счет размножения (генеративная часть).

Особи разного возраста разных видов обладают различной скоростью роста. Поэтому изучение продукции у видовых популяций основано на

© Л. И. Сажина, 1996.

установлении закономерных изменений роста и размножения экологически отличающихся видов и количественном учете возрастного состава популяций с необходимой идентификацией личинок и их размерно—весовых параметров. Удельная скорость роста (C_w) является мерилем состояния организма, показателем нарастания органического вещества. Как правило, удельная скорость снижается в ходе роста организма, т.к. она зависит от отношения конечной массы (или длины) к начальному значению и находится в обратной зависимости от времени развития [10].

Обычно среднюю удельную скорость роста массы тела (C_w) рассчитывают по формуле

$$C_w = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

где W_1 и W_2 — сырая масса (мг) в начале и в конце периода роста за время t_1 и t_2 (сут.) [12].

Продукция, рост и размножение копепод. В 60-е годы произошел значительный прогресс в разработке методики определения вторичной продукции у планктонных организмов с непрерывным или длительным периодом размножения и сложной структурой популяции. В лаборатории зоопланктона ИнБЮМ была сделана первая попытка рассчитать продукцию неретических копепод Черного моря — *Acartia clausi* и *Centropages kroyeri*, у которых к тому времени были описаны морфологические особенности личиночных стадий и продолжительность развития [20, 21, 22, 33]. В основу метода были положены данные о скорости роста, определенные графическим методом по изменению размерного состава популяции в море, и количестве разноразмерных особей в составе популяции [2]. Этот метод расчета был описан позднее [3].

Среднесуточные приросты массы у *A. clausi* и *C. kroyeri* (позднее переопределен как *C. ponticus*) различались более чем вдвое, и на единицу биомассы у стенотермного теплолюбивого *C. kroyeri* за лето нарастало в сутки около 0,08 по сравнению с 0,035 за год у эвритермной *A. clausi* (таблица). С использованием этого же метода были проанализированы многолетние (1960—1966 гг.) сборы зоопланктона, выполненные в 10—мильной зоне у Севастополя, и определены удельные и абсолютные величины продукции 6 видов копепод: *Calanus helgolandicus*, *A. clausi*, *Pseudocalanus elongatus*, *Paracalanus parvus*, *Oithona minuta* (переопределена позднее как *O. nana*) и *Oithona similis*. Среднегодовой суточный P/V—коэффициент составил 0,09 с колебаниями от 0,04—0,16 в зависимости от вида копепод и сезона наблюдений. Общая продукция копепод в разные года колебалась от 1 до 2 г · м⁻² сырой массы, из которой больше половины образовали один холодолюбивый *P. elongatus* и эвритермная *O. minuta* [4, 6].

В это же время, используя морфологические данные [21, 22] и продолжительность развития возрастных стадий [33], Т. С. Петипа определила суточный прирост каждой стадии развития, потребление кислорода и рацион у двух экологически различающихся видов: батипланктонного *C. helgolandicus* и эпипланктонной *A. clausi* [16, 17]. Ею было отмечено, что среднесуточный прирост возрастал от науплиусов к копеподитам, а затем по мере роста и развития вначале медленно (II-III копеподитные стадии), а затем резко падал. Коэффициент использования энергии на рост (K_2) имел тот же характер изменений. Позднее, выделив у этих видов жизненные формы, Т. С. Петипа показала экологическую неоднородность науплиального и копеподитного периодов и, как следствие этого, неравномерность изменения прироста и K_2 [18, 19]. Причем, хотя у *C. helgolandicus* копеподитам соответствовал больший среднесуточный прирост, чем у *A. clausi*, однако преобладание у второй быстрорастущих науплиусов привело к увеличению у *A. clausi* P/V—коэффициента по сравнению с *C. helgolandicus*, хотя популяция последнего почти вдвое эффективнее использует пищу (см. табл.). Используя опыт расчета среднесуточных приростов графическим методом и многочисленные

Таблица. Основные показатели роста копепоид

Виды	Температура °С или период наблюдения	Суточный удельный прирост			Популяционный Р/В-коэф.			Коэффициент использования пищи на рост (К ₂)				Автор, год
		наупл. стадии	копеподитн стадия	весь цикл развития	средне- суточный	годовой	средне- годовой	наупл. стадия	копеподитная стадия	весь цикл развития	средне- годовой	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Calanucht helgolandicus</i>	7—16	0,06	0,21—0,22	0,06	0,22	—	—	0,37	0,34	0,4	—	Петипа, [16, 18]
	год	—	—	—	—	0,04—0,08	—	—	—	—	—	Грезе, [5]
	18	0,29	0,19	0,23	—	—	—	—	—	—	—	Сажина [28,31]
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	год	—	—	—	—	0,12—0,15	0,16	—	—	—	0,38	Грезе [4, 5, 6]
	10	0,20	0,15	0,17	—	—	—	—	—	—	—	Грезе и др [2, 4, 5, 6, 7, 8, 31]
<i>Paracalanus parvus</i>	год	—	—	—	—	0,03—0,11	0,06	—	—	—	10	Грезе [4, 5, 6]
	15	0,40	0,11	0,11	0,22	—	—	—	—	—	—	Сажина [28, 29, 30, 31]
<i>Centropages ponticus</i>	лето	—	—	—	—	0,07—0,08	0,19	—	—	—	0,10	Грезе и др.[2, 6, 7]
	22	0,51	0,21	0,33	—	—	—	—	—	—	—	Сажина, [28, 31]
<i>Labidocera brunescens</i>	21	0,44	0,24	0,32	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	0,39	0,22	0,29	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	0,31	0,29	0,13	—	—	—	—	—	—	—	Петипа [17, 18, 19]
<i>Acartia clausi</i>	17—25	0,20	0,08	0,20	0,15	—	—	0,14	0,19	0,25	—	Грезе и др. [2, 3, 4, 5, 6, 7]
	год	—	—	—	—	0,03—0,04	0,08	—	—	—	0,18	Сажина [28, 31]
	10	0,39	0,18	0,26	—	—	—	—	—	—	—	—
	22	0,63	0,47	0,38	—	—	—	—	—	—	—	—
	22	0,72	0,64	0,52	—	—	—	—	—	0,62	—	Сажина [32]
<i>Oithona nana</i>	год	—	—	—	—	0,05—0,13	0,08	—	—	—	—	Грезе и др. [4, 5, 6]
	13	0,24	0,13	0,19	—	—	—	—	—	—	—	Грезе и др. [5, 6]
<i>Oithona similis</i>	год	—	—	—	—	0,05—0,09	0,10	—	—	—	—	Грезе и др. [2, 4, 6]
	10	0,29	0,12	0,21	—	—	—	—	—	—	—	Сажина [28, 31]
<i>Copepoda</i>	год	—	—	—	—	0,004—0,08	—	—	—	—	—	Грезе, Балдина [2]
	—	—	—	—	0,07—0,2	0,07—0,22	—	—	—	—	—	Занка [10]
	год	—	—	—	—	0,09	—	—	—	—	0,2—0,4	Грезе [4, 7]
10—25	0,19—0,66	0,11—0,25	0,17—0,32	0,05—0,2	—	—	—	—	—	0,2—0,6	Сажина, [31]	

сборы зоопланктона, В. Н. Грезе попытался переоценить продукцию кормового зоопланктона. Итог показал, что при средней биомассе ракообразных (6 видов *Copepoda* и *Penilia avirostris*) в верхнем 100-метровом слое Черного моря $6,1 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, годовая продукция составила $215,6 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Были рассчитаны суточные P/V -коэффициенты для популяций отдельных видов. У копепоид он оставался без изменений осенью, зимой и весной (0,08), поднимаясь летом (0,11) [5].

Признавая необходимость усовершенствования методики продукционных исследований, В. Н. Грезе вводит в расчетные данные сведения по росту и размножению черноморских копепоид, полученные в эксперименте Л. А. Чапановой [33] и Л. И. Сажиной [23, 28, 29]. Это позволило уточнить ранее полученные продукционные показатели, установить величины коэффициентов использования усвоенной пищи на рост в разные сезоны года и на разных стадиях онтогенеза. Было показано, что K_2 повышается в холодный период года и снижается летом. В онтогенезе K_2 достигает максимума на копепоидитных стадиях и значительно понижается у науплиусов и взрослых особей. В среднем для популяций у изученных видов: *P. elongatus*, *A. clausi*, *P. parvus* и *C. ponticus* K_2 не превышал 0,2, исключая *P. elongatus* (0,38). При этом у мелких видов, с массой менее 0,005 мг величина K_2 в летний сезон составляла 0,10—0,15, а у крупных копепоид, с массой тела до 0,01 мг, может подниматься до 0,4 [7]. Обобщая имеющиеся данные по суточной удельной продукции видовых популяций гидробионтов, В. Е. Заика, суммируя данные Т. С. Петипа и В. Н. Грезе для черноморских видов копепоид, привел пределы колебаний от 0,07 до 0,22 [10]. Распространение методов расчета продукции по величинам суточных приростов, полученных на основе кривых индивидуального роста, заставило уделить проблеме роста черноморских видов большее внимание. В ИнБИОМ были изучены жизненные циклы 10 массовых видов пелагических копепоид Черного моря: *C. helgolandicus*, *P. parvus*, *P. elongatus*, *C. ponticus*, *Pontella mediterranea*, *Labidocera brunescens*, *Anomalocera patersoni*, *A. clausi*, *O. nana* и *O. similis* [25, 28]. Продолжительность полного цикла развития копепоид колебалась от 7 до 30 суток и находилась в обратной зависимости от температуры. Кроме температуры на продолжительность развития оказывало влияние общее продукционное состояние района обитания популяций. Так, у *A. clausi* цикл развития одной генерации весной 1979 года заканчивался в течении одной недели, хотя при аналогичных концентрациях пищи и температуре осенью этого же года в том же районе — за 30 суток [31].

На графиках линейного масштаба кривые роста имеют S-образный изгиб после VI науплиальных стадий. В логарифмическом масштабе они представляют прямые линии с различными углами наклона к оси абсцисс у науплиального и копепоидитного периодов [31].

Полученные в эксперименте данные по росту копепоид позволили уточнить расчетные. Математический анализ кривых роста облегчил описание изменения удельных скоростей прироста и дал возможность полученные теоретические величины сравнить с экспериментальными. В пределах отряда *Copepoda* среднесуточные удельные соматические приросты колебались от 0,02 до 0,62 и явились хорошими показателями сравнения скорости роста у видов разных экологических групп. Самый низкий был отмечен у хищников *O. similis* и самый высокий у эврифага *A. clausi*. Анализ данных для всех черноморских видов показал, что имеется значительное повышение удельной скорости роста в начале науплиального и копепоидитного этапов. К концу каждого из этапов наблюдается снижение прироста.

Таким образом, изменение удельных соматических приростов имеет четкую закономерность: снижение к концу каждого из этапов, так же как в целом за онтогенез, от фитофагов к хищникам, обитающих в богатых водах (0,62; 0,23; 0,18), и этих же групп из бедных олиготрофных вод (0,18; 0,08; 0,02).

Статистическая обработка данных для отряда в целом позволила получить экспоненциальные зависимости роста с разными показателями скорости роста

на каждом из этапов: для науплиусов $C_W = 0,018 \cdot e^{0,21}$, для копепоидов $C_W = 1,47 \cdot e^{0,05}$.

Сопоставление удельных соматических приростов с популяционными Р/В-коэффициентами показало их идентичность. Коэффициент использования ассимилированной пищи на рост варьирует от 0,2 до 0,6. Отмечено уменьшение K_2 в теплый период года и возрастание осенью и зимой. Кроме того K_2 может достигать более высоких значений у "молодых" популяций.

Таким образом, экспериментальные исследования роста черноморских копепоид позволили уточнить пределы колебаний некоторых продукционных показателей (см. табл.). Рассчитанные на основе графического метода популяционные Р/В-коэффициенты оказались явно заниженными по сравнению с таковыми, определенными по удельному приросту.

Одной из основных задач изучения продуктивности является способность организма воспроизводить потомство, т.е. размножаться. О скорости размножения можно судить по таким показателям как величина кладки (число яиц или их масса за один вымет), интервалы вымета, плодовитость (число яиц или их масса, выметанное самкой за сутки) и длительность репродуктивной активности самки, а также число размножающихся самок в популяции. Размножение черноморских копепоид почти не изучено. Имеющиеся сведения по плодовитости рассчитаны по полевым планктонным сборам и отличаются неточностью [4]. Поэтому, в дальнейшем этому вопросу было уделено должное внимание [25, 29, 31]. Из 10 изученных черноморских видов 7 откладывают яйца в воду и только 3 вынашивают яйцевые мешки. Размеры и масса яиц в зависимости от видовой принадлежности значительно отличались. Различие в размерах достигало 4—5 раз (0,04—0,22 мм), в массе — 50 раз (0,05—2,60 мкг).

Величины кладок копепоид колебались от 10 до 110 яиц · кладку⁻¹. Периодичность вымета яиц варьировала от 0,5 до 5—6 суток. Отсюда плодовитость или скорость размножения составляла от 3 до 40 яиц · самку⁻¹ · сутки⁻¹. Максимальные показатели были у стенотермных теплолюбивых видов *S. ponticus* (0,07) и *P. parvus* (0,10), выметывающих яйца в воду. У видов, вынашивающих яйцевые мешки, генеративный прирост мал: *O. nana* (0,01—0,02).

Абсолютный суточный генеративный прирост (P_g , мкг · самку⁻¹ · сутки⁻¹) в пределах отряда изменялся почти на 3 порядка (от 0,3 до 36,0). Минимальные показатели принадлежали мелким хищникам, вынашивающим яйцевые мешки, максимальные — фитофагам, выметывающим яйца в воду. Генеративный прирост связан с массой самки степенной зависимостью: $P_g = 31,248 \cdot W^{0,77}$

Удельные генеративные приросты в пределах отряда не связаны определенной зависимостью с длиной или массой самки, а зависят от экологического типа размножения [31]. Продолжительность жизни самок черноморских видов колебалась от 2 до 2,5 месяцев [25]. Период активной репродуктивности составлял 1,5—2 месяца. Число размножающихся самок в высокопродуктивных районах (25—37%) снижается в бедных водах (3—5%). Величина генеративной популяционной продукции зависит от типа стратегии размножения: высокая у фитофагов и эврифагов, выметывающих яйца в воду (0,6—0,9 мг · м⁻³), она снижается у хищников, вынашивающих яйцевые мешки (0,04—0,05 мг · м⁻³).

Суммарная величина суточных удельных приростов (соматический плюс генеративный), довольно высокая у фитофагов и эврифагов в высокопродуктивных районах (70 % от массы самки), снижается по мере уменьшения трофности вод и перехода к типу размножения, присущему хищникам (19%).

Покоящиеся яйца. В связи с размножением копепоид нельзя не остановиться на проблеме покоящихся яиц. У четырех черноморских стенотермных теплолюбивых видов была обнаружена способность наряду с летними (субитанными) откладывать покоящиеся (латентные) яйца, способные переносить неблагоприятные условия в состоянии диапаузы [24]. Далее эта тема на Черном море не разрабатывалась, но она была активно подхвачена

учеными Японии и США. Десять лет спустя в лабораторных условиях покоящиеся яйца были получены у нескольких эвритермных видов [36]. К настоящему моменту у 17 видов определена способность образовывать подобные яйца.

Плотная оболочка с высокой резистентностью помогает сохранить в течение длительного времени жизнедеятельность яиц при крайне неблагоприятных условиях. Изменение условий может вызвать вылупление науплиусов из таких яиц.

Образование их связано с внутренними популяционными ритмами, вызванными изменениями температуры, солености, кислородного и светового режимов. Происходит постепенное увеличение покоящихся яиц в кладках и вытеснение ими обычных летних. Как правило, на пополнение природных популяций расходуется 10—20% генетического запаса, а оставшаяся часть в виде резерва популяции концентрируется в верхних 5—10-см слоях грунта. Численность их может достигать $3-4 \cdot 10^6$ [37].

Обилие покоящихся яиц в том или ином регионе может явиться показателем экологического состояния биоты. Кроме того, при разработке методов культивирования, покоящиеся яйца помогут решить проблему живых кормов. Известно, что в природе большинство морских рыб питаются мелкоразмерными (0,07—0,15 мм) науплиусами копепод [8]. Кратковременность пребывания науплиусов в этой размерной группе (от нескольких часов до полусуток) затрудняет их отлов из природной среды или культуры данного вида в достаточном количестве для кормления личинок. Разработка методик отбора покоящихся яиц из природных скоплений, длительного хранения их и одновременного вылупления науплиусов облегчит решение вопроса кормов.

Идентификация личиночных стадий. Следует также коснуться вопроса определения личинок копепод. До 70-х годов текущего столетия изучение морфологических особенностей личиночных стадий веслоногих ракообразных Черного моря носило эпизодический характер и касалось копеподитных стадий, морфологически сходных со взрослыми особями [20, 33]. Полный цикл развития с описанием науплиальных стадий был выполнен только для обитателя распресненных вод *Calanipeda aquae-dulcis* [1]. Позднее, после разработки методики длительного содержания в лабораторных условиях пелагических *Copepoda* [23] были выведены и описаны морфометрические особенности науплиусов 10 массовых видов [26] и копеподитов некоторых видов [27]. Составленные определительные таблицы позволяли позднее идентифицировать личинок на любом таксономическом ранге от семейства до вида [30]. В мировой литературе очень мало обобщающих сведений о морфологии, экологии, классификации и специфике науплиусов копепод. Как правило, они касаются отдельных зон и локальных регионов [35, 39, 38].

В пелагических структурных исследованиях Черного моря видовую принадлежность науплиусов, как правило, не учитывают, хотя во многих работах отмечен большой вклад этих стадий в численность и биомассу планктонного сообщества [14, 11]. Кроме того не учитывается обилие яиц копепод, хотя по последним исследованиям их доля в общей численности копепод может составлять 30—80% [32].

Наиболее распространенные способы определения веса планктонных организмов — непосредственным взвешиванием, по таблицам [34], мало пригодны для мелкоразмерных личиночных стадий. Для них чаще используется геометрический метод, на основе которого составлены таблицы весов [15], используемые до настоящего времени.

Таким образом, разработанный в 60-х годах в ИнБЮМ метод расчета продукции планктонных копепод по скорости роста отдельных особей и возрастному составу популяций, стимулировал в последующие годы исследования по росту черноморских видов. Были изучены жизненные циклы 10 пелагических видов в экспериментальных условиях с применением оригинальной методики содержания. Это позволило, детализировав морфологические особенности науплиальных личинок, определить скорость

роста на каждой стадии с момента вылупления до превращения в половозрелую особь и установить изменение показателей от биотических и абиотических факторов.

Разработка принципиально нового методического подхода к определению плодовитости и природной скорости размножения вместе с данными по росту и дальнейшего изучения возрастного и полового состава популяций помогли количественно определить процессы роста и размножения на популяционном уровне.

Впервые обнаруженная способность некоторых черноморских видов копепод откладывать покоящиеся яйца расширила представления об адапционном потенциале популяций и раскрывает новые возможности использования копепод в качестве "живых кормов" в марикультурных хозяйствах.

1. *Гарбер Б. И.* Наблюдения за развитием и размножением *Calanipeda aquae-dulcis* Kritcz. (Copepoda, Calanida) // Тр. Карадаг. биол. станции. —1951. — Вып. 11. —С. 3—55.
2. *Грезе В. Н., Балдина Э. П.* Динамика популяций и годовая продукция *Acartia clausi* giesbr., *Centropages kroyeri* Giesbr. в неретической зоне Черного моря. / / Тр. Севастоп. биол. станции. —1964. —17. —С. 240—261.
3. *Грезе В. Н.* Графический метод расчета продукции: второй вариант. — В кн. Методы определения продукции водных животных. —Минск : Высшая школа, 1968. —С. 121—125.
4. *Грезе В. Н., Балдина Э. П., Билева О. К.* Продукция планктонных копепод в неретической зоне Черного моря // Океанология. —1968. —8, № 6. —С. 1066—1070.
5. *Грезе В. Н., Федорина А. И., Чмыр В. Д.* Продукция основных компонентов кормовой базы планктоноядных рыб Черного моря // Биология моря. — Киев, 1973. —Вып. 28. —С. 3—23.
6. *Грезе В. Н.* Продукция зоопланктона. —В кн. : Основы биологической продуктивности Черного моря. —Киев : Наук. думка, 1979. —С. 164—168.
7. *Грезе В. Н.* Использование пищи на рост и продукция в популяциях морских копепод // Биология моря. — Киев, 1983. —Вып. 2. —С. 20—25.
8. *Дехник Т. В., Дука Л. А., Калинина Э. М., Овен Л. С., Салехова Л. П., Синюкова В. И.* Размножение и экология массовых видов рыб черного моря на ранних стадиях онтогенеза. —Киев : Наук. думка, 1970. —211 с.
9. *Заика В. Е.* Удельная продукция водных беспозвоночных. —Киев : Наук. думка, 1972. —148 с.
10. *Заика В. Е.* Сравнительная продуктивность гидробионтов. —Киев : Наук. думка, 1983. —205 с.
11. *Ковалев А. В.* Структура зоопланктонных сообществ Атлантики и Средиземноморского бассейна. —Киев : Наук. думка, 1991. —141 с.
12. Методы определения продукции водных животных. Под ред. Г. Г. Винберга. — Минск : Высшая школа, 1968. —С. 248
13. *Миша М. В., Клевезаль Г. А.* Рост животных. —М. : Наука, 1978. —124 с.
14. *Островская Н. А., Морякова В. К.* Неравномерность распределения и изменчивость концентраций микрзоопланктона в летний период 1980г. — В кн. : Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря. М., 1989. —С. 323—340.
15. *Петипа Т. С.* О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря / / Тр. Севастоп. биол. станции. —1957. —9. —С. 39—57.
16. *Петипа Т. С.* Об энергетическом балансе у *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. —В кн. : Физиология морских животных. —Киев : Наука, 1966. —С. 69—81.
17. *Петипа Т. С.* Соотношение между приростом, энергетическим обменом и рационами у *Acartia clausi* Giesbr // Там же. —С. 82—91.
18. *Петипа Т. С.* Об эффективности использования энергии в пелагических экосистемах Черного моря. — В кн. : Структура и динамика водных сообществ и популяций. —Киев : Наук. думка, 1967. —С. 44—65.
19. *Петипа Т. С.* О жизненных формах пелагических копепод и вопрос о структуре трофических уровней. Там же. —С. 108—119.
20. *Потемкина Д. А.* Возрастные стадии некоторых Copepoda Черного моря // Зоол. журн. —1940. —19, № 1. —С. 119—125.
21. *Сажина Л. И.* Развитие черноморских Copepoda I. Науплиальные стадии *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages kroyeri* Giesbr., *Oithona minuta* Kritcz. // Тр. Севастоп. биол. станции. —1960. —13. —С. 49—67.
22. *Сажина Л. И.* Развитие черноморских Copepoda. II. Науплиальные стадии *Calanus helgolandicus* (Claus) // Тр. Севастоп. биол. станции. —1961. —14. —С. 102—108.

23. Сажина Л. И. Об индивидуальной плодовитости и продолжительности развития некоторых массовых пелагических Copepoda Черного моря // Гидробиол. журн. —1968. —4, № 3. —С. 63—72.
24. Сажина Л. И. О зимующих яйцах морских Copepoda // Зоол. журн. —1968. —47, № 10. —С. 1554—1556.
25. Сажина Л. И. Развитие и размножение массовых пелагических Copepoda Черного моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. —Севастополь, 1969. —27 с.
26. Сажина Л. И. О зимующих личинки массовых пелагических Copepoda Черного моря. — В кн. : Определитель фауны Черного и Азовского морей. —Киев : Наукова думка, 1969. —2. —С. 152—162.
27. Сажина Л. И. Развитие черноморских Copepoda IV. Копеподитные стадии Acartia clausi Giesbr., Centropages ponticus Karavajev, Oithona minuta Kritcz. // Биология моря. —Киев, 1969. —Вып. 17. —С. 94—143.
28. Сажина Л. И. Рост массовых копепоид Черного моря в лабораторных условиях // Биология моря. —Киев. —1973. —Вып. 28. —С. 41—50.
29. Сажина Л. И. Темп размножения пелагических Copepoda Черного и Средиземного морей. —В кн. : Биологическая продуктивность южных морей. —Киев : Наук. думка, 1974. —С. 175—182.
30. Сажина Л. И. Науплиусы массовых видов пелагических копепоид Мирового океана. —Киев : Наук. думка, 1985. — С. 238
31. Сажина Л. И. Размножение, рост и продукция морских веслоногих ракообразных. —Киев : Наук. думка, 1987. —156с.
32. Сажина Л. И. Видовой состав, распределение и оценка скорости размножения рачкового микрозоопланктона в связи с динамикой вод. — В кн. : Механизмы образования скоплений и функционирования планктона в экосистемах Индийского океана. —Киев : Наук. думка, 1993. —(в печати).
33. Чаянова Л. И. Размножение и развитие пелагических Copepoda Черного моря // Тр. Карадаг. биол. станции. —1950. —Вып. 10. —С. 78—105.
34. Численко Л. Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. —Л. : Наука, 1968. —105 с.
35. Bjornberg T. K. S. Developmental stages of some tropical and subtropical planktonic marine copepods // Stud. Fauna Curacao a. of Caribb. Isl. —1972. —40. —P. 132—185.
36. Grice G. D., Marcus N. H. Dormant eggs of marine copepods // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. Aberdeen. — 1981. —19. —P. 125—140.
37. Hiroto R., Uno S. Seasonal abundance of the pelagic eggs of Copepoda in the vicinity of Amakusa // Autsu Mar. Biol. Stat. Kumanoto Univer. Collect. Repr. —1978. —6. —P. 77—84.
38. Li Song, Fang Jinchuan. Larval stages of marine planktonic copepods of China.—Beijing : China Ocean. Pres., —1990. —140 p.
39. Koga F. Morphology, ecology, classification and specialization of copepods nauplius // Bull. Nansei. Reg. Fish. Res. Lab. —1984, —№ 16. —P. 95—229.

Получено 2.12.92

L. I. SAZHINA

THE STUDY OF GROWTH AND REPRODUCTION OF PELAGIC COPEPODS IN THE BLACK SEA

Summary

The paper gives the results obtained about growth and reproduction of Black Sea pelagic copepods for the recent 30 years. Methods of secondary production determination according to daily growth of mass species which have been calculated empirically and then proved in experiments. Changes of specific somatic growth depended on the age and feeding pattern of copepods and trophic status of the environment are shown. The characteristics of reproduction and an original interpretation of changes occurring in the generative production are given. The ranges of variations in total growth, P/B and K_2 coefficients obtained for individual species are offered. The problem of latent (resting) eggs as population reserve is considered. The need to identify larval (nauplii) stages while assessing production characteristics is discussed.