

## СМЕНА ПОКОЛЕНИЙ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ВОЗРАСТНЫХ СТАДИЙ *CALANUS FINMARCHICUS* БАРЕНЦОВА МОРЕЯ

В. А. Яшнов

В биомассе планктона северных морей доминирующее значение принадлежит *Calanus finmarchicus* (1). Несомненно, что в жизни моря этот вид играет существенную роль. Можно без преувеличения сказать, что между продуцентами и другими организмами моря одним из главнейших связующих звеньев является *Calanus finmarchicus*. Не случайно, что именно этот вид служит излюбленным объектом для разнообразных исследований.

Доминирующее положение *Calanus finmarchicus* в планктоне северных морей позволяет распространять полученные в отношении него данные с известной степенью вероятности на весь комплекс зоопланктона. Все это заставляет нас рассмотреть подробно некоторые особенности распространения этого вида в районе наших исследований.

Остановимся сначала на смене поколений у изучаемого нами вида. Как известно, кроме яиц и ряда науплиальных стадий, в цикле развития *Сорерода* имеются шесть копеподитных стадий. Науплиальные стадии, быстро переходящие одна в другую, нами не изучались по отдельности, на определение же отдельных копеподитных стадий, наоборот, было обращено самое большое внимание. Распределение по сезонам всех возрастных стадий *Calanus finmarchicus* изображено на приводимых графиках (рис. 1—5), построенных по принципу круговых диаграмм. При таком построении высота ординаты равна радиусу круга, площадь которого эквивалентна количеству экземпляров; за единицу площади принят 1 мм<sup>2</sup>, соответствующий одному экземпляру.

Наше рассмотрение мы начинаем с весенних месяцев. В материале июньского рейса, продолжавшегося по Кольскому меридиану с 4 по 10 июня (рис. 1а), а по восточному меридиану — с 12 по 16 июня (рис. 1б), мы находим в очень больших количествах как вторую, так в особенности третью стадию развития. Что же касается первой стадии, а также науплиальных стадий и яиц, то их количество было во много раз меньше. К сожалению, наши материалы не захватывают ранних весенних месяцев, и мы лишены возможности точно указать время начала размножения *Calanus finmarchicus* в Баренцовом море; однако надо думать, что оно в 1930 г. падало на первую половину мая, так как в материале, собранном в конце марта и начале апреля, мы находим лишь предвестников наступающего размножения в виде большого количества самцов.

По причине, указанной ниже, мы должны будем рассматривать на наших разрезах отдельно население самых северных станций и всех остальных, расположенных южнее. Граница между указанными областями проходит, в зависимости от времени года, около 74°30'—75°N. Как из-



вестно, эта граница отделяет южную часть Баренцова моря, находящуюся под сильнейшим воздействием вод Нордкапского течения, от более северных пространств, отличающихся от первой не только по своему гидрологическому режиму, но и по составу соответствующего им планктона.

Остановим наше внимание прежде всего на южной части. В начале июня под одним квадратным метром поверхности моря в среднем из всех станций этого района имелось первой стадии 11 700 экз., второй стадии — 68 300 экз., третьей стадии — 85 800 экз. и четвертой стадии — 38 400 экз., а всего свыше 200 000 экз. (табл. 1). Последняя цифра является макси-

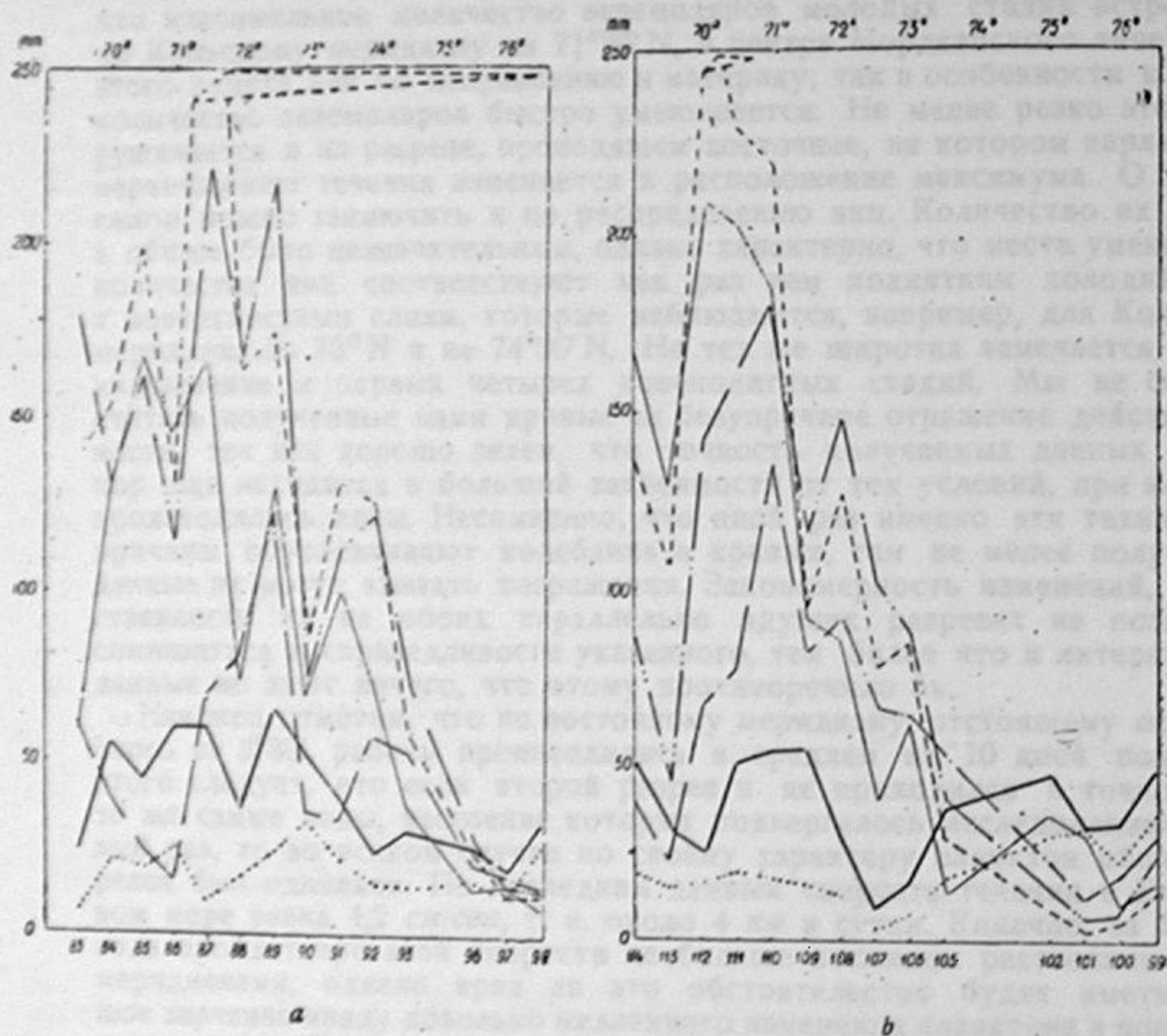


Рис. 1. Распределение возрастных стадий *Calanus finmarchicus* под 1 м² поверхности моря в первой половине июня: а — по Кольскому меридиану; б — по меридиану 37° О. Обозначения: I стадия — ····; II стадия — ·—·—; III стадия — — — —; IV стадия — — — —; V стадия — — — —; ♀ + ♂ ····.

Fig. 1. Distribution of stages of *Calanus finmarchicus* under 1 m² of the sea surface in the first half of June: а — along the Kola meridian; б — along 37° E meridian. Symbols: 1st stage — ····; 2nd stage — ·—·—; 3rd stage — — — —; 4th stage — — — —; 5th stage — — — —; ♀ + ♂ ····.

мальной из всех полученных нами для южной части Баренцова моря. Если мы определим теперь для зимнего времени года в том же самом районе соответствующие количества взрослых стадий, могущих дать новое поколение, то получим, что под одним квадратным метром поверхности моря имелось четвертой стадии 1200 экз., пятой стадии — 2500 экз. и зрелых самок — 3800 экз., а всего — 7500 экз. Принимая во внимание, что убыль на



Таблица 1

Table 1

Количество экземпляров различных возрастных стадий развития *Calanus finmarchicus* под 1 м<sup>2</sup> поверхности моря в среднем из всех станций: 1) южнее 74°30'—75°N, 2) севернее 74°30'—75°N и 3) для всего разреза в целом.

Quantity of different stages of *Calanus finmarchicus* under 1 m<sup>2</sup> of the sea surface. Average for all stations: 1) southward 74°30'—75°N, 2) northward 74°30'—75°N, 3) for the section in its whole.

Стадия развития Stage in development	Первая половина июня First half of June			Конец июня — начало июля End of June — beginning of July			Первая половина августа First half of August			Конец декабря End of December			Конец марта — начало апреля End of March — beginning of April		
	Южнее 75° N Southward 75° N	Севернее 75° N Northward 75° N	Для всего разреза For the whole section	Южнее 75° N Southward 75° N	Севернее 75° N Northward 75° N	Для всего разреза For the whole section	Южнее 75° N Southward 75° N	Севернее 75° N Northward 75° N	Для всего разреза For the whole section	Южнее 74° 30' N Southward 74° 30' N	Севернее 74° 30' N Northward 74° 30' N	Для всего разреза For the whole section	Южнее 74° 30' N Southward 74° 30' N	Севернее 74° 30' N Northward 74° 30' N	Для всего разреза For the whole section
Ova	510	970	610	30	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Nauplii	870	1800	1770	40	3030	960	20	150	50	—	—	—	—	—	—
I	11680	1040	9400	3910	4430	3660	90	1490	410	—	—	—	—	—	1
II	68320	1320	53960	19930	3050	14730	980	5190	1960	2	3	2	2	4	3
III	85830	960	67640	38140	1480	23170	5100	14520	7280	530	2980	1090	380	2290	1060
IV	35420	490	30290	54390	140	37660	34660	85810	46460	8100	16050	9930	1160	5340	2660
V	6890	2040	5850	13640	730	9670	30870	28410	30300	15250	19330	16190	2490	6260	3830
♀	1220	1010	1070	500	300	440	380	1100	540	220	390	260	3800	1730	3060
♂	30	40	30	10	—	8	20	—	15	100	80	100	280	350	300
Все ста- дии All stages	213770	9670	169920	130590	13160	90320	72120	136670	87010	24200	38830	28570	8110	15970	10910



молодых стадиях развития достигает значительной величины и что июньские наблюдения не соответствуют моменту максимального размножения изучаемого нами вида, а также зная, что количество яиц, откладываемых свободноживущими *Sopropoda*, обычно бывает весьма невелико, мы приходим к заключению, что новая генерация, обнаруженная нами весной в южной части Баренцова моря, не происходит от тех экземпляров, которые наблюдались здесь зимой. Это обстоятельство позволяет нам считать *Calanus finmarchicus* этого района не аборигеном, а пришельцем, приносимым к нам течением из Норвежского моря.

То же самое можно вывести и из рассмотрения распределения по широте молодых *Calanus finmarchicus*. На диаграмме (рис. 1) нетрудно заметить, что максимальное количество экземпляров молодых стадий встречается по Кольскому меридиану на  $71^{\circ}30'N$ , в центре Нордкапского течения; от этого пункта как по направлению к матерiku, так в особенности к северу количество экземпляров быстро уменьшается. Не менее резко это обнаруживается и на разрезе, проходящем восточнее, на котором параллельно перемещению течения изменяется и расположение максимума. О том же самом можно заключить и по распределению яиц. Количество их в июне в общем было незначительным, однако характерно, что места уменьшения количества яиц соответствуют как раз тем поднятиям холодных вод к поверхностным слоям, которые наблюдаются, например, для Кольского меридиана на  $73^{\circ}N$  и на  $74^{\circ}30'N$ . На тех же широтах замечается резкое уменьшение и первых четырех копеподитных стадий. Мы не склонны считать полученные нами кривые за безупречное отражение действительности, так как хорошо знаем, что точность получаемых данных до сих пор еще находится в большой зависимости от тех условий, при которых производились ловы. Несомненно, что иной раз именно эти технические причины обуславливают колебания в кривых, тем не менее полученные данные не могут вызвать возражения. Закономерность изменений, тождественность их на обоих параллельно идущих разрезах не позволяют сомневаться в справедливости указанного, тем более что и литературные данные не дают ничего, что этому противоречило бы.

Наконец, отметим, что по восточному меридиану, отстоящему от Кольского на  $3^{\circ}30'$ , работы производились в среднем на 10 дней позже; из этого следует, что если второй разрез и не приходился в точности на те же самые воды, население которых подвергалось исследованию в первый раз, то во всяком случае по своему характеру планктон обоих разрезов был одинаков. По последним данным скорость течения в Баренцовом море равна  $4,2 \text{ см/сек}$ , т. е. около 4 км в сутки. Конечно, за 10 дней вода пройдет при этой скорости не больше половины расстояния между меридианами, однако вряд ли это обстоятельство будет иметь большое значение ввиду довольно медленного изменения планктона в широтном направлении. Поэтому однотипность в распределении планктона по обоим разрезам еще больше подтверждает справедливость наших предположений.

Отметим еще несколько особенностей в распределении июньского *Calanus finmarchicus* в южной части Баренцова моря. В процентном отношении (табл. 2) на первом месте стоит третья стадия ( $40\%$ ), очень близко идет вторая ( $32\%$ ), затем следует четвертая стадия ( $18\%$ ); эта группа резко отличается по своим количествам от пятой стадии ( $3,2\%$ ) и взрослых особей ( $0,6\%$ ). Первую группу мы считаем новой генерацией, недавно народившейся и пришедшей к нам, как уже отмечалось, с запада; к ней же относится, по всей вероятности, и большинство особей пятой стадии, максимум которых находится в тех же верхних слоях, что и для молодых. Что же касается взрослых экземпляров, то нельзя сомневаться в их принадлежности к генерации прошлого года; особенно явно это сказывается на вертикальном распределении этой стадии, приуроченной, в противоположность первым стадиям, главным образом к глубоким слоям воды.







В заключение остановимся на распределении *Calanus finmarchicus* в меридиональном направлении. Как уже отмечалось, в южной части моря наибольшее значение имеют молодые стадии развития, в северной же части разреза картина приобретает диаметрально противоположный характер. На широте  $75^{\circ}\text{N}$  наблюдается стремительное падение всех кривых соответствующих стадий, которые после этого отступают на второй план по сравнению с более зрелыми, в особенности с пятой стадией, доминирующей на всех северных станциях. *Calanus finmarchicus* северного района в июне только начинает развиваться, о чем можно

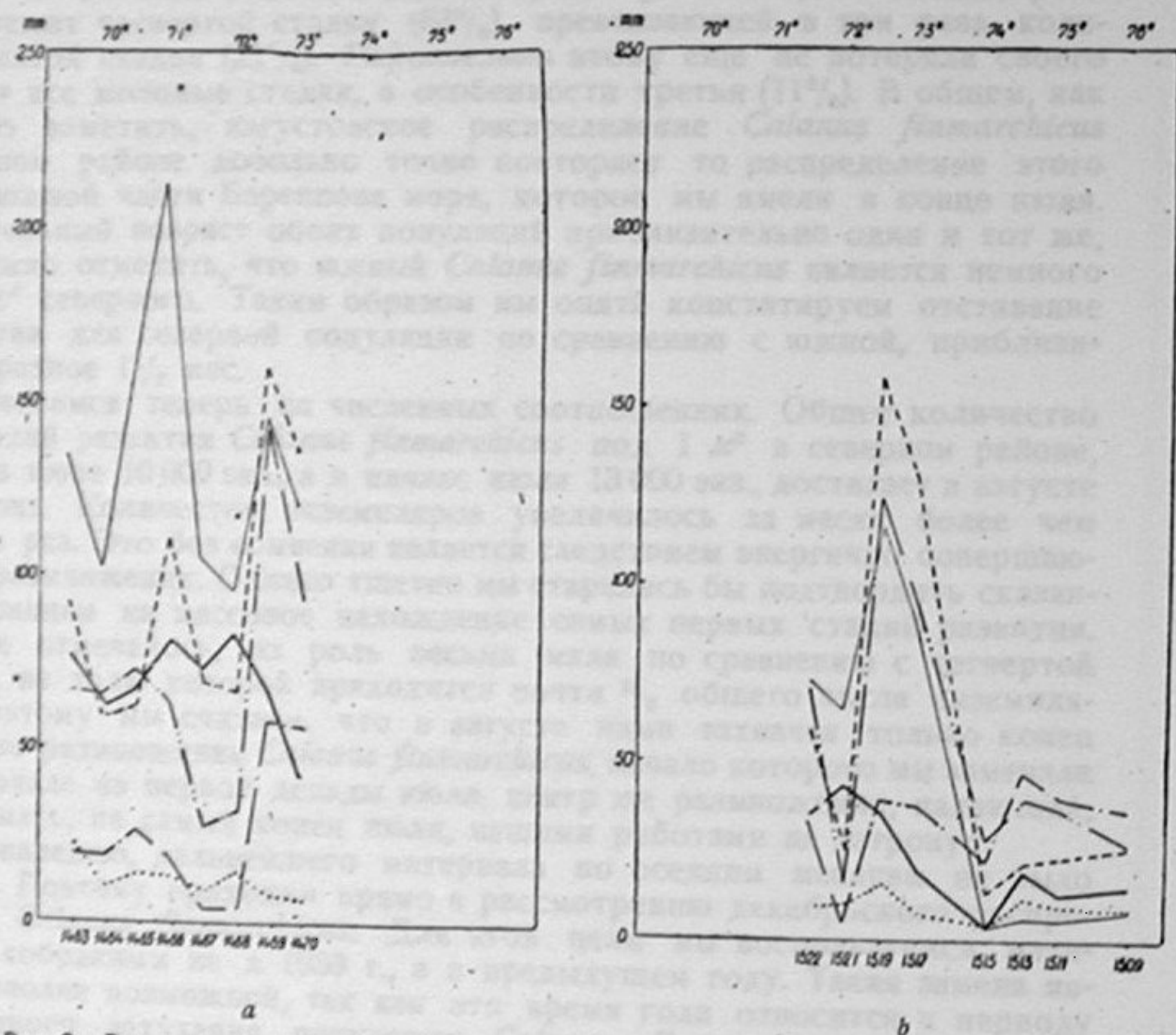


Рис. 2. Распределение возрастных стадий *Calanus finmarchicus* под  $1 \text{ м}^2$  поверхности моря в конце июня — начале июля: а — по Кольскому меридиану; б — по разрезу от  $76^{\circ}\text{N } 36^{\circ}\text{O}$  до  $71^{\circ}30'\text{N } 45^{\circ}30'\text{O}$ . Обозначения см. на рис. 1.

Fig. 2. Distribution of stages of *Calanus finmarchicus* under  $1 \text{ m}^2$  of the sea surface in the end of June — beginning of July: а — along the Kola meridian; б — along the section from  $76^{\circ}\text{N } 36^{\circ}\text{O}$  to  $71^{\circ}30'\text{N } 45^{\circ}30'\text{O}$ . Symbols see fig. 1.

судить по нахождению больших количеств яиц ( $10\%$ ) и науплиальных стадий ( $18\%$ ). С нашей точки зрения на северных станциях нашего разреза мы имеем иную популяцию *Calanus finmarchicus*, генетически совершенно не связанную с той, которая населяет южную часть Баренцева моря. Несмотря на очень небольшое пространство, их разделяющее, обе популяции резко отличаются по своей биологии друг от друга. Неизменно, что в северных *Calanus finmarchicus* мы имеем популяцию, эндемичную для Баренцева моря.

Следующий разрез был произведен по Кольскому меридиану с 24 по 26 июня (рис. 2а) от берегов Мурмана до  $73^{\circ}\text{N}$ , откуда судно поднялось до  $76^{\circ}\text{N}$  без планктологических работ, после чего из этой точки



был сделан разрез в юго-восточном направлении с 8 по 11 июля (рис. 2b). Нам уже приходилось отмечать большую идентичность в распределении планктона по двум смежным меридианам; то же самое следует сказать и о данном случае. Если сложить оба разреза по  $72^{\circ}30'N$ , то их кривые настолько полно налагаются друг на друга, что не оставляют никаких сомнений в справедливости такого соединения.

При рассмотрении этого комбинированного разреза мы не находим очень больших отличий в распределении возрастных стадий *Calanus finmarchicus* по сравнению с тем, которое нам уже известно. Это вызы-

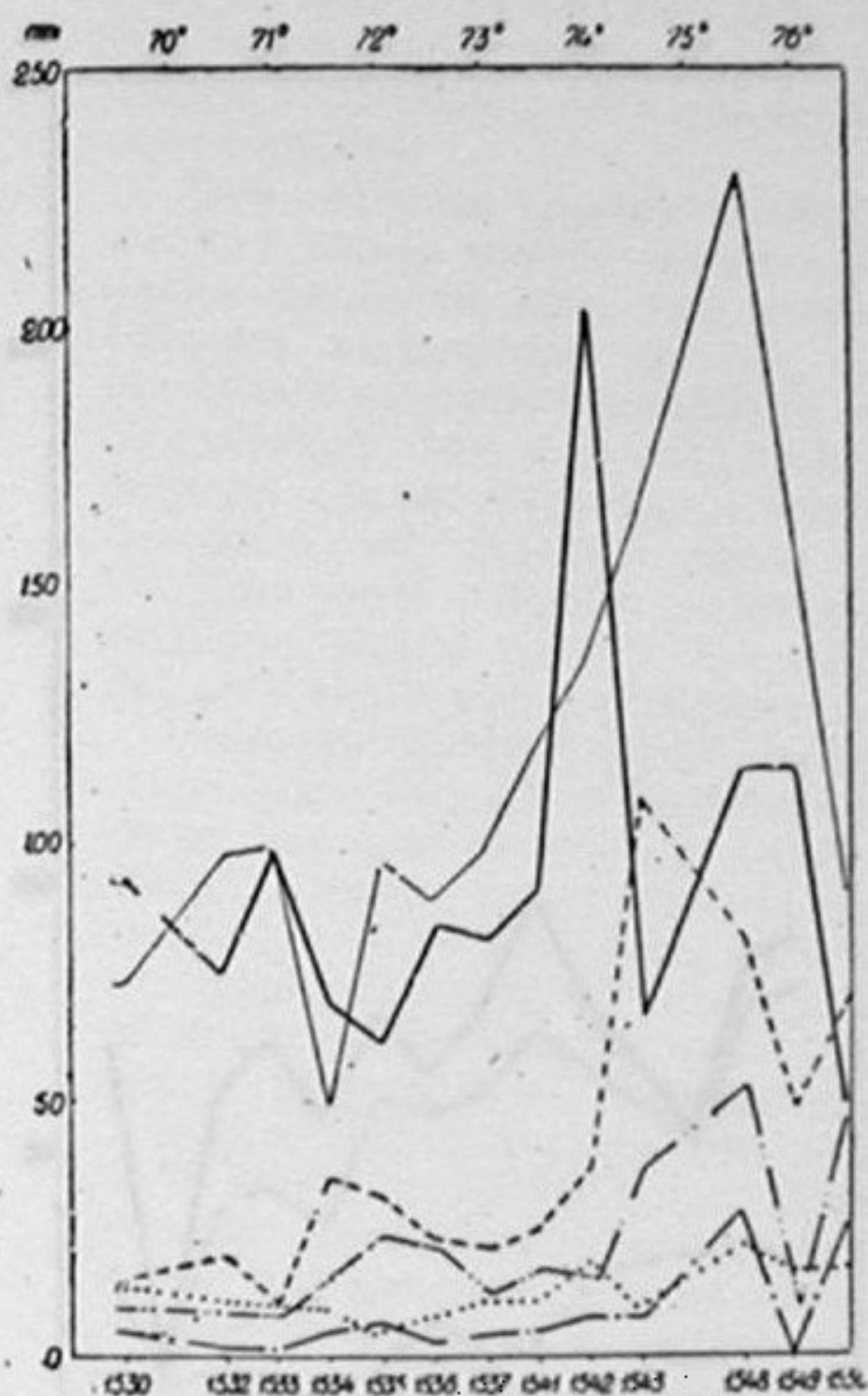


Рис. 3. Распределение возрастных стадий *Calanus finmarchicus* под  $1 \text{ м}^2$  поверхности моря в первой половине августа по Кольскому меридиану. Обозначения см. на рис. 1.

Fig. 3. Distribution of stages of *Calanus finmarchicus* under  $1 \text{ m}^2$  of the sea surface in the first half of August along the Kola meridian. Symbols see fig. 1.

эндемичный *Calanus finmarchicus* размножается приблизительно на полтора — два месяца позднее пришельца, проникающего в наши воды с запада.

Вполне возможно, что сроки размножения *Calanus finmarchicus* в различные годы в зависимости от ряда условий могут сдвигаться в ту или иную сторону; поэтому вообще можно сказать, что южная популяция *Calanus finmarchicus* размножается весной, а северная — летом.

Следующий разрез по Кольскому меридиану, относящийся к разгару лета, был сделан с 8 по 16 августа (рис. 3); параллельного второго разреза в августе не было. Прошедшие 5—6 недель внесли большие отличия в распределение стадий *Calanus finmarchicus*. В августе центр населения передвинулся на север, в южном районе количества *Calanus finmarchicus*

важется, конечно, главным образом небольшим промежутком времени между обоими рейсами, который в южной части моря в среднем был равен 20 дням, а в северной — одному месяцу. Однако влияние времени сказалось на изменении процентного отношения между отдельными стадиями. Теперь на первом месте в южной части разреза стоит четвертая стадия ( $42\%$ ), количество третьей стадии уменьшилось на одну четверть ( $30\%$ ); сильное уменьшение наблюдается для всех молодых стадий до второй включительно. Отметим далее, что изменения коснулись и абсолютного количества всех стадий, вместе взятых. Если в начале июня в южной части разреза под  $1 \text{ м}^2$  насчитывалось особей всех стадий около 214 000, то теперь это количество снижается до 131 000, т. е. становится раза в полтора меньшим.

Влияние времени сказалось и на северных станциях, материал которых вполне определенно указывает на начало появления новой генерации этого года. По количеству экземпляров доминирует первая стадия ( $34\%$ ), за ней следует в равных количествах вторая и науплиусы (по  $23\%$ ), остальные стадии большого значения не имеют. Все это указывает с несомненной ясностью на то, что начало размножения *Calanus finmarchicus* в северной части ареала нашего исследования приходится на первую половину июля; другими словами, это означает, что



подверглись сильному уменьшению. Рассмотрим сначала южную популяцию, занимающую пространство от берегов Мурмана до  $74^{\circ}30'N$ . Здесь главное значение в августе приобретают четвертая ( $48\%$ ) и пятая ( $42,8\%$ ) стадии развития; более молодые стадии встречаются в незначительных количествах. Последние остатки прошлогодней генерации сохраняются в небольшом числе взрослых особей. Общее количество экземпляров подверглось сильному уменьшению. Под  $1\text{ м}^2$  в августе в среднем насчитывалось 72 000 экз. Таким образом за два месяца популяция южной части Баренцова моря уменьшилась в три раза.

Иное мы должны отметить для северного района. Здесь главная роль принадлежит четвертой стадии ( $63\%$ ), превышающей в три раза количество пятой стадии ( $21\%$ ). Параллельно этому еще не потеряли своего значения все молодые стадии, в особенности третья ( $11\%$ ). В общем, как нетрудно заметить, августовское распределение *Calanus finmarchicus* в северном районе довольно точно повторяет то распределение этого вида в южной части Баренцова моря, которое мы имели в конце июня. Относительный возраст обеих популяций приблизительно один и тот же, хотя можно отметить, что южный *Calanus finmarchicus* является немного „моложе“ северного. Таким образом мы опять констатируем отставание в развитии для северной популяции по сравнению с южной, приблизительно равное  $1\frac{1}{2}$  мес.

Остановимся теперь на численных соотношениях. Общее количество всех стадий развития *Calanus finmarchicus* под  $1\text{ м}^2$  в северном районе, равное в июне 10 000 экз., а в начале июля 13 000 экз., достигает в августе 137 000 экз. Количество экземпляров увеличилось за месяц более чем в десять раз. Это без сомнения является следствием энергично совершающегося размножения. Однако тщетно мы старались бы подтвердить сказанное указанием на массовое нахождение самых первых стадий развития. Как уже отмечалось, их роль весьма мала по сравнению с четвертой стадией, на долю которой приходится почти  $\frac{2}{3}$  общего числа экземпляров. Поэтому мы считаем, что в августе нами захвачен только конец массового размножения *Calanus finmarchicus*, начало которого мы замечали на материале из первой декады июля, центр же размножения, падающий, надо думать, на самый конец июля, нашими работами не затронут.

К сожалению, дальнейшего материала по осенним месяцам не было собрано. Поэтому приходим прямо к рассмотрению декабрьского распределения *Calanus finmarchicus*. Для этой цели мы воспользуемся материалом, собранным не в 1930 г., а в предыдущем году. Такая замена является вполне возможной, так как это время года относится к периоду постепенного затухания популяции *Calanus finmarchicus*. Абсолютные количества возрастных стадий не будут, очевидно, одними и теми же в различные годы, что же касается соотношений между отдельными стадиями, то все данные, которыми мы располагаем, говорят о большой их устойчивости.

При рассмотрении декабрьского разреза (рис. 4а и б) прежде всего бросается в глаза отсутствие резкого подразделения между южной и северной частями моря, подобного тому, которое так отчетливо проявляется в теплое время года. По всему разрезу кривые за редким исключением идут более или менее правильно; последним отголоском бывшей ранее дифференциации является повышенное на севере содержание третьей стадии по сравнению с южным районом. Кроме того наличие самцов в южной части моря, количество которых достигает почти половины числа самок, говорит о приближающемся для южной популяции времени размножения.

Вторая особенность рассматриваемого материала заключается в резком разделении возрастных стадий на две группы. Ясно определяется ведущая роль как четвертой ( $34-41\%$ ), так в особенности пятой стадии ( $63-50\%$ ), которые в количественном отношении далеко оставляют за



собой вторую группу, состоящую из третьей стадии и взрослых особей. Более молодых стадий почти совершенно нет, лишь изредка попадаются на некоторых станциях одиночные экземпляры первой и второй стадий.

Медленно в зимнее время совершаются изменения в составе населения *Calanus finmarchicus*; все время идет уменьшение числа экземпляров всех стадий развития, за исключением лишь половозрелых, количество которых начинает постепенно увеличиваться. На последнем разрезе, произведенном в конце марта и начале апреля (рис. 5а и б), мы имеем наименьшее количество экземпляров *Calanus finmarchicus* из наблюдаемых в течение

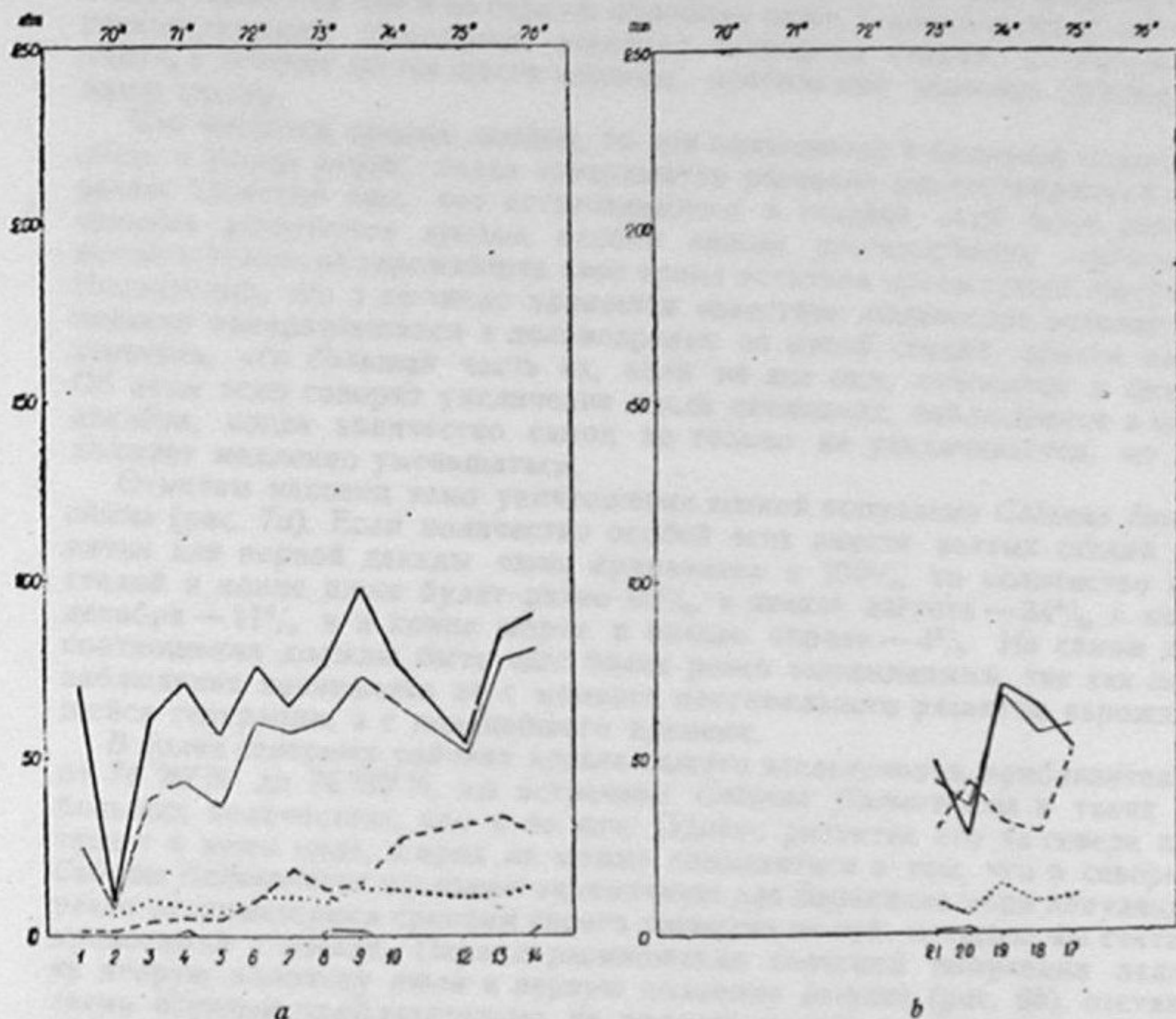


Рис. 4. Распределение возрастных стадий *Calanus finmarchicus* под 1 м<sup>2</sup> поверхности моря в конце декабря — начале января: а — по Кольскому меридиану, б — по меридиану 37°30' О. Обозначения см. на рис. 1.

Fig. 4. Distribution of stages of *Calanus finmarchicus* under 1 m<sup>2</sup> of the sea surface in the end of December — beginning of January: а — along the Kola meridian, б — along the 37°30' O meridian. Symbols see fig. 1.

целого года. В среднем, для всего разреза под 1 м<sup>2</sup> поверхности моря находится 11 000 экз.; это количество составляет только 7% числа организмов, обнаруженных в июне. Если принять во внимание, что наши данные касаются лишь части народившегося поколения, то можно сказать, что из всей массы новой генерации через год остается только несколько процентов, а возможно и того меньше.

Необходимо отдельно остановиться на распределении взрослых особей. В отношении самок можно заметить, что в южной части разреза они явно преобладают над другими стадиями (50%); в этом заключается дальнейший этап развития *Calanus finmarchicus* в южной части моря. Из других признаков наступающего размножения отметим увеличение



количества зрелых особей на  $71^{\circ}\text{N}$ , другими словами, в середине Нордкапского течения. Что указанная особенность не может считаться случайной, подтверждается наблюдением по соседнему 36-му меридиану, на котором также можно отметить нахождение указанного максимума, сдвинутого к югу в зависимости от направления течения.

Значительно слабее замечается приближение времени размножения у северной популяции. Здесь еще попрежнему на первом месте находится пятая стадия (39%), и только довольно явное увеличение количества зрелых особей (13%), а также присутствие большого количества

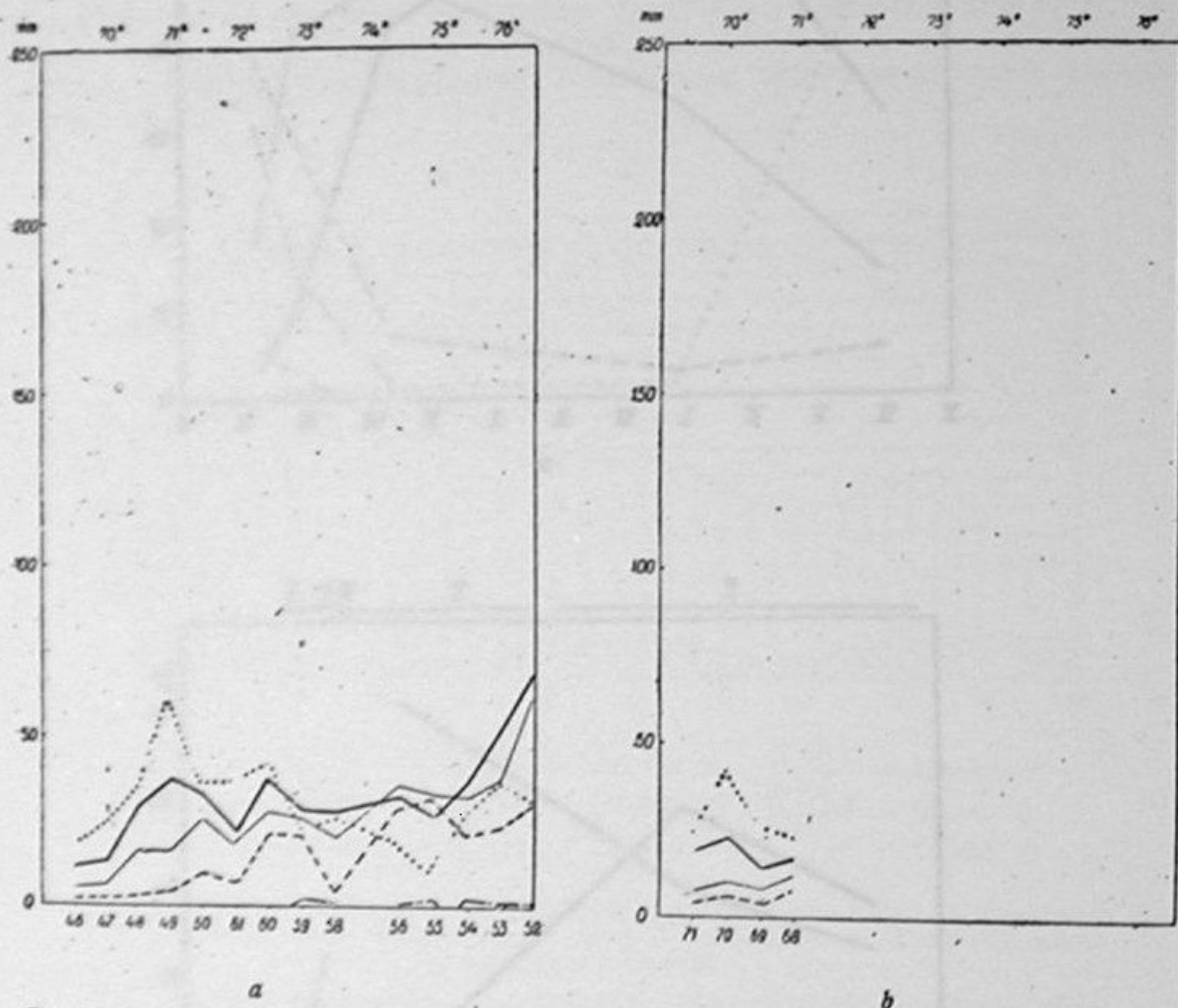


Рис. 5. Распределение возрастных стадий *Calanus finmarchicus* под  $1 \text{ м}^2$  поверхности моря в конце марта — начале апреля: *a* — по Кольскому меридиану, *b* — по меридиану  $36^{\circ}30' \text{ O}$ . Обозначения см. на рис. 1.

Fig. 5. Distribution of stages of *Calanus finmarchicus* under  $1 \text{ m}^2$  of the sea surface in the end of March — beginning of April: *a* — along the Kola meridian, *b* — along the  $36^{\circ}30' \text{ O}$  meridian. Symbols see fig. 1.

самцов, составляющих около  $1/5$  числа самок, говорит о приближении весеннего времени года.

На основе изложенного материала можно с точностью установить, что в пределах Баренцова моря *Calanus finmarchicus* моноцикличен. Ход развития новой генерации мы должны, как указывалось выше, рассматривать отдельно для южного и северного районов изучаемого нами ареала.

Остановимся сначала на южном *Calanus finmarchicus*, обитающем на всем пространстве от Мурмана до  $74^{\circ}30' - 75^{\circ} \text{ N}$ . В первой декаде июня, к моменту начала наших исследований, мы застаем массовое развитие нового поколения, начало которого, по всей вероятности, приходится на первую половину мая. К началу августа период размножения заканчи-



вается. Первые стадии развития, от науплиальных до второй включительно, в августе встречаются в минимальных количествах. Доминирующее положение получают четвертая и пятая стадии, которые сохраняют свое значение до апреля, когда на первое место выдвигаются зрелые особи. Еще нагляднее это можно видеть на приводимой диаграмме (рис. 6а), изображающей сезонные изменения в процентном содержании различных возрастных стадий *Calanus finmarchicus*. На верху диаграммы отмечено время доминирования отдельных возрастных стадий. Как нетрудно заметить, массовое нахождение первой, второй и третьей копеподитных стадий падает на май и на первую половину июня. С конца июня до сентября главенствующее положение занимает четвертая стадия. С сентября до марта, в течение почти шести месяцев, наибольшее значение приобретает пятая стадия.

Что касается зрелых особей, то они появляются в большом количестве лишь в конце марта, когда завершается развитие рассматриваемой генерации. Отметим еще, что встречающиеся в течение всей зимы незначительные количества зрелых особей нельзя рассматривать состоящими исключительно из переживших свое время остатков предыдущей генерации. Несомненно, что в их число вливается известное количество экземпляров, недавно превратившихся в половозрелые из пятой стадии, причем можно заметить, что большая часть их, если не все они, относится к самцам. Об этом ясно говорит увеличение числа последних, наблюдаемое в конце декабря, когда количество самок не только не увеличивается, но продолжает медленно уменьшаться.

Отметим наконец темп уничтожения южной популяции *Calanus finmarchicus* (рис. 7а). Если количество особей всех вместе взятых стадий развития для первой декады июня приравняем к 100%, то количество всех стадий в конце июня будет равно 62%, в начале августа — 34%, в конце декабря — 11% и в конце марта и начале апреля — 4%. На самом деле соотношения должны быть еще более резко выраженными, так как наши наблюдения начинаются не с момента максимального развития нарождающейся генерации, а с позднейшего времени.

В более северных районах ареала нашего исследования, приблизительно от 74°30'N до 76°30'N, мы встречаем *Calanus finmarchicus* в таких же больших количествах, как и на юге. Однако развитие его на севере протекает в ином виде, и вряд ли можно сомневаться в том, что в северных *Calanus finmarchicus* мы имеем эндемичную для Баренцова моря популяцию, резко отличающуюся сроками своего развития от той, которую мы считаем приносимой с запада. Период размножения северной популяции падает на вторую половину июля и первую половину августа (рис. 6б), отставая таким образом приблизительно на полтора месяца в этом отношении от южной популяции. Дальнейший ход развития возрастных стадий не представляет больших отличий от ранее описанного. Отметим лишь, что для северной популяции характерно не только более позднее начало размножения, но вообще запаздывание всего развития. Это замечаем и по отношению к взрослым особям, максимум которых, нами не уловленный, но по всем данным располагающийся между апрелем и июнем, также сдвинут, и приблизительно на то же самое время. В заключение отметим, что центр северной популяции находится вне пределов рассматриваемого в настоящей работе ареала, поэтому вопрос о распределении северного *Calanus finmarchicus* оставляем пока открытым.

Последние наши замечания касаются длительности существования отдельных стадий *Calanus finmarchicus*. Для самых первых из них, науплиальных, у нас нет данных для Баренцова моря. Что же касается копеподитных стадий, то мы постараемся получить их.

Для решения поставленной задачи нам необходимо иметь материал, собираемый возможно чаще. Однако в отношении открытой части Баренцова моря мы еще не располагаем материалом необходимого объема. Это



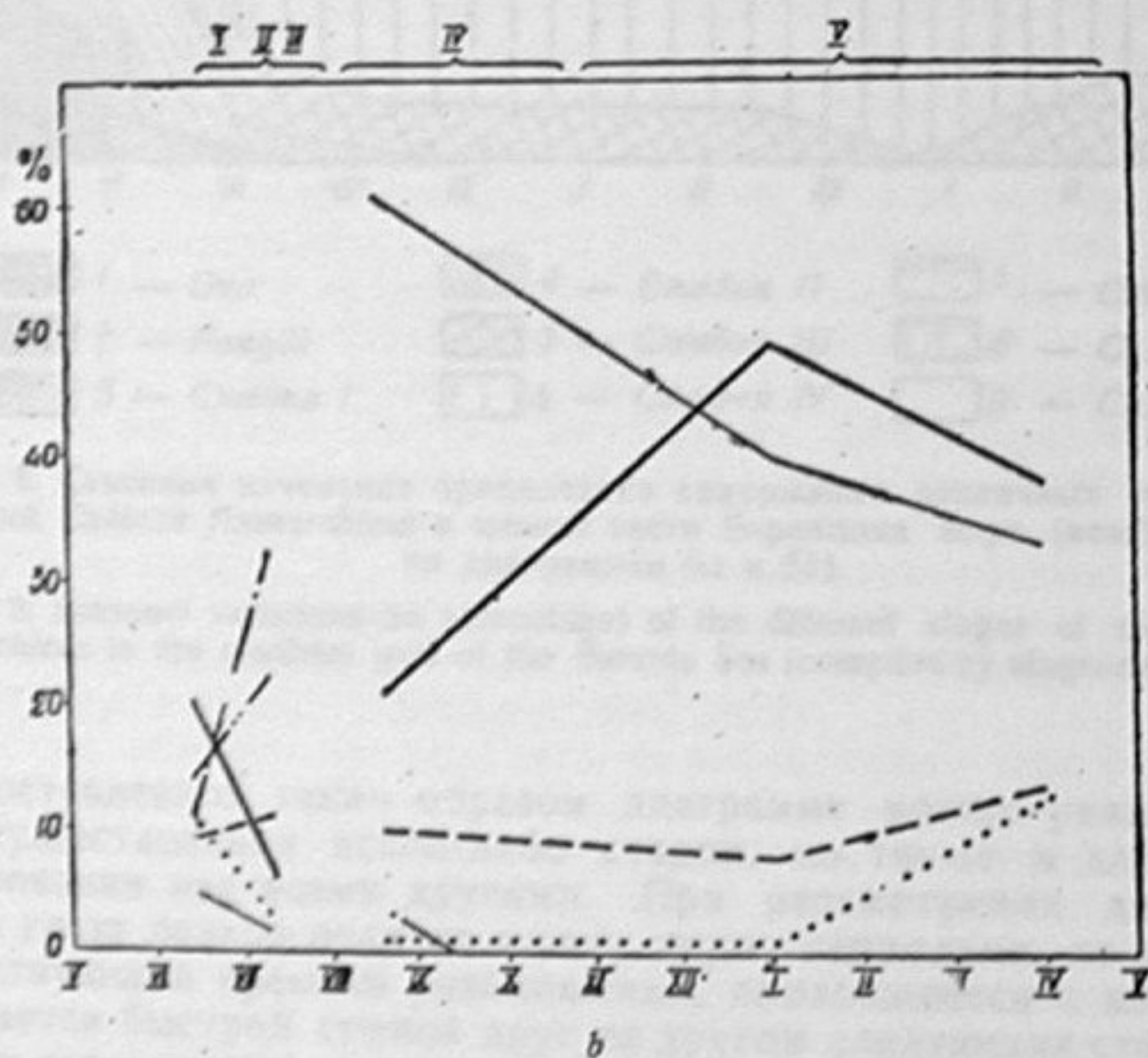
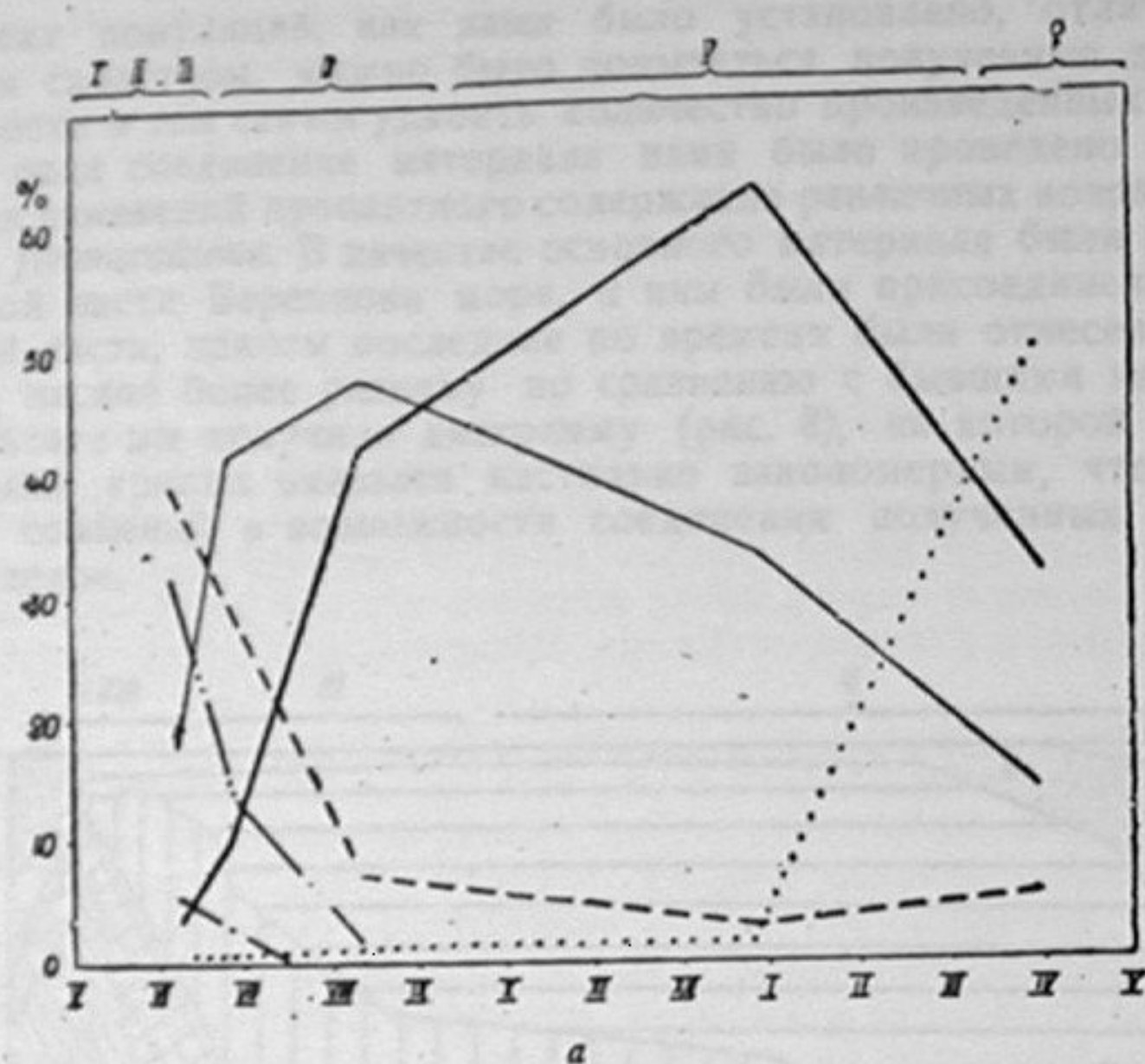


Рис. 6. Сезонные изменения процентного содержания различных возрастных стадий *Calanus finmarchicus*: а — в южной части Баренцова моря (от берегов Мурман до  $74^{\circ}30' - 75^{\circ}N$ ), б — в северной части Баренцова моря (севернее  $74^{\circ}30' - 75^{\circ}N$ ). Обозначения см. на рис. 1.

Fig. 6. Seasonal variations (in percentage of the different stages of *Calanus finmarchicus*: а — in the southern part of the Barents Sea from Murman coast to  $74^{\circ}30' - 75^{\circ}N$ ; б — in the northern part of the Barents sea (north ward  $74^{\circ}30' - 75^{\circ}N$ ). Symbols see fig. 1.



заставляет нас прибегнуть к искусственному на первый взгляд приему, к изложению которого мы переходим.

Зная, что развитие северной популяции *Calanus finmarchicus* запаздывает по сравнению с южной на полтора — два месяца и что ход развития

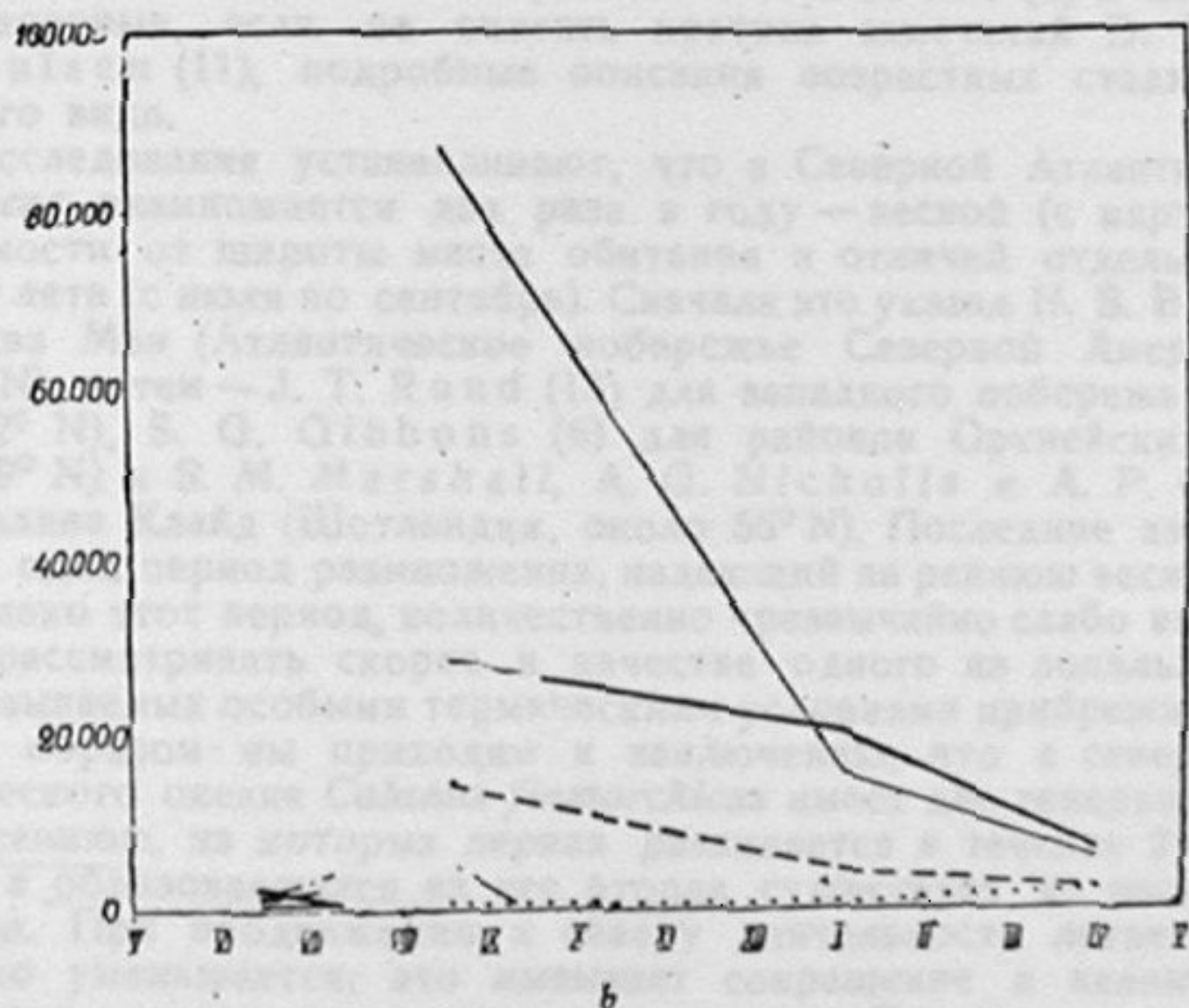
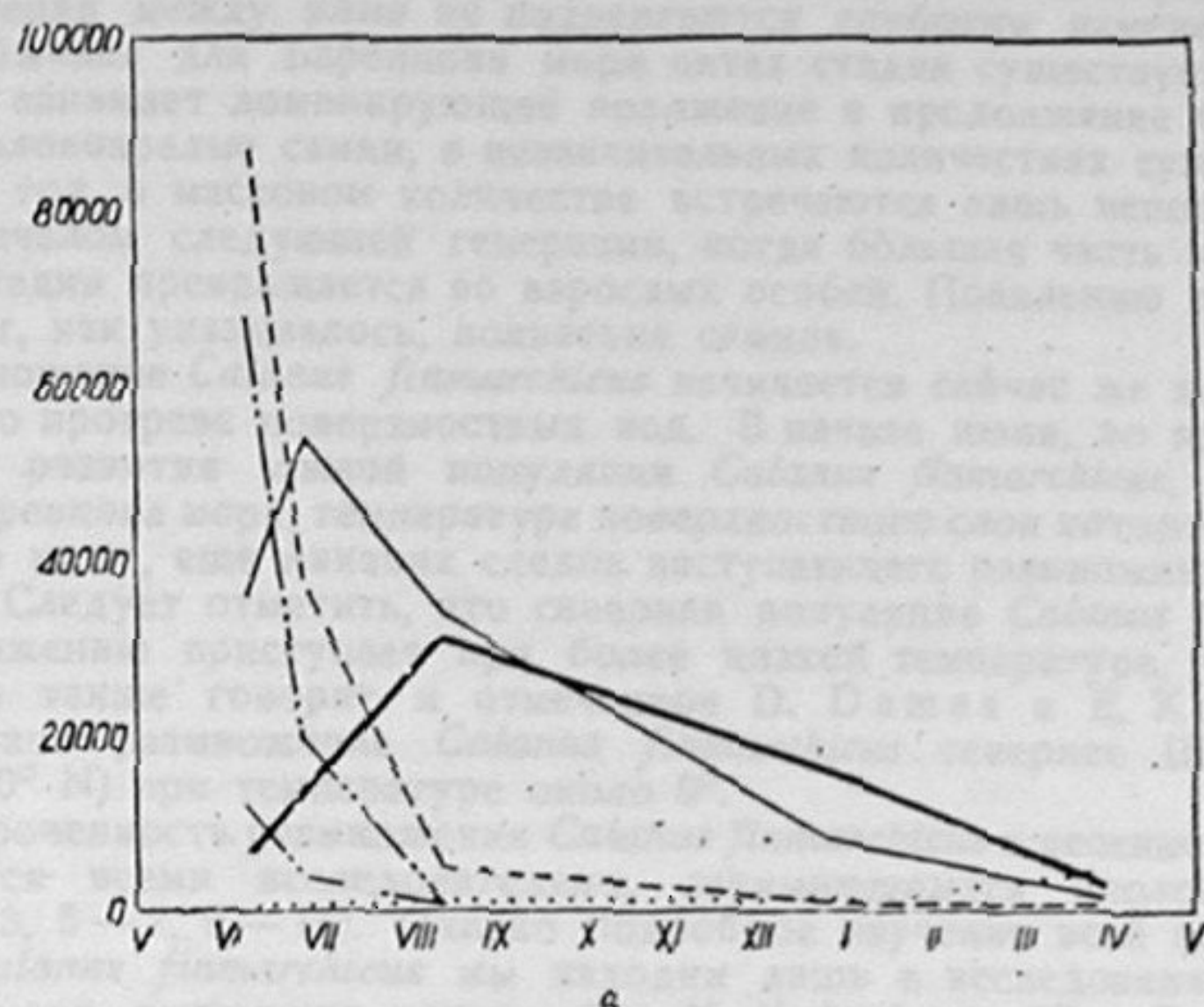


Рис. 7. Изменение количества возрастных стадий *Calanus finmarchicus*, находящихся под 1 м<sup>2</sup>. Среднее из всех станций по Кольскому меридиану в различные сезоны года: а — южнее 74° 30'—75° N, б — севернее 74° 30'—75° N. Обозначения см. на рис. 1.

Fig. 7. Variations in number of stages of *Calanus finmarchicus* occurring under 1 m<sup>2</sup>. Average data for all stations along the Kola meridian at different seasons of the year: а — southward 74° 30'—75° N. б — northward 74° 30'—75° N. Symbols see fig. 1.



для обеих популяций, как нами было установлено, отличается очень большим сходством, можно было попытаться полученные данные соединить вместе и тем самым удвоить количество произведенных наблюдений. Такого рода соединение материала нами было проведено в отношении сезонных изменений процентного содержания различных возрастных стадий *Calanus finmarchicus*. В качестве основного материала были взяты данные по южной части Баренцова моря, к ним были присоединены данные по северной части, причем последние по времени были отнесены к сроку, на полтора месяца более раннему по сравнению с бывшими на самом деле. В результате мы получили диаграмму (рис. 8), на которой ход всех без исключения кривых оказался настолько закономерным, что не оставлял никаких сомнений в возможности соединения полученных нами данных в одно целое.

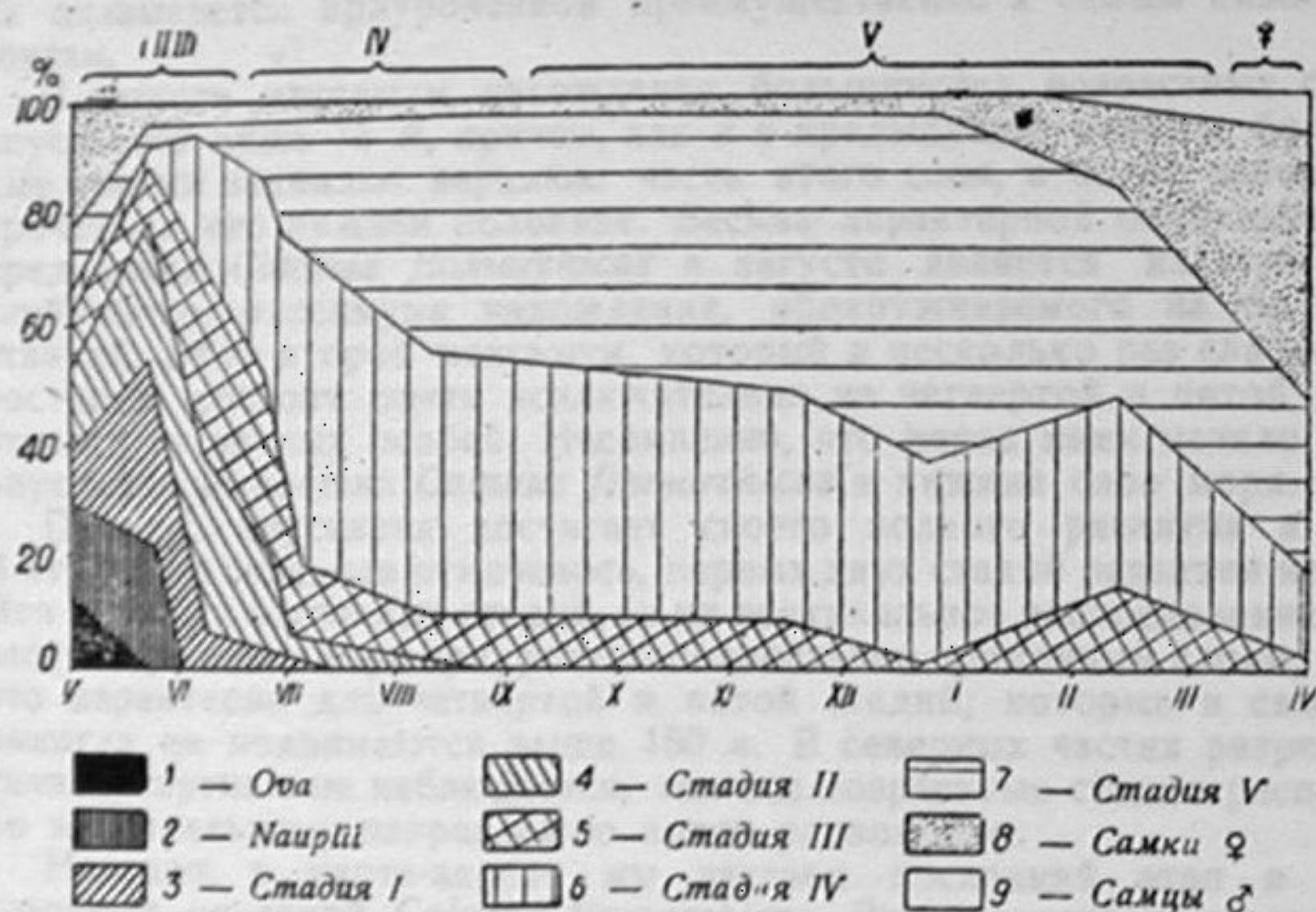


Рис. 8. Сезонные изменения процентного содержания различных возрастных стадий *Calanus finmarchicus* в южной части Баренцова моря (комбинировано по диаграммам 6a и 6b).

Fig. 8. Seasonal variations (in percentage) of the different stages of *Calanus finmarchicus* in the southern part of the Barents Sea (compiled by diagrams 6a and 6b).

На составленной таким образом диаграмме можно указать не только время существования какой-либо стадии, но также и длительность ее доминирования над всеми другими. При рассмотрении диаграммы бросается в глаза резкое отличие между двумя периодами, из которых один, соответствующий времени размножения, продолжается с апреля по июль и отличается быстрой сменой друг за другом следующих стадий, от половозрелых через науплиальные до третьей включительно, а другой, соответствующий времени роста организмов, тянется  $\frac{3}{4}$  года; доминирующими стадиями второго периода являются четвертая и пятая.

Первая и вторая стадии встречаются в течение самое большее трех месяцев, причем период их максимального развития не превышает 5—6 недель. Третья стадия, по длительности времени массового развития сходная с предыдущими, по окончании последнего полностью не исчезает, а присутствует в незначительных количествах до следующего года. Все остальные стадии встречаются в Баренцовом море круглый год. Из них



четвертая стадия, максимум которой непосредственно следует за максимумом третьей стадии и продолжается около двух месяцев, уступает затем первое место пятой стадии. Превращение четвертой стадии в пятую идет медленно и равномерно, так что в течение целого ряда месяцев соотношения между ними не подвергаются глубоким изменениям. Наиболее обычная для Баренцова моря пятая стадия существует круглогодично и занимает доминирующее положение в продолжение более полугода. Половозрелые самки, в незначительных количествах существующие круглый год, в массовом количестве встречаются лишь непосредственно перед началом следующей генерации, когда большая часть экземпляров пятой стадии превращается во взрослых особей. Появлению самок предшествует, как указывалось, появление самцов.

Размножение *Calanus finmarchicus* начинается сейчас же после начала весеннего прогрева поверхностных вод. В начале июня, во время интенсивного развития южной популяции *Calanus finmarchicus*, в северной части Баренцова моря, температура поверхностного слоя которой была значительно ниже, еще никаких следов наступающего размножения не замечалось. Следует отметить, что северная популяция *Calanus finmarchicus* к размножению приступает при более низкой температуре, чем южная. Об этом также говорит и отмеченное D. Damas и E. Koefoed (4) интенсивное размножение *Calanus finmarchicus* севернее Шпицбергена (около  $80^{\circ}$  N) при температуре около  $0^{\circ}$ .

Приуроченность размножения *Calanus finmarchicus* к весеннему времени отмечается всеми исследователями, занимающимися биологией этого вида (2, 3, 5 — 7, 9 — 14). Однако подробное изучение всей истории развития *Calanus finmarchicus* мы находим лишь в исследованиях последнего времени, вышедших после работ M. V. Lebour (8) и C. With (14), давших впервые, если не считать кратких замечаний D. Damas (3) и O. Paulsen (11), подробные описания возрастных стадий развития изучаемого вида.

Эти исследования устанавливают, что в Северной Атлантике *Calanus finmarchicus* размножается два раза в году — весной (с марта по май — в зависимости от широты места обитания и отличий отдельных годов) и к концу лета (с июля по сентябрь). Сначала это указал H. B. Bigelow (2) для залива Мэн (Атлантическое побережье Северной Америки около  $42^{\circ}$  —  $44^{\circ}$  N), затем — J. T. Ruud (13) для западного побережья Норвегии (около  $62^{\circ}$  N), S. G. Gibbons (6) для районов Оркнейских островов (около  $59^{\circ}$  N) и S. M. Marshall, A. G. Nicholls и A. P. Orr (9) для района залива Клайд (Шотландия, около  $56^{\circ}$  N). Последние авторы отмечают еще один период размножения, падающий на раннюю весну (февраль — март); однако этот период, количественно чрезвычайно слабо выраженный, следует рассматривать скорее в качестве одного из локальных отклонений, вызываемых особыми термическими условиями прибрежного района.

Таким образом мы приходим к заключению, что в северной части Атлантического океана *Calanus finmarchicus* имеет две генерации — весеннюю и осеннюю, из которых первая развивается в течение 2 — 3 летних месяцев, а образовавшаяся из нее вторая существует до весны следующего года. При продвижении к северу длительность летнего периода постепенно уменьшается; это вызывает сокращение и наконец полное прекращение осеннего размножения этого вида. Так как на юге Норвегии *Calanus finmarchicus* имеет две генерации, а в Баренцовом море он моноцикличен, то, очевидно, район образования второй генерации не продвигается севернее Норвежского моря. В Баренцово море даже в годы большого напора нордкапских вод вторая генерация не может проникнуть, как показали наши исследования, восточнее Финмаркена.

Этим мы заканчиваем рассмотрение вопроса о смене поколений у *Calanus finmarchicus* и переходим к краткому обзору сезонных изменений в распределении возрастных стадий этого вида по вертикальному направлению.



В начале июня наибольшая часть возрастных стадий *Calanus finmarchicus* концентрируется в верхних слоях. Максимум нахождения молодежи наблюдается главным образом в слое 25—10 м, сравнительно редко этот максимум опускается в слой 50—25 м, еще реже поднимается в самый поверхностный слой 10—0 м. Самки распределяются более или менее равномерно до глубины в 150 м, а самцы, наоборот, приурочены к глубоким слоям и никогда, за редким исключением, не поднимаются выше 50 м.

В конце июня и начале июля в южной части Баренцова моря *Calanus finmarchicus* является еще более тесно связанным с поверхностными слоями. Максимум нахождения всех стадий развития теперь равномерно распределен во всем слое 25—0 м и только для взрослых особей он отчасти опускается в нижележащие горизонты. Распределение же *Calanus finmarchicus* на северных станциях сильно отличается от описанного. Там главная масса первых четырех стадий концентрируется исключительно в слое 75—25 м, что же касается пятой стадии и самок, то главная масса их оказывается приуроченной преимущественно к самым нижним горизонтам.

В августе максимум нахождения большинства возрастных стадий не опускается ниже 75 м, причем, как и в предыдущие месяцы, более молодые стадии занимают верхнюю часть этого слоя, а более взрослые приурочены к его нижней половине. Весьма характерной особенностью распределения *Calanus finmarchicus* в августе является наличие второго глубинного максимума нахождения, обнаруживаемого на большинстве станций. Этот второй максимум, который в несколько раз слабее поверхностного, состоит почти исключительно из четвертой и пятой стадий и отчасти из зрелых особей. Несомненно, что перед нами начало процесса опускания выросших *Calanus finmarchicus* в нижние слои моря.

Процесс опускания достигает своего полного развития в декабре. В это время года, как отмечалось, первых двух стадий развития не имеется. Что касается остальных стадий, то их вертикальное распределение в южной части Баренцова моря приурочено полностью к придонным слоям; особенно это характерно для четвертой и пятой стадий, которые в своей массе никогда не поднимаются выше 150 м. В северных частях разреза аналогичной картины не наблюдается, там все возрастные стадии распределены по вертикальному направлению почти равномерно.

Наконец, в марте-апреле мы застаем последний этап в развитии сезонных миграций *Calanus finmarchicus*. Все возрастные стадии распределяются более или менее равномерно по всем горизонтам. Однако без труда можно отметить некоторое увеличение плотности населения в средних слоях, между 100—25 м. Это явление можно рассматривать как стадию подготовки к размножению. Об этом говорит концентрация самок в слое 100—25 м, а также присутствие самок со сперматофорами и самцов, нередко находимых в самых поверхностных слоях.

Таким образом мы приходим к заключению, что в Баренцовом море *Calanus finmarchicus* претерпевает большие сезонные миграции, связанные с его онтогенезом. Народившееся поколение проводит первые стадии развития в самых поверхностных слоях; с возрастом и течением времени наблюдается постепенное опускание популяции, заканчивающееся в осенние месяцы ее концентрацией в придонных слоях моря. Такое состояние сохраняется в течение нескольких месяцев. Перед весной *Calanus finmarchicus* в своей массе начинает подниматься в верхние слои, в которых затем появляются вновь нарожденные молодые стадии.

Так как главная часть биомассы планктона Баренцова моря состоит из *Calanus finmarchicus*, то естественно, что сезонные миграции этого вида определяют собой и те годовые изменения в вертикальном распределении биомассы, которые нам известны.



### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Яшлов В. А. I. Планктическая продуктивность юго-западной части Баренцова моря (в настоящем выпуске).
- ✓ 2. Bigelow H. B. Plankton of the Offshore waters of the gulf of Maine, „Bull. Bureau of Fisheries“, V. 40, 1924.
- ✓ 3. Damas D. Notes biologiques sur les Copepodes de la mer Norvegienne, „Publ. de circonstance“, No 22, 1905.
4. Damas D. et Koefoed E. Plankton de la mer du Grönland, „Croisière Oceanogr. dans la mer du Grönland en 1905“, 1907.
- ✓ 5. Farran G. P. The reproduction of *Calanus finmarchicus* of the South coast of Ireland. „Journ. du Conseil“, V. 2, No. 2, 1927.
6. Gibbons S. G. A study of the biology of *Calanus finmarchicus* in the North-western North Sea, „Fishery board f. Scotland, Scientif. invest.“ No. 1, 1933.
- ✓ 7. Gran H. H. Das Plankton des norwegischen Nordmeeres, von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. „Report on Norw. Fishery and Mar. Invest.“ V. 2, part 2, No. 5, 1902.
8. Lebour M. V. Stages in the life history of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), „Journ. Mar. Biol. Assoc.“, N. S., V. 11, 1915.
- ✓ 9. Marshall S. M., Nicholls A. G. and Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. V. Seasonal distribution, size, weight and chemical composition in Loch Striven in 1933, and their relation to the phytoplankton, „Journ. Mar. Biol. Assoc.“, N. S., V. 19, No. 2, 1934.
10. Nicholls A. G., On the biology of *Calanus finmarchicus*. I. Reproduction and seasonal distribution in the Clyde Sea-area during 1932. „Journ. Mar. Biol. Assoc.“ No. 3, V. 29, No 1, 1933.
11. Paulsen O. Studies on the biology of *Calanus finmarchicus* in the water round Iceland „Meddel. f. Kommis. f. Havunders.“. Ser. plankton, Bd. 1, No. 4, 1906.
12. Runnström S. Eine Uebersicht über des Zooplankton des Herdla und Hjeltfjordes. „Berg. Mus. Arbok“, 1931.
13. Ruud J. T. On the biology of Copepods off Møre 1925—1927, „Rapp. et Pr. Verbaux“ V. 56, 1929.
- ✓ 14. With C. Copepoda I, Calanoida Amphiscandria, „The Dansk Ingolf Expedition“ V. 3, 1915.



# REPRODUCTION AND SEASONAL VARIATIONS IN THE DISTRIBUTION OF DIFFERENT STAGES OF CALANUS FINMARCHICUS OF THE BARENTS SEA

By W. A. Jaschnov

## SUMMARY

The seasonal distribution of all stages of *Calanus finmarchicus* is shown in the appended graphs (fig. 1—5); the height of the ordinate equals the radius of the circle, the area of which is equivalent to the number of specimens; 1 sq. millimeter corresponding to 1 specimen has been taken for the unit of area.

We begin our investigation with the spring months. In our material of the June (fig. 1a and b) we find in great quantities the second and especially the third stages of development. As to the first stage and particularly the nauplius stages and the eggs their quantity is many times smaller.

For reasons mentioned below, in our sections we are going to investigate separately the population of the northernmost stations and of all the others, located farther south. The bordering line between the mentioned areas passes about  $74^{\circ}30' - 75^{\circ}$  N, according to the season of the year. This line as is well known divides the southern part of the Barents Sea most strongly influenced by the North-Cape current from the areas farther north, differing from the former not only in their hydrological regime, but in the composition of plankton.

Let us first dwell on the southern part. Early in June under one square meter of the sea surface (mean value for all the stations of the area in question) there were about 11 700 specimens of the first stage, 68 300 specimens of the second stage, 85 800 specimens of the third stage and 38 400 specimens of the fourth stage — altogether over 200 000 specimens (table 1). The latter figure is a maximum of all those obtained for the southern part of the Barents Sea. It is easy to see from the diagram (fig. 1) that the maximum quantity of the young stages occurs along the Kola meridian at  $71^{\circ}30'$  N, just in the centre of the North-Cape current. It is quite as conspicuous along the section passing somewhat farther east.

As to percentage (table 2) the third stage ranges first (40%), it is followed closely by the second stage (32%), then the fourth stage (18%); quantitatively this group differs widely from the fifth stage (3%) and the adult specimens (1%). The first group may be considered as a new generation, recently generated and arriving hereto from the west; very likely most of the specimens of the fifth stage whose maximum as well as that of the young occurs in the same upper layers belong to it; as to the adult specimens, there is no doubt about their belonging to the generation of the previous year.

In conclusion, we are going to dwell upon the distribution of *Calanus finmarchicus* in the meridional direction. At the  $75^{\circ}$  N we witness a sharp fall of all the curves for the young stages, which afterwards recede to the second plan as compared with the more adult stages, particularly with the fifth dominating in all the northern stations. *Calanus finmarchicus*



of the northern region starts its development only in June, as shown by the great number of eggs (10%) and the nauplius stages (18%). From our viewpoint we have in the northern stations of our section a different population of *Calanus finmarchicus*, in no way connected genetically with that inhabiting the southern part of the Barents Sea. In spite of the small distance between them, the two populations differ widely in their biology. Undoubtedly the northern *Calanus finmarchicus* is an endemic population for the Barents Sea.

In examining the next section (fig. 2a and b) we find no great differences in the distribution of stages of *Calanus finmarchicus* as compared with the one we are already familiar with. However the time elapsed has altered the percentage relations between the separate stages. In the southern part of the section first comes the fourth stage (42%); the quantity of the third stage has decreased by one fourth (30%); a considerable decrease in number is observed for all the young stages up to the second inclusively.

The influence of time has told upon the northern stations too, the material of which is a decided proof of the appearance of a new generation of the current year. The first stage stands first in number of specimens (34%), it is followed by the second stage and the nauplius stages which are equal in number (23% each), the remaining stages are of no importance. All the above shows clearly that the endemic *Calanus finmarchicus* generates about 1½—2 months later than the alien, entering our waters from the west.

In August (fig. 3) the center of the population shifts northward. The quantity of *Calanus finmarchicus* decreasing markedly in the south. Let us first consider the southern population. In August it is the fourth stage which acquires here the greatest significance (48%) and the fifth stage (45%), the younger stages occurring in small quantities; the last remains of the generation of the previous year are found in a small quantity of adult specimens.

The conditions in the northern region are very different the dominant role here belongs to the fourth stage (63%), being three times that of the fifth stage (21%). All the young stages have not lost their importance, the third one in particular (11%). On the whole it is not difficult to see that the August distribution of *Calanus finmarchicus* in the northern region follows rather closely the distribution of this species in the southern part of the Barents Sea which we observed at the end of June.

The first thing that strikes the eye when we begin to examine. The December section (fig. 4a and b) is the absence of a sharp differentiation between the southern and northern parts of the sea, similar to that which is conspicuous in the warm period of the year.

The second feature of the material investigated is the marked division of the stages into two groups. The leading role of the fourth stage (34—41%) and especially of the fifth one (63—50%) is clear, for both these stages leave far behind the second group, consisting of the third stage and adult specimens. The younger stages are nearly absent.

Along the last section, made at the end of March and the beginning of April (fig. 5a and b) we found the smallest number of specimens of *Calanus finmarchicus* observed throughout the whole year.

As concerns the females the latter prevail decidedly in the southern part of the section over other stages (50%); this constitutes the further step of development of *Calanus finmarchicus* in the southern part of the sea.

Far less conspicuous is the time involved in reproduction for the northern population. Here the fifth stage still occupies the foremost place (39%) and only a rather marked increase in the number of adult specimens (13%) points to the advancing spring.

We are fully justified in stating on the basis of the material investigated that *Calanus finmarchicus* is monocyclic in its development within the Barents Sea. We are to consider the process of development of the new gene-



ration, as has already been pointed out, separately for the southern and northern regions of the area investigated.

In the southern part of the Barents Sea (fig. 6a) from Murman to  $74^{\circ}30'$ — $75^{\circ}$  N the mass occurrence of the first, second and third copepodite stages occurs in May and the first half of June. From the end of June till September the fourth stage becomes predominant. From September till March during a period of about 6 months the leading role is taken by the fifth stage.

As to the adult specimens they appear in great numbers only at the end of March, when the development of the generation in question is coming to its close.

Finally let us note the rate of disappearance of the southern population of *Calanus finmarchicus* (fig. 7a). Assuming the total number of all the stages of development by the first ten days of June to be 100%, the number of all stages by the end of June will be 62%, by the beginning of August—34%, by the end of December—11%, and by the end of March and beginning of April—4%. In fact the interrelations are likely to be still more strongly expressed, for our observations were started not at the maximum development of the newly born generation but later.

In the regions further north of the area under investigation, from  $74^{\circ}30'$  N to  $76^{\circ}30'$  N, we find *Calanus finmarchicus* occurring in quite as large numbers as in the south. The period of reproduction of the north population takes place in the second half of June and the first half of August (fig. 6b), about 1½ months later as compared with the southern population.

Regarding the length of existence of the separate stages of *Calanus finmarchicus* there are no data at our disposal concerning the nauplii stages in the Barents Sea. As to the copepodite stages we shall endeavour to obtain them.

The first and second stages (fig. 8) are met at utmost during three months; the period of their maximum development not exceeding 3–6 weeks. The third stage bearing a resemblance to the preceeding ones in the length of time of mass development does not disappear at the end of the latter period but is present in small quantities up to the following year. All the rest of the stages are to be found in the Barents Sea throughout the year. The fourth stage whose maximum follows directly that of the third stage lasting for about two months, gives place to the fifth stage. The passing from the fourth to the fifth stage occurs slowly, so that during a series of months the proportion between them is not subjected to wide variations. The fifth stage, most commonly met with in the Barents Sea exists throughout the year, being dominant for over half a year. The adult females existing in small quantities throughout the year, occur in mass quantities only directly before the beginning of the following generation, when the greatest part of the fifth stage turns into adult specimens.

*Calanus finmarchicus* of the Barents Sea goes through seasonal migrations connected with its ontogeny. The newly born generation spends the first stages in the uppermost surface layers; with age and time a gradual sinking of the population is observed leading eventually in the autumn months to its concentration in the bottom water layers. This state holds for several months. Before spring *Calanus finmarchicus* begins to rise in mass quantities to the upper layers in which the newly born young stages begin to appear.

Since the bulk of the Barents Sea plankton consists of *Calanus finmarchicus* it is natural that the seasonal migrations of this species determine those yearly variations in the vertical distribution of biomass which we know.