

ЗООПЛАНКТОН ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ЗАПАДНОГО МУРМАНА

Б. П. Мантейфель

1. ВВЕДЕНИЕ

Настоящее исследование имеет своей целью выяснение сезонных и локальных изменений макро- и мезооо-планктона в прибрежных водах Западного Мурмана. В основу исследований изменений планктона было положено изучение его биомассы, что можно считать наиболее соответствующим современным задачам планктологии.

2. РАЙОН СБОРОВ

Материал для исследований был собран из района западной части Мурманского побережья, ограниченного с востока островом Кильдин и с запада кутовой частью Мотовского залива. Этот район можно считать переходным от типично прибрежных вод к водам открытого моря. Его глубины колеблются от 200 до 270 м. Течение, огибающее Рыбачий полуостров, постепенно обновляет воды во всем районе. Зимой в нем господствует гомотермия с низкими температурами. Во время гидрологического лета (август—сентябрь) имеет место резкая прямая стратификация температуры. К гидрологической осени похолодание поверхностных слоев создает обратный ход стратификации. Сказанное можно наглядно видеть на диаграммах в работе И. И. Мещерякова (11). Режим солености в данном районе изучен далеко недостаточно. Изменения в режиме биогенных соединений (NO_3 и PO_4) освещены работой Н. А. Вержбинский (17), по-

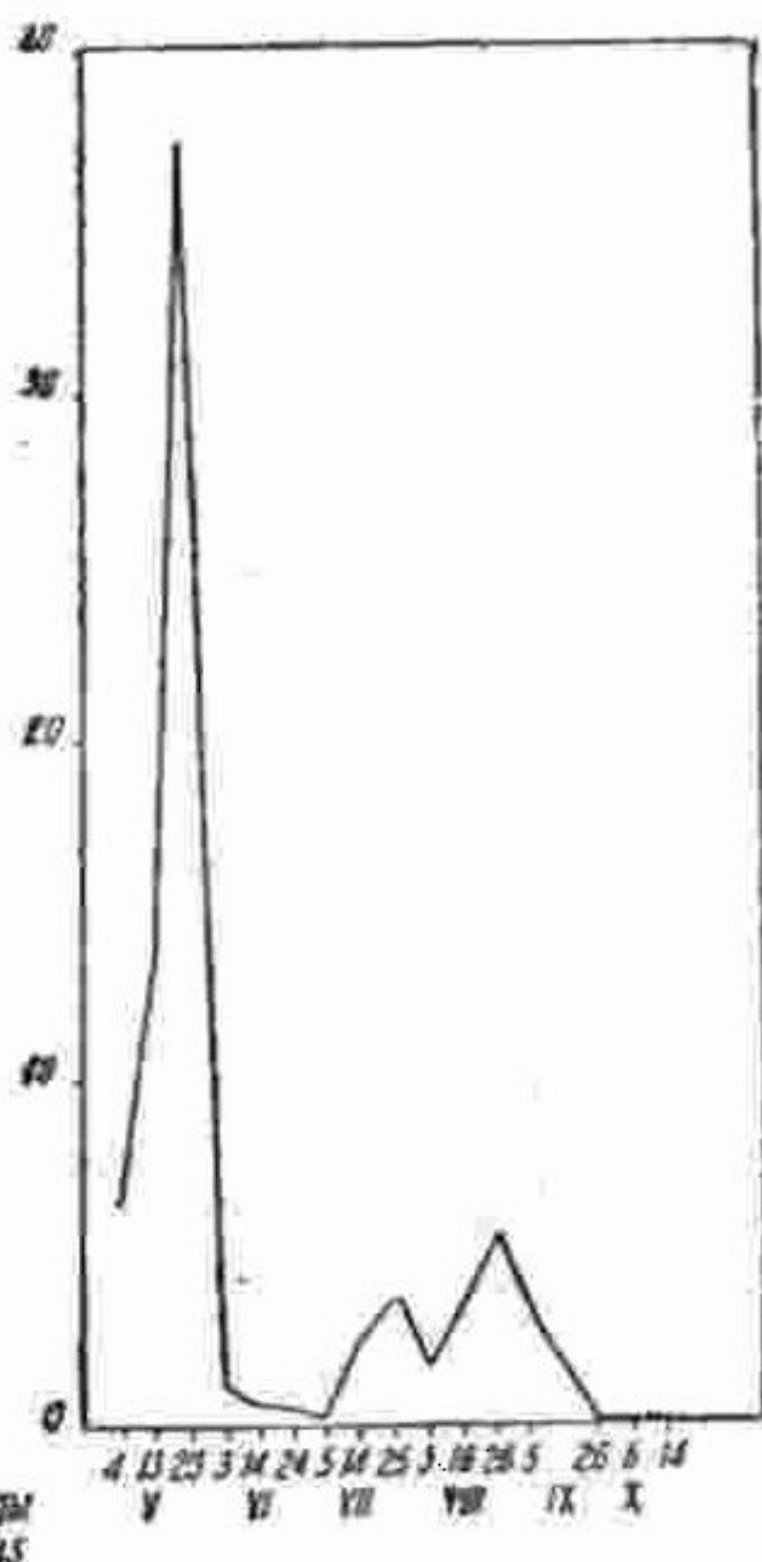


Рис. 1. Изменения фитопланктона в одной из губ Западного Мурмана (с 4/V по 14/X 1933) по данным облава с глубиной 40 м сестью газа № 25, diam. 50 см. Цифры слева — миллионы клеток на весь столб воды.

Fig. 1. Variations in phytoplankton in one of the bays of Western Murman (from the 4th of May till the 14 of September 1933) according to data of catches from a depth of 40 m. with a gauze net No. 25, 50 cm. in diametr. The figures to the left are millions cells per the whole column of water.

столько одна из описываемых ею станций ($69^{\circ}30' N$ $33^{\circ}30' O$) помещалась в районе наших исследований.

Также интересна с этой точки зрения работа С. В. Бруевича и И. А. Чайкиной (6), в которой довольно точно установлено время начала осеннего обогащения воды биогенными соединениями в прибрежной зоне.

Из биологических факторов остановимся на фитопланктоне. Схему его изменения даем на основании исследований, произведенных в одной из губ, прилегающих к изучаемому району (рис. 1).

Развитие фитопланктона начинается в конце апреля и имеет резкий максимум во второй половине мая, обусловленный массовым развитием *Pheocystis* и много меньше — диатомовыми. Вторая вспышка фитопланктона, гораздо меньшая по количеству растительных клеток на определенный объем воды, начинается в июле и прекращается в сентябре (вначале преобладают диатомовые, а затем перидиниевые).

В заключение укажем, что годы исследований (1931 и 1932) являлись годами необычного утепления Баренцова моря.

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили сборы планктона, произведенные в 1932 и в 1931 гг. с ботов „Савва Лошкян“, „Сайда“, „Венус“ и „Исследователь“, а также с э/с „Персей“ и „Н. Книпович“.

Сборы не были приурочены к определенному стационарному пункту и часто неравномерно распределялись по району исследования. Наиболее полно были освещены сборами Мотовский залив и его устье. По времени сборы были также расположены нерегулярно (табл. 1).

Таблица 1

Table 1

Распределение планктологических станций по месяцам

Distribution of plankton stations for months

Годы Years	Январь January	Февраль February	Март March	Апрель April	Май May	Июнь June	Июль July	Август August	Сентябрь September	Октябрь October	Ноябрь November	Декабрь December	Всего станций Total of stations
1931	—	—	1	9	2	34	4	8	7	1	1	—	175
1932	2	3	3	35	12	15	2	1	—	19	9	7	

Основным орудием сбора являлась икрная сеть диам. 80 см из шелкового газа № 0. Только осенью 1932 г. несколько ловов было произведено сетью Нансена диам. 50 см из газа № 3. Сборы производились вертикальным протаскиванием сети от дна до поверхности. Производились также и горизонтальные ловы в поверхностных слоях воды в течение 10 мин. на малом ходу судна.

Обработка велась счетным методом с весовым разделением каждой пробы по В. А. Яшнову (15). Полученное количество планктеров переводилось затем на кубический метр воды для данной станции, после чего вычислялось население планктона в одном кубическом метре воды для всего исследуемого района. Количество планктеров переводилось на их биомассу путем умножения на соответствующие средние веса организмов (1, 2, 4, 15).

Характер вертикального распределения планктона настоящая работа разрешает только в приближенном порядке, сопоставляя между собой данные отдельных станций с различными глубинами, а также сборы вертикальных и горизонтальных поверхностных ловов.

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

А. Сезонные изменения планктона (рис. 2)

Апрель. После длительного зимнего обеднения в апреле начинается первое увеличение планктона. Оно вызывается появлением больших ко-

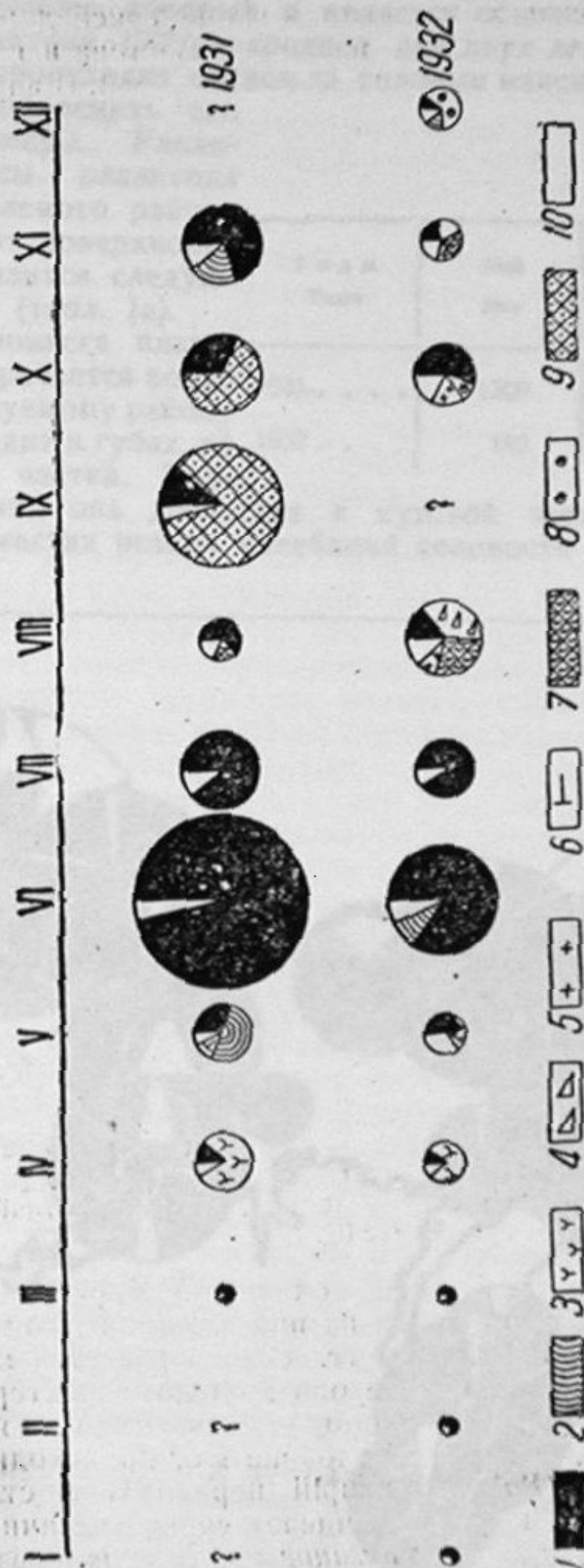


Рис. 2. Изменения биомассы планктона (в мг на 1 м³) западной части Мурманского побережья по месяцам

Fig. 2. Variations in plankton biomass in the western part of the Murman coast (in mg per 1 m³)

Обозначения (Symbols):

- 1 — *Calanus finmarchicus*; 2 — *Thysanoessa inermis* (Ovum + larvae); 3 — Larvae *Balanus*; 4 — *Cladocera*; 5 — *Coelenterata*;
- 6 — Larvae *Decapoda*; 7 — *Copepoda* (летний комплекс); 8 — *Metridia longa*, *Metridia lucens* и *Olithona plumifera*; 9 — *U-macina retroversa*; 10 — *Varia*.

личеств *Balanus pauprii*, которые распределяются по району неравномерно, пятнами, в непосредственной близости от берегов, преимущественно в верхних слоях воды; эти пятна особенно многочисленны в местах выхода с континента талых вод (рис. 3). Вне этих пятен наблюдается не-

большая зимняя биомасса с преобладанием *Calanus finmarchicus*. Начиная с апреля, вспышка личинок *Balanus* опережает начало весеннего развития фитопланктона. Возможно, что пищей для этих личинок до развития фитопланктона является детрит, выносимый с континента тальми водами.

Аналогичное появление личинок *Balanus* в апреле 1928 г. отмечено для Мотовского залива М. А. Виркетис (7). Это же для ряда лет отмечается в отчетах Мурманской научно-промысловой экспедиции. S. Ruppel (22) констатирует это явление в фиордах Бергена в начале апреля. Видимо, оно весьма постоянно в системе северных морей. В апреле в планк-

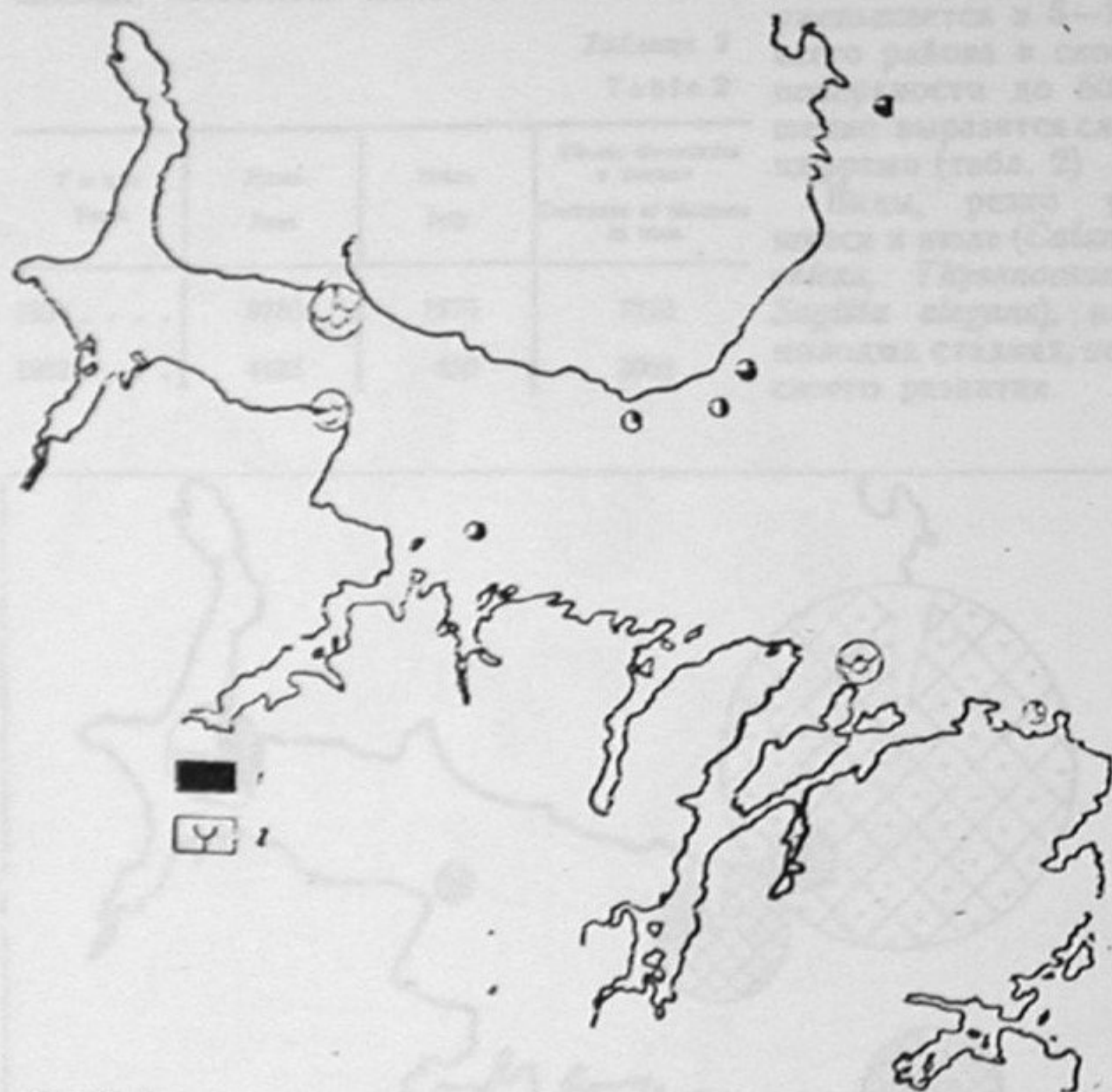


Рис. 3. Распределение биомассы планктона (в мг на 1 м³) в апреле 1932 г. Обозначения см. на рис. 2.

Fig. 3. Distribution of plankton biomass (in mg. per 1 m³.) in April 1932. Symbols see fig. 2.

тоне появляется также значительное количество икринок *Thysanoessa inermis*, проходящих стадии дробления на протяжении всего этого месяца.

Май. Майские сборы 1931 и 1932 гг. сильно разнятся между собой вследствие того, что в первом случае они хорошо характеризовали последние 4 дня этого месяца, а во втором — весь месяц за исключением этих 4 дней. Повидимому, в первой половине мая происходит уменьшение биомассы планктона (*Balanus pauprii* переходят в стадию *Cypris* и выпадают из планктона), которая начинает снова увеличиваться лишь в конце этого месяца. Икринки *Thysanoessa inermis*, развивающиеся в личиночные стадии, и растущая молодь *Calanus finmarchicus* прогрессивно увеличивают в это время биомассу планктона.

Во второй половине мая становится весьма многочисленной *Fritillaria borealis*, которая по причине ее чрезвычайно малого веса на диаграмме общей биомассы планктона не заметна.

Июнь. Июнь является месяцем годового максимума биомассы планктона, которая резко увеличивается с последних дней мая. В среднем биомасса планктона равнялась в 1931 г. 292 мг/м³, а в 1932 г. — 131 мг/м³. Первые дни месяца в биомассе преобладает молодь *Thysanovessa inermis*, а затем главенствующая роль переходит к бурно развивающейся молодежи *Calanus finmarchicus*, который и является основой годового максимума биомассы планктона (92% — среднее для двух лет). Июньское развитие зоопланктона происходит следом за годовым максимумом фитопланктона, чем и можно объяснить его огромные размеры. Увеличение биомассы планктона для всего изучаемого района (в слое воды от поверхности до 50 м) выразится следующими цифрами (табл. 1а).

Таблица 1а
Table 1a

Г о д ы Years	Май May	Июнь June	Увеличение в тоннах Increase in tons
1931.. . . .	1500	9180	8000
1932.. . . .	192	4133	3900

Большая биомасса планктона в июне встречается почти по всему исследуемому району (рис. 4) и доходит в губах до распресненных частей. Наибольших величин она достигает в кутовой части Мотовского залива и в губах — в местах резких колебаний солености и температуры.

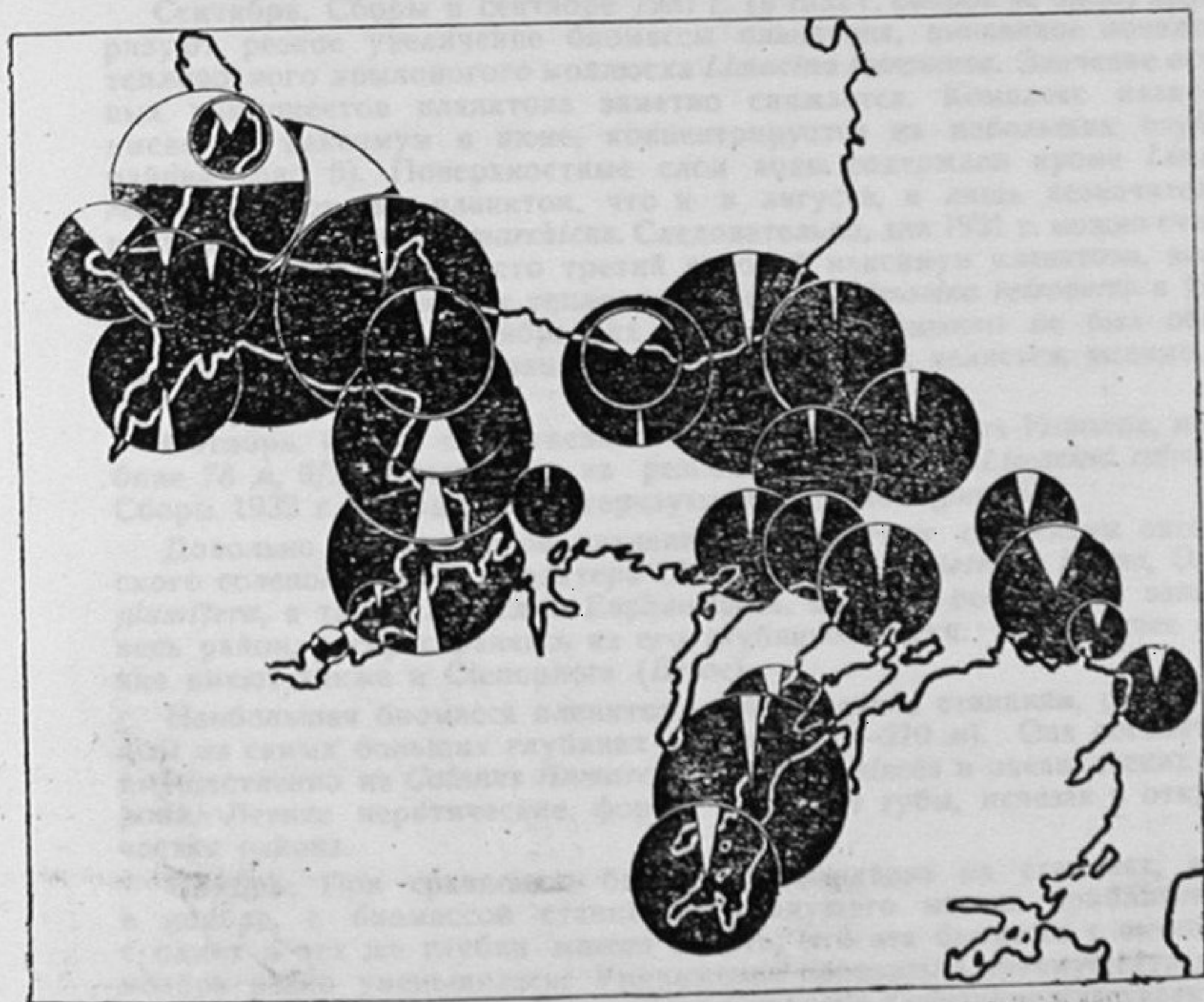


Рис. 4. Распределение биомассы планктона (в мг на 1 м³) в июне 1931 г. Обозначения см. на рис. 2.

Fig. 4. Distribution of plankton biomass (in mgs. per 1 m³). Symbols see fig. 2.

Несколько станций, взятых в исследуемом районе замыкающейся сетью Нансена в июле 1933 г., ясно указывают на приуроченность основной биомассы этого месяца к верхним слоям (25—0 м и иногда 100—0 м). Глубже планктон беден. Видимо, июньская вспышка — явление весьма постоянное для района исследования. У берегов Средней и Южной Норвегии она проявляется на два месяца раньше, имея максимум в апреле [J. T. Rind (21), S. Rippström (22)].

Июль. Во всем изучаемом районе июль характерен резким уменьшением биомассы планктона, которая становится в среднем в пять раз меньше июньской. Количество экземпляров планктеров соответственно

Таблица 2

Table 2

Годы Years	Июнь June	Июль July	Убыль биомассы в тоннах Decrease of biomass in tons
1931	9180	1970	7210
1932	4133	850	3000

уменьшается в 6—7 раз. Для всего района в слое воды от поверхности до 50 м уменьшение выразится следующими цифрами (табл. 2)

Виды, резко уменьшающиеся в июле (*Calanus finmarchicus*, *Thysanoessa inermis*, *Sagitta elegans*), исчезают в молодых стадиях, не dokonчив своего развития.

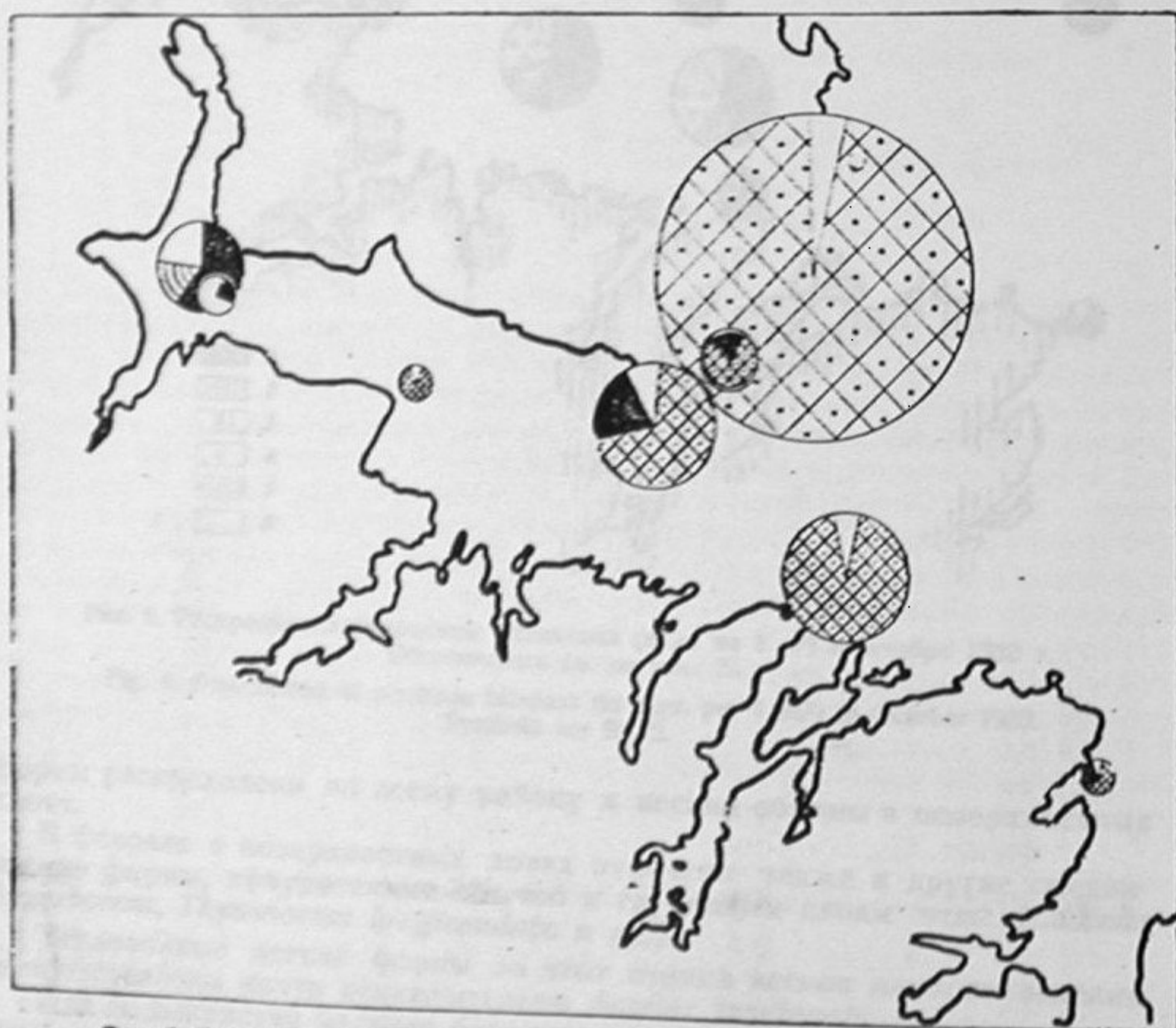


Рис. 5. Распределение биомассы планктона (в мг на 1 м³) в сентябре 1931 г. Обозначения см. на рис. 2.

Fig. 5. Distribution of plankton biomass (in mg. per 1 m³) in September 1931. Symbols see fig. 2.

Из нескольких возможных причин июльского обеднения наиболее существенной следует признать уничтожение планктона его потребителями, особенно планктоядными рыбами (см. ниже).

Одновременно с уменьшением в июле начинается опускание максимума биомассы в более глубокие слои. Поверхностные слои начинают заполняться тепловодной неритической фауной (*Cladocera*, *Acartia*, *Centropages hamatus*) с незначительной общей биомассой. Появление этого планктона, так же как и опускание июньских организмов, объясняется продолжающимся утеплением поверхностных слоев воды.

Август. Августовские сборы планктона неполно характеризуют район исследования, особенно 1932 г., когда была взята лишь одна станция на мелководье (глубина 50 м у о. Блюдце).

Общая биомасса планктона в среднем для всего района продолжает уменьшаться. В то же время на мелководье начинается новое ее увеличение, что отражает единственная станция 1932 г.

Состав планктона сильно меняется; летние неритические мелкие *Copepoda*, *Cladocera* и т. д. приобретают заметное значение в средней биомассе района и особенно выделяются по количеству экземпляров. Они преобладают в поверхностных, утепленных слоях воды и на мелководьях и обуславливают незначительную общую биомассу планктона. Максимум биомассы планктона опускается еще глубже в связи с возрастающим утеплением поверхностных вод.

Сентябрь. Сборы в сентябре 1931 г. (в 1932 г. сборов не было) характеризуют резкое увеличение биомассы планктона, вызванное появлением тепловодного крылоногого моллюска *Limacina retroversa*. Значение остальных компонентов планктона заметно снижается. Комплекс планктона, имевшего максимум в июне, концентрируется на небольших глубинах района (рис. 5). Поверхностные слои воды содержали кроме *Limacina retroversa* тот же планктон, что и в августе, и лишь незначительное количество *Calanus finmarchicus*. Следовательно, для 1931 г. можно считать, что в сентябре имел место третий годовой максимум планктона, вызванный массовым развитием тепловодных форм. *Limacina retroversa* в 1932 г. на многочисленных октябрьских станциях совершенно не был обнаружен. Занос огромного количества этих животных является, видимо, особенностью 1931 г.

Октябрь. Сборы единственной станции 1931 г. (Сеть-Наволоки, на глубине 78 м, 9/X) указывают на резкое уменьшение *Limacina retroversa*. Сборы 1932 г. хорошо характеризуют весь район (рис. 6).

Довольно существенное значение приобретают организмы океанического соленолобного характера (*Metridia longa*, *Metridia lucens*, *Oithona plumifera*, а также взрослые Euphausiacea, которые постепенно занимают весь район, распространяясь из его глубинной части. Не меньшее значение имеют также и Ctenophora (*Beroe*).

Наибольшая биомасса планктона приурочена к станциям, расположенным на самых больших глубинах района (250—270 м). Она состоит преимущественно из *Calanus finmarchicus*, Euphausiacea и океанических *Copepoda*. Летние неритические формы занимают губы, исчезая в открытых частях района.

Ноябрь. При сравнении биомассы планктона на станциях, взятых в ноябре, с биомассой станций предыдущего месяца приблизительно с одних и тех же глубин можно видеть, что эта биомасса с октября по ноябрь резко уменьшилась. Уменьшение произошло преимущественно за счет *Calanus finmarchicus*. Количество *Copepoda* с океаническим характером осталось в среднем то же, что и для предыдущего месяца; однако в ноябре они уже распространяются по всему району, встречаясь на всех станциях и в поверхностных и в вертикальных ловах. Летний неритический планктон весьма незначителен.

Декабрь — март. В течение зимнего периода общая биомасса планктона постепенно и неуклонно уменьшается, что приводит к ее годовому минимуму в марте. *Calanus finmarchicus*, почти все время преобладающий в биомассе, с декабря начинает появляться в поверхностных слоях воды и на мелководье. В январе — феврале вертикальное распределение планктона делается весьма однообразным. В марте большая биомасса приурочена уже к поверхностным слоям воды. С декабря по март большое значение имеют океанические *Copepoda*, особенно многочисленные в декабре. Эти

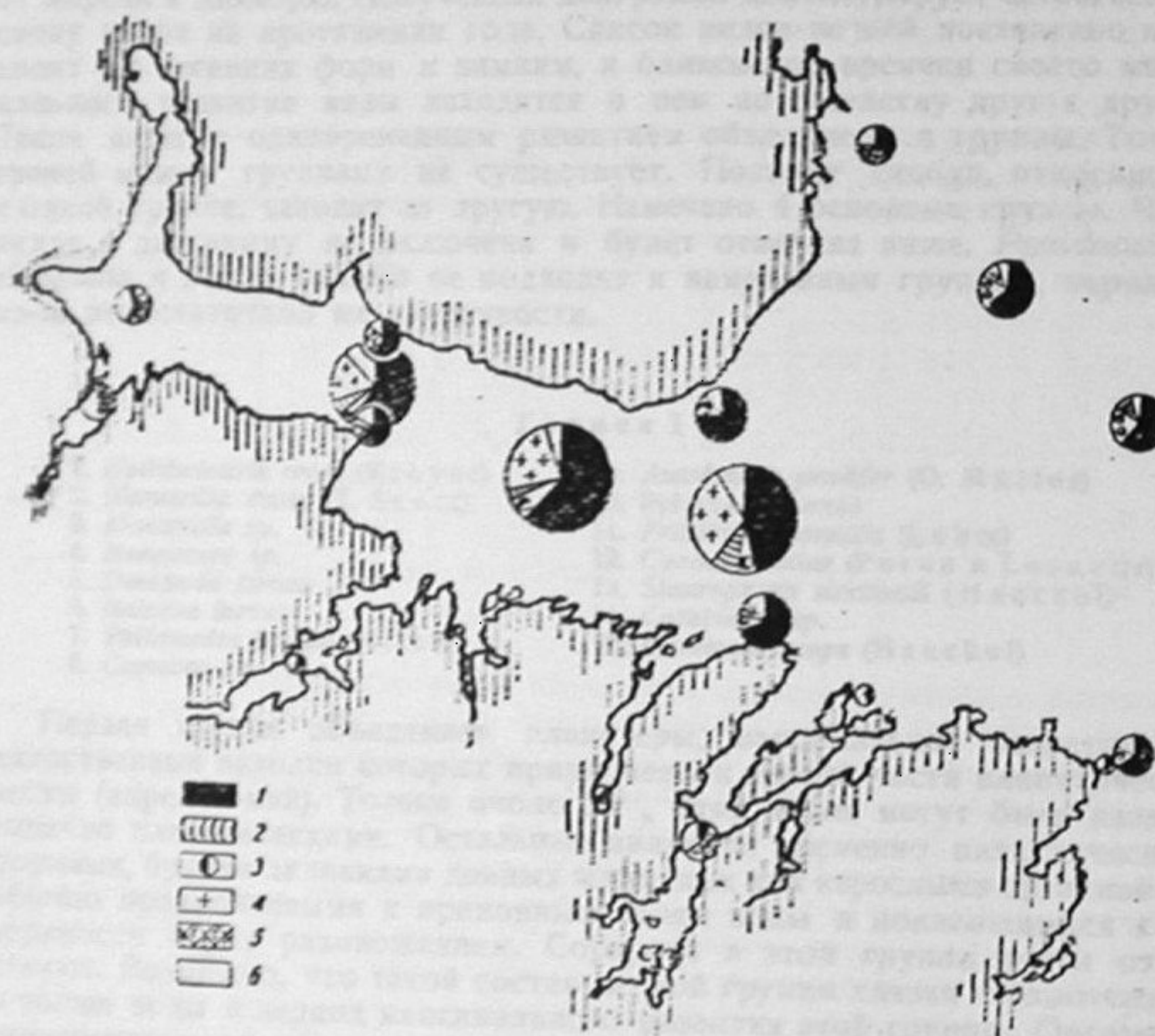


Рис. 6. Распределение биомассы планктона (в мг на 1 м³) в октябре 1932 г. Обозначения см. на рис. 2.

Fig. 6. Distribution of plankton biomass (in mgs. per 1 m.³) in October 1932. Symbols see fig. 2.

формы распределены по всему району и весьма обычны в поверхностных слоях.

В феврале в поверхностных ловах отмечены также и другие океанические формы, приуроченные обычно к глубинным слоям воды (*Calanus hyperboreus*, *Thysanoessa longicaudata* и др.).

Тепловодные летние формы за этот период весьма немногочисленны и представлены почти исключительно *Acartia longiremis*.

Для большинства месяцев биомасса планктона большей частью была ниже вычисленной средней величины ее для данного года. Только в июне и в сентябре 1931 г., а также в июне, августе, октябре и, вероятно, сентябре 1932 г. биомасса была больше. Следовательно, эти месяцы имеют решающее значение в общей годовой биомассе планктона.

Используя понятие „коэффициент увеличения биомассы“ В. Г. Богорова (1), понимая под ним численное выражение, показывающее, во сколько раз биомасса последующего месяца больше (знак +) или меньше (знак —) предыдущего, получаем следующее (табл. 2а):

Таблица 2а

Table 2a

Коэффициенты увеличения биомассы планктона
Coefficients of increase of plankton biomass

Месяцы Months	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Годы Years												
1931	—	—	—	+15	+1,8	÷ 8	—4,6	—4	+11	—3	1	—
1932	—	—1,7	—2	+ 8	—1,8	+21	—4,8	+1,8	—	—	—4,5	1

Месяцами увеличения биомассы планктона являются апрель, июнь и август — сентябрь. Это — месяцы основной продуктивности. В течение остальных восьми месяцев биомасса либо уменьшается, либо остается без изменения.

В общей среднегодовой биомассе планктона резко преобладает *Calanus finmarchicus* (табл. 3).

Таблица 3

Table 3

Соотношение отдельных компонентов в общей биомассе планктона за год в процентах
Interrelationship of separate components in the total biomass throughout a year (in percentage)

Название организмов Name of specimens	Среднее для года в процентах Average percentage for one year		Среднее за два года в процентах Average percentage for 2 years
	1931	1932	
<i>Calanus finmarchicus</i>	64	63	63,5
Океанические Copepoda	0,2	7,4	3,8
Тепловодные Copepoda	0,6	5,8	3,2
Euphausiacea	5,1	6,1	5,6
Cladocera	0,1	6,5	3,3
<i>Balanus nauplii</i>	2,5	4,2	3,3
<i>Sagitta elegans</i>	1	1,9	1,4
<i>Limacina retroversa</i>	25	—	12
Medusae и Ctenophora	0,4	3,7	2

Значение *Calanus finmarchicus* остается весьма постоянным для обоих лет исследования, несмотря на особенности 1931 г., когда *Limacina retroversa* достигла 25%. В 1932 г. при отсутствии этого моллюска резко увеличилось значение тепловодных Copepoda, Cladocera и океанических Copepoda, т. е. форм, развивающихся одновременно с появлением *Limacina retroversa* или позднее этого периода. Вторжение в район исследования огромных масс этого моллюска, вероятно, должно было отозваться на всем составе планктона и могло создать неблагоприятные условия для существования остальных планктеров, чем и можно объяснить отмеченную разницу в результатах двух лет исследования.

Б. Сезонные группировки организмов и биология отдельных планктеров

К вопросу естественного группирования планктеров мы подходим по принципу едновременности в их развитии.

Принимая за 100 максимальное среднемесячное количество организмов данного вида для каждого года, мы вычислили количество их для каждого месяца в процентах от соответствующего годового максимума. Список организмов (рис. 7) был расположен таким образом, чтобы линия „сто-процентных“ максимумов пересекла площадь диаграммы по диагонали от апреля к декабрю. Полученная диаграмма демонстрирует естественную смену видов на протяжении года. Список видов на ней постепенно переходит от весенних форм к зимним, и близкие по времени своего максимального развития виды находятся в нем по соседству друг с другом. Такие виды с одновременным развитием объединены в группы. Точных границ между группами не существует. Поэтому скобка, относящаяся к одной группе, заходит за другую. Намечено 4 основные группы. Часть видов в диаграмму не включена и будет отмечена ниже. *Pseudocalanus elongatus* и *Beroe cucumis* не подходят к намеченным группам, вероятно, из-за недостаточной их изученности.

Группа I

- | | |
|--|---|
| 1. <i>Halithalestris cronii</i> (Krøyer) | 9. <i>Autolythrus prolifer</i> (O. Müller) |
| 2. <i>Monstrilla dubia</i> (T. Scott) | 10. <i>Polychaeta larvae</i> |
| 3. <i>Monstrilla</i> sp. | 11. <i>Fritillaria borealis</i> (Lohm) |
| 4. <i>Haemocera</i> sp. | 12. <i>Cyanea arctica</i> (Peron и Lesueur) |
| 5. <i>Decapoda larvae</i> | 13. <i>Staurophora mertensii</i> (Haeckel) |
| 6. <i>Balanus larvae</i> | 14. <i>Catableta</i> sp. |
| 7. <i>Philomedes brenda</i> (Baird) | 15. <i>Sarsia princeps</i> (Haeckel) |
| 8. <i>Cumacea</i> sp. | |

Первая группа объединяет планктеры, максимальное развитие или единственные находки которых приурочены к первой части планктической весны (апрель—май). Только около 20% этих видов могут быть названы типично планктическими. Остальные являются временно планктическими формами, будучи личинками донных животных или взрослыми организмами, обычно приуроченными к придонным слоям воды и поднимающимися к поверхности перед размножением. *Copepoda* в этой группе почти отсутствуют. Возможно, что такой состав первой группы связан с гомотермией в толще воды в период максимального развития этой группы. Организмы поднимаются от дна к поверхности, не претерпевая резких изменений в температуре окружающей среды. В то же время в верхних слоях уже в это время имеют место усиленная инсоляция, вынос с континента талых вод с детритом, развитие фитопланктона и прочие условия, благоприятные для развития молодежи.

Почти все животные первой группы концентрируются в верхних слоях воды, а некоторые виды были обнаружены исключительно только в поверхностных горизонтальных ловах.

Максимальное количество животных первой группы приурочено к апрелю. С октября по март они в планктоне обнаружены не были. В июле—августе некоторые организмы имеют тенденцию к новому максимуму; таковы *Balanus larvae*, *Polychaeta larvae* и *Fritillaria borealis*. У двух первых форм эта двувёршинность вызвана, вероятно, размножением разных видов (личинки до вида не определялись). Массовое же развитие *Fritillaria borealis* в Баренцовом море обычно приурочено к цветению фитопланктона, что имеет место дважды и в данном случае.

Наиболее важным сочленом первой группы и по биомассе и по количеству экземпляров являются личинки *Balanus*, которые в чрезвычайно

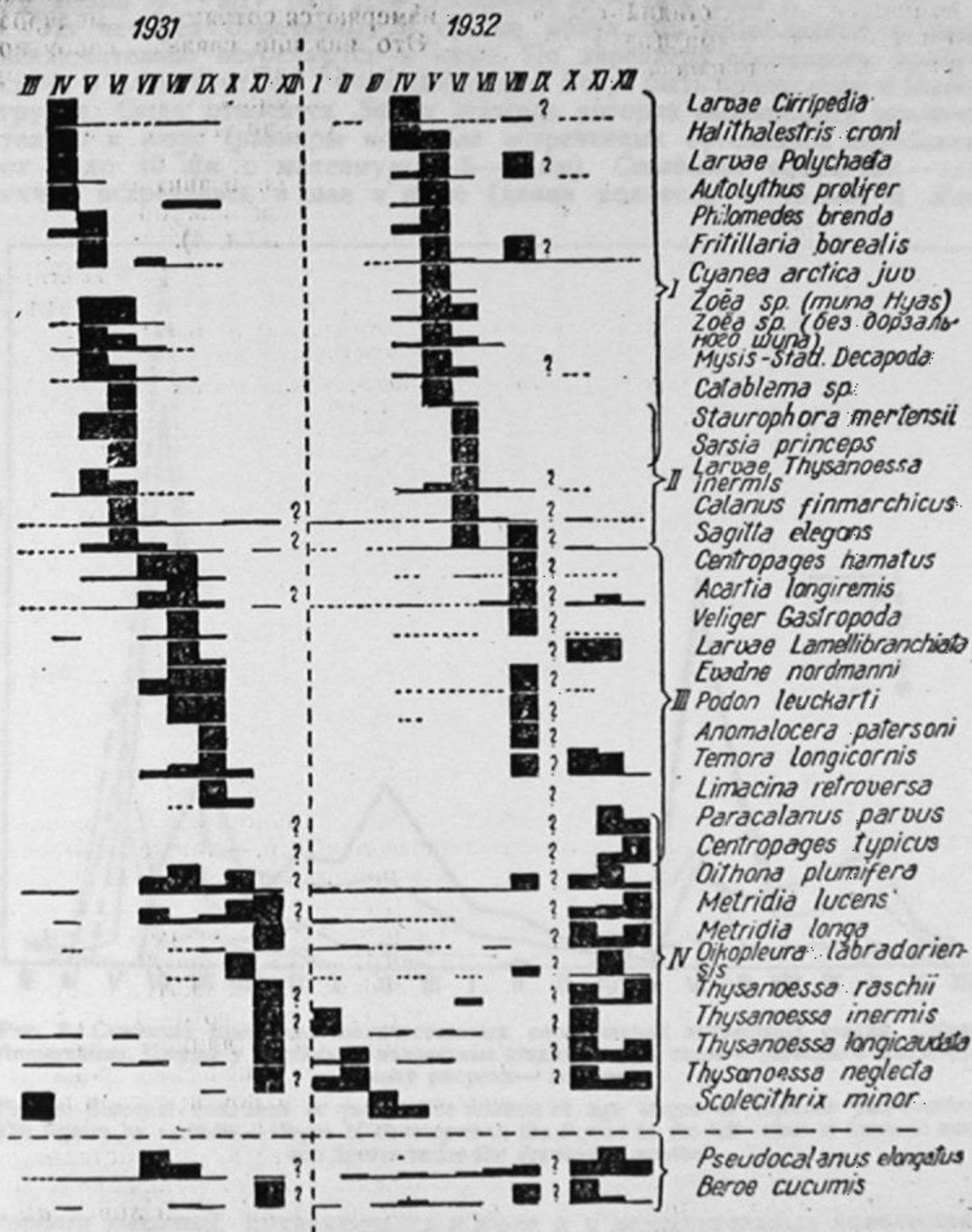


Рис. 7. Диаграмма естественных сезонных группировок планктических организмов. Пунктиром обозначено количество организмов больше 1‰; 20 мм² равняются максимальному развитию вида за данный год.

Fig. 7. Diagram of natural seasonal groupings of plankton organisms. Dotted line shows number of organisms exceeding 1‰. 20 sq. mm. express the maximum development for a given year.

незначительных количествах появляются еще в феврале и марте (0,01—0,03 экз. на 1 м² воды). В период развития личинок *Balanus* средние количества науплиальных стадий весьма мало сравнимы с таковыми же для ципривидных стадий: если первые измеряются сотнями экземпляров, то вторые единицами (на 1 м² воды). Это явление связано, вероятно, во-первых, с недолговечностью ципривидных стадий и быстротой их оседания, а во-вторых, с уничтожением личинок *Balanus* в период их развития потребителями, что доказано для сельди Г. В. Болдовским (5).

Весьма многочисленны в мае *Fritillaria borealis*, развитие которых благодаря незначительным размерам отдельных экземпляров почти не отражается на состоянии общей биомассы группы (табл. 4).

Таблица 4

Table 4

Распределение общего количества *Fritillaria borealis* по месяцам
(количество экземпляров на 1 м²)

Distribution of total number of *Fritillaria borealis* for months
(number of specimens per 1 m²)

Месяцы Months	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Годы Years												
1931	?	?	—	—	210	—	58	3	0,7	—	—	?
1932	—	—	0,01	0,4	16	1,7	0,4	16	?	0,4	0,3	0,02

Весьма многочисленными на отдельных станциях являлись личиночные стадии Polychaeta (от стадии Mitraia до стадии Nectochaeta), развитие которых характерно узкой зональностью и краткосрочностью. Личиночные стадии Decapoda — как Zoëa, так и мизидные личинки, — также распределяются отдельными пятнами, имея максимальное развитие в мае. С августа по апрель в планктоне они не обнаружены. Личинки Decapoda до вида не определялись. Различались: типичная Zoëa, больше всего приближающаяся по виду к личинке Hyas, затем Zoëa, не имеющая дорзального типа, и, наконец, мизидные личинки. Все три формы появляются в апреле, имея общую длину около 1 мм. Первая, достигнув к июлю 3—4 мм, переходит в стадию Megalopa и опускается на дно. Общая длина следующих двух форм достигает к июлю 6—7 мм, после чего обе исчезают из планктона без метаморфоза. Виды, поднимающиеся в поверхностные слои перед размножением, весьма обычны в планктоне (горизонтальные поверхностные ловы) в апреле и мае и почти совершенно отсутствуют в остальные месяцы. К таким формам относятся: *Philomedes brenda*, максимальными количествами для которых являлось 7 экз. на 10-минутный лов; *Halit- halestris cronii*, появляющийся в первой декаде апреля и широко распространенный в незначительных количествах по всему району в поверхностных слоях воды (максимум 15 экз. на 10-минутный лов) и атокальные формы *Autolythys prolifer* (определение Л. А. Зенкевича). Общая длина этих Polychaeta колебалась от 2 до 9 мм. Максимальные количества — до 15 экз. на 10-минутный лов. У двух последних видов неоднократно обнаруживались экземпляры с яйцевыми мешками, причем у *Autolythys prolifer* размеры яйценосных особей колебались от 5 до 6 мм.

Присутствие в мае 1928 г. в Мотовском заливе *Philomedes brenda* отмечено в работе М. А. Виркетис (7). В мае в планктоне встречались единичные формы придонного слоя, каковыми являются Cumacea, обна-

руженные 18/V 1932 г. около Цип-Наволока, и Monstrillidae, которые были обнаружены три раза: *Monstrilla dubia* с яичным мешком—13/V 1932 г., *Monstrilla sp.*—9/IV 1932 г. и *Haemocera sp.*—19/V 1932 г.

Из четырех отмеченных в списке медуз три преобладают и даже исключительно встречаются в июне. По характеру временного присутствия в планктоне они с большим правом могут быть причислены к первой группе. Сюда относятся *Sarsia princeps*, которая наблюдалась исключительно в июне (размеры колокола встреченных организмов колебались от 2 до 10 мм с максимумом 5—6 мм), *Catablema vesicarium*—единично встречалась в мае и июне (длина колокола 4—15 мм) и *Stau-*

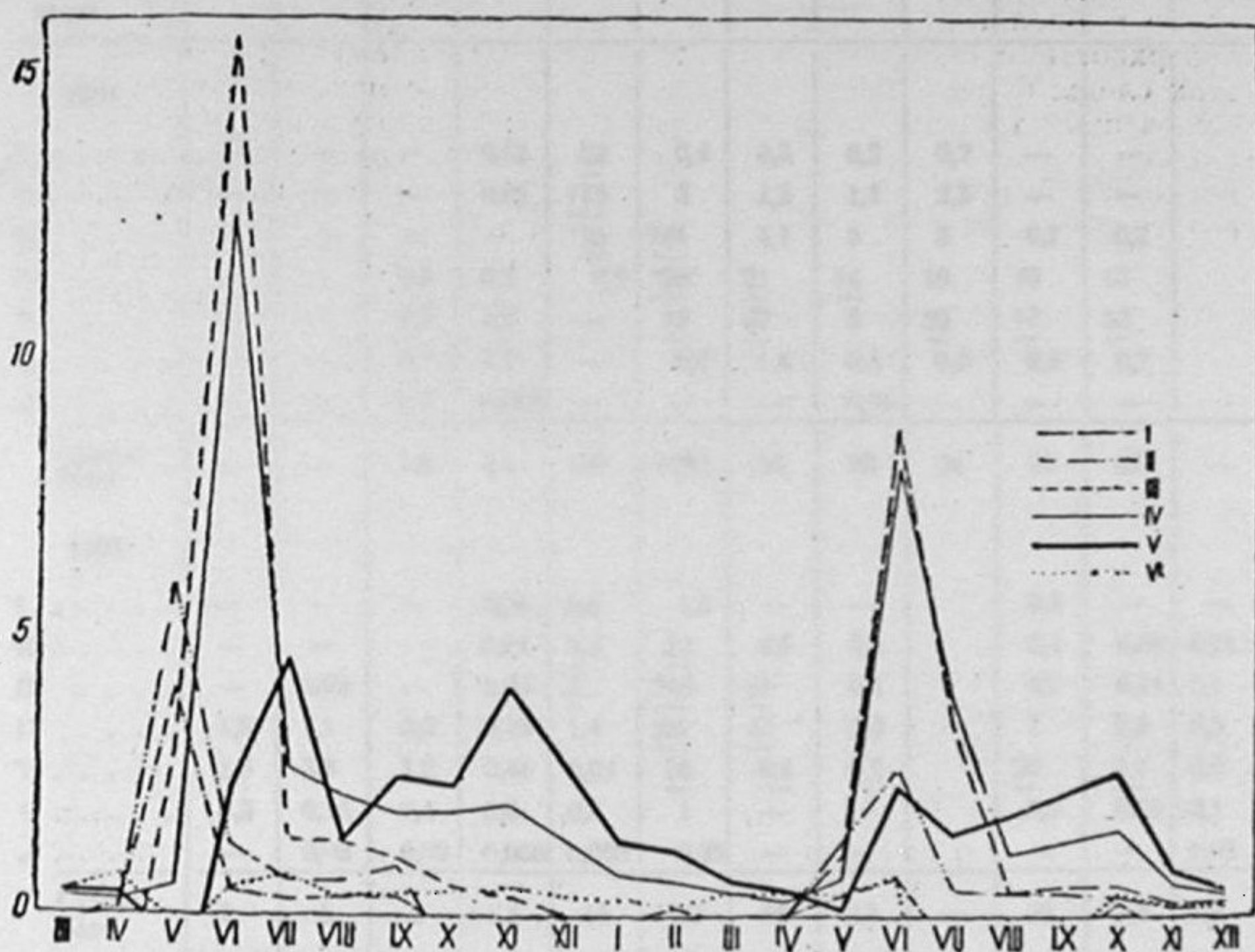


Рис. 8. Сезонные изменения количественных соотношений возрастных стадий *Calanus finmarchicus*. Цифры у легенды — возрастные стадии, цифры слева — размеры в мм, цифры внизу рисунка — месяцы.

Fig. 8. Seasonal variations in quantitative relation of age stages of *Calanus finmarchicus*. The figures by symbols — stages of development; the figures to the left—sizes of forms in mm; the figures under the drawing — months.

rophora mertensii, появляющаяся в июне и в незначительных количествах распространяющаяся по всему району преимущественно в поверхностных слоях воды. В последующие месяцы этот вид попадает редко, но трудно сказать, когда он исчезает из планктона. В июне колебание диаметров диска от 4 до 32 мм с максимумом в 20—10 мм; в августе были добыты экземпляры по 65—75 мм; таким образом за два месяца размер организмов увеличился почти в 5 раз.

Syanea arctica появляется с апреля единичными экземплярами на стадии ерхуга; диаметр диска—около 3 мм. В мае их количество несколько возрастает, а размер доходит до 5 мм. В июне их количество уменьшается с дальнейшим увеличением размеров до 9 мм. Далее эта медуза не попадает в планктические сети, но в августе и сентябре

в Кольском заливе со шлюпки наблюдались экземпляры от 300 до 700 мм диаметром с хорошо развитыми половыми продуктами.

Группа II

1. *Calanus finmarchicus* (Gunn)
2. *Thysanoessa inermis* (Kroyer)
3. *Sagitta elegans* Vex.

Все три вида—планктические, круглогодичные, характерные для Баренцева моря и имеют в районе исследования годовой максимум в июне. Группа II доминирует в среднегодовой биомассе планктона. Общими чертами в биологии всех трех видов являются: подъем взрослых форм в поверхностные слои воды в конце зимы и в начале весны; размножение в этих слоях; бурный рост народившейся молодежи с максимумом в июне, приуроченный также к поверхностным слоям; резкое уменьшение в июле и одновременное опускание особей в нижние слои воды; затормаживание и прекращение роста после этого опускания; нахождение на протяжении всего года основной массы организмов при температуре не выше 4—5°.

Организмы группы II настолько важны в биомассе планктона и в питании планктоядных рыб, что на них необходимо остановиться несколько подробнее.

1. *Calanus finmarchicus*. Биология *Calanus finmarchicus* для Баренцева моря изучена В. А. Яшновым (14). Сходную картину мы имеем в районе наших исследований (рис. 8). Размножение этого вида начинается в конце апреля, достигая максимума к маю, когда присутствует большое количество I и II коцеподитных стадий и начинается переход в III стадию. Огромное количество в июне обусловлено преимущественно III и IV стадиями, а к июлю—августу преобладающее значение переходит к V стадии. Быстрый переход в VI стадию (половозрелую) происходит только в феврале—марте.

Чрезвычайно незначительное количество стадии I встречается до сентября—октября, а стадии II—до декабря. Можно предположить наличие медленно происходящего затухающего размножения до глубокой осени, что видно из табл. 5.

Наиболее интенсивный рост особей *Calanus finmarchicus* происходит в период с мая по июль, когда преобладающее значение в общем количестве индивидуумов с каждым месяцем переходит на одну стадию. В действительности этот переход происходит, видимо, еще быстрее, так как в мае появляются уже особи III стадии, а в июне—V стадии. С июля, вместе с опусканием в нижние слои, рост затормаживается. Стадия V постоянно преобладает с августа по март.

На стадии V *Calanus* переносит длительный период неблагоприятных зимних условий, представляя собой, по выражению Marshall S. M., Nicholls A. G. и Orr A. P. (20), „зимний фонд“ (Stok). Подобный же факт отмечают Богоров (16) и другие авторы.

По изменениям в количестве особей коцеподитные стадии III и IV резко отличаются от V и VI. Можно заключить, что эти стадии являются в июне—июле основной пищей для потребителей *Calanus finmarchicus*.

Приняв максимальное количество стадии III в июне 1931 г. за 100%, получаем, что до стадии V (июль 1931 г.) развивается только 9%, а до VI (среднегодовое число) всего 0,1%. Несомненно, что при возможности полного учета первых стадий процент выживаемости сильно снизится.

Благодаря сезонным вертикальным миграциям основная масса особей *Calanus finmarchicus* в изучаемом районе постоянно живет при температуре не выше 5—6°. Максимальное размножение и интенсивный рост молодежи происходят при температуре от 4 до 5°.

Таблица 5

Table 5

Изменения в количестве особей по возрастным стадиям *Calanus finmarchicus* (средние цифры на 1 м³ для всего района)

Variations in number of specimens for stages of *Calanus finmarchicus* (average figures per 1 m.³ for the whole region)

Месяцы Months	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Стадии Stages												
1931												
I	—	—	—	0,01	52	0,4	0,3	0,2	0,2	—	—	—
II	—	—	—	0,01	112	5	1,3	1,1	2,3	—	—	—
III	—	—	—	—	25	761	5,1	5	3	0,7	0,2	—
IV	—	—	0,3	0,1	0,9	196	21	14	10	10	13	—
V	—	—	0,5	0,6	—	18	67	5	20	17	53	—
♀	—	—	0,5	1,4	—	0,8	1,4	0,3	0,6	0,4	0,7	—
♂	—	—	0,1	0,005	—	—	—	0,01	—	—	—	—
Сумма Total	—	—	1,4	2,1	190	1281	96	26	36	28	67	—
1932												
I	—	—	—	0,06	0,5	1,6	—	—	—	0,1	—	—
II	—	—	—	0,01	5,3	22	0,6	0,4	—	0,3	0,06	0,01
III	—	0,03	—	0,03	5	245	38	0,4	—	0,7	0,14	0,1
IV	1,6	1,1	0,5	0,18	1,4	201	43	3,3	—	7	0,8	0,5
V	5,5	3,6	1,2	0,48	0,02	16	6,4	9,2	—	20	1,7	0,5
♀	0,3	0,15	0,4	0,6	0,5	1	—	—	—	0,3	0,06	0,1
♂	—	0,03	0,02	0,006	0,005	0,35	—	—	—	—	—	0,03
Сумма Total	7	5	2	1,5	13	487	88	13	—	28	2,8	1,2

По побережью Западной Норвегии в развитии *Calanus finmarchicus* констатированы два максимума. J. Ruud (21) для района Мёре указывает февраль — март и май — июнь; S. Runnström (22) для района Бергена — март — апрель — май и сентябрь — октябрь. Повидимому, по направлению к северу максимумы запаздывают. Первый максимум в районе наших исследований запаздывает против района Бергена более чем на один месяц; второй обнаружен не был. Вероятно, режим исследуемого водоема неблагоприятен для развития второго максимума. Не исключена, конечно, возможность, что в некоторые годы тенденция к этому второму максимуму будет обнаружена.

2. *Thysanoessa inermis*. Пассивно плавающие яйца и личинки этого рачка, с одной стороны, и обладающие возможностью к резким активным движениям взрослые формы, с другой, весьма неодинаково улавливаются планктическими сетями. Поэтому изобразить ход развития этого вида одной диаграммой не представляется возможным. Размер животного определялся от заднего края глаза до начала тельсона.

В начале апреля в 1931 г. (единично — в марте) в верхних слоях воды изучаемого района начинают появляться половозрелые экземпляры *Thysa-*

Thysanoessa inermis размерами 6—21 мм. Возможно, что они не только поднимаются из нижележащих слоев воды, но и подходят из глубин прилежащих частей открытого моря (табл. 6).

Таблица 6

Table 6

Изменение количества *Thysanoessa inermis* по размерам в вертикальных и поверхностных ловах на протяжении года (средние для района цифры в 0,001 экз.) на 1 м³ воды

Variation in number of *Thysanoessa inermis* for different sizes in vertical and surface hauls throughout the year (Average figures in 0,001 of specimen for the regions) per 1 m³ of water

Месяц Month	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Примечание
Размер Size, mm.													
5—10 . . .			—	—	—	—	—	—	—	—	160		Вертикаль- ные ловы Vertical hauls
11—15 . . .			—	—	—	1	—	—	—	—	—		
16—21 . . .			—	—	—	1	—	—	—	—	20		
Общее количество Total quantity			—	—	—	2	—	—	—	—	180		
5—10 . . .			—	—	—	—	—	—	—	—	—		Поверхност- ные ловы Surface hauls
11—15 . . .			—	10	—	0,5	—	—	—	—	—		
16—21 . . .			4	30	—	0,3	—	—	—	—	—		
Общее количество Total quantity			4	40	—	0,8	—	—	—	—	—	—	
5—10 . . .	100	—	10	2	2	1	—	—		40	—	—	Вертикаль- ные ловы Vertical hauls
11—15 . . .	—	—	—	—	3	—	—	—		3	—	—	
16—21 . . .	—	—	—	1	3	3	—	—		4	—	—	
Общее количество Total quantity	100	—	10	3	8	4	—	—		47	—	—	
5—10 . . .	—	—	—	5	—	—	—	—		—	—	—	Поверхност- ные ловы Surface hauls
11—15 . . .	—	—	—	0,1	0,4	0,4	—	—		—	—	—	
16—21 . . .	—	—	—	1	2	1	—	—		—	—	—	
Общее количество Total quantity	—	—	—	6,1	2,4	1,4	—	—		—	—	—	

Взрослые индивидуумы распределяются в поверхностных слоях по всему району, заходя в отдельные губы с образованием более скученных стоек, и с первой декады приступают к размножению. На большом количестве самок появляются сперматофоры, и в планктоне обнаруживаются их характерные икринки. Как пример приведем таблицу, характеризующую улов на станции, где наблюдалась стайка икромечущих рачков (табл. 7).

Таблица 7¹Table 7¹

Анализ нерестящейся стайки *Thysanoessa inermis* (20/IV 1931 г. у мыса Пикшюева)
 Analysis of a spawning shoal of *Thysanoessa inermis* (April 20, 1931, off the Pikhshujev Cape)

Размер в мм Size, mm.	Количество Number	Процент несущих спермато- форы Females with sper- matophor (in percen- tage)	Размер в мм Size, mm.	Количество Number	Процент несущих спермато- форы Females with sper- matophor (in percen- tage)	Размер в мм Size, mm.	Количество Number	Процент несущих спермато- форы Females with sper- matophor (in percen- tage)
12	2	—	16	8	37	20	9	—
13	4	—	17	16	81	21	3	—
14	3	—	18	20	80	Ova	30 430	—
15	10	20	19	11	73	Nauplii	16	—

Преобладающий размер самок, несущих сперматофоры, 17—19 мм, более мелкие организмы оказались преимущественно самцами.

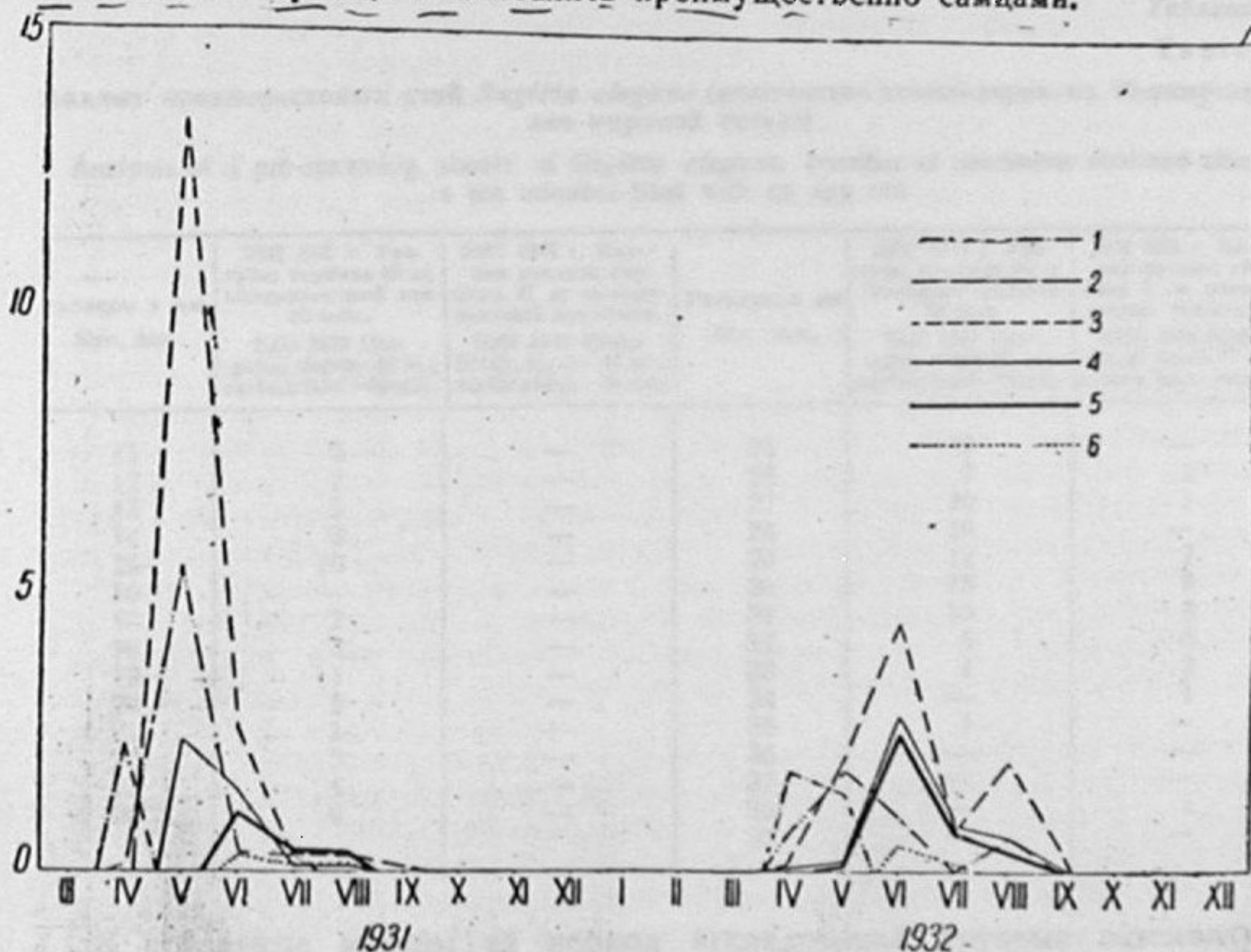


Рис. 9. Сезонные изменения в количестве молоди *Thysanoessa inermis*.

Fig. 9. Seasonal variations in quantities of fry of *Thysanoessa inermis*.

Обозначения. Symbols: 1 — Ovum; 2 — Nauplii; 3 — Calypthopis 0,5 — 1,2 mm.; 4 — Calypthopis 2 mm.; 5 — Furcilla 3 — 4 mm.; 6 — Cyrtopla 5 — 6 mm.

В апреле 1933 г. в штилевую погоду в районе Сеть-Наволока автором с борта э/с «Н. Книпович» наблюдались значительные количества *Thysa-*

¹ Икрная сеть — газ № 0, диам. 80 см, лов поверхностный.

¹ Egg net—gauze No 0,80 cm. diameter, surface horizontal haul.

noessa inermis, плавающих под самой поверхностью воды и бороздивших ее своими роstralными отростками. Они распределялись по всей видимой площади воды, в среднем на расстоянии 1 м друг от друга.

Достигая максимальной интенсивности к концу апреля, икрометание постепенно затухает на протяжении мая. Отнерестовавшие экземпляры постепенно исчезают из верхних слоев, видимо, опускаясь вниз. В июне на поверхности можно встретить единичные экземпляры, несущие пустые сперматофоры, но икринки в это время в планктоне уже отсутствуют.

Выметанная икра быстро развивается и переходит в стадию *Metanauplius*, имеющую максимум развития в мае (рис. 9). Также быстро происходит дальнейший переход в стадию *Calyptrorhis*, которая уже в мае занимает доминирующее значение, имея размеры от 0,5 до 1,5 мм. Этот размер обуславливает максимум общего количества развивающейся молодежи в конце мая—начале июня. На протяжении второй половины июня, одновременно с резким уменьшением количества молодежи, происходит дальнейшее ее развитие; появляются *Calyptrorhis* в 2, *Furcilla* в 3 и 4 мм, а также незначительное количество стадии *Cyrtoria* в 5 и 6 мм. Уменьшение количества продолжается в июле и августе и к сентябрю—октябрю личиночные формы исчезают из верхних слоев воды района. С июня у молодежи устанавливается мало изменяемое соотношение стадий, которое остается таким же и в июле и августе (табл. 8).

Таблица 8

Table 8

Изменение количества молодежи *Thysanoessa inermis* по стадиям развития (количество экземпляров на 1 м³, среднее для района)

Variation in number of the young of *Thysanoessa inermis* for stages of development. (Number of specimens for 1 m³ average date for the region)

Месяц Months	Stages	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1931													
Ovum	?	?	—	16	—	—	—	—	—	—	—	?
Nauplius	?	?	—	0,1	3	0,5	—	—	—	—	—	?
Metanauplius	?	?	—	—	91	—	0,2	—	—	—	—	?
Calyptrorhis 0,5—1,5 мм	?	?	—	—	556	21	0,2	0,2	0,04	—	—	?
2	?	?	—	—	16	6	0,05	0,02	—	—	—	?
Furcilia 3	?	?	—	—	—	3	0,1	0,3	—	—	—	?
4	?	?	—	—	—	1	0,2	0,02	—	—	—	?
Cyrtoria 5	?	?	—	—	—	0,2	0,05	0,03	—	—	—	?
Сумма	?	?	—	16,1	666—31,7	0,8	0,57	0,04	—	—	—	?
Total	?	?	—	16,1	666—31,7	0,8	0,57	0,04	—	—	—	?
1932													
Ovum	—	—	—	10	6	—	—	—	?	—	—	—
Nauplius	—	—	—	1,5	10	3	—	1,2	?	—	—	—
Calyptrorhis 0,5—1,5 мм	—	—	—	0,01	12	65	1,4	12	?	—	—	—
2	—	—	—	0,004	0,1	24	1,8	1,2	?	—	—	—
Furcilia 3	—	—	—	—	0,003	14	1,1	0,4	?	—	—	—
4	—	—	—	—	0,01	6	0,6	—	?	—	—	—
Cyrtoria 5—6	—	—	—	—	—	0,8	0,01	—	?	—	—	—
Сумма	—	—	—	11,5	28,1	112,8	4,9	14,8	?	—	—	—
Total	—	—	—	11,5	28,1	112,8	4,9	14,8	?	—	—	—

Опускание в нижние слои воды, отмеченное для всей II группы, создает к октябрю чрезвычайно резкую стратификацию. Встречаемость *Thysa-*

poessa inermis в это время начинается со станций с глубинами свыше 150 м и достигает максимума на 200—250 м. Мелкие формы (5—10 мм ^{октябрь} длиной), представляющие собой поколение данного года, являются преобладающими и обнаруживаются на меньших глубинах (опустились сюда недавно). Более крупные (11—21 мм) организмы возрастом не менее 1,5 года, которые опустились вниз гораздо раньше, отмечены только для более глубоководных станций. В связи с затормаживанием роста после опускания в нижние слои организмы размером 5—10 мм присутствуют в планктоне до апреля следующего года. В апрельском размножении они, повидимому, не участвуют. В основном икроемечут особи в возрасте не меньше 2 лет.

3. *Sagitta elegans*. Молодь и взрослые формы этого вида, так же как и предыдущего, видимо, не в равной степени улавливаются планктическими сетями, а весьма мелкие икринки в некоторой своей части должны были проходить через употреблявшийся газ. Это отразилось на уловах.

Во второй половине февраля и в марте из глубин на поверхность подходит большое количество крупных экземпляров с хорошо развитыми половыми железами. Они образуют стаи, заходящие и на мелководье отдельных губ. Для характеристики состава этих стай приводим табл. 9.

Таблица 9

Table 9

Анализ преднерестовых стай *Sagitta elegans* (количество экземпляров на 10-минутный лов икринной сетью)

Analysis of a pre-spawning shoals of *Sagitta elegans*. Number of specimens obtained after a ten minutes haul with an egg net

Размеры в мм Size, mm.	2/III 1932 г. Ура- губа; глубина 80 м; поверхностный лов 10 мин. 2/III 1932 Ura- guba; depth—80 m.; surface haul—10 min.	20/II 1932 г. Киль- дин пролив; глу- бина 47 м; поверх- ностный лов 10 мин. 20/II 1932 Kildin Strait; depth—47 m.; surface haul—10 min.	Размеры в мм Size, mm.	2/III 1932 г. Ура- губа; глубина 80 м; поверхностный лов 10 мин. 2/III 1932 Ura- guba; depth 80 m.; surface haul—10 min.	20/II 1932 г. Киль- дин пролив; глу- бина 47 м; поверх- ностный лов 10 мин. 20/II 1932 Kildin Strait; depth 47 m.; surface haul—10 min.
11	2	—	25	12	—
12	2	—	26	7	1
13	5	—	27	10	1
14	3	—	28	19	—
15	10	—	29	12	2
16	—	—	30	18	7
17	2	—	31	10	3
18	3	—	32	6	6
19	1	—	33	1	2
20	1	—	34	—	1
21	1	—	35	1	—
22	5	—	36	—	—
23	4	—	37	—	—
24	6	—	38	—	1
			39	—	—

В остальные месяцы за период исследований крупные экземпляры встречались лишь на наибольших глубинах.

В марте в планктоне появляются икринки *Sagitta*, максимальное количество которых появляется в апреле, но встречается еще и в мае. Вылупление молоди, имеющей размеры около 0,5 мм, начинается в апреле. Молодь быстро растет, достигая в этом же месяце до 1—5 мм. В мае появляются особи длиной 6—10 мм, в июне они становятся преобладающими. В 1932 г. в июне преобладали индивидуумы от 11 до 15 мм. Организмы этих размеров обуславливали годовой максимум *Sagitta elegans*, приуроченный к июню. Далее рост молоди, параллельно опусканию в ниж-

ние слои воды, задерживается. Возможно, что размножение в чрезвычайно незначительном масштабе имеет место и после апреля; так, в июле 1932 г. во входе в Мотовский залив было обнаружено несколько экземпляров длиной в 2 мм (табл. 10).

Таблица 10

Table 10

Изменения в количестве *Sagitta elegans* по размерам в течение 1931—1932 гг. (количество выражено в 0,001 экз. на 1 м³ воды в среднем для района)

Variations in number of *Sagitta elegans* for sizes during 1931—1932. (Number of specimens per 1 m³ of water average data for the whole region is shown in 0,001 of specimen)

Месцы Months	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Годы Years
Размеры в мм Size, mm.													
Ovum	?	?	10	10	—	—	—	—	—	—	—	?	1931
0,5—0,7	?	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	?	
1—5	?	?	—	13	600	100	20	—	—	—	—	?	
6—10	?	?	—	—	200	2100	800	20	10	—	—	?	
11—15	?	?	—	—	—	900	270	120	60	—	—	?	
16—20	?	?	—	—	—	—	10	70	50	—	—	?	
21—25	?	?	—	—	—	—	—	10	20	—	20	?	
26—30	?	?	—	—	—	—	—	—	10	—	40	?	
31	?	?	—	—	—	0,5	—	—	—	—	—	?	
Сумма Total	?	?	10	23	800	3100	1100	220	150	—	60	?	1932
Ovum	—	—	10	120	3	—	—	—	?	—	—	—	
0,5—0,7	—	—	—	60	—	—	—	—	?	—	—	—	
1—5	—	—	—	10	100	110	60	400	?	—	—	—	
6—10	—	—	—	—	40	700	—	1100	?	—	3	—	
11—15	—	—	—	—	3	1100	—	300	?	10	3	—	
16—20	10	—	10	—	—	2	10	—	?	20	7	20	
21—25	—	—	—	—	—	—	—	—	?	20	5	—	
26—30	—	—	—	?	—	1	—	—	?	30	4	—	
Сумма Total	10	—	20	191	146	1913	70	1800	?	80	22	20	

К октябрю *Sagitta elegans* скапливается в основном в глубинных частях района, причем поколение этого года размером до 20 мм имеет максимум на станциях с глубинами от 100 до 150 м, а крупные организмы, видимо не моложе 1,5 года, приурочены к максимальным глубинам.

Группа III

1. *Acartia longiremis* (Lilljeborg)
2. *Acartia clausi* (Giesbrecht)
3. *Centropages hamatus* (Lilljeborg)
4. *Centropages typicus* (Krøyer)
5. *Temora longicornis* (Müller)
6. *Paracalanus parvus* (Claus)
7. *Anomalocera patersoni* (Templeton)
8. *Stephos lamellatus* (G. O. Sars)
9. *Evadne nordmanni* (Loeven)
10. *Podon leuckarti* (Sars)
11. *Limacina retroversa* (Flemm)
12. Gastropoda veliger
13. Lamellibranchiata larvae
14. *Tomopteris* sp.

В группу III включены виды, имеющие максимальное развитие гидробиологическим летом (август—сентябрь) и в большинстве своем тепловодно-веритического характера. 85% этих видов являются истинно планктическими, но все, кроме одного, встречаются в планктоне только на протяжении небольшого времени. Уже к октябрю эти организмы почти исчезают из планктона и начинают вновь развиваться только в июле.

Организмы группы III можно подразделить на местные и приносные. Приносные появляются в указанные выше месяцы с теплой водой, движущейся с запада, развиваются и успевают нередко размножиться, затем почти бесследно пропадают с зимним охлаждением воды. Местные виды в некоторой своей части (*Cladocera*) переносят зиму на стадии покоящегося яйца; другие вымирают на зиму неполностью, и чрезвычайно незначительное количество перезимовавших взрослых самок дает летом новые поколения. Количество таких зимующих самок бывает так мало, что практически может остаться почти незамеченным.

Поскольку организмы группы III очень чувствительны к изменению температурного режима, ее состав и общее количество индивидуумов для различных лет могут разниться весьма сильно. На это указывал А. К. Линко (8 и 9) на примерах *Acartia longiremis* и *Centropages hata-tus*, сравнивая 1900 г. с 1905 г. Это же наблюдалось и на протяжении настоящих исследований на примере *Limacina retroversa*. Весьма возможно предположить, что животные, являющиеся местными для одного года, для другого будут являться приносными, тем более что чисто местных планктических организмов, вероятно, не существует, поскольку район исследований непрерывно промывается входящей струей течения. Организмы группы III можно охарактеризовать как виды, населяющие обычно верхний утепленный слой воды и имеющие весьма незначительные размеры и веса отдельных планктеров, но нередко дающие за летний период по несколько поколений. Отсюда — малая биомасса всего комплекса группы III и ее большая продуктивность.

Единственным видом, постоянно встречающимся в течение всего года, является *Acartia longiremis*, которую можно назвать типично местной формой. С декабря по июнь этот рачок встречался в ничтожных количествах — около 0,1 экз. на 1 м³ воды и исключительно в виде взрослых самок, размножение которых, начиная с июля, имело максимальную интенсивность в июле—августе. К периоду размножения приурочено и присутствие в планктоне немногочисленных самцов. *Acartia clausi* гораздо многочисленнее в районе исследований и имеет максимум развития несколько позднее предыдущего вида.

К местным видам относятся также *Evadne nordmanni* и *Podon leuckarti*, переносящие зиму на стадии покоящегося яйца. Единичные особи *Evadne nordmanni* наблюдались уже в апреле, но массовое развитие этого вида приурочено к июлю—августу. В сентябре происходит образование покоящихся яиц. *Podon leuckarti* несколько многочисленнее предыдущего вида, но весьма сходны с ним в своей биологии. *Centropages hata-tus* с ноября по май в планктоне не обнаруживался, но расселение его по району в июне происходит по направлению от губ, где он развивается гораздо раньше, чем в открытой части. Максимального развития в районе он достигает в июле—августе.

Иначе появляется в районе *Temora longicornis*, которая приурочена вначале к области впадения теплой струи (восточный берег Рыбачьего полуострова). Эти рачки появляются в июле—августе сразу в виде и молодых и взрослых (самки и самцы) стадий. Максимальное количество *Temora longicornis* приурочено к сентябрю—октябрю; единично она встречается зимой, что отмечалось также А. К. Линко (8, 9, 10). Общее количество этого рачка в планктоне района незначительно и в месяцы наибольшего развития не превышает в среднем 1,6 экз. на 1 м³ воды. У берегов Норвегии этот вид весьма многочислен [Rundström (22)].

Еще более характерными приносными организмами являются следующие виды: *Centropages typicus*, который представлен преимущественно взрослыми самками и в незначительном числе присутствовал в планктоне только в ноябре и декабре 1932 г.; *Paracalanus parvus*, который встречался только в эти два месяца в виде взрослых самок, но почти по всему району; *Anomalocera patersoni*, обнаруженная на 4 станциях в сентябре

1931 г. и на одной в августе 1932 г. в поверхностных слоях воды; были найдены и взрослые экземпляры этого рачка (самки и самцы) и несколько молодых. *Stephos lamellatus*, найденный только один раз 2.IX 1931 г. — взрослая самка — и наконец *Limacina retroversa*.

На этом моллюске необходимо остановиться несколько подробнее. Незначительное количество его нередко встречалось у берегов Мурмана в осенние месяцы (8, 9, 10). Занос его в таких количествах, как осенью 1931 г., в литературе не отмечался. Видимо, он является особенностью планктического режима этого года. *Limacina retroversa* появилась в районе в сентябре 1931 г. со струей течения, огибавшей полуостров Рыбачий, и заняла верхние слои воды всей устьевой части Мотовского и Кольского заливов. Просуществовав в районе около 1,5 мес., она почти совершенно исчезла из планктона в октябре и лишь ничтожные количества ее наблюдались в январе 1932 г. (табл. 11).

Таблица 11

Table 11

Присутствие в планктоне индивидуумов *Limacina retroversa*

Presence of specimens of *Limacina retroversa* in the plankton

	VII 1931	VIII 1931	IX 1931	X 1931	XI 1931	XII 1931	I 1932	II 1932
Колич. <i>Limacina retroversa</i> на 1 м ³ (среднее в районе) Number of <i>Limacina retroversa</i> per 1 m ³ . (average for the region)	—	0,02	1391	334	—	?	0,01	—

В некоторых губах *Limacina retroversa* сохранялась несколько дольше. Например, в первой половине ноября значительные количества ее были обнаружены в губе Пала (Кольский залив). По диаметру раковины *Limacina retroversa* варьировала от 0,5 до 1,5 мм.

В связи с *Limacina retroversa* необходимо сказать несколько слов о *Clione limacina*, не принадлежащем к группе III. Этот вид обычно описывается как явно холоднолюбивый, т. е. приуроченный к воде преимущественно с отрицательной температурой. В районе исследований эти организмы появлялись вместе с *Limacina retroversa* в сентябре 1931 г., держались с ней вместе в поверхностных слоях при температуре около -10° и питались исключительно ею. В дальнейшем *Clione limacina* отмечался в районе исследований включительно до июня 1932 г., после чего исчез. Эти факты указывают на то, что связывать биологию *Clione limacina* только с наличием охлажденной воды было бы ошибочно. Более правильно будет предположить, что этот вид эвритермен и относится к стенофагам, питаясь почти исключительно организмами рода *Limacina*, от наличия которых в значительной степени и зависит его ареал. К организмам приносным относятся без сомнения и *Tomopteris* sp. (*helgolandicus*?), который был обнаружен только на 3 станциях в октябре 1932 г.

Из временно планктических организмов макро- и мезоопланктона к группе III относятся только личинки моллюсков. Они состояли из *Gastropoda veliger* и *Lamellibranchiata larvae*. Первые встречались на протяжении всего года с перерывом с декабря по март и с максимумом в августе, вторые присутствовали только с августа по ноябрь, преимущественно на мелководных станциях.

Группа IV

Список видов, отнесенных к группе IV

- | | |
|--|---|
| 1. <i>Metridia longa</i> (Lubbock) | 7. <i>Thysanoessa inermis</i> (Krøyer) |
| 2. <i>Metridia lucens</i> (Boeck) | 8. <i>Thysanoessa raschii</i> (M. Sars) |
| 3. <i>Calanus hyperboreus</i> (Krøyer) | 9. <i>Thysanoessa longicaudata</i> (Krøyer) |
| 4. <i>Euchaeta norvegica</i> (Boeck) | 10. <i>Thysanoessa neglecta</i> (Krøyer) |
| 5. <i>Scolecithrix minor</i> (Brady) | 11. <i>Meganctiphanes norvegica</i> (M. Sars) |
| 6. <i>Oithona plumifera</i> (Baird) var. <i>atlantica</i> (Farran) | 12. <i>Oikopleura labradoriensis</i> (Lehm) |
| | 13. <i>Aglantha digitale</i> (O. F. Müller) |

Организмы группы IV максимального развития достигают гидрологической осенью и зимой. К весне количество их постепенно уменьшается. В летние месяцы в незначительных количествах они встречаются лишь в глубинных частях района, отсутствуя на мелководьях. Осенью количество их на глубинах заметно возрастает и они начинают распространяться и на мелководье. В январе многие виды группы IV встречаются во всех губах и в значительных количествах попадают в поверхностные горизонтальные ловы (табл. 12).

Таблица 12

Table 12

Анализ содержимого поверхностных ловов, характерных для гидрологической зимы (IV группа отмечена звездочкой; цифры выражают количество экземпляров на 10-минутный лов по поверхности икряной сетью).

Analysis of content of surface hauls characteristic for the hydrobiological winter (The group IV is marked with an asterisks; the figures show number of specimens obtained from a ten minute surface haul with an egg net)

Содержимое поверхностных ловов Content of surface hauls	21 XII 1932 г. У губы Долгой, на глубине 26 м December 21, 1932 off Dolgaja Guba Depth, 26 m.	21/XII 1932 г. Губа Западные Зеленцы, на глубине 16 м December 21, 1932 Zapadn. Zelentsy Depth, 16 m.	13/I 1932 г. Вичаны, на глубине 50 м January 13, 1932 Vichany Depth, 50 m.	16/I 1932 г. Мыс Пикшуев, на глубине 205 м January 16, 1932 Pikhshujev Cape Depth, 205 m.
<i>Calanus finmarchicus</i>	66	50	97	2300
<i>Calanus hyperboreus</i> *	—	—	—	10
<i>Metridia longa</i> *	121	83	11	20
<i>Metridia lucens</i> *	2260	499	14	80
<i>Scolecithrix minor</i> *	—	—	—	10
<i>Acartia clausi</i>	—	2	—	—
<i>Euchaeta norvegica</i> *	—	1	—	—
<i>Oithona plumifera</i> *	22	1	6	30
<i>Harpacticus uniremis</i>	—	1	—	—
<i>Thysanoessa inermis</i> *	1	—	—	—
<i>Thysanoessa longicaudata</i> *	1	—	1	4
<i>Themisto abyssorum</i>	1	2	—	—
<i>Sagitta elegans</i>	—	—	—	1
<i>Eukrohnia hamata</i>	—	—	—	1
<i>Oikopleura labradoriensis</i> *	22	9	—	—
<i>Aglantha digitale</i> *	1	—	—	—
<i>Hippocrene superciliatus</i>	1	—	—	—

Из табл. 12 видно, что зимой в поверхностном слое часто присутствуют вместе такие температурные антагонисты, как холодолюбивая *Metridia longa* и теплолюбивая *Metridia lucens*. Возможно, что такому перемешиванию способствует существование в береговой зоне сильно выраженных вихревых токов воды.

Почти все организмы группы IV характеризуются в существующей литературе как типично океанические виды, живущие обычно при большой солености. Отсюда можно предположить, что наиболее важным фактором для организмов группы IV является соленость, которая по отдельным

наблюдениям зимой в береговой зоне имеет тенденцию к увеличению. Появление зимой у берегов Мурмана океанических видов является весьма постоянным и неоднократно отмечалось А. К. Линко (8, 9, 10). В общей биомассе планктона организмы группы IV существенного значения не имеют. Руководящими видами в группе IV являются: *Metridia longa*, *Metridia lucens* и *Oithona plumifera*. Эти три вида присутствовали в планктоне района почти круглый год, встречаясь летом в незначительных количествах на глубинах и достигая максимума в октябре, ноябре и декабре (табл. 13).

Таблица 13

Table 13

Количество экземпляров (на 1 м³ воды) *Metridia longa*, *Metridia lucens*, *Oithona plumifera* (среднее из вертикальных ловов для всего района)

Number of specimens of *Metridia longa*, *Metridia lucens* and *Oithona plumifera* per 1 m.³ of water (Average data from vertical hauls throughout the region)

Месяц Month		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Виды и стадии развития Species and its stages													
1931													
<i>Metridia longa</i> . . .	IV	?	?	—	—	—	—	—	—	0,04	—	—	?
	V	?	?	—	—	—	—	—	0,02	0,10	—	2,2	?
	♀	?	?	—	0,003	—	—	—	—	0,05	—	0,4	?
	♂	?	?	—	0,01	—	—	—	—	—	—	0,7	?
<i>Metridia lucens</i> . . .	IV	?	?	—	0,005	—	—	—	0,05	—	0,4	—	?
	V	?	?	—	0,01	—	—	0,1	—	0,05	—	0,4	?
	♀	?	?	—	0,005	—	—	0,1	—	0,05	—	0,2	?
	♂	?	?	—	0,01	—	—	—	—	0,04	—	—	?
<i>Oithona plumifera</i> . . .		?	?	0,02	0,11	—	—	2,6	4,7	1,4	3,6	0,4	?
1932													
<i>Metridia longa</i> . . .	IV	0,05	0,01	—	—	—	0,4	—	—	?	0,2	0,2	0,2
	V	—	0,03	—	0,05	—	0,2	—	—	?	3,5	0,2	0,7
	♀	0,01	0,10	—	0,002	0,02	—	—	—	?	0,2	—	0,1
	♂	—	0,20	0,01	0,01	0,02	—	0,1	—	?	0,4	0,04	0,2
<i>Metridia lucens</i> . . .	IV	0,05	0,03	0,02	0,001	0,02	—	—	—	?	0,9	1,3	1,3
	V	1,3	0,20	0,13	0,07	0,02	—	—	—	?	2,2	2,1	10,8
	♀	0,05	0,015	0,03	0,01	0,002	—	—	—	?	1,5	1,6	6,2
	♂	0,06	0,01	0,01	0,005	0,01	—	—	—	?	0,4	3,3	0,6
<i>Oithona plumifera</i> . . .		0,4	0,15	0,15	0,30	0,11	—	0,15	3,3	?	3,5	8,5	0,5

Из табл. 13 видно, что *Oithona plumifera* появляется в незначительных количествах раньше двух других видов. Возможно, что она заносится в район со струями, втекающими с запада.

Довольно постоянно также на протяжении года встречались в районе исследования *Oikopleura labradoriensis* и *Thysanoessa longicaudata*.

Встречаемость *Calanus hyperboreus* и *Euchaeta norvegica* в общем незначительна. Единично они отмечались на протяжении всего года, но чаще всего в зимние месяцы. Оба вида в основном приурочены к глубинным частям района и в горизонтальные поверхностные ловы попадают лишь в зимние месяцы. *Euchaeta norvegica* попадались преимущественно в виде молодых особей (от I до III копеподитной стадии) всего только на 7 станциях. *Calanus hyperboreus* встречался несколько чаще на IV и V копеподитных стадиях. Эти же стадии были отмечены в июне среди развивающейся молодежи *Calanus finmarchicus*.

Остальные организмы группы IV появлялись только в осенние и зимние месяцы.

Thysanoessa neglecta, отмеченная за период исследования на 24 станциях, встречалась с сентября до марта, с апреля же по сентябрь совершенно не попадалась. С сентября по декабрь особи этого вида улавливались исключительно вертикальными ловами, произведенными на глубинах свыше 200 м. В феврале и марте они присутствовали в губах и попадали преимущественно в поверхностные горизонтальные ловы. В преобладающем количестве особи этого вида имели размеры от 6 до 9 мм. Аналогично встречалась в районе *Thysanoessa raschii*, размеры которой колебались от 5 до 20 мм. Этот вид, отмеченный за период исследований на 17 станциях, почти полностью отсутствовал с марта по сентябрь.

Meganuistiophanes norvegica был обнаружен всего на двух станциях в ноябре 1931 г. и в октябре 1932 г. при ловах на больших глубинах.

Половозрелые самки *Scolecithrix minor* присутствовали в планктоне района только с января по первую половину мая; число их было весьма незначительно, причем в марте организмы довольно равномерно распределялись по всему району. Несколько раньше (с сентября по декабрь) в районе встречалась *Aglantha digitale*, отмеченная на 10 станциях. Организмы этого вида имели высоту колокола от 2 до 10 мм.

Осветить полностью биологию всех организмов группы IV не представляется возможным, так как большая часть их жизненного цикла протекает вне района исследований.

Виды, встреченные при исследованиях, не все могут быть точно отнесены к той или иной из описанных групп. Причины этого могут быть весьма различны.

Из таких организмов наиболее часто встречался в сборах *Pseudocalanus elongatus*. Размножаясь, повидимому, на протяжении почти всего года, этот вид имеет тенденцию к постепенному увеличению числа организмов на протяжении всего вегетативного для планктона периода.

Таблица 14

Table 14

Количество экземпляров *Pseudocalanus elongatus* на 1 м³ воды (среднее для исследованного района)

Number of specimens of *Pseudocalanus elongatus* per 1 m³ of water (Average data for the region under investigation)

Месяцы Months	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Стадии Stages												
1931												
IV	?	?	0,01	0,03	—	—	0,5	0,2	—	—	0,2	?
V	?	?	0,08	0,2	1,2	0,1	5,2	2,2	0,5	—	1,8	?
♀	?	?	0,02	0,2	—	0,2	7,9	4,3	0,6	—	—	?
♂	?	?	0,01	0,07	—	—	0,6	0,9	0,5	—	—	?
Сумма Total	?	?	0,12	0,5	1,2	0,3	14,2	7,6	1,6	—	2	?
1932												
IV	—	0,2	0,02	0,003	0,02	0,5	—	—	?	2,3	6,5	1,9
V	—	0,4	0,1	0,1	0,3	3,8	0,8	2,1	?	4,2	7,8	2,8
♀	—	0,05	0,07	0,4	0,1	1,2	2,7	2,5	?	1,7	1,7	0,8
♂	—	0,01	0,01	0,2	0,003	0,4	0,4	—	?	0,5	0,02	0,03
Сумма Total	—	0,66	0,2	0,7	0,42	5,9	3,9	4,6	?	8,7	16,0	5,5

Аналогично с этим видом на протяжении летних месяцев постепенно увеличивается численность *Beroe cucumis*. Длина тела от 1 до 2 мм характерна для экземпляров этого гребневика, обнаруженных с января по май. Размеры от 1 до 5 мм постоянны для организмов с апреля по декабрь. Крупные экземпляры (30—40 мм) встречались с конца лета до конца осени. В конце осени с борта судна часто можно было наблюдать плавающие организмы до 200 мм длиной, которые в сети однако попадались редко. Можно предположить, что сходно развивается и другой вид гребневиков — *Bolina infundibulum*, — который почти совершенно не выдерживает применявшейся фиксации и распадается на куски.

Themisto abyssorum был обнаружен за период исследований на 58 станциях. Встречался он почти круглый год, но в весьма незначительных количествах, причем крупные рачки (до 8—12 мм) попадались преимущественно осенью, а молодь (меньше 3 мм) — почти круглый год, но с максимумом зимой и весной.

Harpacticus uniremis характерен единичными находками, разбросанными на протяжении года.

Встречаемость остальных видов на протяжении исследования характерна своей эпизодичностью.

Eukrohnia hamata была обнаружена на 17 станциях и является, по-видимому, заносной для района формой.

Themisto compressa встречена всего два раза в зимние месяцы.

Hyperoche Kroyeri была отмечена на трех станциях.

Нередко в зимних сборах присутствовали мелкие Isopoda (1—2 мм длиной) и донные Amphipoda (1—13 мм). Осенью в некоторых сборах были констатированы крупные экземпляры *Aurelia aurita*. Единично отмечены: *Bradyidius similis* — 24. III 1932 г. в губе Ура в вертикальном лове над глубиной в 110 м (4 молодых экземпляра, 2 взрослые самки и 3 взрослых самца); *Praunus inermis* — 6. IV 1932 г. в губе Западной Зеленой (8 мм длиной); *Erythrops* sp. — 14. X 1932 г. (8 мм); *Conchoecia* sp. — 25. VIII 1931 г. (10 экз.).

Представления о количестве форм микропланктона настоящая работа не дает. Отметим, что в сборах часто присутствовали: *Oithona similis*, *Misrosetella norvegica*, *Microcalanus pusillus* и изредка *Oncaea borealis*.

Личиночные стадии бентоса, относящиеся к микропланктону, несколько увеличивались в количестве к концу лета. Таковы: *Ophiopluteus*, *Echinopluteus*, *Auricularia*, *Bipinnaria*, *Ascidia larvae* и различные *trochophora*.

В. Связь между изменениями в планктоне и биологией планктоядных рыб

Чрезвычайно важным моментом при изучении взаимоотношений между планктоном и планктоядными рыбами является питание рыбы планктическими организмами. В то же время этот момент не является единственным и определяющим. Работы Hardy (17), Savage (23) и др. достаточно ясно показали, насколько сильно зависят распределение и поведение стай сельди от развития цветения некоторых видов фитопланктона, которое отрицательно действует на эту рыбу. Наконец, связь между планктоном и рыбой может быть и косвенная, поскольку изменения в экологических условиях отзываются одновременно и на составе планктона и на биологии рыбы. Настоящая работа подходит к разбираемому вопросу путем сопоставления закономерностей в изменениях планктона с биологией планктоядных рыб. Ее данные можно рассматривать как первые шаги в этом направлении.

Планктон и сельдь

Район исследований является основой промысла (запорного и активного глубоководного) и изучения сельди Баренцева моря. Сельдь в открытых частях

Баренцова моря изучена далеко недостаточно, хотя известно, что большие количества ее держатся там круглый год. Поэтому изучить взаимоотношения планктона с сельдью на протяжении всей ее жизни пока не представляется возможным. Присутствие промысловых стай сельди в описываемом районе связано с ее подходами в губы.

Из рассмотрения состояния планктона в губах в периоды подходов туда косяков сельди можно заключить, что в периоды обоих подходов сельди в губы (летний — июль — август и зимний — октябрь — январь) биомасса планктона в губах чрезвычайно незначительна. Основные элементы в пище сельди, организмы группы II и Euphausiacea из группы IV [Г. В. Болдовский (5)], в эти месяцы там почти отсутствуют. Незначительная биомасса планктона в губах, без сомнения, не может обеспечить питания зашедших туда огромных стай сельди. Исследования планктона в Сайдагубе в июле 1932 г. показали, что зашедшая в промысловых количествах и в особенности запертая сельдь в короткий срок уничтожила почти всех находящихся там планктических животных. В верхних слоях воды, в районе запора макро- и мезозоопланктон отсутствовал совершенно и пробы состояли только из слизи и чешуи сельди. Следовательно, зашедшая в губу сельдь практически находится в воде почти без пищи.

Исходя из сказанного, можно утверждать, что планктон как пища не является причиной заходов мощных стай сельди в губы.

К подобному же выводу на основании изучения питания сельди приходит и Г. В. Болдовский (5).

Отсюда возникло предположение, что для изучения связи между подходом сельди в губы и планктоном как ее пищей необходимо обратиться к тем областям, где сельдь откармливается и откуда, окончив откорм, она идет в губы. К таким областям относятся, повидимому, открытые части изучаемого района.

Основные организмы, идущие в пищу сельди, принадлежат к сезонной группе II, причем численность их, в частности *Calanus finmarchicus*, в закрытых частях района с июня до марта непрерывно уменьшается. В этом уменьшении наблюдаются два периода — резкое уменьшение в июле и быстрое уменьшение количества *Calanus finmarchicus* с октября по ноябрь. Время этих резких уменьшений биомассы планктона совпадает с началом подхода сельди в губы; прекращение уменьшения совпадает с максимальным подходом сельди. Можно предположить, что сельдь перед подходом в губы усиленно откармливается, действуя совместно с другими потребителями планктона на этот комплекс в сторону его быстрого уменьшения.

Весьма интересными являются данные 1931 г. Необычный принос *Limacina retroversa* обусловил чрезвычайно большую биомассу планктона в сентябре и октябре. Преобладающее значение в этой биомассе перешло от организмов группы II к принесенному моллюску. Можно предположить, что огромные массы этих животных в верхних слоях воды дали для сельди возможность более быстрого откорма и обусловили более ранний подход этой рыбы в губы. Сельдь в промысловых количествах подошла в губы в октябре, т. е. почти на 2 месяца раньше, чем в 1930, 1932 и 1933 гг. Данных по питанию сельди в открытой части района в сентябре и октябре 1931 г. нет, но указания, что *Limacina retroversa* в некоторые месяцы у берегов Англии и Норвегии является излюбленной пищей сельди, имеются у Hardy (17) и у J. Muggau and I. Hjort (19).

Возможно, конечно, что ранний подход сельди осенью 1931 г. связан с появлением *Limacina retroversa* не только в отношении питания. Этот моллюск, вероятно, является показателем определенных изменений, происшедших в режиме вод исследуемого района. Эти изменения, несомненно, должны были отразиться и на биологии сельди.

Биология и поведение сельди в районе исследований перед зимним подходом по данным 1932 и 1933 гг. представляются в следующем виде:

косяки сельди начали обнаруживаться с сентября и держались в открытых частях района до половины ноября, после чего заходили в губы. Наиболее дрифтерный промысел в 1933 г. был приурочен к наибольшим глубинам устья Мотовского залива. При сопоставлении местонахождения промысловых косяков сельди в сентябре и октябре 1932 г. с распределением планктона можно

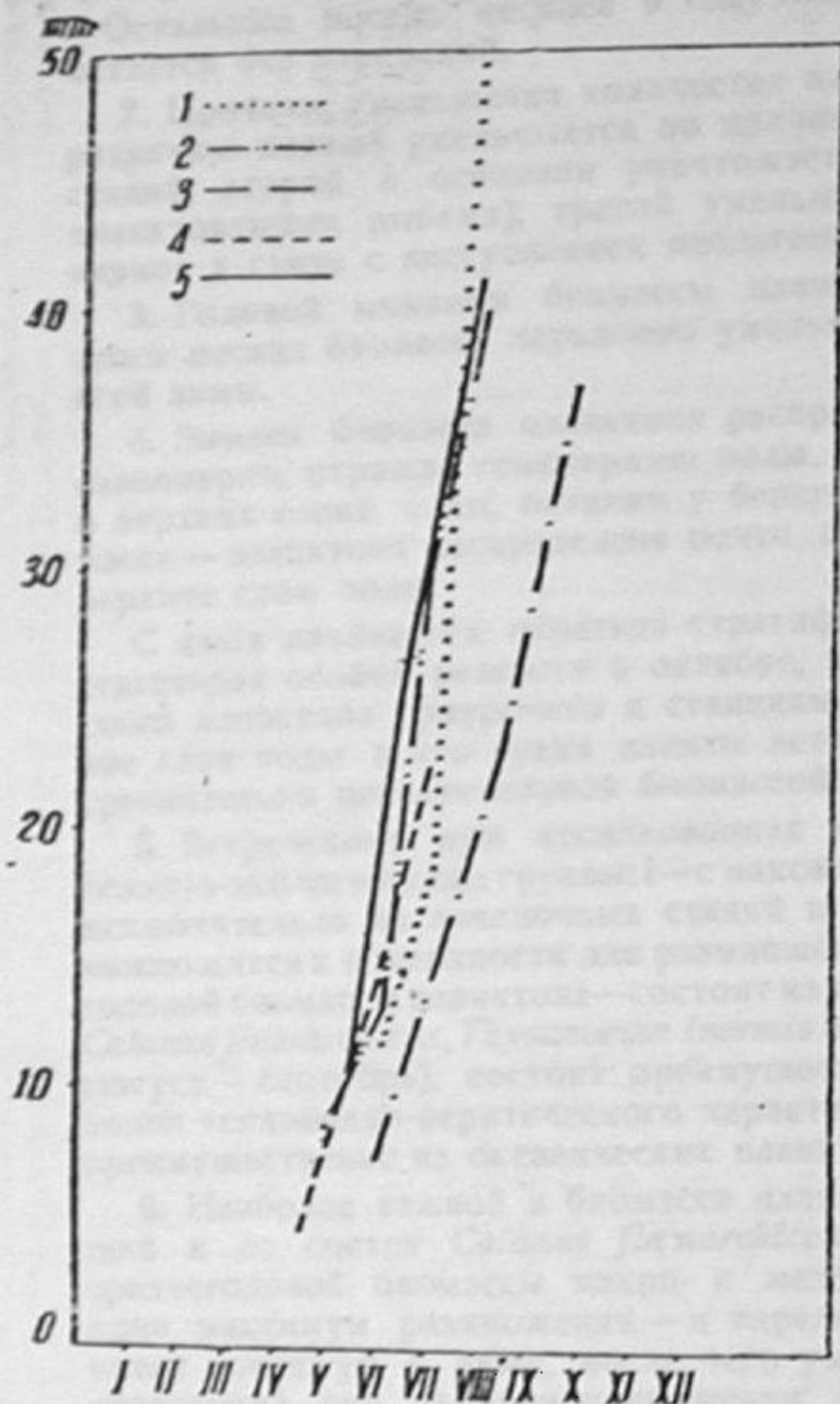


Рис. 10. Кривые роста мальков различных рыб. Обозначения: 1 — треска; 2 — пикша; 3 — весенняя мойва; 4 — сельдь; 5 — песчанка.

Fig. 10. Curves of growth of the fry of different fishes. Symbols: 1 — cod; 2 — haddock; 3 — Spring Mallotus villosus; 4 — herring; 5 — sand-eel.

здесь только, что подходы сельди в губы совпадают со сменами в них групп планктона: в июле со II на III, а в ноябре с III на IV.

Остальные планктоядные рыбы

Биология и питание остальных планктоядных рыб изучены весьма слабо. Поэтому в настоящей работе мы отметим только отдельные моменты из взаимоотношений между планктоном и этими рыбами.

Т. С. Расс (12) характеризует описываемый район как своеобразный инкубатор для мальков многих рыб. Огромные количества этих мальков,

здесь необходимо предположить существование вертикальных миграций либо планктона в верхние слои, либо сельди — в нижние. Последнее более вероятно. По данным Г. В. Болдовского, в октябре из косяков сельди, стоящих над глубинами, питается меньшая часть, а большая состоит из откормившихся, весьма жирных экземпляров, имеющих уже пустые желудки. Следовательно, в этом месяце только часть сельди заканчивает в районе свой откорм перед подходом в губы.

При дальнейшем изучении сельди и ее экологии большое значение может иметь знание описанных в настоящей работе сезонных групп планктона. Ука-

питаясь в первые месяцы своей жизни, повидимому, исключительно планктоном, должны уничтожать массами входящих в его состав животных. Из кривых размеров мальков различных рыб по месяцам (рис. 10), составленных по данным Т. С. Расс (13), видно, что, несмотря на различия во времени нереста рыб, основной рост всех мальков до выхода их из планктона приходится на одни и те же месяцы. Таким образом периодом усиленного роста для мальков являются июнь, июль и август, месяцы максимальной биомассы планктона и ее резкого уменьшения, которое в значительной степени зависит, вероятно, от питания мальков.

Питание мойвы (*Mallotus villosus*), весьма многочисленной в Баренцовом море, изучено также крайне слабо. Известно, что она является планктоядной рыбой и, повидимому, представляет собой весьма мощного потребителя планктона. Отрывочные данные по анализам желудков мойвы, любезно предоставленные нам А. Павловой и Г. Болдовским, не дают ясной картины питания этой рыбы вследствие очень большого процента пустых желудков. Мойва береговой области, по данным за март, май, июнь, июль и ноябрь, характеризуется исключительно пустыми желудками. Из майских сборов в желудках только четырех рыб найдены личинки *Balanus*.

В апреле пища в желудках мойвы находилась неоднократно и определялась, как *Thysanoessa* sp. Процент питающихся рыб был невелик — около 3, но количество рачков в их желудках было в среднем около 15 экз. на питающуюся рыбу. Несомненно, что в апреле происходит усиленное питание отдельных особей мойвы (возможно — отнерестовавших) икромечущей *Thysanoessa inermis*. К берегам района исследований косяки мойвы подходят в апреле следом за стаями рачков. Подобная же связь между указанным рачком и мойвой была подмечена также в Мотовском и Кольском заливах для периода с апреля до мая 1930 г.

Эти факты интересны и в том отношении, что миграция мойвы влечет за собой появление стай трески. Здесь, повидимому, мы имеем дело со связью, более сложной и состоящей из трех звеньев — *Thysanoessa* — мойва — треска.

Данные по питанию песчанки (*Ammodytes tobianus*), имеющиеся в работе В. Богорова, Б. Мантейфель и А. Павловой (3), показывают, что основу питания этой рыбы также составляет планктон. В июне и июле в желудках песчанки в больших количествах находилась молодь *Calanus finmarchicus* и личинки *Thysanoessa inermis*. Несомненно, что и эта рыба основой своего откорма имеет максимальную годовую биомассу планктона, влияя в свою очередь на ее уменьшение.

Изучение взаимоотношений между планктоном и планктоядной рыбой имеет большой теоретический и практический интерес.

Разрешение этого вопроса, с одной стороны, чрезвычайно важно для понимания основных закономерностей в продуктивности моря и расположении его пищевых цепей, а с другой, — должно определить участие изучения планктона в руководстве промыслом планктоядной рыбы, в частности сельди.

При этом изучении важен каждый отдельный факт. Поэтому выше были изложены подобные факты даже в том случае, если они не представляли собой единого целого.

ВЫВОДЫ

1. Биомасса изучаемого планктона имеет в году три максимума: первый в апреле — незначительный, вызванный развитием личинок *Balanus*, второй в июне — наибольший для года, обусловливаемый развитием молодью *Calanus finmarchicus*, и третий в сентябре — менее значительный, основой которого являются теплолюбивые неритические формы (местные и приносные).

Первый максимум имеет место до массового развития фитопланктона; второй обнаруживается непосредственно после майского цветения и третий следует за июльско-августовским развитием фитопланктона.

Увеличение биомассы планктона происходит только в апреле, июне и августе — сентябре.

Остальные восемь месяцев в году биомасса либо уменьшается, либо остается без изменений.

2. Причины уменьшения количества планктона для каждого максимума различны: первый уменьшается по причине оседания на дно личиночных стадий; второй в основном уничтожается консументами (в частности, планктоядными рыбами); третий уменьшается вследствие гибели организмов в связи с наступлением неблагоприятных условий.

3. Годовой минимум биомассы планктона имеет место в марте. До этого месяца биомасса неуклонно уменьшается с октября на протяжении всей зимы.

4. Зимняя биомасса планктона распределена в толще воды довольно равномерно, отражая гомотермию воды. Апрельская вспышка происходит в верхних слоях воды, пятнами у берегов; июньская — повышенная биомасса — планктона распределена почти по всему району, заполняя собой верхние слои воды.

С июля начинается обратная стратификация биомассы планктона, достигающая особой резкости в октябре, когда основное количество июньского планктона приурочено к станциям с глубинами свыше 200 м. Верхние слои воды в это время заняты летним неритическим планктоном со сравнительно незначительной биомассой.

5. Встреченные при исследованиях виды можно разбить на четыре сезонно-экологические группы: I — с максимумом развития в апреле — состоит исключительно из личиночных стадий и взрослых придонных форм, поднимающихся к поверхности для размножения; II — июньская группа — основа годовой биомассы планктона — состоит из трех истинно планктических видов: *Calanus finmarchicus*, *Thysanoessa inermis* и *Sagitta elegans*; III — летняя группа (август — сентябрь), состоит преимущественно из истинно планктических видов тепловодно-неритического характера; IV — зимняя группа — состоит преимущественно из океанических планктеров соленолобного характера.

6. Наиболее важной в биомассе планктона является группа II. Входящий в ее состав *Calanus finmarchicus* занимает около 63% от общей среднегодовой биомассы макро- и мезозоопланктона. Этот рачок имеет один максимум размножения — в апреле — мае. Народившаяся генерация имеет максимум в июне, после чего уменьшается до новой вспышки на следующий год. В этом уменьшении имеются два периода ускорения: один в июле, другой в ноябре.

7. Чрезвычайно высокая биомасса планктона в сентябре 1931 г. вызвана заносом в район огромных количеств *Limacina retroversa*. Это явление следует рассматривать как особенность 1931 г.

8. При сопоставлении изменений планктона с биологией планктоядной рыбы можно сделать следующие выводы:

а) июньский максимум планктона в открытой части изучаемого района служит основой годового откорма для огромной массы потребителей планктона, к которым относятся сельдь, мойва, песчанка и большинство развивающихся мальков рыб;

б) планктон как пища не является причиной захода мощных стай сельди в губы;

в) начало подходов сельди в губы совпадает с периодом резких уменьшений в биомассе планктона (преимущественно организмов группы II) в открытых частях района; максимумы подходов совпадают с периодами прекращения этих резких уменьшений биомассы планктона; повидимому,

сельдь перед подходом заканчивает свой откорм, влияя совместно с другими консументами на уменьшение планктона;

d) в 1931 г. подход сельди в губы произошел в октябре, т. е. почти на два месяца раньше обычного; это явление, повидимому, стоит в связи с массовым появлением в этом году *Limacina retroversa*, которая дала для сельди возможность быстрого откорма;

e) перед зимним подходом в 1932 г. сельдь два месяца стояла в открытых частях района, располагаясь над областями наибольшей биомассы планктона; исходя из материалов по питанию этой сельди, необходимо предположить наличие широких вертикальных миграций;

f) сроки заходов косяков сельди в губы совпадают со сменой в них сезонно-экологических групп планктона;

g) отнерестовавшая мойва (*Mallotus villosus*) питается икромечущей *Thysanoessa inermis*; косяки этой рыбы следуют за стаями рачков.

Мурманск, 1935.

THE ZOOPLANKTON OF THE COASTAL WATERS OF THE WESTERN MURMAN

By B. P. Manteufel

SUMMARY

1. THE REGION UNDER INVESTIGATIONS

The investigations covered the region of the coastal waters of the Barents Sea, bordered on the East by Kildin Island and on the West by the deepest part of Motovskij Bay. This is a considerably vast space, with depths amounting to 270 m; it is continuously and slowly washed through by the current, streaming along the coast from the West. During winter (from December to April) homothermics, with low temperatures may be observed here. During the months of hydrological summer (from August to September) on acute temperature stratification sets in. In October—November the cooling of the surface layers causes reverse stratification.

The phytoplankton development (fig. 1) exhibits two maxima, the greatest occurring in May, and the lesser—in July—August.

2. MATERIALS AND METHODS

Plankton sampling was carried out by means of an egg—net gauze No. 0, 80 cm. in diameter, dragged vertically from bottom to surface. Frequent surface, horizontal hauls of 10 minutes duration were performed, the ship moving at a slow rate.

Sampling was not confined to any particular spot and the hauls were dispersed in different parts of the region. Elaboration of material consisted in counting a certain part of the sample. The quantity of specimens counted for species was translated on the average into data per 1 cub. meter of the water column involved in the catch. A mean value for the whole region under investigation was computed from the data for separate stations.

3. SEASONAL CHANGES OF PLANKTON

The plankton biomass studied exhibits three maxima throughout the year (fig. 2). The first, rather insignificant, caused by the development of *Balanus nauplii*, occurs in April before the onset of mass phytoplankton development. The organisms forming this maximum are distributed patchwise on shallows and bays. The fall of the maximum is caused by the sinking of Cypris stadium to the bottom.

The second greatest maximum of the year, occurs in June, immediately following the May increase in phytoplankton. It is conditioned mainly by *Calanus finmarchicus* and, to a much lesser degree, by *Thysanoessa inermis* larvae, spreading throughout the upper water layers of the region in question.

With the abrupt fall of the maximum in July, the organisms constituting it, disappear from the plankton without having reached their development. The main reason for the fall of the second maximum is, we presume, the consumption of plankton.

The third maximum, somewhat lower than the previous, occurs in August—September, following the July—August rise in phytoplankton. It is accounted for by the development of thermophylic neritic animals (local and drifted), this development taking place in the upper warmed water layers of the whole region.

Hence the rise in plankton biomass occurs during 3 to 4 months every year (April, June, August and September); during the other eight months the biomass either decreases or remains unaltered.

From September a continual decrease of biomass sets in, reaching its minimum in March. The vertical plankton distribution in winter is stationary.

The unusually great biomass in September 1931 was presumably due to huge masses of *Limacina retroversa* carried there by the coastal current and distributed throughout the surface water layers of the whole estuary part of the Motovskij Bay. By November these organisms had disappeared from the plankton. No similar phenomenon was observed in 1932.

4. SEASONAL GROUPING OF PLANKTON AND THE BIOLOGY OF SOME OF THE PLANKTON ORGANISMS

Diagram (fig. 7) was planned to enable one to judge on seasonal occurrences of species in the composition of plankton. The diagram was based on the maximum quantities of each species throughout the year. These yearly maxima are arranged in the diagram so that they reflect a gradual transition of the plankton from spring (April) to winter. Accordingly the list of organisms was ranged in seasonal order. This enables us to group all species mentioned in the list into 4 seasonal—ecological groups.

The first group involves 15 species (for a list of species see page 322) reaching maximum development in April and May. The majority of these species are temporarily—plankton species and represent either the larval stages of bottom forms or typical inhabitants of bottom layers, which have risen to the surface for spawning. Obviously the existence of the first group is the phenomenon typical for shallow and coastal regions.

The second group consists of three species reaching maximum development in June: *Calanus finmarchicus*, *Thysanoessa inermis* larvae and *Sagitta bipunctata*. The second group constitutes the basic yearly plankton biomass, being genuinely plankton forms. The common features in the biology of all the three species are: the rise of adult forms to the upper water layers by the end of winter and beginning of spring for spawning; an acute growth of the young reaching its maximum in June; an acute decrease in the number of organisms in July and a simultaneous sinking into the deeper water layers; a slowing up and full inhibition of growth after the sinking and: the occurrence of the main mass of organisms throughout the year at temperatures not exceeding 4° to 5° C.

Calanus finmarchicus forms a yearly average of about 63% of the whole plankton biomass. It has one maximum of spawning—in April and May. The newly born generation decreases from June to the next year. Two accelerations have been observed in this decrease fall—occurring in July and November. *Calanus finmarchicus* is subjected to the unfavourable conditions of the winter season in the fifth copepodite stage. Only a few specimens of the newly born generation live until up to the adult stage: from the maximum quantity of the third copepodite stage only 9% survive to the fifth copepodite stage, whereas only 0.1% live to maturity.

Thysanoessa inermis generates in April—May, large shoals of big specimens approaching the coasts and occupying the surface water layers. After generating the adult specimens sink, and the spawned eggs develop in the upper water layers.

The generating of *Sagitta bipunctata* beginning in February—March occurs in a similar manner.

The third group is represented by thermophilic neritic organisms, reaching maximum development in August—September (for a list of species see page 332). Part of these species is of local origin, the others coming from elsewhere. The local species live through the winter in the stage of resting eggs (Cladocera) or else as adult females (*Acartia*) being, moreover, exceedingly scarce. Those carried here make their appearance in summer, being brought by currents from the west; they succeed often in generating and die off with the onset of cooling (*Limacina retroversa*, *Anomalocera patersoni* and others). The organisms of the third group chiefly inhabit the surface water layers and are characterized by small size and swift change of generation.

The fourth group consists of typically oceanic forms, reaching maximum development in months of hydrological autumn and winter (for a list of species see page 335). During the summer months the organisms of the fourth group are not numerous and are found at maximum depths of this region. In winter they are commonly found in all the bays and shallows, occurring in vast numbers in the surface catches. This suggests heightened salinity as the main factor for the organisms of the fourth group. The leading forms of the fourth group are: *Metridia longa*, *Metridia lucens* and *Oithona plumifera*.

We failed to classify some of the species occurring in investigations with any of the above groups. As such we should mention *Pseudocalanus elongatus* and *Boreo cucumis*, which keep increasing in number throughout the period of plankton vegetation.

5. THE RELATIONSHIP BETWEEN THE CHANGES IN PLANKTON AND THE BIOLOGY OF PLANKTON-CONSUMING FISHES

The author arrived at this question by comparing certain regularities in the changes of plankton and the biology of plankton-consuming fishes.

When examining the obtained results, it becomes clear that the main part of plankton from the view point of plankton-consuming fishes is the June maximum of the second group. In this region it is the time of most intense feeding of herring, sand eel and of huge numbers of rapidly growing fry. All the plankton consumers must account to a considerable degree for the fall of the June maximum.

The most interesting facts in connection with the relationship of plankton variations have been obtained on the biology of the herring. These facts do not form a complete cycle of interrelationship between plankton and the Barents Sea herring, inasmuch as the occurrence of marketable herring shoals within the investigated region is connected, on the whole, with the periods of its approach to the coast and the haunting of bays by this fish. However, the value of these facts both practically and theoretically is not to be disputed. The first fact worthy of note is that during the time of the incoming of herring masses into the bays (summer—July and winter—November—December) the plankton biomass in these bays is rather small and cannot provide food for the whole bulk of the incoming fish. The herring approaches the coast during the migration from regions with a rich plankton biomass to regions with a smaller biomass. It is obvious then that plankton as a food is not the reason of the approach of herring. G. V. Boldovskij came to the same conclusion (5) by the study of the feeding of herring.

The herring entering the bay consume all the available plankton very rapidly and then remain without food.

Hence the interrelationship between the herring at the time of its approach and plankton as a food of the herring is to be sought for in those regions in which it feeds before approaching. According to G. V. Boldovskij (5) the herring feeds in the open sea and in particular in the open parts of the region under investigation.

When comparing the variations of the plankton biomass of the open parts with the approach of herring, we see that both the approach of herring to

the bays are followed by an abrupt decrease of biomass of the second plankton group (the main food organisms for the herring).

This abrupt decrease of plankton is stopped during the maximum income of herring into bays. It may be supposed that before approaching the herring feeds intensely, thus, together with other consumers, affecting the plankton biomass, causing an acute decrease.

The following fact is of extreme interest: in 1931, when there occurred a mass inflow of *Limacina retroversa* in September, the herring came into the bays at the beginning of October, i. e., about two months before its usual time. Possibly, the huge quantities of *Limacina retroversa*, having provided rich food for the herring, caused its early approach. It may also be as supposed that the relation between these two phenomena is far more complicated, being based on ecological factors.

Before the winter approach, from September to November, the herring usually keeps in dense shoals in the open parts of the region under investigation. The study of the distribution of these shoals has shown that the shoals keep in regions with maximum plankton biomass. The catching of herring in these regions was carried out from the upper layers, whereas the main mass of the second group plankton was at that time concentrated in deeper layers. The study of the feeding habits of this herring has shown that it is only a part of the specimens that feed, deep plankton organisms having been found in their stomachs (*Thysanoessa inermis* and *Thysanoessa raschii*). This no doubt confirms the existence of broad vertical migrations.

Finally the last fact showing the connection of herring with plankton is that the entering of herring into bays coincides in time with the changes in plankton groups the summer approach—from second to third; during the winter approach—from third to fourth. This points to the coincidence of the approach of herring with the moments of variations in the hydrological regime of the basin.

The feeding of Capelan (*Mallotus villosus*) has been studied very slightly, due to the great percentage of empty stomachs in investigated specimens. It may be said that only some of the fishes feed in May on *Balanus* larvae and in April on specimens of *Thysanoessa inermis*. The spawning shoals of these Crustacean are followed by shoals of Capelan.

Murmansk, 1935

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Богоров В. Г., Изменение биомассы с возрастом у *Calanus finmarchicus*. Бюллетень ГОИН, № 8, М., 1933.
2. Богоров В. Г., Биомасса планктеров. Бюллетень ВНИРО, № 1, М., 1934.
3. Богоров В. Г., Мантейфель Б. П. и Павлова А., Питание песчанки (настоящий выпуск).
4. Богоров В. Г., Весовая характеристика планктеров Баренцова моря. Бюллетень ВНИРО, № 2, М., 1934.
5. Болдовский Г. В., Питание мурманской сельди (рукопись).
6. Бруевич С. В. и Чайкина И. А., Гидрохимические наблюдения в северной части Кольского залива летом 1931 г. Труды ГОИН, т. III, вып. 3, М., 1933.
7. Виркетис М. А. Список зоопланктонных форм Мотовского залива (весна 1928 г.). Труды Института по изучению Севера, вып. 48, Известия научно-промысловых станций ин-та, т. I, 1931.
8. Линко А. К., Исследования над составом и жизнью планктона Баренцова моря. Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурман, 1907.
9. Линко А. К., Планктон близ берегов Западного Мурман в связи с состоянием промыслов 1903—1905 гг. Труды Мурманской научно-промысловой экспедиции 1905 г., Птб., 1912.
10. Линко А. К., Планктон близ берегов Западного Мурман в связи с состоянием промыслов 1906 г. Труды Мурманской научно-промысловой экспедиции 1906 г., Птб., 1913.
11. Месяцев И. И., Итоги работ по изучению берегового промысла на Мурмане 1930 г. Доклады первой сессии ГОИН, № 3, М., 1931.
12. Раес Т. С., Работы группы по изучению икры и мальков (ихтиопланктона). Доклады первой сессии ГОИН, № 5, М., 1931.
13. Перцева Т. А., Нерест, икра и мальки промысловых рыб Мотовского залива (настоящий выпуск).

14. Яшнов В. А., Смесь поколений и сезонные изменения в распределении возрастных стадий *Calanus finmarchicus* Баренцова моря (настоящий выпуск).
15. Яшнов В. А., Инструкции по сбору и обработке планктона. Инструкции ВНИРО № 1, М., 1934.
16. Bogorov B. G., Seasonal changes in Biomass of *Calanus finmarchicus* in the Plymouth Area in 1930. „Journ. Mar. Biol. Assoc.“, V. 19, № 2, 1934.
17. Hardy A. C., The Herring in the relation to its anomate environment. „Fishery Investigations“, Ser. II, V. 8, № 7, 1926.
18. Verjbinskaya N. A., Seasonal changes in Phosphate Nitrate content and PH in the Barents Sea. „Journ. du Cons.“, V. 5, 1930.
19. Murray J. and Hjort L., The Depth of the Ocean, 1912.
20. Marshall S. M., Nicholls A. G. and Orr A. P., On the Biology of *Calanus finmarchicus*. Parts I, IV and V. „Journ. Mar. Biol. Assoc.“, 1933—1934.
21. Rund J. T., On the Biology of Copepods off Møre 1925—1927. „Rapport et Process. Ver. Sant“, V. 56, 1929.
22. Rundström S., Eine Übersicht über das Zooplankton des Herdla und Hjeltefjorden. „Bergens Museum Årbok“, 1931, Bergen, 1932.
23. Savage R. E., *Phaeocystis* and Herring Shoals. „Journ. of Ecology“, V. 20, № 2, 1932.