

PROBLEMS OF POPULATION AGE STRUCTURE DETERMINATION OF EUPHAUSIA SUPERBA DANA USING AN EXAMPLE FROM THE ANTARCTIC PENINSULA AREA AND ADJACENT WATERS

V.A.Spiridonov
(U.S.S.R.)

Abstract

This paper examines the size structure of populations of E. superba in relation to their habitat, on the basis of an analysis of data collected by the author during the 1981 season in the region of the Antarctic Peninsula and the South Shetland Islands, as well as data collected by other researchers during FIBEX and data from earlier literary sources.

The paper addresses the question of whether size groups of E. superba correspond to age groups. It is shown that the size groups of krill are not a seasonal phenomenon, but correspond to a certain extent to sets of specimens which hatched at the same time and developed under similar conditions. Hypotheses are formulated regarding the age and growth of E. superba; in addition, data are cited on the growth rates of krill in relation to feeding conditions, temperature factors and other biotic and abiotic factors.

Possibilities are outlined for the elucidation of the problem of the age and size structure of E. superba through the study of genetic, morphological and physiological uniformity of krill both within and between size groups.

Clarification of the question of population age structures of E. superba can be achieved through the comparison of results of studies of spatial and temporal variability in the size composition of krill, modelling of growth under various conditions and physiological and chemical research.

* * * * *

PROBLEMES CAUSES PAR LA DETERMINATION DE LA COMPOSITION DES AGES DES POPULATIONS D'EUPHAUSIA SUPERBA DANA, ILLUSTRÉS PAR UN EXEMPLE PRIS DANS LA ZONE DE LA PENINSULE ANTARCTIQUE ET LES EAUX ADJACENTES

V.A.Spiridonov
(U.R.S.S.)

Résumé

Ce document présente un examen de la structure par tailles des populations de E. superba par rapport à leur habitat, sur la base d'une analyse des données originales recueillies par l'auteur au cours de la saison de 1981 dans la région de la Péninsule Antarctique et des Iles Shetland du Sud, de données recueillies par d'autres chercheurs au cours de FIBEX, ainsi que d'autres sources plus anciennes.

Le document présente une réponse à la question de savoir s'il existe ou non une correspondance entre les groupes de taille de E. superba et les groupes d'âge. Il est démontré que les groupes de taille du krill ne constituent pas un phénomène saisonnier mais que dans une certaine mesure ils correspondent à des séries de spécimens dont l'éclosion a eu lieu au même moment et qui ont évolué dans des conditions semblables. Des hypothèses sont formulées pour ce qui concerne l'âge et la croissance d'E. superba; en plus sont citées des données basées sur l'expérience et qui ont trait aux taux de croissance du krill par rapport aux conditions alimentaires, aux facteurs liés à la température et à d'autres facteurs biotiques et abiotiques.

Le document décrit les possibilités de trouver une solution au problème de l'âge et de la taille d'E. superba grâce à l'étude de l'uniformité génétique, morphologique et physiologique du krill au sein des groupes de taille et entre ceux-ci.

L'entière clarification de la question des structures par âges des populations d'E. superba peut s'effectuer par la comparaison des résultats d'études portant sur la variabilité spatiale et temporelle du krill, l'application de modèles de la croissance sous diverses conditions et des recherches menées dans les domaines physiologiques et chimiques.

* * * * *

PROBLEMAS DE DETERMINACION DE ESTRUCTURA POR EDADES EN LA POBLACION DE EUPHAUSIA SUPERBA DANA USANDO UN EJEMPLO DEL AREA DE LA PENINSULA ANTARTICA Y AGUAS ADYACENTES

V.A. Spiridonov
(U.R.S.S.)

Resumen

Este documento examina la estructura de las poblaciones por tamaño de E. Superba en relación con su habitat, basándose en un análisis de datos originales, recopilados por el autor durante la temporada de 1981 en la región de la Península Antártica y en las Islas Shetland del Sur, así como en datos recopilados por otros investigadores durante FIBEX, y de fuentes literarias anteriores.

El documento responde a la interrogante que concierne la correspondencia o no correspondencia de los grupos por tamaño de E. Superba con sus grupos por edad. Se demuestra, que los grupos por tamaño de krill no son un fenómeno temporal, pero que hasta cierto punto corresponden a conjuntos de especímenes que eclosionaron al mismo tiempo y que se desarrollaron bajo condiciones similares. Se formulan hipótesis con respecto a la edad y el crecimiento de E. Superba; además, se citan datos ciertos sobre las tasas de crecimiento de krill en relación a las condiciones alimentarias, los factores de temperatura y otros factores abióticos y bióticos.

Se definen posibilidades para la elucidación de la problemática de edad y tamaño de E. Superba mediante el estudio de la uniformidad genética, morfológica y fisiológica del krill dentro de los grupos por tamaño y de ellos entre sí.

Es posible lograr el esclarecimiento total del tema de estructura por edades de la población de E. Superba mediante la comparación de los resultados de estudios de variabilidad espacial y temporal en la composición de tamaños del krill, de la modelación del crecimiento bajo diversas condiciones y de las investigaciones fisiológicas y químicas.

* * * * *

РАССМОТРЕНИЕ ПРОБЛЕМ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ
EURHAUSIA SUPERBA DANA НА ОСНОВЕ ДАННЫХ, ПОЛУЧЕННЫХ
В РАЙОНЕ АНТАРКТИЧЕСКОГО ПОЛУОСТРОВА И БЛИЗЛЕЖАЩИХ АКВАТОРИЯХ

В.А.Спиридонов
(С.С.С.Р.)

Резюме

На основе анализа оригинальных данных, полученных автором в сезон 1981 г. в районах Антарктического полуострова и Южных Шетландских островов, а также данных других исследователей, полученных в период FIVEH, и более ранних литературных источников рассматривается размерная структура популяции E. superba в связи с условиями среды обитания.

Решается вопрос, соответствуют ли размерные группы E. superba возрастным группам. Показано, что размерные группы рачков представляют собой не сезонный феномен, но в определенной степени они соответствуют совокупностям особей, появившихся на свет примерно в одно и то же время и развивавшихся в сходных условиях.

Формулируются гипотезы о возрасте и росте E. superba, а также приводятся фактические данные скорости роста рачков в связи с условиями питания, температурным фактором и другими биохимическими и абиотическими факторами.

Определяются перспективы изучения проблемы возраста и роста E. superba путем исследований генетической, морфологической и физиологической однородности рачков в пределах размерных групп и между ними. Окончательная ясность в вопросе о возрастной структуре популяции E. superba может быть достигнута при сопоставлении результатов изучения пространственной и временной изменчивости размерного состава рачков, моделирования роста в разных условиях и физиолого-биохимических исследований.

* * * * *

РАССМОТРЕНИЕ ПРОБЛЕМ ОПРЕДЕЛЕНИЯ
ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ EURHAUSIA SUPERBA DANA
НА ОСНОВЕ ДАННЫХ, ПОЛУЧЕННЫХ В РАЙОНЕ
АНТАРКТИЧЕСКОГО ПОЛУОСТРОВА И БЛИЗЛЕЖАЩИХ АКВАТОРИЯХ

Исследования жизненного цикла эвфаузиид, и в том числе Eurhausia superba, основаны главным образом на статистическом анализе полевых данных о размерах и зрелости рачков (Mauchline, Fisher, 1969, Mauchline, 1980). Идентификация поколений у видов высоких и умеренных широт бывает основана обычно на пиках размерных (петерсеновских) гистограмм. Эти пики возникают оттого, что таким животным свойственен довольно ограниченный период размножения и роста. Развиваются, правда, и другие подходы - составление схем роста, основанных на некоторых теоретических соображениях и аналогиях (Mauchline, 1980), изучение физиологических индикаторов возраста (Ettershank, 1984), выращивание рачков в аквариумах, начиная с самых ранних стадий развития (Ikeda, 1985), однако, они еще не получили широкого распространения, и детальной оценки их не проведено.

Ранние исследователи жизненного цикла E. superba приходят к выводу о преимущественно двухгодичном цикле этого вида; иными словами, к концу второго года жизни рачки достигают длины около 45-50 мм, созревают и размножаются, после нереста происходит элиминация большей части особей (Ruud, 1932, Bargmann, 1945, Nemoto, 1958). В то же время материалы Баргманн и Немото позволяли предполагать, что рачкам, населяющим более высокие широты свойственен более медленный рост. Дж.Марр (1962) считал, что в приматериковых морях E. superba требуется примерно три года для того, чтобы достичь примерно такого размера, до которого обитатели более низких широт достигают за два года, размножение происходит, таким образом, на четвертый год жизни. Б.Г.Иванов (1970) привел свидетельства того, что и в море Скотия - относительно низкоширотной части ареала - рачки достигают зрелости в массе на четвертый год и высказал убеждение, что эта ситуация характерна для вида в целом. Детальный анализ широтной

изменчивости ростовых характеристик был дан Н.А.Макинтошем (1972), который показал также возможность межгенерационных вариаций темпов роста. Его данные убеждают в том, что даже в относительно низкоширотных районах отдельные поколения развиваются по схеме Трехлетнего цикла, и тогда в иные годы появляется так называемая промежуточная группа рачков размерами (в летний сезон) около 40 мм. Все же Макинтош полагал, что в общем двухлетний цикл более типичен для E.superba даже в высокоширотных водах.

Исследования, проводившиеся в последние годы, показали, что в высокоширотной Антарктике промежуточная группа составляет постоянный компонент популяции E.superba (Долженков, 1973, Долженков и др., в печати, Fevolden, 1980, Макаров, Сысоева, 1983, Siegel, 1983). Предполагается, что лишь для сравнительно небольшой части таких рачков характерно созревание на третий год жизни, большинство созревает в более старшем возрасте (Kikuno, Kawamura, 1983, Макаров и др., 1985).

Причины изменчивости скорости роста и созревания E.superba заключаются, очевидно, в разнообразии действия факторов среды на акватории его ареала. Прежде всего это сроки освобождения поверхности воды от ледяного покрова, определяющие в свою очередь период развития фитопланктона - основной пищи рачков. Этот период естественным образом уменьшается с увеличением широты, однако, существование так называемого явления "оазиса", возникающего в тех или иных участках прибрежных высокоширотных вод сезонного ускорения развития планктона (Макаров и др., 1982, 1985) может приводить к тому, что и в приматериковых водах он может быть достаточно продолжителен.

Вторая группа факторов, влияющих на скорость роста, связана с температурой. Общеизвестное для пойкилотермных животных замедление скорости роста при понижении температуры среды у ракообразных выражается в увеличении продолжительности межличиночного цикла (Хмелева, Голубев, 1984), что показано и для E.superba (Polech, Denys, 1982, см. табл.1).

Кроме значительной пространственной изменчивости скорости роста существует еще ряд обстоятельств, осложняющих установление размерно-возрастных соответствий. Известно, что особи E. superba могут не только расти, но и уменьшаться в длину. Такого рода отрицательный рост наблюдается в аквариальных экспериментах при голодании или недостаточной обеспеченности пищей (обзор см. Buchholz, 1983). Предполагается, что подобное укорачивание тела рачков происходит и в природе - в неблагоприятный период года (Ikeda, Dixon, 1982, Ettershank, 1984).

Итак, если прежде полагали, что отнерестившееся поколение в массе отмирает, то теперь как полевые (Макаров, 1975, 1976, 1983а), так и лабораторные исследования (Denys, McWhinnie, 1982) показывают, что скорее всего многие особи размножаются в течение по меньшей мере двух сезонов. Более чем однократное созревание должно оказывать замедляющее воздействие на рост, однако, в той ситуации, когда нельзя достаточно уверенно отличить первые нерестующих особей от повторно нерестующих, это воздействие не поддается оценке.

Общеизвестны, наконец, сложности трактовки размерного состава при смешении эвфаузиид, обитавших в разных водах (Mauclhline, Fisher, 1969). Это смешение и обусловленное им умножение пиков размерных кривых приводит к практической невозможности дать возрастную интерпретацию размерных групп в единичной пробе рачков.

Вышесказанного достаточно, чтобы понять, почему более чем полувековое статистическое изучение размеров E. superba в полевых сборах не дало однозначных ответов на вопрос о возрастной структуре популяции этого вида. Однако размерные кривые по-прежнему остаются основным инструментом популяционных исследований эвфаузиид. Ниже мы попытаемся дать обзор и обсудить применение этого метода к изучению E. superba в водах, омывающих северо-западное побережье Антарктического полуострова, а также в водах западной части моря Скотия. В этом районе за последние десять лет проводились, пожалуй, наиболее интенсивные

исследования антарктического криля (Sarhaghe et al., 1978, Jazdzewski et al., 1978, Макаров, 1979, Wolnomiejski et al., 1982, Гершанович, Любимова, 1983, Guzman, 1983, Hempel, 1983, Rakusa-Suszczewski, Lipski, 1985, Siegel, 1986, Sarhaghe, 1986). Рассмотрим вкратце его биолого-океанографические условия.

2. ОСОБЕННОСТИ ОКЕАНОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В РАЙОНЕ АНТАРКТИЧЕСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Физические и биотические условия района Антарктического полуострова характеризуются значительной неоднородностью, здесь встречаются и взаимодействуют воды разного происхождения, так называемые модификации антарктических вод (Владимирская и др., 1976, Макаров, Масленников, 1980, Богданов и др., 1980а,б, Макаров и др., 1982). Это, во-первых, относительно теплые, ненадолго закрывающиеся льдом или вовсе свободные ото льда воды южной ветви Антарктического Циркумполярного течения (АЦТ), распространяющиеся из юго-восточного тихоокеанского бассейна. Развитие биосезонных процессов в системе АЦТ следует закономерностям фенологической волны Дж.Т.Харта (Hart, 1942) с постепенным запаздыванием сроков вегетации фитопланктона в широтном направлении (Макаров и др., 1982). Южную периферию АЦТ составляют смешанные воды вторичных фронтальных зон (ВФЗ), обладающих рядом специфических черт в развитии фитопланктона. Значительное количество фитопланктона может, в частности, сохраняться там и тогда, когда в окружающих водах вегетационные процессы уже завершены (Владимирская, 1982, наши наблюдения в XX рейсе НПС "Академик Книпович" у Антарктического полуострова, апрель 1982 г.).

Прибрежные воды Антарктического полуострова и близлежащих островов весьма неоднородны по своим физико-химическим и биологическим особенностям. Воды, примыкающие к северному побережью западной группы Южных Шетландских островов, архипелага Палмера, островов Биско испытывают значительное влияние АЦТ и в иные годы движутся в том же направлении, что и это те-

чение (Богданов и др., 1980а, Макаров и др., 1982). Прибрежные районы северо-западной оконечности Полуострова (п-ов Тринити, о-ва Д'Юрвиль Жуэнвиль, Мордвинова (или Элефант, этот последний в меньшей степени) находятся под воздействием вод моря Уэдделла (Clowes, 1934, Богданов и др., 1980а,б, Полуяктов и др., 1983, Neuwold, 1985). Воды моря Уэдделла, смешиваясь в области центральной котловины пролива Брансфилда с водами шельфа Антарктического полуострова, входящими в пролив с юго-востока, образуют собственные брансфилдовские воды. Часть их движется вдоль южного побережья архипелага Южных Шетландских о-вов (в виде узкого струйного течения) к северу-востоку. У о.Мордвинова, взаимодействуя с водами АЦТ и моря Уэдделла, они дают начало образованию смешанных вод моря Скотия (Clowes, 1934, Богданов и др., 1980а, Sievers, 1982). В своем наименее трансформированном виде воды Уэддулла распространяются в проливе Брансфилда вблизи побережья п-ова Тринити, но насколько далеко идет их проникновение к юго-западу пока не ясно.

Район западного шельфа Антарктического Полуострова-пролива Брансфилда характеризуется значительным непостоянством (в межгодовом плане) своих ледовых условий, сроков вегетации фитопланктона и высокой степенью "пятнистости" и неравномерности его развития (Макаров и др., 1982). Для него характерно явление "оазиса", отмечавшегося у островов архипелага Палмера, в западной части пролива Брансфилда, у Южных Шетландских о-ов (Макаров и др., 1982).

Возвращаясь к водам моря Уэдделла, отметим, что основной их поток, приходящий с юга-юго-востока, поворачивает в северо-западной части моря к востоку и образует т.н. Уэдделловский дрейф (Marr, 1962, Mackintosh, 1972). Эти воды, сильно меандрирующие, составляют третий основной компонент смешанных вод ВФЗ моря Скотия (Богданов и др., 1980б, Stein, 1981). По сравнению с водами АЦТ в системе Уэдделловского дрейфа наблюдается существенное запаздывание весеннего развития планктонного сообщества и более позднее наступление осеннего биосезона.

на (Владимирская и др., 1976, Владимирская, 1982).

3. РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ EUPHAUSIA SUPERBA

При всем разнообразии размеров и физиологического состояния особей в популяции E. superba существуют три основные размерно-возрастные группы, которые трудно спутать друг с другом: личинки, молодь и взрослые особи (Fraser, 1936, Bargman, 1945, Marr, 1962, Mackintosh, 1972, Макаров, 1980, 1983). Анализ динамики состава и распространения личинок E. superba в рассматриваемом регионе выходит за пределы данной работы. Характеристики и распространение размерных групп молоди и взрослых животных специально исследовались Макаровым (1979, 1980). В последнее время появились новые данные, наибольший интерес из которых представляют материалы более или менее синхронных наблюдений во время FIVEX в феврале 1981 г (Nempel, 1983, BIO-MASS, 1981, Retamal a. Quitana, 1982, Wolnomeiski et al., 1982, Козлов и др., 1983). Эти данные частично представлены в табл. 1, где все размеры приводятся по стандарту 1 (Vauchline, 1981).

Размеры молоди в районе Антарктического п-ва и прилежащих частях морей Скотия и Уэдделла сильно варьируют. Она бывает представлена различными по модальным размерам, но сходными по физиологическому составу группами (Макаров, 1979, 1980, 1983, Kock a. Stein, 1977, 1978, Jazdzewski et al., 1978, Nast, 1982, Siegel, 1982, 1986, Fevolden a. George, 1984).

В летний сезон (январь-февраль) наиболее крупные ювенильные рачки (размером около 35-40 мм) обычно бывают приурочены к водам южной периферии АЦТ и северо-западу от о. Петра 1 (Макаров, 1979) или к смешанным водам ВФЗ моря Скотия (Макаров, 1980, Козлов и др., 1983 рис. 1Е, Brinton a. Antezana, 1984).

В водах уэдделловского дрейфа у Южных Оркнейских о-вов размеры молоди обычно меньше (Макаров, 1980, Brinton a. Antezana, 1984), совсем мелкие рачки, размерами около 20 мм, были обнаружены в феврале и марте 1981 г в нетрансформированных водах мо-

ря Уэдделла, поступающих из его глубинных районов или распространяющихся в восточную часть пролива Брансфилда (Nast, 1982, Siegel, 1982). Следует отметить, что в море Скотия рачки такого размера встречаются только весной, в начале периода интенсивного роста (Макаров, 1980). У побережья архипелага Палмера и Южных Шетландских о-вов размеры молоди сильно варьируют, но бывают обычно меньше, чем в более мористых водах к северу (Макаров, 1979, Kock a. Stein, 1977, 1978, Jazdzewski et al., 1978, Siegel, 1986). Районы массовой встречаемости молоди располагаются в целом южнее зоны концентрирования взрослых особей⁺, в районах, прилежащих к берегу или подверженных сильному влиянию уэддолловоморских вод; это так называемое "раздельное существование поколений" (Marr, 1962, Макаров, 1970, 1979, 1980). Оно подтверждается практически всеми исследователями, работавшими в районе Антарктического п-ва (Jazdzewski et al., 1978, Nast, 1982, Gusman, 1983, Fevolden a. George, 1984). Разделение поколений, естественно, не носит абсолютного характера: взрослые особи встречаются там, где бывает много молоди, и, по крайней мере, в нескольких участках в пределах рассматриваемого региона концентрации молоди сдвинуты к северной границе ареала. Такая картина наблюдается в юго-восточной части моря Скотия (Макаров, 1980, Козлов и др., 1983, Brinton, Antezana, 1984, Афанасьев, Масленников, 1983, Foster, Middleton, 1984), где происходит своеобразное "размывание" вторичной фронтальной зоны, а также в море Беллисгаузена, в районе о-ва Петра 1 (Макаров, 1979). Последнее также может быть связано с выносом вод с юга (Ель-Сайед, 1977, Масленников, 1980), хотя анализ геострофической циркуляции его пока не выявляет (Богданов и др., 1980а).

Взрослые рачки в летний период обычно бывают представ-

+ Говорить о разобщении поколений имеет смысл только применительно к некоторому обособленному району (Макаров, Сысоев, 1983). В южной части моря Уэдделла, например, могут быть свои закономерности распространения молоди и взрослых особей.

лены тремя-четырьмя размерными группами, каждая из которых имеет свою характерную область распространения (Макаров, 1979, 1980). Поскольку в разные годы наблюдений модальные размеры соответствующих групп были довольно сходны, будем обозначать римскими цифрами, считая молодь группой I. Группа II, или промежуточная (с модальными размерами в январе-феврале около 40 мм) отмечалась прежде всего в прибрежных районах (Jazdzewski et al., 1978, Макаров, 1978, Witek, 1979). По мере продвижения в мористую часть акватории доля особей этой группы закономерно уменьшается (те же авторы, Макаров, 1980). Данные широкой съемки 1981 года в целом подтвердили приуроченность группы II к прибрежью. Некоторые океанические районы моря Уэдделла, где была значительна доля этих особей (рис.1г) все же были расположены сравнительно недалеко от берега. Тогда же в летне-осенний сезон 1981 г. значительно далее к востоку (возвышенность Мод) промежуточная группа E.superba в водах Уэдделловского дрейфа не выделялась (Макаров, Сысоева, 1983). Сборы, выполненные с помощью съемки показывают, что в местах своей постоянной встречаемости промежуточная группа бывает на порядок многочисленнее рачков более крупного размера (Siegel, 1986). Состояние зрелости особей группы II охарактеризовать довольно сложно. Известны как случаи, когда они в летний период оказывались неполовозрелыми (Макаров, 1979), так и ситуации, когда они участвовали в нересте (Макаров, 1976, Siegel, 1982, наши наблюдения в районе о.Мордвинова в 1981 г.). По работам же исследователей, использующих черезчур упрощенную технику определения стадий зрелости (Jazdzewski et al. 1978, Stepnik, 1982, Wolnomiejski et al., 1982), вовсе невозможно судить о природе рачков промежуточной группы в районе Антарктического полуострова.

Группы III и IV с модальными размерами соответственно 45-50 мм - это рачки, с которыми связаны традиционные представления о взрослом половозрелом E.superba. В ряде случаев они оказываются пространственно разобщены. Так, в зоне к западу от Антарктического полуострова летом 1977/78 гг. более круп-

ные особи группы IV были связаны с водами южной периферии АЦТ, а группа III с водами моря Беллинсгаузена (Макаров, 1979). Аналогичные соотношения размеров на протяжении ряда лет прослеживались у E. superba, дрейфующего в смешанных водах ВФЗ (имеющих значительную долю вод АЦТ) и водах Уэдделловского дрейфа (Макаров, 1980). В прибрежных районах доля групп III и IV была, как правило, невысока, или эти группы там вообще отсутствовали (Макаров, 1979, Jazdzewski et al., 1978, Witek, 1979). Летом 1981 г., однако, при заметной тенденции крупных рачков, соответствующих по размерам группе IV, к преобладанию в системе АЦТ (рис. 1a₁, г₁, д, е), они составляли значительную долю в группировках E. superba как у берега, так и в водах моря Уэдделла (рис. 1a₂, з, в₁, г₂). В ряде районов, подверженных влиянию вод моря Уэдделла, группы III и IV присутствовали примерно в равном соотношении (рис. 1б₁, в₁).

Кроме групп III и IV иногда бывает обособлена группа наиболее крупных особей с модальными размерами 56-60 мм, она весьма немногочисленна, встречается обычно только в первой половине лета, а затем не прослеживается. Ее отмечали в смешанных водах моря Скотия, а также в районе пролива Брансфилда (Козлов и др., 1983, Siegel, 1986).

4. СООТВЕТСТВУЮТ ЛИ РАЗМЕРНЫЕ ГРУППЫ ВОЗРАСТНЫМ?

Но развиваемым сейчас рядом ученых представлениям размерные группы E. superba в сезонном отношении неустойчивы; укорочение тела в осенне-зимний период приводит к выравниванию размерных рядов (Ikeda, Dixon, 1982 Ethershank, 1984). Некоторые подтверждения этому можно найти в круглогодичных наблюдениях за размерным составом E. superba в заливе Адмиралтейства (о.Кинг-Джордж) (Stepnik, 1982) и результатах съемок в проливе Брансфилда в мае-июне (Guzman, 1983). Однако, отмеченные в этих работах изменения могут быть следствием отмирания особей старшего поколения и роста более мелких рачков, продолжающегося осенью. В то же время в других районах - о.Южная Георг-

гия, воды к северу от моря Содружества - на протяжении ряда лет в поздне-осенний и зимний период у криля наблюдалась довольно устойчивая размерная структура с хорошо выделяющимися группами (Латогурский, 1973, Латогурский и др., 1983, Масленников и др., 1983, Асеев, Рубинштейн, 1983). Наблюдения промысловых судов за ряд лет (1980-1984) свидетельствуют о том, что здесь отчетливые размерные группы сохраняются вплоть до июня, когда происходит окончательное заполнение приостровных вод льдом.

Следует заметить, что само существование отрицательного роста в природе нельзя считать доказанным. Недавние исследования показали, что хотя в зимних условиях у *E. superba* продолжают линьки, их частота должна быть существенно меньше, чем летом (Morris, Priddle, 1984). Накапливаются также наблюдения за питанием рачков в неблагоприятный период года. Все они подтверждают оппортунистическую тактику питания этого вида с поздней осени до ранней весны - использование в пищу зоопланктона (Павлов, 1971), детрита (Guzman, 1983, Morris, Priddle, 1984), ледовых водорослей (Hamner et al., 1983, Спиридонов и др., 1985). В настоящее время один из основоположников концепции "укорочения тела" Т. Икеда (1985) склоняется в пользу того, что в природных популяциях *E. superba* в зимнее время имеет место скорее замедление, остановка роста, нежели отрицательный рост.

С учетом всего вышесказанного представляется убедительным, что размерные группы представляют собой не сезонный феномен, но в определенной степени соответствуют разным когортам рачков (под когортой здесь понимается совокупность особей, появившихся на свет примерно в одно и то же время и развивавшихся в сходных условиях).

5. РОСТ И ВОЗРАСТ EURHAUSIA SUPERBA: ФАКТЫ И ГИПОТЕЗЫ

Традиционный способ интерпретации полимодальных (смешанных) размерных распределений состоит в приписывании каждой

моде (или, если применяются какие-либо специальные методы анализа, компоненте с нормальным распределением) отличного от других таких групп возраста. Исследователи, идущие по этому пути, постепенно доводят максимальный возраст E.superba до 6+ лет (Ivanov, 1970, Асеев, 1983, Siegel, 1986). Эти результаты предполагают быстрый рост молоди и значительное замедление роста животных, происходящего частью на третий, а в большей степени на четвертый год жизни. К подобным выводам на основании собственных и литературных экспериментальных материалов приходит также Икеда (1985).

Однако, вариабельность скорости роста под влиянием температуры, условий питания, каких-то других факторов (табл.1, см. также Buchholz, 1983, Ikeda, 1985) позволяют думать, что дело обстоит не совсем так. В этой связи представляют интерес и наши оценки очевидного (по Макинтошу, 1972) роста рачков (табл.2).

Данные, полученные в ходе трех последовательных съемок в юго-восточной части моря Скотия (FIVEH, районы C-D) показали, что размерная структура криля (две основные группы: крупная молодь и взрослые рачки группы IV - рис. 1e) практически не менялась, различия же в размерах эвфаузиид вполне могли быть отнесены на счет роста эвфаузиид (Козлов и др., 1983). Были подсчитаны средние размеры животных по следующим группам: молодь, взрослые самцы и самки. Достоверное увеличение размеров в период со второй декады января по первую декаду февраля произошло во всех этих группах. В следующий интервал времени (табл.2) взрослые особи обнаружили отсутствие очевидного роста, в то время как размеры молоди продолжали увеличиваться. Рассчитанные скорости роста, как можно заметить (табл.2) довольно велики. Следует учесть также, что эти данные относятся к периоду завершения нереста E.superba. Значительная же элиминация отнерестившихся особей представляет собой, по-видимому, действительный факт. Не останавливаясь на ее причинах, подробно обсуждаемых Макаровым (1983а) отметим, что в силу известной

зависимости энергетических потребностей от веса тела, смертность более крупных особей может быть значительной. Ряд наблюдений также свидетельствуют о более быстрой по сравнению с самками посленерестовой элиминации самцов (Marr, 1962, Макаров, 1983a). Поэтому не исключено, что представленные в таблице 2 скорости роста взрослых особей, особенно самцов, существенно занижены - гибель более крупных особей маскирует рост более мелких. Так или иначе, но кажется ясным, что в северной части своего ареала E. superba растет достаточно быстро для того, чтобы его рост мог быть описан классической схемой (Bargmann, 1945, Mackintosh, 1972).

В то же время существование более продолжительного жизненного цикла в приматериковых водах не вызывает сомнений. Эти обстоятельства, а также устойчивая картина пространственного разделения размерных групп делают для моих коллег и меня более привлекательным иной по сравнению с подходом "размерная группа =возрастной класс"⁺ путь оценки возрастного состава популяции E. superba. Это т.н. "географический подход", развиваемый Р.Р. Макаровым (1983б). Он основан на оценке числа и соотношения размерных групп, учитываемых более или менее одновременно на больших акваториях. Одновременно проводится соотнесение этих особенностей с распространением вод разных модификаций. Каждая такая вода характеризуется своей собственной динамикой биосезонных процессов. Попробуем дать интерпретацию размерным группам, рассмотренным в разделе 3 в рамках этой микропарадигмы.

По гипотезе Макарова (1979, 1980) особи групп 111 и 1У - это одновозрастные (2+лет) когорты двух типов. Более крупные

⁺Естественно, сторонники этого подхода учитывают пространственное разобщение рачков разных размерных групп. Для его объяснения предполагается миграция крупного взрослого E. superba в океанические районы (Siegel, 1986). Между тем, масштаб и протяженность этой миграции могут быть значительны на фоне относительно слабого движения прибрежных вод, но несравнимы с дрейфом рачков в южных струях АЦТ.

рачки развиваются из молодежи, дрейфующей с водами южной периферии АЦТ (или северной Уэдделловского дрейфа), более мелкие представляют субпопуляцию открытых вод моря Беллингаузена или основной части Уэдделловского дрейфа. Существуют ли какие-либо сомнения в достаточности такой трактовки групп 111 и 1У? Прежде всего, обе эти группы могут, как мы видели, встречаться вместе в водах моря Уэдделла и у самого берега (в сочетании с промежуточной группой). Это может быть, конечно, результатом смешения вод, несущих разные субпопуляции рачков, которое, безусловно, по-разному проявляется в разные годы и сезоны. Однако, на имеющемся в настоящее время в литературе материале продемонстрировать это очень трудно, также, как чрезвычайно сложно доказать, что группы 11, 111 и 1У представляют собой последовательные поколения. Основная неопределенность связана с происхождением группы 11.

В самом деле, если появление промежуточной группы в окраинных морях Восточной Антарктиды более или менее понятно с позиций кратковременности периода роста в высокоширотных водах (Marr, 1962, Долженков и др., в печати), то у Южных Шетландских о-вов условия роста могут быть ничуть не хуже, чем, например, в водах Уэдделловского дрейфа в его северной части. Молодь, задерживающаяся здесь, может достигать к концу лета-осени довольно значительных размеров (рис. 16, в, Stepanik, 1982), и нет особых оснований сомневаться в том, что к следующему лету такого рода рачки способны достичь размеров групп 111 или даже 1У.

Может быть, группа 11 происходит от некоторой обособленной группировки E. superba, размножающейся в конце лета-осенью. Нерест E. superba действительно очень растянут, может происходить, в частности, и в марте, и в апреле (Bargmann, 1945, Макаров, 1974, 1983а), однако, для большей части ареала вида какой-либо особый осенний пик появления ранних личинок неизвестен (Fraser, 1936, Maskintosh, 1972, Макаров, 1974,

Witek et al., 1982).⁺

Следующее объяснение встречаемости группы 11 у северо-западной оконечности Антарктического п-ва состоит в предположении, что эти рачки в массе развиваются в прибрежье высокоширотных районов Антарктического п-ва - у южных о-вов Архипелага Палмера, о-вов Биско, о.Аделейд, Земли Александра 1, достаточно поздно освобождающихся ото льда (Макаров, 1979), и переносятся течением в более северные районы. То, что промежуточная группа в указанных местах развивается, не вызывает сомнений, однако, ее распространение к востоку предполагает интенсивную систему течений в прибрежье Антарктического п-ва. Известно, однако, что в те годы, когда северо-восточный перенос прибрежных вод был особенно выражен (1977/78 гг., Макаров и др., 1982), район массовой встречаемости группы 11 не захватывал Южных Шетландских о-вов, ограничиваясь прибрежьем Архипелага Палмера (Макаров, 1979). Вообще, можно полагать, что дрейф достаточно крупных рачков в слабых и неустойчивых прибрежных потоках довольно ограничен.

Сформулируем, поэтому, еще одно предположение. Как уже было отмечено, с водами моря Уэдделла, в глубинных районах которого нерест существенно запаздывает (Fevolden, 1980, Siegel, 1983) может распространяться очень мелкая молодь E.superba. В конце лета эти рачки и молодь, развивавшаяся в более низких широтах, могут образовывать две неперекрывающиеся по размерам группы. Наблюдения в заливе Адмиралтейства (Stepnik, 1982) дают основание полагать, что подобное осеннее появление очень мелкой молоди составляет для района пролива Брансфилда - Южных Шетландских о-вов обычное явление. Возможно, эти рачки распространяются и дальше на восток, од-

⁺ Преобладание личинок стадии клиптопис в зимний период в водах к северу от моря Содружества (Асеев, Рубинштейн, 1983) указывает на возможность дополнительного осеннего периода размножения на северной периферии ареала.

нако, представить детали этого распространения при недостаточном знании циркуляции вод довольно сложно. С равным успехом можно предположить встречный перенос молодежи из глубинных районов моря Беллинсгаузена на северо-восток. Не исключено, что именно благодаря этому переносу мы наблюдали в апреле 1982 г (XX экспедиция НПС "Академик Книпович") большие концентрации очень мелкой (20-22 мм) молодежи в прибрежье Архипелага Палмера.⁺ Так или иначе, но именно осенний пик мелкой молодежи в проливе Брансфилда, у Южных Шетландских о-вов и Архипелага Палмера скорее всего ответственен за весенне-летнее появление в этих районах промежуточной размерной группы E.superba.

При той многочисленности, которой может достигать эта группа, легко допустить, что какая-то часть ее членов живет четвертый и пятый год, сравниваясь по размерам с двухлетними особями групп 111 и 1У из океанических районов. Таким образом, эти группы, встреченные там, где имеет место смешение шельфовых, уэдделловских или океанических вод, могут иметь очень сложную разновозрастную природу, включая рачков третьего года жизни, занесенных с водами низкоширотного или северо-уэдделловского происхождения (а также выросших на месте, в северном прибрежье Антарктического п-ва) и особей старшего, на год-два возраста, развившихся из особей промежуточной группы.

6. НЕКОТОРЫЕ ПЕРСПЕКТИВЫ

Рассмотренные гипотезы о соответствии размерной структуры возрастной популяции в большинстве своем не исключают друг друга, ни одна из них не доказана исчерпывающе, но ни одну нельзя также и опровергнуть.

⁺ Стоит, однако заметить, что эти рачки по составу изоферментов, оказались весьма близки взрослым особям из района Южных Оркнейских о-вов (Трувеллер и др. 1983), где распространялись воды уэдделловского происхождения.

Чтобы окончательно оценить вклад явления отрицательного роста в формирование размерной структуры популяции E. superba следует провести детальные исследования линек и питания рачков в зимний период (что уже начато работой Морриса и Приддла, 1984).

Необходимы новые детальные биолого-океанографические съемки на широкой акватории, охватывающие в равной мере все обитающие там группы E. superba. Только с помощью таких съемок можно добиться хорошей "привязки" особенностей роста рачков к условиям среды. Будущие съемки помогут, в частности, ответить на вопрос, связано ли массовое распространение группы 1У в прибрежных районах Полуострова с изменениями в системе АЦТ, а "волна" мелкой молодежи осенью - с частичным отклонением западной ветви уэдделловского круговорота в пролив Брансфида и к Южным Шетландским о-вам или движением шельфовых вод Антарктического п-ва от Земли Александра 1 и о.Аделейд к северо-востоку.

Опираясь на оценки особенностей роста в определенных условиях, можно смоделировать рост E. superba на протяжении всей жизни и сравнить (помесячно) полученные результаты с многолетними наблюдениями за модалными размерами. Наиболее перспективным путем к этому нам представляется подход Дж.Махлина (Mauchline, 1980), основанный на двух уравнениях, одно из которых описывает изменение продолжительности межличиночного периода в зависимости от размеров, а другое - прироста за линьку. Для дальнейшей детализации в эти уравнения необходимо ввести параметры, связанные с влиянием температуры и условий питания в определенных местообитаниях, т.е. модификациях антарктических вод, а также установить некоторые начальные условия - сроки появления личинок в определенных районах.

Представляется целесообразным исследовать генетическую, морфологическую и физиологическую однородность рачков в пределах размерных групп и между ними. На этом пути уже дости-

гнуты определенные результаты (изучение деталей строения репродуктивной системы на макроанатомическом уровне - Макаров, 1975, 1983а).

Специального комментария заслуживают работы по определению содержания в тканях липофуциновых пигментов - индикаторов физиологического возраста (Ettershank, 1983, 1984)

Содержание липофусцина в тканях отдельных рачков сравнивалось Эттершенком с морфометрическими показателями, что позволило обнаружить в единичной пробе (взятой, судя по координатам, в районе Антарктической дивергенции в море Содружества) две четко выделяющиеся с помощью дискриминантного анализа группы. Использование многомерной статистики позволяет обойтись и без биохимических тестов, однако, распознавание групп в этом случае будет носить менее статистически надежный характер. При этом в морфологии длина тела не рассматривалась, видимо, вследствие убеждения автора в том, что она может изменяться как угодно, а, между тем, простой графический анализ той части пробы, что изучалась Эттершенком (1984, fig.1) показывает как раз присутствие двух групп взрослых самок - промежуточной и основной. Таким образом, вывод о возможности сосуществования двух поколений половозрелого E.superba находит, как будто, убедительную иллюстрацию. Однако, применение метода возрастных пигментов к выборке рачков из залива Прюдса дало более неожиданные результаты (Ettrshink, 1983). Из 286 исследованных особей 39.9% имеют, по мнению Эттершенка, возраст 2+, 35.7% - 3+, 14.3% - 4+, 4.5% - 5+ и 5.6% - 6+ лет. В то же время известно, что для района моря Содружества характерна значительная межгодовая изменчивость гидрологических условий, в частности широтные смещения АЦТ и зоны Антарктической дивергенции. При этом может происходить смешение субпопуляций рачков (Асеев и др., 1986), населяющих океанические и прибрежные воды, и, таким образом, различия в кровне содержания липофусцина могут иметь не возрастную, а межпопуляционную природу. Использование возрастных пигментов представляет

ся, конечно, весьма перспективным для изучения популяции E. superba, однако, требует дальнейшей методической разработки.

Окончательная ясность в вопросе о возрастной структуре популяции может, очевидно, быть достигнута только при сопоставлении результатов изучения пространственной и временной изменчивости размерного состава рачков, моделирования роста в разных условиях и физиолого-биохимических исследований.

Литература

- Асеев, Ю.Г. Размерная структура и продолжительность жизни в популяции криля в Индоокеанском секторе Антарктики. В кн. "Антарктический криль. Особенности распределения и среда". Москва, "Легкая и пищевая промышленность", 1983, с. 103-110.
- Асеев, Ю.Г., И.Г. Рубинштейн. Распределение эвфаузиид в юго-западной части Индийского океана в зимний период. В кн. "Антарктический криль. Особенности распределения и среда". Москва, "Легкая и пищевая промышленность", 1983, с.50-57.
- Асеев, Ю.Г., А.В.Кляусов, В.И.Ланин. Некоторые особенности распределения и биологии антарктического криля в море Содружества. Тезисы докладов 1У Всесоюзного совещания по промысловым беспозвоночным, ч.1, Севастополь, 1986, с.36-37.
- Афанасьев, Б.В., В.В.Масленников. Океанологические условия летом 1982 г. в южной части моря Скотия и северной части моря Уэдделла. Москва, ВНИРО, 1983, с.1-38.
- Богданов, М.А., Е.В.Солянкин, В.В.Масленников, В.В.Попков, С.Н.Родионов. Изменчивость океанологических условий и некоторые закономерности распределения криля в районе западного побережья Антарктического полуострова. В кн. "Биологические ресурсы антарктического криля", Москва, ВНИРО, 1980а, с.55-71.
- Богданов, М.А., Е.В.Солянкин, С.Н.Родионов. Распространение смешанных вод вторичной фронтальной зоны в море Скотия и распределение скоплений криля. В кн. "Биологические ресурсы криля", Москва, ВНИРО, 1980б, с.28-41.
- Владимирская, Е.В. Сезонные изменения в зоопланктоне моря Скотия и сопредельных вод. В кн. "Характеристика пелаги-

ческого сообщества моря Скотия и сопредельных вод", Москва, ВНИРО. 1982, с.42-60.

Владимирская, Е.В., Р.Р.Макаров, В.В.Масленников, О.А.Мовчан. Некоторые черты весеннего распределения фитопланктона в южной части моря Скотия. "Океанология", 16(6), 1976, с.1069-1075.

Гершанович, Д.Е., Т.Г.Любимова. Двадцать экспедиций НПС "Академик Книпович", "Рыбное хозяйство", 1983, № 7, с.14-16.

Долженков, В.Н. Особенности распределения и биологии Euphausia superba Dana в западной части тихоокеанского сектора Антарктики. Тезисы докладов Всесоюзного совещания по макропланктону морей и океанов. Москва, ВНИРО, 1973, с.10-12.

Долженков, В.Н., Р.Р.Макаров, Е.В.Солянкин, В.В.Шевцов. Биологические особенности и черты распределения Euphausia superba Dana в высокоширотной части ареала. В кн. "Биологические ресурсы Арктики и Антарктики". Москва, "Наука", в печати.

Козлов, А.Н., Т.А.Лукашева, В.В.Масленников, В.А.Спиридонов, Б.М.Шатохин, К.И.Юданов. Гидрологические условия, распределение и биологическое состояние криля в южной части моря Скотия. В кн. "Антарктический криль. Особенности распределения и среда", Москва, "Легкая и пищевая промышленность", 1983, с. 85-99.

Латогурский, В.И. К биологии антарктического криля Euphausia superba Dana в районе о. Южная Георгия в летний и зимний сезон 1969-70 г. Труды АтлантиНИРО, 53, 1973, с. 135-150.

Латогурский, В.И., Л.Г.Маклыгин, А.С.Федотов. Размеры и состояние гениталий эвфаузиид в зимний период южного полушария. Тезисы докладов Всесоюзной конференции "Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования", Керчь, 1983, с. 11.

- Макаров, Р.Р. О раздельном существовании возрастных групп антарктического криля. Информ. бюлл. Сов. Антаркт. экспед. 77, 1970, с. 123-128.
- Макаров, Р.Р. Личинки Euphausia superba в планктоне моря Скотия. Труды ВНИРО, 99, с. 84-103.
- Макаров, Р.Р. Изучение повторного созревания самок эвфаузиид. Зоол. журн., 54(5), 1975, с. 670-681.
- Макаров, Р.Р. Размножение Euphausia superba Dana (Euphausiacea, Crustacea). Труды ВНИРО, 110, с. 85-89.
- Макаров, Р.Р. Размерный состав и условия существования Euphausia superba Dana в восточной части тихоокеанского сектора Южного океана. "Океанология", 19(5), 1979, с. 678-684.
- Макаров, Р.Р. Изучение состава популяции Euphausia superba Dana. В кн. "Биологические ресурсы антарктического криля", Москва, ВНИРО, 1980, с. 89-113.
- Макаров, Р.Р. Биология размножения и особенности репродуктивного цикла Euphausia superba Dana. В сб. "Антарктика", Москва, "Наука", вып. 22, 1983а, с. 107-120.
- Макаров, Р.Р. Geographical aspects in the investigations of the life-history of Euphausia superba Dana. In "On the biology of krill, Euphausia superba Dana". Ber. Polarforschung, S. 4, 1983b, p. 47-57.
- Макаров, Р.Р., В.В.Масленников. Распределение и возрастной состав личинок эвфаузииды Thysanoessa macrura G.O.Sars в связи с гидрологическими условиями в тихоокеанском секторе Антарктики. "Биология моря", 1980, №4, с. 8-17.
- Макаров, Р.Р., В.В.Масленников, Е.В.Солянкин, О.А.Мовчан.

Океанографические условия и региональные особенности сезонных сукцессий в планктоне прибрежных вод Антарктического полуострова. В сб. "Антарктика", Москва, "Наука", вып. 21, 1982, с. 101-117.

Макаров, Р.Р., М.В.Сысоева. Биологическое состояние и распределение Euphausia superba Dana в море Лазарева и сопредельных водах. В кн. "Антарктический криль. Особенности распределения и среда". Москва, "Легкая и пищевая промышленность", 1983, с. 110-117.

Масленников, В.В., Е.В.Солянкин, В.А.Спиридонов, М.В.Сысоева. К исследованию происхождения особей Euphausia superba Dana, встречающихся в водах о. Южная Георгия. В кн. "Антарктический криль. Особенности распределения и среда". Москва, "Легкая и пищевая промышленность", 1983.

Полуяктов, В.Ф., Е.В.Солянкин, Н.В.Хвацкий, А.В.Хомутов. Особенности гидрологических условий как факторов распределения криля в юго-восточной части пролива Брансфилда. В кн. "Антарктический криль. Особенности распределения и среда". Москва, "Легкая и пищевая промышленность", 1983, с. 99-103.

Спиридонов, В.А., Е.Н.Грузов, А.Ф.Пушкин. Исследования стай антарктической Euphausia superba Dana (Crustacea, Euphausiacea) подо льдом. Зоологический журнал, 64(11), 1985, с. 1655-1660.

Трувеллер, К.А., Д.А.Воронов, В.А.Спиридонов. К биохимико-генетическому анализу популяционной структуры антарктического криля. Тезисы докладов Всесоюзной конференции "Сырьевые ресурсы антарктической зоны океана и проблемы их рационального использования", Керчь, 1983, с. 38-40.

Хмелева, Н.В., А.П.Голубев. Продукция кормовых и промысловых ракообразных. Минск, "Наука и техника", с. 1-215.

Эль-Саид, С. Беллинсгаузена море. Океанографическая энциклопедия. Ленинград, Гидрометеиздат, 1969, с. 68-69.

Bargmann, H.E. The development and life-history of adolescent adult krill, Euphausia superba. Discovery Rep. 23, 1945, p. 103-176.

Brinton, E. T. Antezana. Structures of swarming and dispersed populations of krill (Euphausia superba) in Scotia Sea and South Shetland waters during January-March 1981. Journ. Crust. Biol., 4 (spec. N 1), p. 45-66.

Bucholz, F. Moulting and moult physiology in krill. In "On the biology of krill, Euphausia superba". Ber. Polarforschung, s.4, 1983, p. 81-89.

Ettershank, G. A new approach to the problem of longevity in the Antarctic krill, Euphausia superba. Journ. Crust., Biol., 4 (spec. N 1), 1984, p.

Ettershank, G. The age structure of a population of the Antarctic krill, Euphausia superba Dana. In "On the biology of krill, Euphausia superba". Ber. Polarforschung 4, 1983, p. 226.

Fevolden, S.E. Krill of Bouvet I and in the Southern Weddel Sea with a description of larval stages of Euphausia crystallophias. Sarsia, 65(2), 1980, p. 149-162.

Fevolden, S.E., R.G. George. Size frequency pattern of Euphausia superba in the Antarctic Peninsula waters in the austral summer of 1983. Journ.Crust. Biol., 4 (spec. N 1), p.107-122.

- Foster, T.D., J.H. Middleton. The oceanographic structure of the eastern Scotia Sea. In "Physical oceanography. Deep Sea Res.", 37(5A), pp. 529-550.
- Fraser, F.C. On the development and distribution of the young stages of krill (*Euphausia superba*). Discovery Rep., 14, 1936, pp. 1-192.
- Guzman, O. Distribution and abundance of Antarctic krill *Euphausia superba* in the Bransfield Strait. In "On the biology of krill, *Euphausia superba*". Ber. Polarforschung, S. 4, 1983, pp. 169-190.
- Hart, J.T. Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters. Discovery Rep., 21, 1942, pp. 261-356.
- Hempel, G. FIBEX - an international survey in the Southern Ocean: Review and outlook. Mem. Nat. Inst. Polar. Res. Spec. Issue, 27, pp. 1-15
- Heywood, R.B. Environmental conditions in the Antarctic Peninsula area of the Southern Ocean during the Anglo-German Joint Biological Expedition, February 1982. Meeresforschung, 30, pp. 220-239.
- Ikeda, T., P. Dixon. Body shrinkage: a possible overwintering strategy of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol., 35, 1982 a, pp. 141-148.
- Ikeda, T., P. Dixon. Observations on moulting in Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). Austr. Journ. Mar. Fresh. Res., 33(1), pp. 71-76.
- Ikeda, T., P. Dixon, J.M. Kirkwood. Laboratory observa-

tions of moulting, growth and maturation of the Antarctic krill (Euphausia superba Dana). Polar. Biol., 4 (1), 1985, pp. 1-18.

Ikeda, T. Life-history of Antarctic krill, Euphausia superba. A new look from an experimental approach. Bull. Mar. Sci., 37 (2), pp. 599-608.

Ivanov, B.G. On the biology of the krill, Euphausia superba. Mar. Biol., 7 (4), pp. 340-351.

Jazdzewski, K., E. Dzik, J. Porebski, S. Rakusa-Suszczewski, Z. Witek, N. Wolnomiejski. Biological and population studies of krill near South Shetland Island, Scotia Sea, South Georgia in the summer 1976. Polskie Arch. Hydrobiol., 29 (3), pp. 607-631.

Kikuno, T., A. Kawamura. Observations of the ovarian eggs and spawning habits in Euphausia superba Dana. Mem. Nat. Inst. Polar. Res., 27, pp. 104-121.

Kock, K.H., M. Stein. Krill and hydrographic conditions of the Antarctic Peninsula. Meersforschung, 26, 1977/78, pp. 143-152.

Mackintosh, N.A. Maintenance of living Euphausia superba and frequency of moults. Norsk. Hvalfangst Tid., 56, 1967, pp. 143-152.

Mackintosh, N.A. Life cycle of Antarctic krill in relation to ice and water conditions. Discovery Rep., 26, 1972, pp. 1-94.

Marr, J.W.S. The natural history and geograpy of Antarctic krill (Euphausia superba Dana). Discovery Rep., 22,

1962, pp. 33-464.

- Denis, C.J., M.A., M.A. McWhinnie. Fecundity and ovarian cycles of the Antarctic krill, Euphausia superba (Crustacea, Euphausiacea). Can. Journ. Zool. pp. 2414-2423.
- Mauchline, J. The biology of mysids and euphausiids. Adv. Mar. Biol. 18, Acad. Press, 1980, pp. 1-681.
- Mauchline, J. Measurement of body length of Euphausia superba Dana. BIOMASS Handbook, 4, 1981, pp. 1-9.
- Mauchline, J., L.R. Fisher. The biology of euphausiids. Adv. Mar. Biol. 7, Acad. Press, 1969, pp. 1-454.
- Morris, D.J., J. Priddle. Observations on the feeding and moulting of the Antarctic krill, Euphausia superba Dana in winter. Br. Antarct. Surv. Bull., 65, 1984, pp. 57-63.
- Morris, D.J., A. Keck. The time course of moult cycle and growth of Euphausia superba in the laboratory. A preliminary study. Meeresforschung, 30, 1984, pp. 94-100.
- Nast, F. Krillfange wahrend FIBEX 1981. Archiv Fischereiwiss., 33(1), pp. 61-84.
- Nemoto, T. Food of baleen whales with reference to whale movement. Sci. Rep. Whales Res. Inst., 14, 1959, pp. 149-290.
- Poleck, T.R., C.J. Denys. Effect of temperature on the moulting, growth and maturation of the Antarctic krill, Euphausia superba (Crustacea, Euphausiacea) under laboratory conditions. Mar. Biol., 70(3), 1982, pp. 255-265.

- Rakusa-Suszczewski, S., M. Lipski. Report on the R/V "Professor Siedlecki" expedition to the Antarctic during the BIOMASS-SIBEX in 1983/84. Polar Res., 6(1-2), 1985, pp. 7-20.
- Retamal, M.A., R. Quintana. Basic biological studies relating to the population dynamics of the krill Euphausia superba Dana 1850. INACH, Sci. Ser., 28, 1982, pp. 175-190.
- Ruud, J.T. On the biology of southern Euphausiidae. Hvalrad. Scr., 2, 1932, pp. 1-105.
- Sahraghe, D., W. Schreiber, R. Steinberg, G. Hempel. Antarctic-Expedition 1975/76 Bundesrepublik Deutschland. Archiv Fischereiwiss., 29(1), 1978, pp. 1-96.
- Sahraghe, D. Participation of the FRG in SIBEX and CCAMLR activities on Antarctic marine living resources. Archiv Fischereiwiss., 37(1), 1986, pp. 3-24.
- Segawa, S., M. Kato, M. Murano. Growth, moult and filtering rate of krill in laboratory conditions. Mem. Nat. Inst. Polar Res., 27, 1983, pp. 93-103.
- Siegel, V. Untersuchungen an Nachlaiconzentrationen des Antarktischen Krill, Euphausia superba. Archiv Fischereiwiss., 33(1), 1982, pp. 113-125.
- Siegel, V. Investigations on krill (Euphausia superba) in the southern Weddell Sea. Meeresforschung, 19, 1983, pp. 244-252.
- Siegel, V. Untersuchungen zur Biologie des antarktischen Krill, Euphausia superba, im Bereich der Bransfield Strabe und angrenzender Gebiet. Mitt. Inst. Seefisch.,

Hamburg, 38, 1986, pp. 1-244.

Sievers, H.A. Description of the physical oceanography conditions in support of the study on the distribution and behavior of krill. INACH, Sci. Ser., 28, 1982, pp. 73-122.

Stepnik, R. All-year populational studies of Euphausiacea (Crustacea in the Admiralty Bay (King George Island). Pol. Polar Res., 3(1/2), 1982, pp. 49-68.

Wolnomiejski, N., H. Czykieta, R. Stepnik, H. Jackowska. Biological characteristics of Euphausia superba Dana in the southern Drake Passage and the Bransfield Strait in Febr.- March, 1981 (BIOMASS-FIBEX), Pol. Polar Res., 3(3/4), pp. 259-271.

Witek, Z. Phitoplankton distribution and some aspects of the Biology of Antarctic krill (Euphausia superba). ICES, CM 1979/L, pp. 1-14.

Witek, Z., A. Koronkiewicz, G.J. Soszka. Certain aspects of the early life-history of krill, Euphausia superba Dana (Crustacea). Pol. Polar Res., 1(4), 1980, pp. 97-115.

Дополнения к списку литературы

Макаров, Р.Р., Е.В. Солянкин, В.В. Шевцов. Условия среды и адаптивные черты биологии Euphausia superba Dana в море Лазарева. В сб. Антарктика, Москва, "Наука", 1985, вып. 24, сс. 158-171.

Павлов, В.Я. О качественном составе пищи Euphausia superba Dana. Труды ВНИРО, Москва, вып., 86, 1971, сс. 42-54.

Anonymous. Post-FIBEX data interpretation workshop, Hamburg, 1981, BIOMASS rep. ser., 20, pp. 1-38.

Hamner, W.M., P.P. Hamner, S.W. Strand, R.W. Gilmer. Behavior of Antarctic krill, Euphausia superba, chemoreception, feeding, schooling and moulting. Science, 22, pp. 433-435.

Таблица 1. Скорость роста и продолжительность межлинейных интервалов Eurhausia superba по данным аквариальных экспериментов

Размеры животных (мм)	T ⁰ , освещение	Условия питания	Межлинейный интервал (Т) (дни)	Скорость роста (мм/день)	Примечания	Источник
20-33	T ⁰ не контролировалась, в темноте	смена воды	12-17 M=13.5±1.0	Макс. у двух особей 0.07-0.14	Отмечены случаи отрицательного роста	Mackintosh, 1967
22-30	0.7 ⁰ , в темноте	культура	20±1.8	Макс. 0.034	Не выявлено связи продолжительности межлинейного интервала с размерами рачков 5, многочисленные случаи отрицательного роста	Murano et al., 1979
16-34	----"----	то же и фитопланктон из Токийского залива	T=0.0175 Lсрх+1.1826 T=0.0245 Lсрх+ +1.1226	Макс. (у двух наиболее быстрорастущих особей) 0.031-0.033	Lсрх - длина карапакса, второе уравнение для более крупных особей	Segawa et al., 1983

Таблица 1. Продолжение

Размеры животных (мм)	T ⁰ , освещение	Условия питания	Межлинейный интервал (Т) (дни)	Скорость роста (мм/день)	Примечания	Источник
22-30	-1.5 ⁰ постоянное освещение	а) .куль- тура взрослых б) .искус- венный корм для рыб	а-б) .26.8+2.3 в) .29.6+2.7	Очень малые скорости роста у питающихся особей, отрицательный рост у голодающих		Ikeda, Dixon, 1982
24.7-46.8	-0.5 ⁰	см. Ikeda, Dixon, 1982b	22-29.8	0.024-0.070 (макс. в серии из 4-6 линек)		Ikeda et al., 1985
20-42	0.12 ⁰ 0.97 ⁰ 4.48 ⁰	фитопланк- тон из района станции Палмер: по 20 мл взвеси на особь 3 раза в день	20.1 18.87 12.48	Макс. 0.037-0.068	Достоверная связь продолжительности межлинейного интервала с размерами	Poleck, Denys, 1982

Таблица 1. Продолжение

Размеры животных (мм)	T^0 , освещение	Условия питания	Межлинечный интервал (Т) (дни)	Скорость роста (мм/день)	Примечания	Источник
20-30	T^0 не контролировалась	Проток воды из залива Кемберленд, Южная Георгия	10-17	0.023-0.171 M=0.141	У рачков размерами около 29мм наблюдался, в основном, отрицательный рост	Morris, Keck, 1984

Таблица 2. Скорость очевидного (apparent) роста Eurhousia superba, вычисленная по данным повторных съемок НПС "Одиссей" в юго-восточной части моря Скотия, 1981 г.

Сроки		15.01-8.02	8.02-17.02	15.01-17.02
Количество дней		23	8	31
Скорость роста мм/день	Молодь в целом	0.106±0.02	0.165±0.035	0.118±0.02
	Молодь, самцы	не рассчитывали	0.180±0.05	не рассчитывали
	Молодь, самки	не рассчитывали	0.180±0.04	не рассчитывали
	Взрослые самцы	0.04±0.02	очевидный рост отсутствует	не рассчитывали
	Взрослые самки	0.107±0.02	----"----	----"----

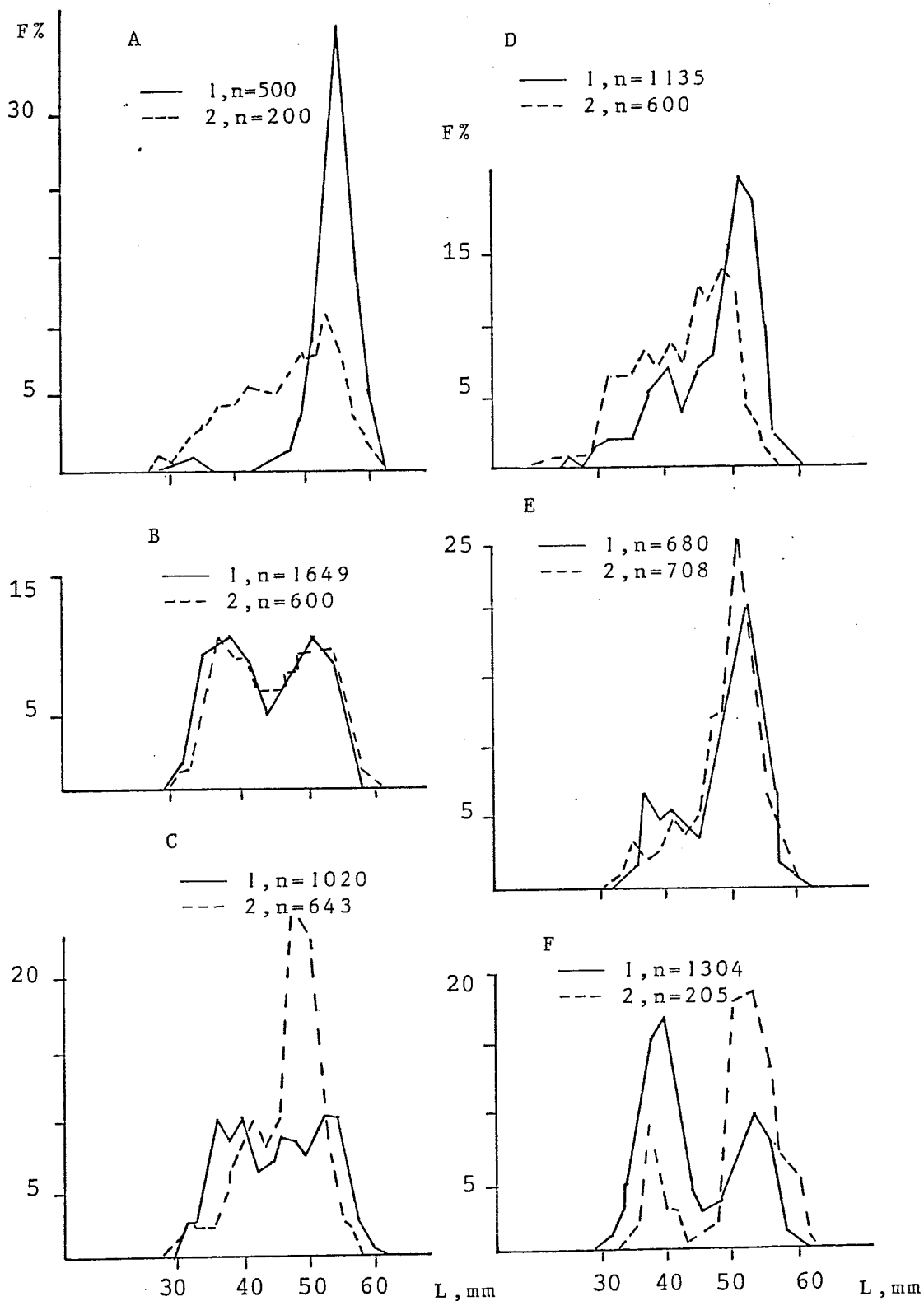


Рисунок 1.

Размерный состав *Euphausia superba* в районе Антарктического полуострова и в море Скотия в конце января-марте 1981 г. Для обеспечения большей сравнимости данных использованы только материалы целевых ловов (по предварительно обнаруженным скоплениям). Римскими цифрами обозначены размерные группы (объяснения в тексте). Обозначения к рисунку помещены в общем списке рисунков.

List of Tables

- Table 1 Growth rate and moulting interval of Euphausia superba from data obtained during in situ experiments.
- Table 2 Apparent growth rate of Euphausia superba calculated from data obtained during a set of repeated surveys carried out by FRV Odissey in the south-east Scotia Sea in 1981.

List of Figures

Figure 1.

Size composition of Euphausia superba in the Antarctic Peninsula area and Scotia Sea in the period late January/March 1981. In order that data may be compared, only information from target catches (from swarms detected beforehand) was used. Size categories (see text for explanation) are shown in Roman numerals.

Length according to 1st Standard (Mauchline, 1981). Data from Anon., (1981) have been converted.

A - waters to the north-west of Palmer Archipelago (by Wolnomiejski et al, 1982): 1 - area to the north-west of Palmer Archipelago; 2 - waters around Palmer Archipelago.

B - Bransfield Strait, mainly the central part: 1 - February (by Retamal, Quintana, 1982); 2 - March (by Wolnomiejski et al, 1982).

C - Elephant Is. (Mordvinov Is.) area: 1 - north-west and south-west of the island shore (late January/early February) from data of FRV Odissey; 2 - north of the island, from data of FRV Walter Herwig (Anon., 1981).

D - south-west Scotia Sea, north-west Weddell Sea (from data of FRV Walter Hervig, Anon., 1981): 1 - western high frontal zone (HFZ) of Scotia Sea; 2 - north-west Weddell Sea.

E - area around South Orkney Islands (from data of RV Eduardo L. Holmberg, Anon., 1981): 1 - area to the north-east of the archipelago; 2 - area to the west of the archipelago.

F - south-east Scotia Sea (by Kozlov et al, 1983): 1 - HFZ area; 2 - northern outermost part of the area.

Liste des Tableaux

Tableau 1 Taux de croissance et intervalle de mue de Euphausia superba à partir des données obtenues au cours d'études expérimentales réalisées sur place.

Tableau 2 Taux de croissance apparent de Euphausia superba calculé à partir des données obtenues pendant une série d'études réalisées à plusieurs reprises par le navire de recherche et de pêche Odyssée, dans le sud-est de la Mer du Scotia en 1981.

Liste des Figures

Figure 1

Composition par tailles de Euphausia superba dans la zone de la Péninsule Antarctique et la Mer du Scotia de la fin du mois de janvier au mois de mars 1981. Pour être en mesure de comparer ces données, seules les informations obtenues sur les prises cibles (sur les bancs détectés auparavant) ont été utilisées. Les catégories de taille (voir texte pour explication) figurent en chiffres romains.

Longueur selon le 1er standard (Mauchline 1981). Les données anonymes (1981) ont été converties.

A - eaux au nord-ouest de l'Archipel de Palmer (par Wolnomiejski et autres, 1982): 1 - zone au nord-ouest de l'Archipel de Palmer; 2 - eaux autour de l'Archipel de Palmer.

B - Détroit de Bransfield, en particulier la partie centrale; 1 - février (par Retamal, Quintana, 1982); 2 - mars (par Wolnomiejski et autres, 1982).

C - Zone de l'Ile Eléphant (Ile de Mordvinov):
1 - nord-ouest du littoral de l'île (fin janvier/début février) à partir des données obtenues par le navire de recherche et de pêche Odyssée; 2 - nord de l'île, à partir des données obtenues par le navire de recherche et de pêche Walter Hervi (Anonyme, 1981).

D - sud-ouest de la Mer du Scotia, nord-ouest de la Mer de Weddell (à partir des données obtenues par le navire de recherche et de pêche Walter Hervi, anonyme, 1981): 1 - zone frontale élevée ouest (ZFE) de la Mer du Scotia; 2 - nord-ouest de la Mer de Weddell.

E - zone autour des Orcades du Sud (à partir des données obtenues par le navire de recherche Eduardo L. Holmberg, anonyme, 1981): 1 - zone au nord-est de l'archipel; 2 - zone à l'ouest de l'archipel.

F - sud-est de la Mer du Scotia (par Kozirov et autres, 1983): 1 - zone ZFE; 2 - partie extrême-nord de la zone.

Lista de Tablas

Tabla 1. Tasa de crecimiento e intervalo de cambio de piel de Euphausia superba a partir de los datos obtenidos durante experimentos in situ.

Tabla 2. Tasa de crecimiento aparente de Euphausia superba calculada a partir de datos obtenidos durante un conjunto de prospecciones repetidas llevadas a cabo por el FRV Odissey en el sureste del Mar de Escocia en 1981.

Lista de Figuras

Figura 1.

La composición de tamaños de Euphausia superba en el área de la Península Antártica y en el Mar de Escocia en el período de fines de enero/marzo 1981. Con el fin de que los datos puedan ser comparados, se utilizó únicamente información de las capturas objetivo (de los cardúmenes detectados de antemano). Las categorías de tamaños (véase el texto para su explicación) se muestran en números romanos.

El tamaño según el 1er estándar (Mauchline, 1981). Los datos procedentes de Anon. (1981) han sido convertidos.

A - las aguas hacia el noroeste del Archipiélago de Palmer (por Wolnomiejski y otros, 1982): 1 - el área hacia el noroeste del Archipiélago de Palmer: 2 - las aguas alrededor del Archipiélago de Palmer.

B - El estrecho de Bransfield, especialmente la parte central: 1 - Febrero (de Retamal, Quintana, 1982); 2 - Marzo (de Wolnomiejski y otros, 1982).

C - El área de la Isla Elefante (Mordvinov Is.): 1 - el noroeste y suroeste de la costa de la isla (a fines de enero/comienzo de febrero) a partir de los datos del FRV Odissey; 2 - el norte de la isla, a partir de los datos del FRV Walter Hervig (Anon., 1981)

D - El suroeste del Mar de Escocia, el noroeste del mar de Weddell (a partir de los datos del FRV Walter Hervig, Anon., 1981): 1 - zona frontal occidental de altura en el Mar de Escocia; 2 - área noroeste del Mar de Weddell.

E - el área alrededor de las Islas Orcadas del Sur (Orkney Islands) (a partir de los datos del RV Eduardo L. Holmberg, Anon., 1981): 1 - el área hacia el noroeste del archipiélago; 2 - el área hacia el oeste del archipiélago.

F - el sureste del Mar de Escocia (de Kozlov y otros, 1983): 1 - el área HFZ; 2 - el extremo septentrional del área.

Список Таблиц

Таблица 1. Скорость роста и продолжительность межлинейных интервалов Euphausia superba по данным аквариальных экспериментов

Таблица 2. Скорость очевидного (apparent) роста Euphausia superba, вычисленная по данным повторных съемок НПС "Одиссей" в юго-восточной части моря Скотия, 1981 г.

Список Рисунков

Рисунок 1.

Размерный состав Euphausia superba в районе Антарктического полуострова и в море Скотия в конце января-марте 1981 г. Для обеспечения большей сравнимости данных использованы только материалы целевых ловов (по предварительно обнаруженным скоплениям). Римскими цифрами обозначены размерные группы (объяснения в тексте).

Длина по стандарту 1 (Mauchline, 1981). Данные по Anon., (1981) даются в пересчете.

А - воды к северо-западу от архипелага Пальмера (по Wolnomiejski et al, 1982): 1- район к северо-западу от архипелага Пальмера, 2- прибрежные воды архипелага Пальмера.

В - пролив Брансфилда, в основном центральная часть: 1 - февраль (по Retamal, Quintana, 1982), 2 - март (по Wolnomiejski et al, 1982).

С - район о.Мордвинова (Элефант): 1- к северо-западу и юго-западу от побережья острова (конец января-начало февраля) по материалам НПС "Одиссей", 2- к северу от острова - по материалам НПС "Вальтер Хервиг" (Anon., 1981).

Д - юго-западная часть моря Скотия, северо-западная часть моря Уэдделла (по материалам НПС "Вальтер Хервиг", Anon., 1981); 1 - западная часть района ВФЗ моря Скотия, 2 - северо-западная часть моря Уэдделла.

Е - район Южных Оркнейских островов (по материалам НИС "Эдуардо Л.Хольмберг", Anon., 1981): 1 - район к северо-востоку от архипелага, 2 - район к западу от архипелага.

Г - юго-восточная часть моря Скотия (по Козлов и др., 1983) : 1 - район ВФЗ, 2 - северная периферия этого района.