
ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ И СУТОЧНЫЙ РИТМ ПИТАНИЯ *CALANUS FINMARCHICUS* (GUNN.) В СВЯЗИ С ЕГО ВОЗРАСТОМ И ЖИРНОСТЬЮ

А. П. СУШКИНА

Calanus finmarchicus является на севере основным кормовым объектом планктоноядных промысловых рыб, в частности сельди. Изучение его биологии имеет большое значение для поиска и лова этих рыб. В настоящее время с различных точек зрения изучено питание, миграции, размножение и другие вопросы биологии *Calanus finmarchicus* [31, 28, 11 и др.]. Установлен ряд закономерностей сезонной смены стадий развития, суточных вертикальных миграций, ритма питания, состава

пищи и т. д., но тем не менее ряд вопросов, в частности вопрос о суточных вертикальных миграциях и ритме питания *Calanus finmarchicus*, остается еще неясным.

Задачей настоящей работы является уточнение наших представлений о биологических закономерностях вертикальных миграций *Calanus finmarchicus* и связи их с суточным ритмом питания¹.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Мы изучили сборы планктона с четырех суточных станций, три (ст. 6, 8 и 9) из которых были взяты в фареро-исландских водах и одна (ст. 1) в Фареро-Шетландском желобе. Всего обработано около 130 проб, т. е. 10 тыс. каланусов, причем для каждой пробы учтено число каланусов по возрастным стадиям, установлено количество рачков, кишечники которых содержали пищу («накормленных»), определена степень наполнения кишечников и степень жирности рачков.

Для всех рачков количество пищи в кишечниках определяли по четырехбалльной системе (кишечник полон, среднее наполнение, пищи мало, кишечник пустой). Кроме того, часть каждой пробы обрабатывали количественным методом: измеряли длину животного (от головы до конца фурки), длину и положение пищевого комка, для чего рачка помещали на тонко разграфленную стеклянную пластинку, и вычисляли

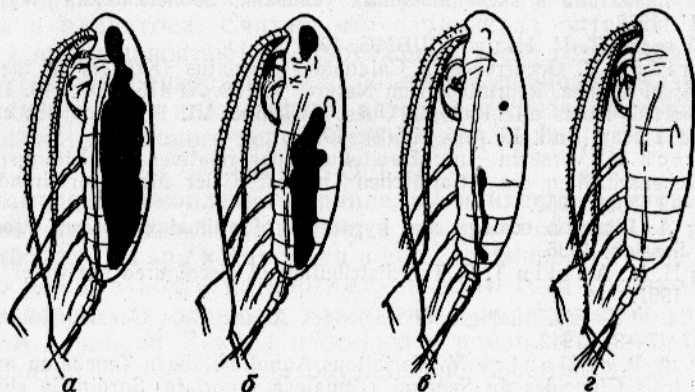


Рис. 1. Стадии жирности *Calanus finmarchicus*:

а — жирный (4 балла); б — средней жирности (3 балла); в — малой жирности (2 балла); г — тощий (1 балл).

процентное отношение длины пищевого комка к длине тела. Известно, что копеподы при поимке и фиксации частично выбрасывают содержимое пищеварительного тракта. Поэтому полученные данные о наполнении кишечников занижены и только в некоторой степени пропорциональны фактическим величинам. Однако они дают представление о суточной динамике наполнения кишечников.

Мы изучали также степень жирности рачка. Ряд исследователей [19, 23, 31] изучал жирность и химический состав *Calanus finmarchicus*, но они не связывали своих данных с вопросами ритма питания и миграции. Такое сопоставление проводится впервые.

Жирность каланусов определяли визуальным путем, на основании оценки количества жира, видимого под биноклем в виде скоплений или капель маслянистой жидкости (рис. 1). Была применена четырех-

¹ Считаю своим приятным долгом выразить большую благодарность проф. Б. П. Мантейфелю за неоднократные и ценные консультации.

балльная система: тощие рачки — жира не видно (I балл); малой жирности — жир занимает менее 0,25 видимой площади цефалоторакса или представлен отдельными каплями (2 балла); средней жирности — жировые скопления занимают 0,5—0,25 площади цефалоторакса (3 балла); жирные рачки — скопления жира занимают больше половины цефалоторакса (4 балла).

Для проверки достоверности этого метода в лаборатории физиологии рыб ВНИРО методом экстракции дихлорэтаном¹ определили процент жира в навесках калянусов разных групп жирности и получили совершенно реальные различия: в рачках четвертой группы (жирные) содержится 8,72% жира (к сырому весу), третьей группы — 3,68%, второй группы — 1,47%. Материал по тощим рачкам был недостаточен для анализа. Визуальный метод позволяет сравнительно быстро определить жирность большого количества рачков.

НИЖНЯЯ ГРАНИЦА ЗОНЫ ОТКОРМА

Большинство исследователей полагает, что основной причиной подъема планктонных организмов в верхние слои является питание. Об этом еще в 1882 г. писал Т. Fuchs [22]. Сейчас вряд ли может возникнуть сомнение, что большая часть планктонных животных, в том числе и калянусы, питается в верхних горизонтах (хотя есть планктеры, постоянно живущие в нижних слоях и не мигрирующие наверх).

Для уточнения вопроса о связи суточных вертикальных миграций *Calanus finmarchicus* с интенсивностью и ритмом питания мы в первую очередь попытались уточнить, какие горизонты являются для него наиболее важными в кормовом отношении. Для этого вычислили средний процент накормленных особей (содержащих пищу в кишечниках) по отношению к общему количеству калянусов на данном горизонте.

Горизонт в м	Количество накормленных особей в % ¹
0—25	37,5
25—50	45,3
50—100	19,8
100—200	0,6
200—500	0
500—1000	0

¹ Процент вычислен по отношению к общему количеству особей на данном горизонте. Всего просмотрено около 5000 рачков.

Судя по приведенным данным, калянус питается в основном в верхнем 50-метровом слое, т. е. в продуцирующей зоне пелагиали, где благодаря условиям освещения возможен фотосинтез и где держится основная масса фитопланктона [3 и др.]. Б. П. Мантейфель [11] называет эти слои зоной откорма зоопланктона. В этом слое мы обнаружили 82,8% накормленных калянусов.

На глубине от 50 до 100 м еще встречается около 20% накормленных рачков. По данным Б. А. Скопинцева [16], в пределах 100-метровой зоны распадаются легко усваиваемые частицы органического вещества. Глубже опускается уже трудно усваиваемый детрит. В нашем материале глубже 100 м накормленные особи практически не встречались, за исключением единичных экземпляров с остатками пищи в виде очень

¹ Это определение любезно проведено А. А. Карасиковой, за что приношу ей благодарность.

небольшого уплотненного фекального комка около анального отверстия. Наши наблюдения согласуются с данными D. T. Gauld [26], который указывает, что *Calanus finmarchicus* питается преимущественно в верхних горизонтах. С глубиной, по его данным, процент накормленных особей резко убывает, причем эта кривая хорошо совпадает с кривой вертикального распределения фитопланктона.

Характерно, что на всех станциях наибольшее количество питающихся особей находится не у самой поверхности, а несколько ниже; очевидно, они избегают зоны максимального развития фитопланктона. Этот факт отмечает Б. П. Мантейфель [10] и другие исследователи.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ СУТОЧНЫХ ВЕРТИКАЛЬНЫХ МИГРАЦИЙ *CALANUS FINMARCHICUS*

О причинах суточных миграций планктонных организмов высказывалось много предположений. Обширный критический обзор взглядов различных авторов на этот вопрос дан Б. П. Мантейфелем в его работе о вертикальных миграциях морских организмов [11]. Большинство авторов основной причиной суточных вертикальных миграций считает реакцию организма на свет, стремление находиться постоянно в оптимальных условиях освещения. A. G. Nicholls [32], проводя тщательные наблюдения и установив закономерность миграций *калянусов* разных возрастных групп, правильно полагает, что подъем их в верхний 30-метровый слой связан с обилием корма в этом слое. Но уход от поверхности он объясняет вредным действием света, причем с возрастом *калянусы* становятся к нему более чувствительными.

A. C. Hardy и R. Bainbridge [29] пишут, что явление суточных миграций, характерное для большинства планктонных животных, тратящих на это массу энергии, обуславливается каким-то мощным общим фактором и что, поняв его, можно установить закономерности распределения рыб (в частности сельди).

Согласно взглядам советских ученых [8, 14, 11], суточные миграции являются адаптацией к вертикальному распределению факторов, в первую очередь биотических, и носят защитно-приспособительный характер: подъем ночью для питания в богатые пищей верхние горизонты и уход от хищников в светлое время суток. Основным сигналом к тому или иному направлению движения рачков являются условия освещения и физиологическое состояние рачков.

Изучению сезонных и суточных вертикальных миграций *Calanus finmarchicus* посвящено много работ. Еще O. Paulsen [33] в августе 1904 г. наблюдал в исландских водах, что большая часть *калянусов* придерживается глубоких (глубже 500 м) горизонтов и что по мере приближения к поверхности увеличивается процент молодых стадий. Он и Damas [20] высказывают предположение, что молодые *калянусы* придерживаются поверхностных слоев, а становясь старше, опускаются на глубину.

Суточные миграции *Calanus finmarchicus* и других планктонных животных детально исследованы F. S. Russell [34, 35, 36]. Основным стимулом для вертикальных миграций он считает стремление организмов к некоторому оптимуму освещенности. Этот оптимум меняется с возрастом и может зависеть от внешних условий. При этом он упоминает, что «пищевая и защитная реакции могут изменить обычный ответ животного на влияние физических и химических условий окружающей среды» [36]. Данные R. E. Savage [37] о суточных миграциях *Calanus finmarchicus* несколько расходятся с данными F. S. Russell, очевидно,

потому, что оба исследователя, имея дело с популяциями калянуса, состоящими из разных возрастных групп, не учитывали особенностей миграций каждой из них. A. S. Gardiner [24] обращает внимание на неодинаковый характер миграций у разных возрастных групп калянуса. Молодые рачки, по его данным, не мигрируют. Рачки старших возрастов днем поднимаются к поверхности, а ночью опускаются на глубину. Таким образом, его результаты противоречат данным других исследователей.

Обширное и обстоятельное изучение миграций *Calanus finmarchicus* в районе Клайд, с учетом данных других исследователей, провел A. G. Nicholls [32]. Он установил, что науплиусы и рачки I—III копеподитных стадий не мигрируют, а находятся постоянно в верхнем 30-метровом горизонте. Рачки IV копеподитной стадии начинают мигрировать опускаясь днем на глубину 80—120 м, а ночью поднимаясь к поверх-

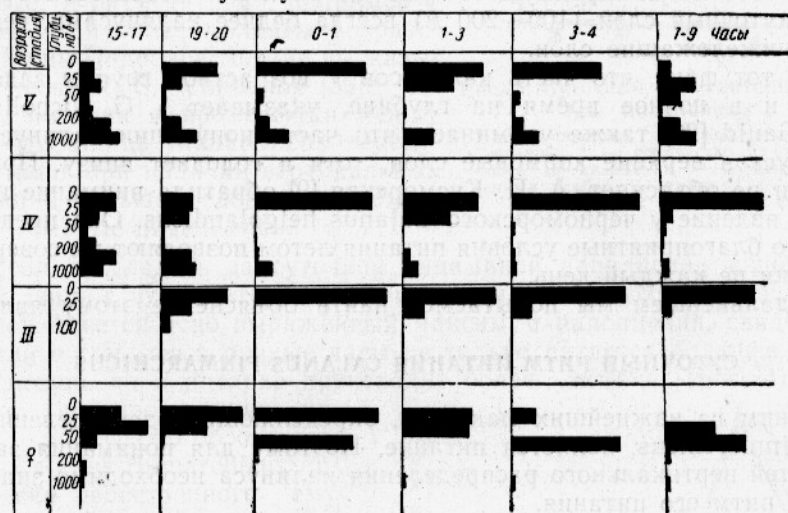


Рис. 2. Суточные вертикальные миграции *Calanus finmarchicus* в конце лета в фареро-исландских водах.

ности. При этом часть рачков и ночью остается на глубине, а часть распределяется равномерно в толще воды.

Причиной такой нечеткой закономерности A. G. Nicholls считает то обстоятельство, что IV стадия является промежуточной между младшими и V стадией, летом регулярно мигрирующей. При этом днем, независимо от глубины места, основная масса рачков V стадии держится на горизонте 100—120 м. С сумерками часть их поднимается к поверхности, но значительная часть остается на глубине. Отходить от поверхности они начинают около 01 ч, т. е. еще при полной темноте. Автор полагает, что мигрирует старшая часть популяции рачков V возрастной группы, которые готовятся к линьке. Зимой, по его наблюдениям, рачки V возрастной группы не мигрируют, придерживаясь горизонта около 90 м. Взрослые самки мигрируют регулярнее других возрастных стадий, опускаясь днем на сравнительно небольшую глубину — около 80 м. Самцы держатся на несколько большей глубине, и лишь часть их мигрирует ночью в верхние слои.

Наши данные по суточной вертикальной миграции *Calanus finmarchicus* в общих чертах подтверждают указанную закономерность (рис. 2): младшие возрастные группы (в нашем материале в достаточном количестве встречалась только III группа) в основном обитают в пределах верхнего 50-метрового слоя и почти не мигрируют; амплитуда

миграции части рачков IV группы резко увеличивается. Наиболее ярко миграция выражена у рачков V возрастной группы. В нижних горизонтах, глубже 200 м и особенно глубже 500 м, встречаются почти исключительно калянусы V группы с небольшой примесью (не более 10%) рачков IV группы. Амплитуда миграции с переходом к взрослому состоянию у самок значительно сокращается, и они редко встречались в нашем материале глубже 200 м. По зрелым самцам наши данные слишком незначительны и обрывочны.

Обращает на себя внимание то, что в процессе миграции большая часть популяции калянусов IV и V возрастных групп опускается не глубже 100 м, т. е., подобно всей популяции взрослых, не отходит далеко от «зоны откорма». Глубже 200 м, т. е. «в зоне сохранения» планктона [11], в течение суток можно обнаружить другую, меньшую группировку, состоящую преимущественно из рачков V возрастной группы. Промежуточный слой (100—200 м) всегда беднее калянусами, чем выше- и нижележащие слои.

На тот факт, что часть калянусов V возрастной группы задерживается и в ночное время на глубине, указывает А. G. Nicholls [32]. D. T. Gauld [26] также упоминает, что часть популяции калянусов не мигрирует в верхние кормовые слои, хотя и голодает внизу. Причину этого он не объясняет. А. П. Кусморская [9] обратила внимание на подобное явление у черноморского *Calanus helgolandicus*. Она предполагает, что благоприятные условия питания летом позволяют им совершать миграции не каждый день.

В дальнейшем мы попытаемся найти объяснение этому явлению.

СУТОЧНЫЙ РИТМ ПИТАНИЯ *CALANUS FINMARCHICUS*

Одним из важнейших факторов, определяющих распределение *Calanus finmarchicus*, является питание. Поэтому для понимания закономерностей вертикального распределения калянуса необходимо знать суточный ритм его питания.

Мнения разных исследователей в этом вопросе несколько расходятся: большинство полагает, что калянус наиболее активно питается ночью, а некоторые, например D. T. Gauld [26], вообще отрицают у него наличие суточного ритма питания.

При определении суточного ритма питания калянуса мы изучали, во-первых, изменение количества накормленных особей в течение суток и, во-вторых, изменение наполнения пищеварительного тракта, которое мы выражали в виде процентного отношения длины пищевого комка к длине тела.

Сравнение процентного отношения накормленных и ненакормленных особей в разные часы суток в одном каком-либо слое не показало ясно выраженного ритма. Однако если сравнивать по часам суток абсолютные количества накормленных особей, находящихся в данный момент в зоне откорма, то у рачков IV и V возрастных групп и самок обнаруживается совершенно ясный ночной максимум (рис. 3).

Это на первый взгляд парадоксальное явление вполне закономерно. Будучи фильтратором, калянус может питаться в любое время суток при наличии достаточного количества пищи. Поэтому в активности питания отдельных особей нет закономерных суточных колебаний в противоположность, например, зрительным планктофагам, которые могут обнаружить и схватить свою добычу только при определенной степени освещенности. Вследствие этого процент питающихся особей по отношению ко всей популяции калянуса не изменяется или изменяется

очень слабо, независимо от того, много или мало рачков находится в зоне откорма. Но при подъеме большей части популяции калянуса ночью в зону откорма, естественно, большее количество особей начинает питаться, а при опускании утром ниже зоны откорма абсолютное количество питающихся особей уменьшается.

Таким образом, наблюдаемый суточный ритм питания значительной части популяции с ночным максимум определяется наличием вертикальной суточной миграции, которая является адаптацией к сложному комплексу биотических и абиотических факторов. Если миграции нет, то отсутствует и ритм питания, например у рачков III и более молодых возрастных групп. Подобное мнение высказывает также R. S. Wimpenny [39]: периоды питания и промежутки между ними у *Calanus finmarchicus* чередуются лишь при наличии вертикальных миграций ночью в слои с кормом, а днем в бедные пищей слои.

Если проследить за суточной динамикой наполнения кишечника, то мы увидим, что во второй половине ночи у калянусов IV и V групп и у самок имеется ясно выраженный максимум наполнения, свидетельствующий о том, что в ночные часы не только питается большее количество рачков, но и питание происходит более активно (рис. 4). Это, однако, не противоречит нашему заключению об отсутствии у *Calanus finmarchicus* органически свойственного ему суточного ритма питания. Совершенно естественно, что, поднимаясь из некормовых слоев, голодные рачки начинают питаться наиболее активно. Затем эта активность понижается, а позднее, после насыщения и тем более при опускании в слои, более бедные пищей, может и вовсе прекратиться.

Следовательно, ритм наполнения кишечника так же, как суточная динамика количества питающихся особей, определяется наличием и характером вертикальной суточной миграции, а не способностью организма питаться лишь в определенных условиях освещения.

На основании сказанного, мы можем сделать следующий вывод: несмотря на то что каждая отдельная особь *Calanus finmarchicus* при отсутствии миграции не имеет органически присущего ей суточного ритма питания, вся популяция мигрирующих стадий калянуса в целом характеризуется ярко выраженным ритмом питания с ночным максимумом, так же как и отдельные мигрирующие особи.

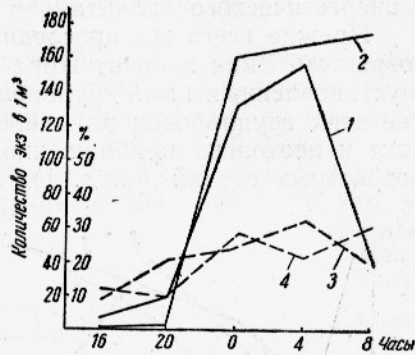


Рис. 3. Суточный ритм питания *Calanus finmarchicus*:

1 — количество накормленных особей V стадии; 2 — количество накормленных особей IV стадии; 3 — процент накормленных особей V стадии; 4 — процент накормленных особей IV стадии.

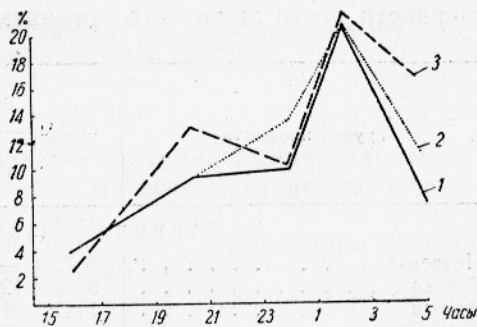


Рис. 4. Суточный ритм наполнения кишечника *Calanus finmarchicus* (в % длины пищевого жомка к длине тела):

1 — рачки V стадии; 2 — рачки IV стадии; 3 — самки.

ЖИРНОСТЬ *CALANUS FINMARCHICUS*

Изучение жирности калянуса позволило понять некоторые моменты поведения рачков с точки зрения их физиологического состояния и энергетического баланса.

Прежде всего мы проследили, как изменяется степень жирности с возрастом. Зная процент жира по отношению к сырому весу калянуса в установленных нами группировках жирности и процентное соотношение этих группировок для каждой возрастной стадии, мы вычислили, хотя и несколько приближенно, среднюю жирность рачков отдельных возрастных стадий (табл. 1). На рис. 5 мы сопоставили полученные результаты с линейным и весовым ростом *Calanus finmarchicus* из Северной Атлантики (по данным лаборатории кормовой базы ВНИРО) и с величинами потребления кислорода на единицу веса животного, вычисленными нами на основании литературных источников [31]. На оси абсцисс возрастные стадии расположены пропорционально длительности их существования, по S. M. Marshall и A. P. Orr (правда, эти сроки сильно изменяются в зависимости от сезона и места). Полученные данные наглядно отражают возрастные изменения энергетического обмена калянуса, которые подчиняются общей закономерности роста животного организма.

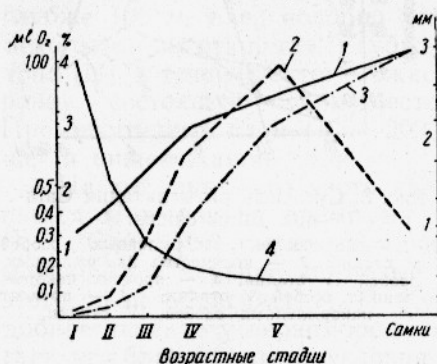


Рис. 5. Возрастные изменения жирности и потребления кислорода *Calanus finmarchicus*:

1 — длина в мм; 2 — жирность в %; 3 — вес в мг; 4 — потребление кислорода в $\mu\text{l O}_2/\text{мг}$.

Таблица 1

Группа жирности	Жирность в %	Количество в % <i>Calanus finmarchicus</i> разной жирности по стадиям развития						
		самцы	самки	V	IV	III	II	I
Станция 1 (начало августа)								
Четвертая	8,72	—	0,99	16,21	1,05	—	—	—
Третья	3,68	12,15	17,89	60,10	51,50	3,67	—	—
Вторая	1,47	61,68	44,56	21,92	38,27	76,21	22,17	—
Первая	—	26,17	36,56	1,77	3,18	20,10	77,83	100,0
Средняя жирность в % к сыро- му весу	—	1,38	1,34	3,96	2,57	1,28	0,33	—
Станция 9 (конец августа)								
Четвертая	8,72	—	2,09	16,07	14,17	—	—	—
Третья	3,68	22,24	4,05	41,32	50,38	10,84	—	—
Вторая	1,47	77,76	56,91	34,63	30,64	83,08	63,32	5,41
Первая	—	—	36,95	7,98	4,81	6,08	36,68	94,59
Средняя жирность в % к сыро- му весу	—	1,99	1,19	3,45	3,10	1,64	0,95	0,08

На ранних стадиях рачки быстро растут (за счет накопления азотистых веществ), обмен протекает очень энергично и жир либо не откладывается (рачки I возрастной стадии), либо процесс этот идет очень медленно (II и III стадии).

На IV возрастной стадии ход развития организма претерпевает качественные изменения: рост замедляется, в соответствии с чем снижается потребление кислорода и ускоряется образование запасов жира. В то же время меняется и поведение; рачки начинают совершать регулярные суточные миграции и часть их задерживается ночью на глубине.

У рачков V возрастной группы эти особенности выражены еще сильнее. Значительная часть их мигрирует в нижние горизонты, образуя основной контингент популяции *Calanus finmarchicus* на больших глубинах. Именно они в дальнейшем образуют зимующий фонд.

У зрелых особей жирность снижается в связи с расходом большого количества энергии на созревание и размножение. Вместе с тем у

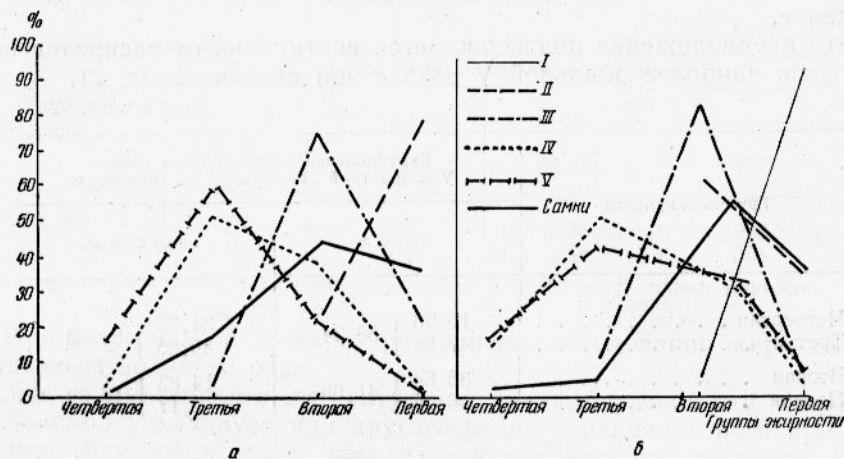


Рис. 6. Изменение жирности *Calanus finmarchicus* с возрастом (процентное отношение рачков разных групп жирности):

а — на ст. 1; б — на ст. 9.

взрослых особей по сравнению с рачками V стадии амплитуда миграций сокращается (как правило, в нашем материале их не было глубже 200 м).

В период наших исследований (в конце лета) в фареро-исландских водах преобладали калянусы третьей степени жирности — около 3,7%.

Вычисленные величины жирности отдельных возрастных групп калянуса несколько ниже, чем показатели, полученные О. Н. Юдановой [19] для баренцевоморского *Calanus finmarchicus*. По ее данным, жирность рачков II и III копепоидных стадий достигает 1,65%, а V стадии — 5,58% сырого веса рачка. По нашим данным, жирность рачков III стадии составляет 1,28—1,64%, а V стадии — 3,96—3,45% сырого веса животного. Учитывая, что сравниваемые данные относятся к калянусам разных морей и к разным сезонам, можно принять, что мы получили величины одного порядка.

На ст. 9, взятой на месяц позднее ст. 1, соотношение калянусов различной жирности свидетельствует, что накопление депозитных веществ у них продвинулось несколько дальше и рачки почти всех возрастов ближе по жирности к следующей возрастной группе. Особенно наглядно это видно на рис. 6, составленном по табл. 1. Вследствие этого сдвига поведение рачков IV копепоидной стадии приближается к поведению рачков V стадии: часть их задерживается ночью на глубине.

Опускание старших стадий *Calanus finmarchicus* в нижние горизонты является «адаптацией, направленной на сохранение популяции» [II], так как на глубине рачки недоступны для основных своих врагов (зрительных планктофагов), главным образом сельди, и потому меньше подвергаются выеданию.

Мы пока не будем обсуждать, только ли уходом от врагов определяется миграция в глубокие горизонты или она является адаптацией и к другим факторам. Во всяком случае, наши данные о повышении жирности у рачков старших возрастных групп помогают понять, каким образом может осуществляться эта адаптация. Очевидно рачки, в теле которых накопились жировые запасы, уже не испытывают необходимости каждую ночь подниматься в зону откорма и могут задерживаться в зоне сохранения планктона¹, не затрачивая энергии на подъем и опускание.

Это предположение подтверждается вертикальным распределением калянусов наиболее обильной V возрастной стадии (табл. 2).

Таблица 2

Группы жирности	Вертикальное распределение рачков V возрастной стадии в % на горизонтах	
	0—50 м	ниже 200 м
Четвертая	10,96	34,65
Третья	47,38	49,35
Вторая	35,64	14,83
Первая	6,02	1,17
	58,34	84,00
	41,66	16,00

В зоне откорма рачков с низкой жирностью значительно больше (41,66%), чем в нижних горизонтах (16,00%). Рачки высокой жирности, наоборот, преобладают глубже 200 м, т. е. в зоне сохранения планктона (84,00%).

СКОРОСТЬ ЖИРОВОГО МЕТАБОЛИЗМА В СВЯЗИ С ТЕМПЕРАТУРОЙ

Для того чтобы ясно представить себе закономерности вертикального распределения *Calanus finmarchicus*, необходимо знать ряд деталей его биологии и физиологии. В частности, чрезвычайно важно иметь представление о скорости жирового метаболизма при различных температурных условиях и скорости перемещения калянуса.

Данные о скорости накопления и расходования жира у *Calanus finmarchicus* пока очень скудны. S. M. Marshall, A. C. Nicholls, A. P. Orr [30] на основании потребления кислорода вычислили, что суточная потребность в пище в пересчете на чистый жир при 5° С составляет 0,002 мг, а при 15° С — 0,005 мг на одного рачка V возрастной группы.

Основываясь на этих данных, J. L. Fuller и G. L. Clarke [23] рассчитали, что при полном голодании за счет собственных запасов при 12—15° С калянус в среднем может прожить до трех недель (в августе 19 суток, в начале мая 9 суток и т. д.). Во время зимовки, по мне-

¹ Зоной сохранения планктона Б. П. Мантайфель называет слой глубже 100—200 м, почти не освещенный, бедный кормами. Истребление планктона здесь значительно уменьшено и происходит лишь за счет оседающих планктофагов (гребневика, медузы), так как зрительные планктофаги (рыбы) не могут обнаружить добычу.

нию S. M. Marshall и A. P. Orr, калянус хищничает и занимается каннибализмом. Очевидно, эти авторы не учли, что при понижении температуры зимой процессы обмена сильно замедляются.

Скорость расходования жира у *Calanus finmarchicus* на основании скорости потребления кислорода (по S. M. Marshall и A. P. Orr [31]) и наших данных о жирности калянусов рассчитал по нашей просьбе Ю. Д. Поляков, за что приношу ему искреннюю благодарность. Учитывая приближенность полученных результатов и данных J. L. Fuller и G. L. Clarke, можно считать, что мы имеем дело с величинами одного порядка. По данным Ю. Д. Полякова, для перехода из одной стадии жирности в другую при температуре 5—15° С калянусу V стадии требуется от 19 ч до 16 суток (табл. 3).

Таблица 3

Возрастные группы	Скорость расходования жира в часах			
	при 15° С		при 5° С	
	на 1%	на 8%	на 1%	на 8%
IV	15	120	36	268
V	19	156	48	364

Примечание. 8% — расход жира при переходе из IV во II стадию жирности.

При более низкой температуре процесс расходования жира должен замедлиться во много раз.

Мы не могли найти литературных данных о скорости жирового метаболизма у калянуса или другого водного ракообразного при температуре, близкой к нулю, которая наблюдается на глубинах 200—500 м и глубже, куда опускаются рачки IV—V возрастных групп и где скапливается зимующий калянус. Для насекомых имеются сведения Р. С. Ушатинской [17] о том, что жировой метаболизм останавливается при 1—2° С. Опыты Р. С. Ушатинской [18] о влиянии холода на физиологические процессы у насекомых свидетельствуют, что у жука *Bruchus pisorum*, в течение 355 дней находившегося при температуре 3—5° С, содержание жира понизилось с 20,78 до 13,30%. Гусеницы плодовой жоржки прожили более 852 дней при 0 ÷ -1° С, причем содержание жира у них понизилось с 22,07 до 18,73%.

Весьма вероятно, что подобная остановка или, во всяком случае, крайне медленное расходование жировых запасов наблюдается и у *Calanus finmarchicus* во время пребывания в глубоких горизонтах и в период зимовки. Тогда зимующий калянус может просуществовать до весны за счет этих запасов, не нуждаясь в дополнительном питании.

Учитывая такой темп жирового обмена, трудно предположить наличие ежедневных миграций калянуса из глубоких слоев (иногда порядка 1000 м) к поверхности и обратно, поскольку они сопровождались бы, безусловно, огромной тратой энергии. Возможность их существования не оправдывается с точки зрения энергетического баланса и лишена биологического смысла. По-видимому, таких «сквозных» миграций в природе не существует. Это подтверждается и приведенными данными о вертикальном распределении *Calanus finmarchicus*.

СКОРОСТЬ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ *CALANUS FINMARCHICUS*

Литературные данные о скорости передвижения калянуса также очень ограничены. С. Esterly [21] указывает, что *Calanus finmarchicus* поднимается со скоростью 20—30 см/мин. По данным A. S. Gardiner

[24], пассивное погружение калянуса происходит в среднем со скоростью 25 см/мин. По экспериментальным данным А. С. Hardy и R. Bainbridge [29], калянус при подъеме проходит около 14 м (50 футов) в час. Согласно этим данным, расстояние в 200 м, т. е. от поверхности до верхней границы зоны сохранения планктона, где днем находится значительная часть популяции рачков V возрастной группы, калянус может пройти за 10—14 ч, в среднем за 12,5 ч. Таким образом, чтобы совершать ежедневную суточную миграцию только на 200 м, рачок должен непрерывно с неизменной скоростью плыть то вверх, то вниз, не задерживаясь ни для питания, ни для отдыха. Конечно, это совершенно невероятно. Тем более калянус не может совершать ежедневные миграции из более глубоких горизонтов.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные данные позволяют несколько более детально разобратся в закономерностях суточных вертикальных миграций *Calanus finmarchicus* и, в частности, выяснить их связь с накоплением жировых запасов, образующихся у старших копеподитных стадий, и понять биологическое значение этого процесса.

По мнению Н. И. Калабухова [7], поведение животных является регулятором энергетического баланса организма. Он пишет: «Адаптивное значение многих особенностей проявляется именно в поддержании энергетического баланса организма».

Можно сказать, что сущность всякой адаптации заключается в сохранении энергетического баланса отдельного организма, целой популяции и, в конечном итоге, вида.

Мы вполне согласны с высказыванием Б. П. Мантейфеля [11] о том, что миграции животных следует рассматривать как наследственно закрепленную адаптацию. Миграция — «это адаптация, направленная прежде всего на сохранение и увеличение численности вида по основным линиям: размножение, питание и защита от врагов и неблагоприятных факторов». На разных этапах жизненного цикла животному требуются различные условия среды. В процессе эволюции у многих видов животных выработалась способность «находить в конкретных условиях данного ареала те условия, которые ему необходимы. Мигрирующие животные активно переселяются, изменяя условия своего обитания в соответствии с изменяющимися требованиями организма».

В настоящее время широкое распространение получила теория советских ученых М. М. Кожова [8], И. И. Николаева [14], Б. П. Мантейфеля [11] и других, рассматривающих суточные вертикальные миграции планктонных организмов как адаптацию прежде всего к биотическим факторам — пище и хищникам. Верхние слои воды, где продуцируется фитопланктон, являются зоной откорма калянуса, но, с другой стороны, и зоной его истребления зрительными планктофагами. Ночью рачки поднимаются в верхние горизонты для питания, а на день опускаются на глубину, куда проникает мало света и где зрительные планктофаги не могут их захватить.

Эта теория рассматривает миграции с правильных биологических позиций, но она не может полностью объяснить их биологической сущности для всего размаха вертикальных миграций как суточных, так и сезонных. Для защиты от врагов было бы достаточно опуститься на сравнительно небольшую глубину (90—120 м), где зрительные планктофаги в самое светлое время дня уже не в состоянии поймать добычу [11].

Чем вызывается опускание калянусов и некоторых других планктонных организмов в более глубокие слои, теория защитно-приспособительных миграций не объясняет. В то же время огромная затрата энергии, необходимая для миграции в глубокие горизонты, несомненно, должна быть оправдана с точки зрения сохранения энергетического баланса в равновесии. В этом отношении прав М. Е. Виноградов [2]; критикуя эту теорию, он пишет, что если рыбы действительно питаются только в верхних слоях (сам он придерживается другого мнения), то планктонным организмам для защиты от них не нужно опускаться днем на 500 м и глубже. Однако в остальном критика его мало убедительна, так как он придерживается устаревшей гипотезы о непосредственном влиянии света на планктонные организмы.

Прежде чем высказать предположение о значении миграций старших копепоидитных стадий *Calanus finmarchicus* в глубокие горизонты, попытаемся проследить изменения поведения калянуса с возрастом и выяснить физиологические причины этих изменений.

На ранних копепоидитных стадиях (I—III) калянусы быстро растут, запасы жира у них не откладываются или еще очень незначительны и рачки нуждаются в постоянном питании. Поэтому, несмотря на опасность, они круглые сутки находятся в зоне откорма. Рачки на этих стадиях не могут совершать более или менее значительных миграций вследствие своих малых размеров. До некоторой степени малые размеры являются их защитой, так как они меньше заметны для врагов и, кроме того, могут частично проходить между жаберными тычинками крупных планктоноядных рыб.

Постепенно амплитуда вертикальных передвижений калянусов увеличивается. На IV копепоидитной стадии они уже становятся настолько крупными и сильными, что могут преодолевать большее расстояние и начинают совершать типичные защитно-приспособительные миграции, опускаясь днем на глубину около 100 м. В это время у них начинают откладываться запасы жира. Достигнув высокой стадии жирности, рачки опускаются ниже 200 м, откуда, как мы уже показали, практически не могут подняться каждую ночь в зону откорма. На IV стадии еще у очень немногих особей образуются большие запасы жира. Это свойственно в основном рачкам V стадии, которые и проводят зиму, не мигрируя, в слоях сохранения планктона.

У взрослых калянусов и рачков V стадии перед линькой жировые запасы быстро расходуются на созревание половых продуктов и размножение. Поэтому рачки нуждаются в усиленном откорме и каждую ночь поднимаются к поверхности, совершая защитно-приспособительные миграции с амплитудой примерно до 100 м, причем самки в известные периоды созревания могут вовсе прекратить миграции и остаются круглые сутки у поверхности, так как для созревания яиц, по-видимому, необходимо обильное питание диатомовыми водорослями, а также, возможно, и облучение солнечным светом [10, 11].

Такова, в общих чертах, закономерность возрастных изменений суточных и сезонных вертикальных миграций *Calanus finmarchicus* в условиях смены дня и ночи.

Теперь попытаемся детальнее разобраться в поведении рачков IV и V копепоидитных стадий и понять причину этого поведения.

Мы уже указывали, что у рачков старших возрастных стадий начинают откладываться запасы жира. Некоторое время рачки совершают защитно-приспособительные миграции, и по мере накопления жировых запасов некоторые особи отделяются от популяции, мигрирующей в пределах верхних 100 м, и опускаются в зону сохранения планктона,

т. е. глубже 200 м, иногда до 1000 м и более. Основная масса опустившихся рачков находится на V стадии развития. Рачки IV возрастной группы в нижних горизонтах составляют не более 10% популяции. Рачков других возрастных групп на глубине мы в нашем материале не встречали.

Температура воды на глубинах обычно 0—2°С, и поэтому все жизненные процессы очень замедляются, а может быть частично и останавливаются. Рачки V копеподитной стадии могут просуществовать в этих условиях долгое время (от нескольких недель до нескольких месяцев) исключительно за счет своих запасов. На примере насекомых [17, 18] мы видели, что запасы жира при низкой температуре расходуются крайне медленно. О возможном влиянии температуры на обмен у планктонных организмов упоминают также В. Н. Никитин [12, 13], К. Hansen [27], Б. П. Мантейфель [11] и др. Может быть такая задержка развития при низкой температуре нужна для нормального созревания гонад и, безусловно, необходима для перезимовывания фонда калянуса.

На севере при низкой температуре воды процессы метаболизма протекают медленно, пребывание калянусов V стадии в глубоких слоях затягивается на несколько месяцев, поэтому в течение года успевает развиться лишь одно поколение *Calanus finmarchicus*, который в северных водах моноциклический. В более южных широтах, при более высокой температуре жизненные процессы протекают несколько быстрее, рачки меньше времени проводят в глубоких слоях, поэтому в течение сезона развивается несколько поколений и вид становится полициклическим.

Можно провести аналогию между циклом развития *Calanus finmarchicus* и жизненным циклом насекомых. Перед зимовкой в теле большинства из них откладываются запасы жира, которые чрезвычайно медленно расходуются в течение зимы. Некоторые виды могут подготовиться к зиме еще задолго до ее наступления. У самок малярийных комаров, зимующих в зрелом состоянии, в некоторых местностях запасы жира образуются уже в июле, в связи с чем они прекращают деятельность, скапливаясь в местах зимовок [1]. Пчелы, у которых запасы жира не образуются, не могут прожить зиму без подкормки [6].

Вероятнее всего, накопив запасы жира и опустившись в зону сохранения планктона, калянусы V стадии временно прекращают вертикальную миграцию и поднимаются только для докорма перед созреванием и превращением в половозрелую особь. Может быть и бывают случаи преждевременного расходования жировых запасов, подъем для докорма и обратное опускание в зону сохранения планктона, но вряд ли это общая закономерность.

Присутствие в нижних горизонтах небольшого количества особей со слабо развитыми жировыми запасами, а также жирных особей в верхних горизонтах еще не является доказательством наличия постоянных вертикальных перемещений калянусов V стадии. Жирные особи наверху, очевидно, закончили откорм, но еще не успели опуститься в зону сохранения планктона. Среди особей с низкой жирностью, находящихся в нижних слоях (количество их редко превышает 16% от общего числа рачков в зоне откорма), значительная часть, по-видимому, является больными и ослабевшими.

Труднее объяснить наличие в зоне сохранения планктона жирных калянусов IV возрастной группы. Возможно, что отложение запасов жира, обеспечивающее благополучную зимовку, произошло у них преждевременно и они будут зимовать на IV стадии. Для решения этого вопроса необходим дополнительный материал по возрастному составу

и жирности калянусов, находящихся в нижних горизонтах, из разных районов и за разные сезоны.

Итак, мы можем предположить, что у *Calanus finmarchicus* в течение жизни вертикальные суточные миграции в условиях смены дня и ночи изменяются следующим образом. Рачки на ранних копеподитных стадиях не мигрируют или мигрируют очень слабо, круглые сутки пребывая в зоне откорма и усиленно питаясь. Постепенно, по мере роста, амплитуда миграций увеличивается и, достигнув IV возрастной стадии, калянусы уже совершают регулярные защитно-приспособительные миграции, поднимаясь ночью к поверхности и опускаясь на день на глубину примерно 100 м. В это время у них начинает быстро накапливаться жир. Достигнув V копеподитной стадии и накопив запасы жира, калянусы опускаются в зону сохранения планктона и временно прекращают миграцию, причем процессы обмена у них в условиях низкой температуры сильно замедляются. В таком состоянии они могут пробыть от нескольких дней или недель при полициклическом развитии в умеренных широтах до нескольких месяцев при одной генерации в северных водах и зимовке в умеренных широтах. Перед достижением взрослого состояния рачки вновь поднимаются к поверхности и начинают усиленно питаться, совершая защитно-приспособительные миграции, а иногда в течение круглых суток оставаясь в зоне откорма. Так же ведут себя взрослые самки.

На примере *Calanus finmarchicus* видно, как один и тот же фактор внешней среды в зависимости от возрастных особенностей и физиологического состояния организма может обусловить различное поведение.

Общеизвестно, что ведущим фактором, определяющим направление миграций планктонных организмов, является свет. Многие авторы до сих пор полагают, что миграции непосредственно вызываются его вредным действием или стремлением организма к некоторым оптимальным условиям освещения и что резистентность организма по отношению к свету усиливается с возрастом.

Рассматривая миграции в основном как адаптацию к биотическим факторам, прежде всего к пище и врагам, мы видим, что свет является не причиной, а лишь сигналом определенного сочетания биотических факторов, на который в процессе эволюции в организме выработался определенный ответ, причем в зависимости от внутреннего состояния организма он может быть различным.

Мы уже видели, что ранние копеподитные стадии *Calanus finmarchicus* не реагируют на изменение освещения в течение суток. Эта реакция появляется по мере роста калянусов. «Уходящий сумеречный свет» [4] служит им сигналом к подъему в зону откорма для питания. Казалось бы, проще всего представить себе, что приходящий утренний и яркий дневной свет служит сигналом опасности и побуждает калянусов опускаться в нижние слабо освещенные слои. Однако дело осложняется тем, что отход мигрирующих стадий от поверхности часто начинается еще в темноте, задолго до рассвета. Возможно, что это явление выработалось в процессе эволюции как адаптация к скорости движения рачков, которая значительно ниже скорости проникновения света в воду. Как мы видели, опускаются калянусы сравнительно медленно, и если бы этот процесс начинался только с рассветом, то они не успели бы опуститься в безопасную зону до наступления дня и вся популяция оказалась бы под ударом хищников.

Пока рачок реагирует на суточный ход освещения подобным образом, он совершает в пределах 100-метрового слоя регулярные суточные вертикальные миграции, носящие защитно-приспособительный харак-

тер. Освещение на глубине около 100 м уже не является сигналом опасности.

Когда в теле рачка отложатся запасы жира и потребность в пище станет слабее, убывающий сумеречный свет перестает быть сигналом на питание и калянус опускается в нижние слои.

По прошествии некоторого срока, который определяется, вероятно, достижением определенной стадии созревания гонад, у организма вновь возникает потребность в питании. По-видимому, кроме того, для созревания половых продуктов необходимо облучение солнечным светом. На роль света в созревании гонад у калянуса указывает J. Sömme [38]. Об активации действия половых желез у птиц под влиянием света сообщает А. Н. Промптов [15]. Так или иначе, но свет снова становится для рачков сигналом, определяющим возобновление защитных и пищевых миграций. На подобное изменение реакции на свет в зависимости от состояния организма указывает С. Г. Зуссер [5], наблюдавшая в аквариуме различную реакцию на освещение у сытых и голодных рыб.

Намеченные нами закономерности вертикального распределения *Calanus finmarchicus* основаны на наблюдениях в одном районе и в течение сравнительно небольшого промежутка времени. Для более полного представления о поведении калянуса в различных условиях и о закономерностях образования им кормовых скоплений для промысловых рыб требуются дальнейшие наблюдения в разных районах и в различные сезоны года. При этом наблюдение необходимо проводить на суточных станциях с обязательным обловом нижних горизонтов, желательно до дна, чтобы выяснить состав и распределение калянусов в зоне сохранения планктона, и с одновременным измерением освещенности. При обработке материала следует учитывать жирность рачков. Кроме того, необходимо изучить скорость расходования и накопления жировых запасов в различных температурных условиях, а также уточнить наши сведения о скорости передвижения *Calanus finmarchicus*. Чрезвычайно важно одновременно получить представление о количественном распределении и биологических особенностях планктофагов.

ВЫВОДЫ

1. *Calanus finmarchicus* является основным кормовым объектом планктоноядных промысловых рыб в северных водах. Задачей настоящей работы было уточнение наших представлений о суточных вертикальных миграциях и ритме питания калянуса.

2. Калянус питается в основном в верхнем 50-метровом слое, т. е. в продуцирующей зоне пелагиали. На глубине от 50 до 100 м было обнаружено лишь около 20% накормленных рачков, глубже 100 м они практически не встречались.

3. Калянус как фильтратор не имеет органически присущего ему суточного ритма питания. Он может питаться в любое время суток при наличии достаточного количества подходящего корма, в противоположность зрительным планктофагам, способным обнаружить добычу только при определенных условиях освещения.

Однако у мигрирующих особей IV и V стадий и у взрослых рачков наблюдается ночной максимум количества питающихся особей и наполнения кишечника. Этот ритм определяется наличием суточной вертикальной миграции, обуславливающей подъем основной части популяции мигрирующих рачков ночью в зону откорма и опускание ее на день в нижние слои, бедные кормом.

У младших копеподитных стадий (I—III), у которых миграций нет, суточного ритма питания не наблюдается.

4. Установлена четырехбалльная система визуального учета жирности калянуса: 1 балл — тощие рачки (жирность не определяли); 2 балла — малой жирности — 1,47% жира к сырому весу; 3 балла — средней жирности — 3,68%; 4 балла — жирные — 8,72% жира.

Изучение жирности калянуса позволило понять ряд закономерностей его поведения.

5. Колебания жирности калянуса с возрастом наглядно отражают возрастные изменения энергетического баланса: у ранних, быстро растущих копеподитных стадий (I—III) жира почти нет, у рачков IV стадии параллельно с замедлением роста и понижением потребления кислорода быстро нарастает жирность. Рачки V стадии наиболее жирные. У взрослых калянусов жирность снижается в связи с расходом энергии на созревание половых продуктов и размножение.

6. Накопление жировых запасов у рачков IV и особенно V копеподитных стадий позволяет им задерживаться в зоне сохранения планктона, не поднимаясь каждую ночь для питания.

7. По приблизительным подсчетам, переход из IV во II стадию жирности (потеря жира около 8% к сырому весу) у рачка V копеподитной стадии происходит при 15° С за 6,5 суток, при 5° С — за 16 суток. При температуре 0° С возможна почти полная остановка жирового метаболизма. Если это так, то зимующий фонд калянуса может просуществовать до весны за счет этих запасов, не нуждаясь в питании извне.

8. Такой темп жирового обмена позволяет предположить, что ежедневные миграции калянуса из глубоких слоев (иногда более 1000 м) к поверхности и обратно, сопровождающиеся большой затратой энергии, не имеют биологического смысла. По-видимому, они и не существуют.

9. По литературным данным, калянус может пройти слой 200 м примерно за 12,5 ч. При такой скорости, чтобы совершать ежедневные миграции до поверхности и обратно, он должен непрерывно плавать без остановки для питания или отдыха. Это также свидетельствует об отсутствии у калянусов суточных миграций на большие расстояния.

10. Суточные вертикальные миграции калянусов представляются нам следующим образом. Младшие копеподитные стадии, не имеющие запасов жира и отличающиеся быстрым ростом, нуждаются в постоянном питании и не мигрируют, круглые сутки придерживаясь зоны откорма. Рачки IV копеподитной стадии, более крупные и сильные, совершают защитно-приспособительные миграции, уходя в светлое время примерно на глубину 100 м, где зрительные планктофаги их не могут обнаружить. У них начинают быстро накапливаться запасы жира.

На V копеподитной стадии (и, отчасти, на IV), достигнув высокой степени жирности, рачки прекращают миграцию и опускаются в зону сохранения планктона. Здесь, в условиях низкой температуры, развитие их на некоторое время задерживается. Эти рачки и составляют зимующий фонд калянуса. Через некоторое время (от нескольких недель или дней на юге и в умеренных водах, где вид полициклический, до нескольких месяцев в северных водах), вероятно под влиянием созревания гонад, калянусы вновь начинают совершать защитно-приспособительные миграции до глубины 100 м или круглые сутки задерживаются в зоне откорма и докармливаются перед созреванием.

11. Выдвинутая советскими учеными (М. М. Кожов и другие) прогрессивная теория защитно-приспособительного значения миграций, рассматривающая миграции как адаптацию организма прежде всего к биотическим факторам — пище и врагам, не может полностью объяснить причины опускания рачков в глубокие горизонты. Для ухода от врагов при обычной прозрачности морской воды достаточно опускания

на глубину до 100 м, где зрительные планктофаги не могут обнаружить свою добычу.

Полученные нами данные позволяют предположить, что при опускании рачка V копеподитной стадии в глубокие слои (глубже 200 м) миграция прекращается и в развитии рачка в условиях низкой температуры происходит некоторая задержка, которая, возможно, необходима для дальнейшего развития гонад и совершенно необходима для перезимовывания. Аналогичные явления наблюдаются и среди других животных, в частности насекомых.

12. Рассматривая миграцию как адаптацию к пище и врагам, можно заключить, что свет является не причиной, а лишь сигналом определенного сочетания биотических факторов. На примере *Calanus finmarchicus* хорошо видно, как один и тот же фактор внешней среды (свет) в зависимости от возрастных особенностей и физиологического состояния организма может оказаться сигналом, обуславливающим совершенно различное поведение.

ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В. Н. и др. Учебник медицинской энтомологии. Ч. 1. Медгиз. 1949.
2. Виноградов М. Е. Суточные вертикальные миграции зоопланктона в дальневосточных морях. Труды института океанологии АН СССР. Т. VIII. 1954.
3. Зенкевич Л. А. Моря СССР, их фауна и флора. Учпедгиз. 1951.
4. Зуссер С. Г. Суточные вертикальные миграции пелагических рыб. Труды ВНИРО. Т. XXXVI. Пищепромиздат. 1958.
5. Зуссер С. Г. Суточные вертикальные миграции планктоноядных рыб. Труды ВНИРО. Т. XLIV. 1960.
6. Калабухов Н. И. Материалы по изучению оцепенения (спячки и «анабиоза») у пчел *Apis mellifera* L. Зоологический журнал. Т. XII. 4. 1939.
7. Калабухов Н. И. Спячка животных. Харьков. 1956.
8. Кожов М. М. Животный мир озера Байкал. ОГИЗ. Иркутск. 1947.
9. Кусморская А. П. Зоопланктон Черного моря и выедание его промысловыми рыбами. Труды ВНИРО. Т. XXVIII. Пищепромиздат. 1954.
10. Мантейфель Б. П. Планктон и сельдь в Баренцевом море. Труды ПИНРО. Вып. 7. Пищепромиздат. 1941.
11. Мантейфель Б. П. Вертикальные миграции морских организмов. Труды ИМЖ АН СССР. Вып. 13. 1959.
12. Никитин В. Н. Влияние температуры на сезонные и вертикальные миграции зоопланктона в Черном море. Труды Крымского научно-исследовательского института. Т. II. Вып. I. 1928.
13. Никитин В. Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море. Зоопланктон, кроме Copepoda и Cladocera. Труды Севастопольской биологической станции АН СССР. Т. 1. 1929.
14. Николаев И. И. Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитно-приспособительное значение. Зоологический журнал. Т. XXIX. Вып. 6. 1950.
15. Промптов А. Н. Сезонные миграции птиц. АН СССР. 1941.
16. Скопинцев Б. А. О скорости разрушения органического вещества отмершего планктона. ДАН СССР. Т. LVIII. № 8. 1947.
17. Ушатинская Р. С. Направление некоторых процессов, протекающих в теле насекомых при низкой температуре. ДАН СССР. Т. LXVIII. № 6. 1949.
18. Ушатинская Р. С. Направление некоторых физиологических процессов в теле насекомых в подготовительный к зимовке период. Известия АН СССР. Серия биологическая. № 1. 1952.
19. Юданова О. Н. Химический состав *Calanus finmarchicus* Баренцева моря. ДАН СССР. Новая серия. Т. XXIX. № 3. 1940.
20. Damas. Das Plankton des norwegischen Nordmeeres, Rep. on Norw. Fish—a. Marine Invest. 11. 5. 1902.
21. Esterly C. Diurnal migrations of *Calanus finmarchicus* in the San Diego region during 1909. Intern. Rev. Hydrobiol. 4. 1911.
22. Fuchs T. Beiträge zur Lehre über den Einfluss des Lichtes auf die bathymetrische Verbreitung der Meeresorganismen. Verh. Geol. Reichs/Aust. Wien. 1882.
23. Fuller J. L. a. Clarke G. L. Further experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus*. Biol. Bull. № 70. 1936.
24. Gardiner A. S. Vertical distribution in *Calanus finmarchicus*. J. Mar. Biol. Ass. V. XVIII. 2. 1933.

25. Gauld D. T. The grazing rate of planktonic copepods. J. Mar. Biol. Ass. V. XXIX. № 3. 1953.
 26. Gauld D. T. Diurnal variations in the grazing of planktonic copepods. J. Mar. Biol. Ass. V. XXXI. № 3. 1953.
 27. Hansen K. On the diurnal migration of zooplankton in relation to the discontinuity layer. J. Cons. perman. intern. explorat. mer. V. XVII. № 3. 1951.
 28. Hardy A. C., Paton W. N. Experiments on the vertical migrations of plankton animals. J. Mar. Biol. Ass. XXVI. 4. 1947.
 29. Hardy A. C. a. Bainbridge R. Vertical migration of plankton animals. Nature. V. CLXVIII. 1951.
 30. Marshall S. M., Nicholls A. C. a. Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VI Oxygen consumption in relation to environmental conditions. J. Mar. Biol. Ass. 20. 1935.
 31. Marshall S. M. a. Orr A. P. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Edinb. a. London. 1955.
 32. Nicholls A. G. On the biology of *Calanus finmarchicus*, III Vertical distribution and diurnal migration in the Clyde—sea area. J. Mar. Biol. Ass. N. S. XIX. № 1. 1934.
 33. Paulsen O. Studies on the biology of *Calanus finmarchicus* in the waters round Iceland. Medd. Komm. f. Havunders. Ser. Plankton. Bd. 1. 1906.
 34. Russell F. S. The vertical distribution of marine macroplankton. An observation on diurnal changes. J. Mar. Biol. Ass. N. S. V. XIII. № 4. 1925.
 35. Russell F. S. The vertical distribution of marine macroplankton. VII. Observations on the behaviour of *Calanus finmarchicus*. J. Mar. Biol. Ass. XV. 1928.
 36. Russell F. S. The vertical distribution of marine macroplankton, XII Some observations on the vertical distribution of *Calanus finmarchicus* in relation to light intensity. J. Mar. Biol. Ass. N. S. XIX. 1934.
 37. Savage R. E. The relation between the feeding of the herring off the east coast of England and the plankton of the surrounding waters. Fishery Investigations. V. XII. 3. 1931. S. 11.
 38. Sømme J. Animal plankton of the Norwegian coast waters and the open sea. I. Production of *Calanus finmarchicus* (Gunner) and *Calanus hyperboreus* (Kroyer) in the Lofoten area. Rep. Norv. Fish. a. Marine Invest., Ser. havunders. V. IV. № 9. 1934.
 39. Wimpenny R. S. Diurnal variation in the feeding and breeding of zooplankton related to numerical balance of the zoo-phytoplankton community. J. Cons. Int. Explor. Mer. 13. 1938.
-