

Том XСШ	ВСЕСОЮЗНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МОРСКОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ (ВНИРО)	1973
------------	--	------

УДК 595.383.1 : 597 - 153 (269.43)

О ТРОФИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ EURHAUSIA SUPERBA
DANA И РЫБ ЮЖНОГО ОКЕАНА (НА ПРИМЕРЕ МОРЯ СКОТИЯ)

А.Г.Наумов, Ю.Е.Пермитин
ВНИРО

Трофические взаимоотношения организмов в сообществе во многом определяют его пространственную и функциональную структуру. Трофические цепи служат транспортными путями энергии в общем круговороте живого вещества в сообществах и потому от их строения и особенностей зависит продуктивность всех звеньев (трофических уровней) общей энергетической системы сообщества, в том числе конечной продукции.

В данной статье мы коснемся некоторых вопросов трофических взаимоотношений рыб антарктической части моря Скотия с центральным видом сообщества Южного океана - *Eurhausia superba*, часто именуемым антарктическим крилем.

E. superba - едва ли не самое многочисленное (по биомассе) животное нашей планеты. По величине запасов с этим видом вряд ли может конкурировать какой-либо из представителей морской фауны. Этот эуфаузиевый рачок распространен в Антарктической биогеографической области^{х)} циркумполярно от фронтальной зоны Антарктической дивергенции до южной границы фронтальной зоны Антарктической конвергенции, т.е. является нижеантарктическим видом. Рачок распространен по акватории Южного океана неравномерно. Хотя он встречается практически повсеместно, зоны его максимальных концентраций ограничены определенными районами (Marr, 1962). *E. superba* - безвыборочный фильтратор. Скопления этого вида тяготеет главным образом к районам развития фитопланктона (Нау-

х) Здесь и далее биогеографическое деление принято по А.Г.Наумову (1963).

мов, 1963). В спектре питания рачка основную роль играют планктонные диатомеи, производящие основную часть первичной продукции Южного океана. По некоторым данным, каждый рачок в течение своей жизни потребляет не менее 50 г фитопланктона (сырой вес). Учитывая широкое распространение вида и его огромную биомассу, следует признать, что *E. superba* является основным утилизатором первичной продукции в Южном океане. Ни один из остальных видов зоопланктона не может сравниться с *E. superba* в этом отношении.

Жизненный цикл рачка в общих чертах достаточно изучен (Наумов, 1963; Макаров, Шевцов, 1971; Шевцов, Макаров, 1969 и др.). После нереста, проходящего, по-видимому, на поверхности в относительно высоких широтах (воды, с севера прилегающие к фронтальной зоне Антарктической дивергенции, или зона смешения вод течений внутренних морей и Циркумполярного антарктического течения), икринки пассивно погружаются на большую глубину, где происходит выклев науплиусов. Развивающиеся личинки в течение трех недель поднимаются в поверхностные слои, где держатся на протяжении весны, лета и осени, дрейфуя к северу до зоны Антарктической конвергенции. Зимой выросшая из личинок молодежь возвращается в высокие широты. Пока не вполне ясно, какими путями это происходит. По некоторым данным, (MacIntosh, 1937), зимующий фонд возвращается теми же путями, что и ряд видов мезозоопланктона: через теплую глубинную (промежуточную) антарктическую водную массу, имеющую южную составляющую движения. Однако часть исследователей (Marr, 1962 и др.) полагает, что в течение всей остальной жизни рачки не покидают верхнего 50-метрового слоя воды. В следующий весенне-летний и осенний периоды молодежь интенсивно развивается и вновь зимует, возвращаясь к весне в высокие широты. Лишь на третий год своего существования рачки становятся половозрелыми и нерестятся. Вероятно, после нереста они погибают (Marr, 1962), но категорически утверждать это нельзя, поскольку неоднократно наблюдали активное питание отнерестившихся рачков.

Таким образом, в течение жизни рачки постепенно осваивают все широты своего ареала, распространяясь большей частью в поверхностных слоях воды, а в период личиночного развития — и в толще воды до глубин 3000 м. По-видимому, возвращаясь зи-

мой в высокие широты, большие массы рачков также держатся глубоко под поверхностью океана, о чем можно судить по массовым уловам *E. superba* на глубине 300 м в это время. Рачки лишь в определенных районах образуют плотные концентрации, в остальной части ареала они вероятно, рассредоточены. *E. superba* достигает в длину 55-60 мм. Скопления образуются на разных стадиях жизненного цикла. Известны скопления ранних личиночных стадий, только что вышедших к поверхности после "подъема с развитием" (Бродский, Виноградов, 1957), скопления поздних фурцилий, молоди второго года жизни и половозрелых рачков (Наумов, 1963; Шевцов, Макаров, 1969). Плотность этих концентраций исключительно велика. Особенно высокой плотности достигают поверхностные скопления половозрелых рачков и молоди второго года жизни. По данным Р.Р. Макарова и В.В. Шевцова (1971), биомасса рачков в таких скоплениях достигает 15 кг/м³.

Все описанные выше черты жизненного цикла и пространственной структуры ареала *E. superba* делают этот вид доступным большому числу видов-потребителей, консументов второго порядка, которые составляют большинство в сообществе Южного океана.

При сравнении ихтиофауны высоких и умеренных широт Северного и Южного полушарий заметно различие в соотношении трофических группировок рыб. В Северном Ледовитом океане преобладают бентофаги, которые составляют примерно две трети обитающих там видов, а в Южном океане, как показали исследования (Permitin, 1970; Пермитин, Тарвердиева, 1972), подавляющее большинство видов рыб питается главным образом *E. superba*, т.е. адаптированы к питанию планктоном. Этому способствует не только обилие *E. superba* в водах Южного океана, но и различие в составе бентосной фауны Северного и Южного полушарий. Исследования бентоса в Южном океане (Беляев, Ушаков, 1957) показали, что сравнительно высокая продуктивность бентоса не создает, однако, благоприятных трофических условий для развития рыб-бентофагов, так как большая часть бентоса относится к некормовым группам организмов (губки, мшанки, асцидии). По этим данным, при средней биомассе бентоса на 100-200-метровой глубине 1347 г/м² лишь 4,7%, т.е.

около 60 г/м^2 , составляют кормовые беспозвоночные. На глубине 200–500 м доля кормовых групп беспозвоночных (ракообразные, черви, моллюски) увеличивается до 31,8%, но в связи с общим падением продуктивности биомасса этих групп на глубине 200–500 м составляет только 35 г/м^2 . Таким образом, несмотря на близкую величину продуктивности бентоса высоких и умеренных широт Северного и Южного полушарий, обеспеченность кормом рыб-бентофагов в Южном океане намного ниже.

А.П. Андрияшев (1962) установил, что одной из особенностей антарктической ихтиофауны по сравнению с арктической является развитие богатой батипелагической группы рыб (около 50 видов), тогда как в Северном Ледовитом океане батипелагических рыб практически нет или они лишь заходят в его крайние районы. По составу и богатству батипелагической фауны антарктические воды сходны с бореальными водами север-западной части Тихого океана (Андрияшев, 1962). Обилие видов батипелагических рыб в Антарктике, несомненно, связано с существованием высокопродуктивной "крилевой зоны". По нашим данным, *E. superba* встречается в пищевом спектре *Electrona antarctica* у 24–27% рыб, а в спектре питания *Gymnoscorelus nicholsi* — у 83% рыб (Permitin, 1970). Видимо, обилие *E. superba* стимулирует не только развитие батипелагических видов, но и миграции в эпипелагиаль ряда донных видов.

E. superba обнаружена в желудках рыб тридцати одного вида, относящихся к двенадцати семействам: Rajidae, Paralipidae, Myctophidae, Scopelarchidae, Muraenolepidae, Gadidae, Moridae, Macrouridae, Nototheniidae, Bathidraconidae, Chaenichthyidae, Trichiuridae (Permitin, 1970). К сожалению, в настоящее время ничего не известно о питании донных антарктических видов семейств Harpagiferidae, Zoarcidae, Licodoridae, Liparidae, которые обитают преимущественно на больших глубинах шельфа и свала.

Приводимая ниже таблица характеризует значение *E. superba* в питании наиболее многочисленных рыб антарктической части моря Скотия в шельфовых водах о-ва Южная Георгия. Из таблицы видно, что роль антарктического криля в рационе рыб менялась, но в целом у большинства видов рыб оставалась существенной. В пище большинства рассматриваемых здесь видов

доля рачков в 1965 г. была значительно больше, чем в последующие годы. Действительно в 1965 г. в море Скотия наблюдались и самые большие поверхностные скопления ("пятна") *E. superba* и высокие концентрации в подповерхностном слое воды.

Частота встречаемости (в %) в желудках рыб из района о-ва Южная, Георгия (февраль-апрель)

Вид рыб	1965 г.	1967 г.	1969 г.
<i>Raja georgiana</i>	-	23,5	-
<i>Muraenolepis microps</i>	10,5	7,5	4,6
<i>Notothenia gibberifrons</i>	25,0	22,2	29,7
<i>N.larseni</i>	67,8	41,5	44,2
<i>N.kempi</i>	-	27,7	35,3
<i>N.nudifrons</i>	11,3	-	-
<i>N.rossi marmorata</i>	-	15,2	-
<i>Dissostichus eleginoides</i>	-	1,1	-
<i>Ch.gunnari</i>	94,1	50,0	27,5
<i>Ch.aceratus</i>	-	4,7	21,4
<i>Ps.georgianus</i>	85,5	30,1	25,0

Примечание. Данные по *D.eleginoides* - за 1968 г.

Как уже говорилось, в питании ряда западноантарктических рыб *E.superba* доминирует и в количественном отношении. Наиболее высокие индексы наполнения желудков отмечены у *Notothenia gibberifrons*, *N.larseni*, *Champsocerphalus gunnari*. В период нагула на скоплениях рачков они соответственно составляли 520, 308 и 610%. Исключительно велика роль антарктического криля в питании мраморной нототении в районе о-ва Южная Георгия. В летне-осенний сезон, в период образования поверхностных скоплений рачков, половозрелая мраморная нототения совершает вертикальные миграции в эпипелагиаль, к "пятнам" *E.superba* (Olsen, 1954; наши наблюдения на НПС "Академик Книпович" в 1967 г.). Спектр питания кормящихся в пелагиали рыб узок и состоит, по нашим данным, из трех основных компонентов. Основное место в нем принадлежит *E.su-*

perba, обнаруженному в желудках 93,7% рыб (исследовано 128 экз.), в 13,3% случаев встречены гребневики и в 0,8% — мелкие виды рыб. Об интенсивности питания *N.rossi margarata*, нагуливающих в районе концентрации рачков, говорит и высокий средний балл наполнения желудка (2,3), и практически полное отсутствие рыб с пустыми желудками. Общие индексы наполнения изменялись в пределах 520,3—1142,8‰. Средний общий индекс наполнения был равен 736,8‰ (по 80 экз.). В желудках находилось от 1067 до 2064 экз. молоди *E.superba* второго года жизни размером 33—36 мм, что составляло 5,2—11,4% веса тела рыбы.

По характеру питания рыб Западной Антарктики можно разделить на четыре основные группы: бентофаги, планктофаги, эврифаги и хищники (взрослые особи). При чем *E.superba* входит прямо или косвенно в спектр питания всех четырех трофических группировок (Permitin, 1970; Пермитин, Тарвердиева, 1972). Нибелин (Nybelin, 1951) и Андришев (1964) рассматривают частичный переход донных антарктических рыб к временной жизни в пелагиали как приспособление для использования богатых кормовых возможностей "крилевой зоны", по продуктивности значительно превосходящей бентос. Степень трофической связи антарктических рыб с *E.superba*, очевидно, находится в прямой зависимости от степени морфолого-функциональной адаптации рыб к постоянному или временному существованию в пелагиали (Пермитин, 1970). У донных по своей морфологии *N.gibberifrons*, *N.nudifrons* основную роль в питании играет бентос, однако эти рыбы переходят на частичное питание *E.superba*, когда рачки опускаются в придонные слои (см. таблицу). И, хотя некоторые авторы разделяют точку зрения Марра (Marr, 1962) относительно того, что *E.superba* никогда не покидает поверхностного слоя воды (0—50, максимум 0—100 м), наличие рачков в желудках таких типично донных рыб, какими являются указанные выше виды, можно рассматривать как неопровержимое свидетельство образования более или менее плотных придонных скоплений *E.superba*.

У более пелагических по своему морфологическому облику и окраске *Ch.gunnari*, *N.larseni* и в какой-то степени *Pseudochaenichthus georgianus* криль является уже основным компонентом питания: он присутствует в пищевом спектре 45—53% рыб.

У крупных хищных рыб (*D.eleginoides*, *Raja georgiana*) в процессе онтогенеза наблюдается смена питания: неполовозрелая часть популяции этих видов питается главным образом беспозвоночными (*E.superba*, *Mysidacea*), а взрослые особи переходят на питание рыбами. Однако и в этом случае связь с *E.superba* не прерывается, так как основными объектами питания этих видов становятся потребители *E.superba* — *N.larseni*, *Ch.gunnari*, *N.gibbeifrons* и даже *N.rossi marmorata*. Кроме прямой связи с *E.superba*, такими же косвенными связями сопряжены с продукцией рачков и эврифаги, в рацион которых входят криль и рыбы-крилефаги (*N.larseni*, *E.antarctica*). Известно, что большинство нототеноидных рыб антарктических и нотальных вод имеют пелагические ювенильные стадии развития (Marschall, 1953; Андрияшев, 1964). Хотя и нет данных по питанию личинок и мальков этих видов, можно полагать, что они поедают личинок ранних стадий *E.superba*.

Если антарктические усатые киты могут удовлетворить свои энергетические потребности только при нагуливании на плотных концентрациях *E.superba* ("пятнах" и высоких подповерхностных концентрациях), то рыбы, очевидно, могут в определенные сезоны удовлетворяться и рассеянными в водном пространстве рачками. Так, несмотря на то что в летне-осенний период 1969/70 г. в районе о-ва Южная Георгия не было высоких концентраций антарктического криля, в желудках мраморной нототении молодь рачка второго года жизни была обнаружена В.И.Латогурским (1972) у 52,8-90,4% рыб. Этот автор, как и мы, полагает, что рачки в этот период держались в придонных слоях воды.

Ранее, по аналогии с данными о питании китов, было принято считать, что потребители продукции *E.superba* питаются ею только в течение лета и осени. Однако исследования, проведенные зимой 1972 г. на НПС "Академик Книпович" (ВНИРО) и "Аргус" (АтлантНИРО), показали, что донные, придонно-пелагические и пелагические рыбы Западной Антарктики питаются крилем круглый год, но зимой интенсивность питания снижается. Это очевидно, зависит от сезонных изменений в распределении *E.superba*, которая зимой находится, видимо, в рассеянном или по крайней мере в менее концентрированном состоянии, чем

осенью и летом. В районе о-ва Южная Георгия особенно заметно снижается частота встречаемости криля в пищевом спектре рыб весной (даже в большей степени, чем зимой). Столь существенные изменения роли *E. superba* и других макропланктонов (*Stenophora*) в питании рыб объясняются, вероятно, бурным развитием фитопланктона, которое оказывает угнетающее, вытесняющее влияние на *E. superba*. Весной в рационе наиболее многочисленной здесь *N. rossi marmorata* значительно возрастает роль бентоса и рыб, не имеющих в остальное время существенного значения в ее питании. Однако и в этом случае косвенная связь с *E. superba* сохраняется через встречающихся в пище мраморной нототении рыб — потребителей криля — *N. larseni*, *Ch. gunnari*, которые ведут придонно-пелагический образ жизни и потому имеют больше возможностей для питания рассеянным или находящимся на периферии зоны цветения крилем.

В течение наиболее длительного времени *E. superba* доступна батипелагическим рыбам с циркумантарктическим ареалом, таким как *Notolepis coatsi*, *Paradiplospinus gracilis*, *Gymnoscorelus nicholsi*, *G. braueri*, *Electrona antarctica*, *Protomyctophum tenisoni*, *P. andersoni*, *Neoscorpelarchoides elongatus*. Эти рыбы питаются *E. superba* на протяжении всего ареала рачка в пелагиали. Причем одни (*N. coatsi*, *E. antarctica* и *G. nicholsi*) обитают на меньшей глубине (до 500 м), где сосредоточена основная масса рачков, другие совершают периодические (ночные) миграции из батипелагиали. Для молодежи всех перечисленных видов, а также широко распространенных в Южном океане мелких *Mycetophidae* (*E. antarctica*, *P. tenisoni*, *P. andersoni*) доступны первые личиночные стадии *E. superba*. Хотя "подъем с развитием" длится всего около трех недель, растянутость нереста *E. superba* увеличивает этот срок по крайней мере в 4–5 раз.

Одним из факторов, вызывающих образование скоплений *E. superba*, является подъем вод с глубины, создающий, с одной стороны, воронкообразные завихрения течений, механически задерживающие массы криля, а с другой — особо благоприятные трофические условия (подъем глубинных вод, богатых биогенными элементами, всегда влечет за собой бурное развитие фитопланктона на периферии подъема). Такие подъемы вод

являются следствием не только изменений метеорологических условий (циклонические зоны), но и поднятий морского дна. В этих районах подъем вод создается горизонтальными течениями, которые как бы приподнимаются над возвышенными участками дна. В "теневой" стороне образуются завихрения, круговые течения, которые, с одной стороны, способствуют механическому скапливанию рачков в своеобразных "воронках", а с другой (имея циклоническое направление вращения) - также создают подъемы вод. Следовательно, скопления *E. superba* на шельфах ряда антарктических островов образуются и над подводными возвышенностями. Здесь *E. superba* становится доступной придонно-пелагическим и даже донным рыбам, обитающим на сравнительно небольшой глубине. Наблюдения экспедиций ВНИРО и АтлантНИРО показали, что трофическая связь рыб с *E. superba*, имеющей огромную численность, существенно влияет на распределение рыб у о-ва Южная Георгия.

Наконец, в воды, прилегающие с юга к фронтальной зоне Антарктической конвергенции, со второй половины антарктического лета и до поздней осени сносится поверхностным дрейфом северо-восточного направления часть популяции *E. superba*. Здесь она также, вероятно, доступна некоторым видам рыб (правда, высоких концентраций рачков здесь пока не обнаружено). Если же зимующие рачки возвращаются с теплой глубинной водной массой, то с начала осени до конца зимы популяция рачков оказывается доступной всему комплексу батипелагических видов рыб Антарктической области.

Накопление продукции антарктического криля в шельфовых зонах островов и подводных возвышенностей, особенно лежащих близко к фронтальной зоне Антарктической конвергенции (о-в Южная Георгия, северная часть хребта Кергелен) - северной границе Антарктической области (и ареала *E. superba*), а также возможное наличие рачков в водах близ этой зоны, создает возможность проникновения в эти воды некоторых видов соседней ютальной биогеографической области и даже наиболее эвритермных видов южной части тропической ихтиофауны. Такие дальние нагульные миграции характерны для южной путасу, *Notothenia magellanica*, *Pseudoicichthys australis*, *Paralepis atlantica prionosa*, *Anatopterus pharao* (Пермитин, 1969). Этим придонно-пелагическим и батипелагическим

рыбам свойственна значительная пространственная разобщенность нагульной и нерестовой части ареалов. Репродуктивная часть ареала этих видов находится в субантарктических (нотальных) или субтропических (южная часть тропической биогеографической области) водах, а нагульная часть ареала - в высокопродуктивных холодных водах Антарктики, где, по нашим данным, наряду с антарктическим крилем они питаются и рыбами-крилефагами, в частности *Mystophidae* (Пермитин, 1969).

Рассмотрев основные черты пространственной структуры системы пищевых взаимоотношений *E.superba* и рыб Западной Антарктики (как части ихтиофауны антарктических вод), мы можем разделить исследованную ихтиофауну на группы по степени связанности ее с продукцией вида *E.superba*.

Первая группа - наиболее постоянно связанные с

виды: а) представители широко распространенных в Мировом океане батипелагических семейств *Mystophidae*, *Paralepididae*, *Trichiuridae*, виды которых имеют циркумантарктический ареал и встречаются в пелагиали на меньшей глубине (до 500 м) где сосредоточена основная масса *E.superba*, *N.coatsi*, *E.antarctica*, *G.nicholsi*, *P.gracilis*; б) батипелагические виды семейств *Mystophidae*, *Scopelarchidae*, возможно, *Bathylagidae*, *Gonostomatidae*, совершающие миграции в эпипелагиаль, а также *P.tenisoni*, *P.andersoni*, *G.braueri*, *N.elongatus*, возможно, *Bathylagus antarcticus* и *Ciclothone microdon*, по всей вероятности, питающиеся крилем во время "подъема с развитием".

Вторая группа - представители донных по происхождению семейств, в подавляющем большинстве эндемичных для антарктических вод - *Nototheniidae*, *Bathydraconidae* и *Chaenichthyidae*,

постоянно или периодически связанных с шельфом: а) донные - *N.gibberifrons*, *N.nudifrons*, *N.angustifrons*; б) придонно-пелагические - *N.kempfi*, *N.larseni*, *N.rossi marmorata*, *D.eleginoides* (неполовозрелые), *Ch.gunnari*, *Ps.georgianus*, *Chaenocephalus aceratus*, *Chionodraco hamatus* и *Trematomus eulepidotus*.

Третья группа - сезонно связанные с *E.superba* виды различных экологических групп из соседних биогеографических областей, принадлежащие к семействам *Gadidae*, *Anatopteriidae*, *Centrolophidae* и *Nototheniidae*.

Есть основания полагать, что существует также сравнительно небольшая четвертая группа видов из батинальных и абиссальных семейств. В частности, в районе о-ва Южная Георгия и у Южных Сандвичевых островов был обнаружен широко распространенный в Мировом океане вид *Antimora rostrata*, в желудках у которого была найдена *E. superba* (Пермитин, 1966, 1969).

Таким образом, практически вся ихтиофауна Антарктики и ряд семейств, родов и видов полярной и тропической (южной части) биогеографических областей оказывается прямо или косвенно (в большинстве случаев — прямо) связанной с антарктическим крилем. Конечно, степень связи с этим рачком у разных экологических и зоогеографических групп неодинакова в количественном и временном отношении. Рассмотрение трофических взаимоотношений *E. superba* только с одними рыбами показывает, что в сообществе Южного океана имеются постоянные и временные участники: организмы, обитающие в том же биоценозе, что и антарктический криль, и организмы смежных биоценозов, иммигрирующие в биоценоз криля или использующие онтогенетические миграции рачков. С.К.Клумов (1937), изучавший трофи-

С.К.Клумов (1937), изучавший трофические взаимоотношения арктической сайки (*Boreogadus saida*) установил, что сайкой питаются не только обитатели Арктики, но и организмы, населяющие смежные районы, т.е. что сайка, как и криль, стоит в центре энергетической системы. Такое сообщество в отличие от сообщества с постоянными видами-компонентами С.К.Клумов именуется "плеядой"

Арктическая сайка в течение довольно длительного периода питается, как и *E. superba*, фитопланктоном, т.е. переходит с третьего на второй трофический уровень. Это, несомненно, повышает продуктивность вида, и увеличивает его значение во всех жизненных процессах сообщества, в котором он обитает.

Видимо, закономерно и пространственное распределение видов — потребителей *E. superba*, выедающих рачка на всем протяжении ареала, занимаемого им в течение жизненного цикла. Рассредоточение видов-консументов приводит к более полной утилизации биомассы рачка и позволяет самим потребителям развивать максимально возможную продуктивность без острой конкуренции.

Укороченные пищевые цепи в сообществе Южного океана обеспечивают значительную величину продукции трофических уровней, в том числе и ихтиофауны. Это делает особенно перспективными поиски сырьевых ресурсов рыбного промысла в данном районе Мирового океана. Однако при подходе к хозяйственному использованию запасов возможных объектов промысла в Южном океане необходимо проявлять большую осторожность, так как нарушение динамического равновесия продукции в трофической системе с короткими пищевыми цепями может привести к значительно более серьезным и быстрым сдвигам, чем в обычных, ранее известных сообществах Северного полушария. В связи с этим основное внимание исследователей на данном этапе должно быть сосредоточено на выявлении качественных и особенно количественных характеристик трофических взаимосвязей, определении запасов различных промысловых и кормовых объектов в сообществе Южного океана. Такие данные обеспечат рациональное использование сырьевых ресурсов антарктических вод.

Л и т е р а т у р а

- Андряшев А.П. Батипелагические рыбы Антарктики. Сем. — "Исслед. фауны морей", I (IX), М.-Л., изд-во АН СССР, 1962, с.216-294.
- Андряшев А.П. Обзор фауны рыб Антарктики. — "Исслед. фауны морей", II (X), М.-Л., "Наука", 1964, с.33-386.
- Беляев Г.М., Ушаков П.В. Некоторые закономерности количественного распределения донной фауны в Антарктике. — ДАН СССР, т.112, 1957, № I, с.137-140.
- Беклемишев К.В. Влияние атмосферных циклонов на поля питания китов в Антарктике. — Тр.ИОАН, т.51, 1961, с.121-141.
- Латогурский В.И. *Euphausia superba* Dana как объект питания *Notothenia rossi marmorata* — Сб. Рыбохоз.исслед. в Атлант.океане (Биология и промысел беспозвоночных). Тр.АтлантИРО, вып.Ю, II, 1972, с..
- Клумов С.К. Сайка (*Boreogadus saida* Lerech) и ее значение для некоторых жизненных процессов Арктики. — Изв. АН СССР, 1937, с.175-188.
- Макаров Р.Р., Шевцов В.В. Некоторые проблемы распределения и биологии антарктического криля. — Сб. Основы биол. дуктивн.океана и ее использ", 1971, М., "Наука", с.81-88.

- Наумов А.Г. О биологическом состоянии скоплений *Euphausia superba* Dana, обнаруженных вблизи о-вов Беллени. - Информ.булл.Сов.антаркт.экспеди., 1963, № 39, с.17-22.
- Пермитин Ю.Е. Новые данные о видовом составе и распространении рыб моря Скотия (Скоша) в Антарктике. - "Вопр.ихтиол.", т.6, вып.3 (40), 1966, с.424-431.
- Пермитин Ю.Е. Новые данные о видовом составе и распространении рыб моря Скотия (Скоша) в Антарктике (Сообщение второе). - "Вопр.ихтиол.", т.9, вып.2 (55), 1969, с.221-239.
- Пермитин Ю.Е., Тарвердиева М.И. Питание некоторых видов антарктических рыб в районе о-ва Южная Георгия". - Вопр.ихтиол.", т.12, вып.1 (72), 1972, с.806-819.
- Шевцов В.В., Макаров Р.Р. К биологии антарктического криля. - Тр.ВНИРО, т.66, 1969, с.177-206.
- Marr, J.W.S. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). Disc.Rep. vol.32, 1962. pp.33-464.
- Marshall, N.B. Egg size in Arctic, Antarctic and deep-sea fishes. Evolution, vol.7, No.4, 1953, pp.328-341.
- Mackintosh, N.A. The seasonal circulation of the Antarctic macroplankton. Disc.Rep.vol.XVI, 1937, pp.197-300.
- Nybelin, O. Antarctic fishes. Sci.Res.Norw.Antarct.Exp. 1927-1928, 1947, pp.1-76.
- Olsen, S. South Georgian cod, *Notothenia rossi marmorata* Fischer. Norssk Hvalfangst-Tidende, vol.43, No.7, 1954, pp.373-382.
- Permitin, Y. The consumption of krill by Antarctic fishes. Antarctic Ecology, 1970, pp.177-182.

On trophic relations between Euphausia superba
and fish in the Southern Ocean with special
reference to the Sea of Scotia

A.G.Naumov, Ju.E.Permitin

S u m m a r y

Most Antarctic species of fish consume krill to a various extent and thus are referred to the third trophic level. Only a few species of predatory fish are associated with E.superba through their prey, i.e. krill-eating fish.

Along with the permanent inhabitants of the surface bioceonosis (0-500 or 0-700 m) in the Southern Ocean E.superba is eaten by some temporary components, such as immigrants from deep layers (fish from bathyal or even abyssal layers) and immigrants from the adjacent south temperate biogeographical zone or even from the south tropical area (subtropical fish).

This seems to support an evidence in favour of the opinion that the Southern Ocean is a prospective fishing area. However the peculiarities of the trophic structure of the ecosystem (short food chains and availability of the bulk of useful production in the first trophic levels) require better understanding of qualitative and quantitative characteristics in the trophic relations and comprehensive substantiation for a possible rate of withdrawal by fisheries.