

УДК 595.34(269)

## БИОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ПРИРОДА РУКОВОДЯЩИХ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА ТИХООКЕАНСКОГО СЕКТОРА ЮЖНОГО ОКЕАНА

А. Г. Наумов

Для определения биогеографической природы видов, исследованных нами, были использованы материалы, собранные д-ром биол. наук К. А. Бродским и автором статьи в третьей Морской Антарктической экспедиции АН СССР на дизель-электроходе «Обь» (количественные сборы сетью Джудея диаметром 37/50, газ № 38 по стандартным горизонтам до 500 м) и некоторые литературные источники. Как показала работа К. А. Бродского (1964), в литературе значительная часть видовых определений, особенно в ранних работах, содержит серьезные ошибки, что делает их и биогеографические выводы из них недостоверными. В связи с этим нами использовались только материалы, в которых точность определения не вызывает сомнений: это либо источники, проверенные К. А. Бродским, либо статьи, в которых приводятся подробные описания и рисунки видов, позволяющие проверить определение, либо работы, выполненные в последние годы, главным образом, советскими или японскими исследователями (Бродский, 1960, 1964; Беклемишев, 1958; Короткевич и Беклемишев, 1960; Воронина, 1963; Fucase, 1961; Seno et al., 1963; Tapaka, 1960).

Из всех перечисленных работ лишь в статье Н. М. Ворониной (1963) обращается серьезное внимание на связь распределения руководящих видов беспозвоночных раков с температурой вод. Данные, полученные Н. М. Ворониной, близки к полученным нами (Наумов, статья в на-

Примечание редакции.

А. Г. Наумов считает, что биогеография и экология разграничиваются в первую очередь различием масштабов изучаемых явлений (объект биогеографии — «макрохоры», экологии — «микрохоры» — Л. А. Зенкевич, 1932) и имеют общие, одинаково необходимые методы исследования, в частности количественный метод и энергетический подход к сообществам.

В настоящей статье А. Г. Наумов устанавливает биогеографическую природу массовых видов копепод Южного океана. Для этого он применяет количественные показатели — коэффициенты репрезентативности, — учитывающие биомассу (или численность) вида и его встречаемость.

Однако редакция придерживается другой точки зрения, а именно: биогеография есть наука, изучающая лишь ареалы видов независимо от их количественного распределения. Биогеографическая природа видов определяется исключительно формой и положением ареала. Установив ареал вида, можно затем исследовать закономерности его количественного распределения внутри ареала, его роль в сообществах и т. д., но это уже задача экологии.

стоящем сборнике) крайним значениям температурных пределов распространения руководящих форм зоопланктона. Правда, в некоторых случаях наблюдалась отклонения в показателях максимальной температуры. Так, по данным Н. М. Ворониной, у *Calanus propinquus* температурные границы существования составляют  $-1,8 \div +5,1^{\circ}\text{C}$ , что соответствует нашим данным по минимальной температуре и на  $1,2^{\circ}\text{C}$  превышает максимальную. *Calanoides acutus*, по ее данным, обитает в температурном диапазоне от крайних отрицательных значений (что также соответствует нашим данным) до  $6^{\circ}\text{C}$ . По нашим данным, крайнее положительное значение температуры, при которой встречается этот вид, находится где-то между  $5,07$  и  $6,1^{\circ}\text{C}$ , тогда как, по данным Н. М. Ворониной, на отдельных разрезах в Индоокеанском секторе Южного океана он встречался при температуре воды только до  $2,2\text{--}2,1^{\circ}\text{C}$ .

Весьма интересны данные о температурных границах распространения *Rhincalanus gigas*, полученные Н. М. Ворониной. На всей акватории он встречается при повышении температуры лишь до  $4,8^{\circ}\text{C}$  (по нашим данным до  $5,39^{\circ}\text{C}$ ), а на разрезе по  $20^{\circ}$  в. д. — и в значительно более теплых водах. Анализируя вертикальную циркуляцию вод в районе фронтальной зоны антарктической конвергенции, Н. М. Воронина делает вывод о решающей роли динамики вод в этом районе.

Следует, однако, отметить, что в Индоокеанском секторе в районе фронтальной зоны антарктической конвергенции из-за изменений барического поля над акваторией существенно изменяется вертикальная структура вод (Wyrtki, 1960, а, б).

Известно, что вертикальная скорость перемещения вод в районе фронтальной зоны антарктической дивергенции при отсутствии причин, резко изменяющих структуру зоны, составляет от  $0,38$  до  $3,8$  см/ч. Можно с уверенностью предположить, что изменения структуры фронтальной зоны, описанные Виртки, происходят с большим увеличением скорости вертикальной циркуляции вод и особенно быстрым перемещением водных масс в горизонтальном направлении. Это позволяет предположить, что веслоногие пассивно переносятся вместе с движением водных масс.

Наши исследования распространения планктонных Сорерода в Тихоокеанском секторе Южного океана проводились в период полного отсутствия каких-либо структурных изменений в стратификации вод в районе фронтальной зоны антарктической конвергенции. Видимо, поэтому в полученных данных динамический фактор — перенос планктонных организмов с водными массами — отступает на второй план, уступая решающую роль температурному режиму.

В Тихоокеанском секторе Южного океана нами была обнаружена значительная близость температурных границ антарктических видов рода *Calanus* (Наумов, в настоящем сборнике). Это обусловливает почти полное совпадение их географических границ. Довольно близкую границу распространения имеет и вид *Rhincalanus gigas*. Таким образом, можно было бы предположить, что при резких изменениях вертикальной и горизонтальной структур фронтальной зоны антарктической конвергенции, создающих условия для далекого выноса антарктических видов к северу от районов их основного обитания, все эти виды должны были быть вынесены на равное расстояние к северу и их границы вновь оказались бы близкими друг к другу или полностью совпадающими.

Однако на практике, как показывают разрезы, приводимые Н. М. Ворониной (1963), этого не происходит.

При резко выраженных структурных изменениях внутри фронтальной зоны антарктической конвергенции на разрезе от полярной станции Мирный до о. Кергелен типично-антарктический вид *Rhincalanus gigas* распространился далеко к северу — до 46° ю. ш. Видимо, чисто механические перемещения вод создают условия для такого же перемещения и двум другим антарктическим видам. Но на деле этого не происходит — оба эти вида не выходят за фронтальную зону антарктической конвергенции, сохраняясь лишь в водах с температурой не выше 2,2° С.

Очень интересно, что обнаружили *Calanus propinquus* на станции 119 (слой 100—200 м) и *Calanoides acutus* на станциях 121 и 123 (слой 50—100 м) на значительном расстоянии от зоны их основного обитания на этом разрезе. Логично предположить, что во время резкой перестройки структуры вод в районе фронтальной зоны антарктической конвергенции действительно вынесло все три упомянутых вида, но более стенотермные виды рода *Calanus* в водах с неприемлемой для них температурой сравнительно быстро погибли, а пятна на станциях 119, 121 и 123 в наиболее холодном слое воды (слой температурного скачка) носят остаточный характер. Таким образом, даже при влиянии изменения динамики вод на распространение антарктических видов температурный фактор имеет решающее значение для распространения планктонных организмов, особенно тех, которые отличаются высокой стенотермностью.

По данным экспедиций, проведенных в антарктических водах до 1956 г., *Calanus propinquus* севернее 50° ю. ш. не встречался, а массовое количество его не обнаружено и севернее 55° ю. ш. Правда, во время второй Советской Антарктической экспедиции АН СССР на дизельэлектроходе «Обь» единичные экземпляры этого вида выявлены К. А. Бродским (1964) не только на станции 119, но и на ряде станций в еще более низких широтах и даже севернее 40° ю. ш. Н. М. Воронина (1963) считает, что это результат эпизодического заноса раков течениями.

Данные Сено и др. (1963) представляют интерес, так как они относятся приблизительно к тому же району и собраны в том же году и в тот же сезон, что и данные Н. М. Ворониной (1963). Разрез японского судна «Умитака Мару» выполнен в направлении с юга на север и был закончен 8 марта 1957 г., а разрез второй Советской Антарктической экспедиции АН СССР на дизельэлектроходе «Обь» был проведен в том же направлении и окончен 12 марта 1957 г.

Сравнение данных, полученных японскими исследователями и Н. М. Ворониной, показало динамику перемещения планктонных видов, и, что особенно интересно, их отношение к выносу в воды с относительно высокой температурой. За четверо суток, прошедших со времени окончания работ японской экспедиции до окончания работ «Оби», произошли следующие изменения в распределении руководящих видов антарктического зоопланктона:

*Calanus propinquus* распространился еще примерно на 4° к северу, а в слое 100—200 м (термоклин) — даже на 7—8°;

*Calanoides acutus* продвинулся к северу примерно на 3° по широте;

*Rhincalanus gigas* также продвинулся к северу на 3,5—4°. При этом зоны распространения видов сдвинулись следующим образом: *C. propinquus* — от 58—59° ю. ш. до 55° ю. ш., *Calanoides acutus* — от 51°30' до 48° ю. ш. и *Rhincalanus gigas* — от 48° до 45°30' ю. ш.

Несмотря на значительно меньшую репрезентативность количествен-

ных данных японских исследователей по сравнению с данными советской экспедиции можно сказать, что при продвижении антарктических видов к северу уменьшается их количество. Важно также отметить, что планктонные виды распространялись к северу одновременно с довольно широкой полосы (около 10° по долготе).

Интересно, что быстрое продвижение антарктических видов к северу, несомненно, не является постоянной географической особенностью этого района (20° в. д.). Это подтверждается ранее полученными данными других японских экспедиций (Fucase, 1961; Tanaka, 1960). Эти исследователи регистрируют распространение антарктических видов, близкое «норме», т. е. к стационарному положению водных масс без сдвигов в структуре фронтальной зоны антарктической конвергенции. Следовательно, распространение видов, наблюдавшееся в феврале — марте 1957 г., имело временный, непостоянный характер. В материалах Fucase и Tanaka выявляется даже определенная приуроченность трех видов (род *Calanus* и *Metridia gerlachei*) к высоким широтам. Сходное распределение антарктических видов отмечалось в Индоокеанском секторе и К. В. Беклемишевым (1958).

Принадлежность *Metridia gerlachei* к высокоатлантическим широтам, так явственно проявляющаяся в наших данных и отмеченная ранее К. В. Беклемишевым (1958) на основании данных вызывает сомнение (Воронина, 1963), так как у Фервурта и Феррена, он регистрировался к северу от фронтальной зоны антарктической дивергенции.

Для того чтобы выяснить, насколько правильно определение *Metridia gerlachei* как высокоширотного антарктического вида, проанализируем материалы этих авторов (табл. 1).

Таблица 1  
Встречаемость *Metridia gerlachei* (по Феррену)

| Широта (ю. ш.) | Количество станций | Количество находок | Встречаемость, % | Количество экземпляров       |                         |
|----------------|--------------------|--------------------|------------------|------------------------------|-------------------------|
|                |                    |                    |                  | общее                        | среднее на одну станцию |
| 50—60°         | 20                 | 2                  | 10 (?)           | 4                            | 2                       |
|                |                    |                    |                  | Найдены только мертвые особи |                         |
| 60—66°30'      | 12                 | 4                  | 33               | 141                          | 35                      |
| 66°30'—76°     | 31                 | 20                 | 64,5             | 7 078                        | 345                     |
| 76—78°         | 56                 | 48                 | 85,7             | 66 895                       | 1435                    |

Из табл. 1 видно, что к северу от 60° ю. ш. *M. gerlachei* практически отсутствует, так же как и в нашем материале. Основная масса этого вида сконцентрирована в самых высоких широтах и численность его здесь значительно превосходит все ранее известные данные.

Существенно дополняет эти данные материал Фервурта, из которого видно, что к северу от 60° ю. ш. *M. gerlachei* была обнаружена 4 раза (из 29 станций по всей исследованной акватории):

станция 46 — 2 экз. (молодь);

станция 77 — несколько пустых шкурок (половозрелые);

станция 78 — в слое 250—750 м 77 экз. (половозрелые);

станция 79 — в слое 250—500 м 1 экз. (половозрелый).

Все обнаруженные экземпляры этого вида распределялись по широтам следующим образом (табл. 2).

Таким образом, к северу от 60° ю. ш. встречались почти исключительно взрослые ракчи и лишь около 2% — неполовозрелые копеподиты,

Таблица 2

Распределение *Metridia gerlachei* (по Фервурту)

| Широта (ю. ш.)  | Количество станций | Общее количество |        | Среднее количество на одной станции |        |
|-----------------|--------------------|------------------|--------|-------------------------------------|--------|
|                 |                    | взрослые         | молодь | взрослые                            | молодь |
| К северу от 60° | 4                  | 78               | 2      | 19,5                                | 0,5    |
| 60—64°          | 4                  | 145              | 28     | 36,2                                | 7,0    |
| К югу от 64°    | 22*                | 3176             | 421    | 144,2                               | 19,2   |

\* На одной станции вид присутствовал, но не приведены количественные данные.

которые обнаружены на самой южной из этих четырех станций. Эпизодичность находок вида в низких широтах и наличие их в подповерхностном слое, видимо, объясняется только экспатриацией вида.

Более сложным оказался вопрос о биогеографической приуроченности *Rhincalanus gigas*. Этот вид, как отмечала Н. М. Воронина (1963), разные авторы относят к различным биогеографическим районам. Так, Wolfenden (1911), Russell (1935), Hardy и Günter (1935), Vervoort (1957), Бродский (1960), Бродский и Наумов (1961), Танака (1960) относят его к антарктическим видам; Ottestad (1932, 1936) и Makintosh (1934, 1937) — к субантарктическим; Ekman (1953) — к антарктическим и субантарктическим; К. В. Беклемишев (1958) — к нижнеантарктическим. В статье, посвященной вопросам биогеографии (Наумов и др., 1962), мы приняли точку зрения К. В. Беклемишиева.

При этом не исключены, к сожалению, и ошибки в видовом определении. При первичной обработке материалов на разрезе по 20° в. д. (вторая Советская Антарктическая экспедиция АН СССР) на станциях 256 и 257 обнаружили *Rhincalanus gigas* (Короткевич и Беклемишев, 1960). При камеральной обработке этого материала Н. М. Ворониной (1963) выяснилось, что в действительности это довольно близкий вид, обитающий в водах тропического генезиса — *Rhincalanus nasutus*.

Однако в ряде случаев довольно большие количества *Rhincalanus gigas* наблюдались и к северу от фронтальной зоны антарктической конвергенции (т. е. в нотальных широтах), и особенно к югу от фронтальной зоны антарктической дивергенции (т. е. в высокоантарктических широтах). Пользуясь, как и в предыдущем случае, наиболее достоверными источниками, попытаемся проанализировать эти факты (табл. 3).

Анализ данных табл. 3, как и в предыдущем случае, был затруднителен из-за отсутствия сведений о возрастном составе раков. По этим

Таблица 3

Распределение *Rhincalanus gigas* (по Феррену)

| Широта (ю. ш.) | Количество станций | Количество находок | Встречаемость, % | Общее количество раков | Среднее количество на одной станции |
|----------------|--------------------|--------------------|------------------|------------------------|-------------------------------------|
| 50—60°         | 20                 | 3                  | 15               | 31                     | 1,5                                 |
| 60—66°30'      | 12                 | 5                  | 41,6             | 268                    | 52                                  |
| 66°30'—76°     | 31                 | 11                 | 35,4             | 375                    | 32                                  |
| 76—78°         | 56                 | 4                  | 7,1              | 10                     | 2,5                                 |

данным можно заключить, что в нотальные широты (в среднем к северу от 54—55° ю. ш.) *Rhincalanus gigas* почти не заходит. Иная картина наблюдается в высоких широтах. Здесь раков довольно широко распространены в горловине и даже в центральной части моря Уэдделла.

Некоторые дополнительные сведения по этому вопросу можно почерпнуть в работе Vervoort (1957), который приводит распространение и распределение *Rhincalanus gigas* в высоких широтах и собственно антарктических водах, разделяя раков на половозрелых и неполовозрелую молодь (табл. 4).

Таблица 4

Распределение *Rhincalanus gigas* (по Фервурту)

| Широта (ю. ш.)  | Половозрелые     |                          |                              | Неполовозрелые   |                          |                              |
|-----------------|------------------|--------------------------|------------------------------|------------------|--------------------------|------------------------------|
|                 | количество раков | среднее на одной станции | процент от общего количества | количество раков | среднее на одной станции | процент от общего количества |
| К югу от 64°    | 597              | 26                       | 72                           | 247              | 17                       | 28                           |
| К северу от 64° | 201              | 22                       | 22,5                         | 636              | 70                       | 77,5                         |

Из табл. 4 видно, что соотношение половозрелых раков и молоди в разных широтах значительно отличается. Для объяснения такого далекого распространения *Rhincalanus gigas* к югу необходимо обратиться к гидрологическим данным.

Проникновение видов к югу от фронтальной зоны антарктической дивергенции (Наумов и др., 1962) может быть обусловлено прерывистостью этой зоны, отсутствием здесь сплошного «барьера» гидрологических градиентов. Однако в Тихоокеанском секторе, где имеется также прерывистость фронта, раки второго вида к югу от антарктической дивергенции не обнаружены. Следовательно, массовые находки этого вида в высокоантарктических морях Уэдделла и Росса объясняются другими причинами.

Еще Makintosh (1937) показал, что южная составляющая теплой глубинной (промежуточной) водной массы «используется» раками ряда антарктических видов для перемещения в высокие широты, в чем собственно и состоит сезонный цикл циркуляции большей части видов антарктического зоопланктона. Известно также, что теплая глубинная водная масса, смешиваясь с прибрежными водами и опускаясь по материковому склону, дает начало придонной антарктической водной массе. Видимо, вплоть до встречи с прибрежными водами и могут распространяться организмы, мигрирующие к югу с водами теплой глубинной массы. К сожалению, недостаточно четкое разграничение материала по возрастным категориям в работе Vervoort (1957) не позволяет сделать вывод о дальнейшей судьбе раков, попавших в высокие широты. Неясно, в частности, размножается ли здесь этот вид.

По Н. М. Ворониной (1963), в высоких широтах наблюдается не только большое количество половозрелых раков (которые составляют большинство по данным Vervoort), но и значительное количество науплиев. Следовательно, возрастной состав *Rhincalanus gigas* в этих местах складывается из половозрелых особей, принесенных теплой глубинной водной массой и молоди, очевидно появившейся здесь при размножении.

Ottmanney (1936) предполагает двукратное размножение этого вида в течение одного года. В то же время и в наших материалах и в работе

Однако имеются данные только об одном пике размножения. Можно предположить, что различный возраст поздней молоди *Rhincalanus gigas*, натолкнувший его на мысль о двукратном нересте, обусловлен тем, что раки размножаются в высоких и средних (около 60° ю. ш.) широтах Южного океана неодновременно. В данном случае кажется несомненным, что речь идет о двух актах размножения, в котором участвуют разные особи, и говорится не о бицикличности вида, а о двух пиках его размножения, связанных с двумя популяциями вида.

Если это предположение верно<sup>1</sup>, а другого логического объяснения этим фактам пока найти не удается, то приходится отказаться от биogeографического определения *Rhincalanus gigas* как нижеантарктического вида. Очевидно, его следует признать широкоантарктическим, имеющим, однако, более многочисленную и весомую в общем балансе зоопланктона Антарктики нижеантарктическую популяцию. Большой интерес представляет вопрос о зависимости этих популяций друг от друга. Но для его решения необходимы дополнительные сборы материала для популяционного анализа *Rhincalanus gigas*. Можно лишь предположить, что эти локальные до поры до времени популяции имеют между собой определенную связь, обусловленную течениями, и обмениваются частью своих особей.

Решение вопросов биogeографической приуроченности антарктических видов *Metridia gerlachei*, *Calanus propinquus*, *Calanoides acutus* в свете современных данных по их биологии и гидрологическому режиму вод Южного океана, определяющему их распространение, не вызывает серьезных затруднений. Совершенно иное положение с теми видами, которые достаточно далеко и часто выходят (или сохраняются) за пределы свойственной им зоны. Примерами их можно считать *Rhincalanus gigas*, обнаруженный и к северу от фронтальной зоны антарктической конвергенции, или *Calanus simillimus*, встречаемый главным образом в нотальных водах, но попадающийся также и в антарктических, вплоть до высоких широт (Воронина, 1963) и, возможно, встречающийся к северу от нотальных вод, хотя очень редко и в малых количествах.

Прежде чем выяснить вопрос о биogeографической приуроченности этих видов, необходимо принять столь же четкий критерий биogeографической приуроченности вида. При этом мы исходим из требований типологической биogeографии (Зенкевич, 1947), основывающейся на количественных данных, на выделении качественно и количественно охарактеризованных биомических комплексов. Для типологической биogeографии, имеющей примат на районирование биосферы, значение каждого вида, очевидно, пропорционально его удельному весу в биоценозах биogeографического ранга.

Известно большое количество видов планктона, обитающих одновременно в разных биogeографических областях, или в разных водных массах. Определение их приуроченности к тем или другим (или обеим сразу) всегда вызывает разногласия и существенные трудности. На наш взгляд, нельзя пользоваться в качестве критерия биogeографической приуроченности вида его способностью размножаться в данной зоне, так как многие виды могут размножаться в довольно широких пределах, далеко выходящих за оптимальные рамки. Для многих видов известны так называемые «зоны нестерильного выселения», в которых они способны размножаться, хотя эти районы и не входят в состав их основного ареала.

<sup>1</sup> Исследования планктона, проведенные в седьмом рейсе научно-промышленного судна «Академик Книпович», позволяют считать наше предположение верным.

Вынос организмов за пределы ареала в отдельных случаях может быть массовым, особенно тогда, когда гидрологические условия способствуют накоплению большой биомассы вида на границах его ареала или вблизи резкой перестройки вертикальной стратификации и горизонтальной структуры вод как это наблюдали в работе Н. М. Ворониной (1963). Напротив, в тех местах, где гидрологические условия способствуют постоянному, но количественно небольшому обмену сопредельных водных масс (например, поверхностный дрейф, частично в ослабленном состоянии переходящий через линию фронтальной зоны), вынос планктеров за пределы района их основного обитания может быть довольно постоянным, но количественно не обильным. Иначе говоря, ни редкие, ни массовые находки, ни высокий процент встречаемости при резком количественном обеднении не могут быть достаточным основанием для того, чтобы отнести вид к данной биогеографической зоне. Следовательно, необходим какой-то комплексный показатель, отражающий и частоту встречаемости и массовость распространения (численность или биомассу) вида в данном районе.

Такой критерий был выработан В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем (1939) для определения роли отдельных видов организмов в бентосных ценозах, но, к сожалению, не стал общепринятым. Мы попытались оценить при помощи этого критерия репрезентативность планктонных организмов в разных биогеографических областях Южного океана (по материалам из Тихоокеанского сектора третьей Советской Антарктической экспедиции). Введенный показатель назван нами коэффициентом репрезентативности. Коэффициент определяли следующим образом:

$$K_p^1 = \sqrt{nB}, \text{ или } K_p^2 = \sqrt{nC}.$$

где  $n$  — процент встречаемости данного вида;

$C$  — средняя численность, экз./м<sup>3</sup>;

$B$  — средняя биомасса данного вида в исследуемом районе, мг/м<sup>3</sup>.

Таблица 5  
Распространение видов зоопланктона в Тихоокеанском секторе Южного океана<sup>1</sup>

| Наименование видов               | Биогеографические области |           |             |
|----------------------------------|---------------------------|-----------|-------------|
|                                  | Антарктическая            | Нотальная | Тропическая |
| <i>Metridia gerlachei</i>        | +                         | —         | —           |
| <i>Microcalanus pygmaeus</i>     | +                         | —         | —           |
| <i>Oncaea curvata</i>            | +                         | —         | —           |
| <i>Oithona frigida</i>           | +                         | +         | —           |
| <i>Calanus propinquus</i>        | +                         | +         | —           |
| <i>Calanoides acutus</i>         | +                         | +         | —           |
| <i>Ctenocalanus vanus</i>        | +                         | +         | —           |
| <i>Paraeuchaeta antarctica</i>   | +                         | +         | —           |
| <i>Oncaea conifera</i>           | +                         | +         | —           |
| <i>Rhincalanus gigas</i>         | +                         | +         | —           |
| <i>Oithona similis</i>           | +                         | +         | ?           |
| <i>Calanus simillimus</i>        | +                         | +         | ?           |
| <i>Clausocalanus laticeps</i>    | +                         | +         | ?           |
| <i>Clausocalanus arcuicornis</i> | +                         | +         | +           |
| <i>Eucalanus elongatus</i>       | —                         | +         | +           |
| <i>Nannocalanus minor</i>        | —                         | +         | +           |
| <i>Neocalanus gracilis</i>       | —                         | +         | +           |
| <i>Calocalanus plumulosus</i>    | —                         | +         | +           |

<sup>1</sup> Границами областей приняты фронтальные зоны антарктической конвергенции (Антарктическая и Нотальная области) и субтропической конвергенции (Нотальная и Субтропическая области).

Таблица 6

## Коэффициенты репрезентативности для основных видов зоопланктона Южного океана

| Наименование видов               | Биогеографические области |         |           |         |             |         |
|----------------------------------|---------------------------|---------|-----------|---------|-------------|---------|
|                                  | Антарктическая            |         | Нотальная |         | Тропическая |         |
|                                  | $K_p^1$                   | $K_p^2$ | $K_p^1$   | $K_p^2$ | $K_p^1$     | $K_p^2$ |
| <i>Metridia gerlachei</i>        | 8,1                       | 8,73    | 0         | 0       | 0           | 0       |
| <i>Microcalanus pygmaeus</i>     | 0,28                      | 5,2     | 0         | 0       | 0           | 0       |
| <i>Oncaea curvata</i>            | 4,8                       | 12,4    | 0         | 0       | 0           | 0       |
| <i>Oithona frigida</i>           | 10,3                      | 44,4    | 0,4       | 1,36    | 0           | 0       |
| <i>Calanus propinquus</i>        | 56,4                      | 40,8    | 1,8       | 0,8     | 0           | 0       |
| <i>Calanoides acutus</i>         | 46,5                      | 32,5    | 2,6       | 1,3     | 0           | 0       |
| <i>Ctenocalanus vanus</i>        | 15,8                      | 30,7    | 0,7       | 2,7     | 0           | 0       |
| <i>Paraeuchaeta antarctica</i>   | 7,6                       | 5,4     | 0,5       | 0,3     | 0           | 0       |
| <i>Oncaea conifera</i>           | 5,82                      | 34,1    | 1,4       | 5,6     | 0           | 0       |
| <i>Rhincalanus gigas</i>         | 44,2                      | 22,7    | 5,48      | 3,2     | 0           | 0       |
| <i>Oithona similis</i>           | 5,8                       | 21,4    | 5,8       | 24,9    | +?          | +?      |
| <i>Calanus simillimus</i>        | 1,34                      | 2,3     | 34,0      | 47,0    | +?          | +?      |
| <i>Clausocalanus laticeps</i>    | 0,7                       | 3,7     | 13,7      | 38,5    | +?          | +?      |
| <i>Clausocalanus arcuicornis</i> | 0,09                      | 0,7     | 12,3      | 24,1    | 4,42        | 12,05   |
| <i>Euocalanus elongatus</i>      | 0                         | 0       | 3,46      | 2,7     | 16,7        | 12,3    |
| <i>Nannocalanus minor</i>        | 0                         | 0       | 0,6       | 0,9     | 14,5        | 20,8    |
| <i>Neocalanus gracilis</i>       | 0                         | 0       | 0,6       | 0,3     | 18,9        | 11,3    |
| <i>Calocalanus plumulosus</i>    | 0                         | 0       | 0,7       | 0,6     | 14,5        | 11,2    |

+? — Видами не обнаружен, но имеются литературные данные о его нахождении.

Для того чтобы оценить преимущество этого метода сопоставим таблицу встречаемости (табл. 5), составленную по общепринятым образцам с таблицей коэффициентов репрезентативности, полученных для группы наиболее характерных Сорерода Южного океана (табл. 6).

Таблица коэффициентов репрезентативности оказывается убедительным основанием для определения биогеографической приуроченности того или иного вида организмов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом проведенные исследования позволяют определить биогеографическую приуроченность видов. Конечно эти показатели с увеличением количества статистического материала будут несколько изменяться, а вследствие сезонных и межгодовых изменений они будут в той или иной степени варьировать. Однако, несомненно, что биогеографическая принадлежность видов зоопланктона будет сохраняться, так как этот метод анализа распространения и распределения видов по акватории является вполне объективным и достоверным.

*Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus*, *Oncaea courvata* приурочены к Антарктической биогеографической области от Антарктиды до фронтальной зоны антарктической конвергенции. Внутри фронтальной зоны и к северу от нее эти виды не были обнаружены.

*Calanus propinquus*, *Oithona frigida*, *Calanoides acutus*, *Ctenocalanus vanus*, *Paraeuchaeta antarctica*, *Oncaea conifera*, *Rhincalanus gigas* широко распространены по всей Антарктической области и имеют Антарктическую биогеографическую природу, их находки вне Антарктической области указывают лишь на экспатриацию вида.

*Calanus simillimus*, *Clausocalanus laticeps*, *Clausocalanus arcuicognis* встречаются в трех биогеографических областях: Антарктической, Нотальной и Субтропической зоне Тропической области. Однако коэффициент их репрезентативности в этих регионах явно указывает на приуроченность этих видов к Нотальной области. Для *Cl. arcuicornis* и в тропической зоне получили довольно высокий коэффициент, что указывает на его космополитизм, как и считалось ранее (Бродский, 1950). Едимо, к этой характеристике можно прибавить, что этот вид — космополит, мало распространенный в Антарктической области (только в северной части), дающий максимальную (для южного полушария) репрезентативность в Нотальной области.

*Oithona similis* широко и почти равномерно распространена в нотальных и антарктических широтах. По нашим данным (Наумов и др., 1962) он почти не встречался в высоких широтах и, по-видимому, может быть отнесен к видам «нижеантарктическим и нотальным» (конечно, с учетом его биполярного распространения) (Бродский, 1960).

Нами показано влияние температурного градиента на распространение и распределение некоторых руководящих видов антарктического зоопланктона (Наумов, ст. опубликована в настоящем сборнике). С этим фактором тесно связаны и вопросы биогеографической приуроченности видов. Динамические факторы, играющие большую роль в продуктивности отдельных районов, в расселении популяций и жизненном цикле многих планктеров, в биогеографическом расселении планктонных организмов отступают на второй план.

Они определяют лишь возможность экспатриации видов за пределы свойственной им зоны, тогда как термика этих сопредельных вод определяет возможность их временного существования и длительность сохранения вынесенных особей в несвойственной им зоне.

#### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев К. В. Биогеографическая природа некоторых видов Антарктической зоны. — ДАН СССР, 1958, т. 120, № 3, с. 507—509.
- Бродский К. А. Веслоногие ракчи (*Calanoida*) дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна. М., Изд-во АН СССР, 1950, 441 с.
- Бродский К. А. Зоогеографические зоны южной части Тихого океана и биполярное распространение некоторых *Calanoida*. — «Труды Океанографической комиссии», 1960, т. 10, вып. 4, с. 8—13.
- Бродский К. А. Распространение и некоторые морфологические особенности антарктических видов рода *Calanus*. Результаты биологических исследований Советской Антарктической экспедиции. Т. 2. М., Изд-во АН СССР, 1964, с. 189—251.
- Бродский К. А., Наумов А. Г. Исследования планктона. — «Труды Советской антарктической экспедиции», 1961, т. 19, с. 238—250.
- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. — «Труды ВНИРО», 1939, т. 4, с. 95—98.
- Воронина Н. М. Зависимость положения и характера биогеографических границ пелагиали Южного океана от гидрометеорологических условий. Сообщение 1. Границы между Антарктической и Субантарктической областями. — «Океанология», 1963, т. 3, № 2, с. 285—296.
- Зенкевич Л. А. О задачах, объекте и методе морской биогеографии. — «Зоологический журнал», 1947, т. 24, вып. 3, с. 201—220.
- Короткевич В. С., Беклемишев К. В. Исследования зоопланктона. — «Труды Советской Антарктической экспедиции», 1960, т. 7, с. 111—126.
- Фронтальные зоны и биогеографическое деление по планктону поверхностных вод (0—500 м) южной части Тихого океана. — «Труды ИОАН», 1962, т. 58, с. 54—56. Авт.: А. Г. Наумов, В. В. Зернова, Ю. А. Иванов, Б. А. Тареев.
- Ekman S. Zoogeography of the Seas. London, 1953, 417 pp.
- Fucase C. Oceanographical data of the fourth Japanese Antarctic Research Expedition. *Antarct. Rec.* 1961, № 13, 117—121.
- Härdy A. C., Gunter E. R. The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926—1927. *Disc. Rep. Vol. II*, 1935. 456 pp.

Makintosh N. A. Distribution of the macroplankton in Atlantic sector of Antarctica. Disc. Rep. Vol. 10, 1934, 65—160.

Makintosh N. A. The seasonal circulation of the antarctic macroplankton. Disc. Rep. Vol. 16, 1937, 365—412.

Ommeney F. D. Rhincalanus gigas (Brady). A Copepod of the southern macroplankton. Disc. Rep. Vol. 13, 1936, 1—62.

Ottestad P. On the biology of some southern Copepods. Hvalrad. Skr. 1932, № 5, 136.

Seno J., Komaki Y., Tacea A. Reports on the biology of the «Umitaca-Maru» Expedition. J. Tokyo Univ. Fish. Vol. 49, 1963, № 1.

Seno J., Komaki Y., Tacea A. Reports on the biology of the «Umitaca-Maru» Expedition. J. Tokyo Univ. Fish. Vol. 50, 1963, № 1.

Tanaka O. Pelagic Copepoda. Biol. Res. Jap. Antart. Exped. 1960, № 10, p. 201—280.

Vervoort W. Copepods from Antarctic and Subantarctic plankton samples. BANZARE 1929—1931. Rep. Ser. B. Vol. 3. 1957, № 1, 1—160.

Wolfenden R. N. Die marinen Copepoden der Deutschen Südpolar Exped. 1901—1903, XIII. Zoologie, Bd. IV. H. 4, 1911.

### Biogeographical nature of the dominant species of zooplankton in the Southern Ocean

Naumov A. G.

#### Summary

The effect is shown of the temperature regime on the transport of antarctic species of copepods out of their main distribution area. These plankters perish quickly in waters having a relatively high temperature.

The published data and the author's findings on the distribution of separate species of Atlantic copepods are analysed.

A quantitative criterium is suggested to establish the biogeographical restriction of these species to definite areas. The author believes that none of the factors, such as the species' reproductive ability in the given zone, their high percentage occurrence, great abundance or standing crop, taken separately, can serve as a reliable criterium for the purpose. Instead, a representation coefficient is introduced:

$$K_p = \sqrt{nB}, \text{ or } \sqrt{nC},$$

where  $n$  — percentage occurrence;

$B$  — mean standing crop;

$C$  — mean abundance of the species in the area.

Using  $K_p$  one can establish the biogeographical confinement of a number of species to the Antarctic and Notian biogeographical regions.